

УКРАЇНСЬКИЙ ТОМ 73 • 3 • 2016

БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

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

З М І С Т

Судинні рослини: систематика, географія, флора

- Ільїнська А.П. Спектри морфологічних ознак *Brassicaceae* s. l.: плід, насінини 219
- Саєді Мехрварз С., Мохарамі Е. Дослідження анатомії деяких видів роду *Cyperus* із північного Ірану 234

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

- Хом'як І.В. Характеристика асоціацій *Agrostio-Populetum tremulae* та *Epilobio-Salicetum caprae* класу *Epilobietea angustifolii* для Правобережного Полісся 239

Спорові рослини та гриби

- Бойко М.Ф., Овсієнко В.М., Скребовська С.В. Молекулярно-генетичні дослідження моху *Aulacomnium areopaludosum* 255
- Дармостук В.В. Рід *Cercidospora* (*Dothideales*) в Україні 262

Мікологічні знахідки

- Гельота В.П., Ковальчук В.П., Чумак П.Я. Перші знахідки в Україні інвазійного гриба *Erysiphe macleayae* (*Erysiphales*) на стадії телеоморфи 268
- Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Громакова А.Б. Нові для України види лишайників та ліхенофільних грибів з природного заповідника «Горгани» 273

Фізіологія, анатомія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин

Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Ендогенні цитокініни водної папороті <i>Salvinia natans</i> (<i>Salviniaceae</i>)	277
Федюк О.М., Поліщук О.В., Білявська Н.О. Динаміка змін інтенсивності дихання листків <i>Galanthus nivalis</i> (<i>Amaryllidaceae</i>) за різних значень низької температури і вологості повітря	283
Семеніхін А.В., Водка М.В., Поліщук О.В. Кофакторна та структурна роль CO ² у хлоропластах	290

Ювілейні дати

Дудка І.О. К.М. Ситник – директор інституту ботаніки НАН України (1970–2003)	298
Косаківська І.В. Костянтину Меркурійовичу Ситнику – 90!	303
Парфенов В.І. Епоха Ситника в українській ботаніці (ювілейний лист-вітання моему старшому колезі та другу Костянтину Меркурійовичу Ситнику)	306
Мосякін С.Л. Видатний ботанік сучасності. До 80-річного ювілею Пітера Рейвена	308
Петро Михайлович Царенко – визначний український фіколог. До 60-річчя від дня народження.	314

C O N T E N T S

Vascular Plants: Taxonomy, Geography and Floristics

Ilyinska A.P. The range of morphological characters of <i>Brassicaceae</i> s. l.: fruit and seeds	219
Saeidi Mehrvarz S., Moharami E. Anatomical study on some species of genus <i>Cyperus</i> in northern Iran	234

Vegetation Science, Ecology, Conservation

Khomyak I.V. Characteristics of the associations <i>Agrostio-Populetum tremulae</i> and <i>Epilobio-Salicetum caprae</i> of the class <i>Epilobietea angustifolii</i> of the Right Bank Polissya	239
--	-----

Non-vascular Plants and Fungi

Boiko M.F., Ovsienko V.M., Skrebovska S.V. Molecular genetic studies of the moss <i>Aulacomnium arenopaludosum</i>	255
Darmostuk V.V. The genus <i>Cercidospora</i> (<i>Dothideales</i>) in Ukraine	262

Mycological Records

Heluta V.P., Kovalchuk V.P., Chumak P.Ya. First records of teleomorph of an invasive fungus <i>Erysiphe macleayae</i> (<i>Erysiphales</i>) in Ukraine	268
Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V., Gromakova A.B. New for Ukraine lichen-forming and lichenicolous fungi from Gorgany Nature Reserve	273

Plant Physiology, Anatomy, Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology

Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. Endogenous cytokinins of the water fern <i>Salvinia natans</i> (<i>Salviniaceae</i>)	277
Fedyuk O.M., Polishchuk O.V., Bilyavska N.O. Dynamics of changes in the intensity of respiration of <i>Galanthus nivalis</i> (<i>Amaryllidaceae</i>) leaves under different values of low temperature and humidity	283
Semenikhin A.V., Vodka M.V., Polishchuk O.V. Cofactor and structural role of CO ² in chloroplasts	290

Jubilee Dates

Dudka I.O. K.M. Sytnik, Director of the Institute of Botany, NAS of Ukraine (1970–2003)	298
Kosakivska I.V. On the 90 th Anniversary of Kostiantyn M. Sytnik	303
Parfenov V.I. Sytnik's epoch in Ukrainian botany	306
Mosyakin S.L. A prominent botanist of our times: the 80 th Anniversary of Peter Raven	308
Petro M. Tsarenko, a well-known Ukrainian phycologist. On the 60 th Anniversary of his birth.	314



А.П. ІЛЬІНСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01604, Україна
ilantonina@yandex.ru

СПЕКТРИ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК *BRASSICACEAE* s. l.: ПЛІД, НАСІНИНИ

Ilyinska A.P. **The range of morphological characters of *Brassicaceae* s. l.: fruit and seeds.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 219–233.
M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine

Abstract. The results of a comparative analysis of a range of 20 morphological characters of fruits and seeds for three closely related families, *Capparaceae*, *Cleomaceae* and *Brassicaceae* s. str., which according to molecular phylogenetic studies may be merged into *Brassicaceae* s. l., are provided. It is shown that all three families have a wide variety of morphological characters of fruits and seeds. The apomorphic structures of the seeds are rare. These include replum (which distinguishes fruits of *Brassicaceae* s. str. and *Cleomaceae* from those of *Capparaceae*), false septum (which is observed only in fruits of *Brassicaceae* s. str.) and possibly arcuate embryo (present in *Cleomaceae* and *Capparaceae*, lacking in *Brassicaceae* s. str.). Other structural features of fruits and seeds are plesiomorphic characters. It has been found that each family possesses a certain complex of the most common and very rare structural characters of fruits and seeds. For all three families, the complexes of such characters are given. The main historical trends in transformation of the structural elements of the generative and vegetative organs of the crucifers are discussed. It is assumed that the main evolutionary morphological trends of the studied modern families are caused by adaptation of the ancestral type of *Brassicaceae* s. l. to the constantly thermophilic (mainly tropics, *Capparaceae*), thermo-xerophilous (seasonally dry tropical and subtropical ecotopes, *Cleomaceae*) and cryo-xerophilic (various habitats of continental climate, *Brassicaceae* s. str.) environments. Adaptation of the ancestral type of *Brassicaceae* s. l. to seasonal climate habitats presumably caused transition from zoo- to anemochory and was likely a driving factor in promoting discontinuous nature of meristem function. Moreover, it resulted in reduction of various structural elements of the plants which ultimately led to formation of a separate family *Brassicaceae* s. str.

Key words: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, morphology, evolution, adaptation, fruit, seed, embryo

Вступ

Спектри морфологічних ознак вегетативних органів рослин, а також суцвіття та квітки *Brassicaceae* s. l. (*Capparaceae*, *Cleomaceae* і *Brassicaceae* s. str.) ми вже аналізували (Ilyinska, 2015a, b). З'ясовано, зокрема, що основними факторами еволюційних адаптацій вегетативних органів рослин *Brassicaceae* s. l. були інтенсифікація росту й розвитку, редукційні процеси, а також відхилення від попереднього перебігу онтогенезу рослин, спричинені пристосуванням до сезонно-сухих умов тропіків і субтропіків (*Cleomaceae*) та континентального клімату помірної зони (*Brassicaceae* s. str.). Показано також, що в останній родині, порівняно з двома іншими, спостерігається більше ознак високої спеціалізації життєвих форм рослин, що обумовлено, можливо, розселенням хрестоцвітих не тільки в ксерофільні,

а й у кріофільні біотопи. Встановлено, що провідними напрямками еволюційної трансформації китиці *Brassicaceae* s. l. були редукція до однієї квітки та полімеризація – збільшення кількості квіток в одному суцвітті. Обидва модуси морфологічної зміни китиці спостерігаються як у *Cleomaceae*, так і у *Brassicaceae* s. str. Припускається, що уніфікація морфологічних ознак квітки, яка найвиразніша у *Brassicaceae* s. str., є результатом зменшення еволюційної пластичності її структурних елементів у *Brassicaceae* s. l.

Мета нашої роботи – розглянути спектри морфологічних ознак плоду та насінин і визначити основні еволюційні тенденції зміни їхніх конструктивних елементів у хрестоцвітих за широкого та вузького трактування обсягу родини, узагальнити дані щодо діапазонів прояву морфологічних ознак як вегетативних, так і генеративних органів рослин *Brassicaceae* s. l.

У цій статті, як і в попередніх, враховано, що за результатами молекулярно-біологічних досліджень можливі три варіанти інтерпретації обсягу родини хрестоцвітих, а саме: широка – разом із *Capparaceae* та *Cleomaceae* (*Brassicaceae* s. l.), вузька – класична, прийнята в більшості сучасних флористичних праць (*Brassicaceae* s. str.), проміжна – *Capparaceae*, з одного боку, і *Brassicaceae*, об'єднані з *Cleomaceae*, – з другого (APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; Takhtajan, 2009; Iltis et al., 2011).

Об'єкти та методи досліджень

Для порівняльного аналізу морфологічних ознак плоду та насінин (наведені в табл. 1) родин *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* використані літературні дані та матеріали колекцій, що зберігаються в гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КВ).

Результати досліджень та їх обговорення

Плід, як відомо, розвивається на основі відповідної структури гінцею і загалом відображає особливості останнього. Основний спектр специфічних ознак конструкції плодів формується в процесі їхнього розвитку, дозрівання та дисемінації (Takhtajan, 1964, 1991).

У *Brassicaceae* s. l. плід розвивається на основі паракарпного гінцею, який складається зазвичай із двох карпел, але у каперцевих їх може бути більше – від чотирьох до 12 (Pax, 1891; Brückner, 2000; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Iltis et al., 2011).

Капнофор (гінофор) спостерігається в усіх трьох родин (табл. 1). Тільки в каперцевих він належить до постійних ознак, у клеомових – розвинений різною мірою, але інколи зовсім відсутній (*Dactylaena* Schrad. ex Schult. f., *Dipterygium* Decne., *Cristatella* Nutt.), а в хрестоцвітих – характерний здебільшого для видів триби *Thelypodieae* Prantl, а також спорадично спостерігається в деяких інших родах, зокрема *Diploaxis* L., *Brassica* L., *Lunaria* L. тощо (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Hall et al., 2002; Kers, 2003; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009, 2010; Al-Shehbaz, 2010, 2012).

У різних видів *Capparaceae* плоди різняться за формою – кулясті чи еліпсоїдні (*Boscia* Lam., *Crateva* L. і *Capparis* L.), продовгуваті, циліндричні (*Capparidastrum* Hutch., *Cynophalla* J. Presl,

Steriphoma Spreng.) або чоткоподібні (*Monilicarpa* Cornejo & Iltis, *Maerua* Forssk.). Насінини в останніх двох родах відокремлюються одна від одної перетяжками, сформованими перикарпом. Візуально такий плід нагадує стручок (димерикарпій) *Raphanus raphanistrum* L. (*Brassicaceae*). Неоднакові вони також за розміром, наприклад, в *Atamisquea* Miers ex Hook. & Arn. усього 4–6 мм у діаметрі, а в *Capparis* – від трьох до 13 см завдовжки (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Toelken, 1986; Kers, 2003; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Zhang, Tucker, 2008a; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010). Для цієї родини дуже характерні ягодоподібні плоди із паренхімним перикарпом. Консистенція останнього та окремих його складових доволі розмаїта. Зазвичай стінки плоду утворені товстим соковитим ендокарпом, м'ясистим мезокарпом і більш-менш твердим екзокарпом (наприклад, у родах *Belencita* H. Karst., *Anisocapparis* Cornejo & Iltis, *Colicodendron* Mart. тощо). Значно менше поширені в цій родині капсулярні плоди (коробочки) зі склеренхімним сухим перикарпом (*Monilicarpa*, *Cynophalla*, *Neocalyptrocalyx* Hutch. тощо). У деяких родах (*Quadrella* (DC.) J. Presl) ендокарп видовжено-горбистих коробочок також може формувати м'якоть, в яку згодом занурюються насінини (Cornejo, 2009). Екзокарп у більшості видів зазвичай шкірястий, тонкий і гладенький, тільки в окремих із них він до 1 см завтовшки чи здерев'янілий, із груборебристою поверхнею (*Neocalyptrocalyx*) (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Toelken, 1986; Hall et al., 2002; Kers, 2003; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Zhang, Tucker, 2008a; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010).

Вторинна (несправжня) перетинка (septum) у плодах *Capparaceae* відсутня, але може розвиватися на початкових етапах онтогенезу зав'язі, а під час формування плодів і дозрівання насінин зазвичай елімінує. Рамка (replum) ягодам і капсулам каперцевих не властива. Розділювальна зона в них частіше відсутня або розвинена (зрідка, деякі види *Capparis* і *Capparidastrum*, *Cynophalla*, *Dactylaena*). В останньому випадку і соковиті, й сухі плоди можуть розкриватися після дозрівання двома або чотирма стулками (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Toelken, 1986; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Zhang, Tucker, 2008a; Tucker, Vanderpool, 2010). Отже, до найхарактерніших і найпоширеніших структурних елементів плоду *Capparaceae* належать паренхімний

Таблиця 1. Спектри основних морфологічних ознак плоду та насінин *Brassicaceae* s. l.
Table 1. The range of the general morphological characters of fruit and seeds of *Brassicaceae* s. l.

Ознаки	Родини		
	<i>Capparaceae</i>	<i>Cleomaceae</i>	<i>Brassicaceae</i> s. str.
<i>Карнофоп</i>			
наявність	наявний (довгий або короткий);	наявний (зазвичай видовжений) або відсутній (дуже рідко, <i>Cristatella</i> , <i>Dactylaena</i> , <i>Dipterygium</i>)	відсутній або наявний (триба <i>Thelypodieae</i> ; спорадично, <i>Diploaxis</i> , <i>Brassica</i> , <i>Lunaria</i>)
<i>Плоди</i>			
форма	кулясті чи еліпсоїдні (<i>Boscia</i> , <i>Crateva</i> , <i>Capparis</i>), продовгуваті або циліндричні (<i>Capparidastrum</i> , <i>Cynophalla</i> , <i>Steriphoma</i>) чи видовжено-чоткоподібні (тільки <i>Monilicarpa</i> та <i>Maerua</i>)	продовгуваті (переважно) або короткі й кулясті (рідко, <i>Cleomella</i> , <i>Peritoma</i>)	продовгуваті, лінійні, еліпсоїдні, кулясті
перикарп	паренхімний, соковитий (ягоди, часто), склеренхімний, сухий (капсули, зрідка, <i>Monilicarpa</i> , <i>Cynophalla</i> , <i>Neocalyptocalyx</i>)	склеренхімний, сухий (капсули, самароїди (рідко), схизокарпії (зрідка))	склеренхімний, сухий (мономерикарпії або димерикарпії: стручки, стручечки, самароїди (рідко), схизокарпії (зрідка))
вторинна перетинка	відсутня або наявна, але ефемерна	відсутня	розвинена (широка, вузька), різною мірою редукована (<i>Thysanocarpus</i> , <i>Crambe</i> , <i>Pringlea</i> , <i>Clypeola</i> , <i>Raphanus</i> тощо), відсутня (амфікарпні види)
рамка	відсутня	розвинена, модифікована (<i>Oxystylis</i>) або відсутня (зрідка, <i>Buhsia</i>)	розвинена
розділовальна зона	відсутня або розвинена (зрідка)	розвинена (часто) або відсутня (рідко)	розвинена (різноманітно) або відсутня
студки	відсутні або наявні (тоді їх 2–4), при основі зрослі з основою зав'язі; гладенькі та шкірясті (часто)	наявні, 2 (3), відпадаючі (рідко разом із насінинами, <i>Oxystylis</i> , <i>Wislizenia</i>) або зрослі з основою зав'язі (<i>Polanasia</i> , <i>Arivela</i>); паралельні (зазвичай) або перпендикулярні рамці (зрідка, <i>Wislizenia</i> , <i>Oxystylis</i>); гладенькі, ребристі, здуті, напівсферичні	наявні, 2 (як виняток 3, 4, 6), різною мірою редуковані; відпадаючі (разом із насінинами у <i>Biscutella</i> і <i>Megacarpa</i>); паралельні або перпендикулярні рамці; гладенькі, плоскі, здуті, напівсферичні, горбисті, ребристі, човникоподібні тощо
<i>Насінини</i>			
кількість в одному плоді	1–38, багато	1–65, багато	багато, декілька, одна
розмір, форма, колір	5–30 мм завдовжки; сферичні, еліптичні, яйце-, ниркоподібні з вільними (зазвичай) кінцями, темні (часто), зелені (інколи), коричневі, жовтувато-коричневі, червонувато-коричневі	дрібні, 0,3–4 мм завдовжки; підково-, ниркоподібні з вільними чи з'єднаними кінцями; коричневі, світло-, червонувато-коричневі, жовтуваті, сірі, сріблясто-сірі, майже чорні	дрібні (до 2 мм завдовжки) або великі (8–17 мм завдовжки, зрідка); сферичні або стиснуті, яйцеподібні, продовгуваті, еліптичні, крилаті, кілуваті або безкрилі, ослизняються після зволоження (часто), жовті, коричневі, білі, чорні (зрідка)
насінні додатки	наявні (арилус, саркотеста, часто)	наявні (арилус, <i>Hemiscola</i> чи елайосоми, <i>Cleome</i>)	відсутні (без арилуса, саркотести й елайосом)
теста	тонка, товста чи здерев'яніла (інколи); гладенька або структурована	гладенька або структурована: зморшкувата, ребриста, горбиста, бородавчаста, з папілами, волосиста (інколи)	гладенька або структурована: сітчаста, драбинчаста, ребриста, папілозна, вічкувата, зморшкувата (зрідка, <i>Alliaria</i>); ослизняється після зволоження (часто)
ендосперм	незначний або відсутній (зрідка)	незначний або відсутній	відсутній або незначний (зрідка, <i>Megacarpa</i>)
проростання	наземне	наземне	наземне, підземне (зрідка, <i>Dentaria</i>)

Ознаки	Родини		
	<i>Capparaceae</i>	<i>Cleomaceae</i>	<i>Brassicaceae</i> s. str.
<i>Зародок</i>			
колір	білий, кремовий, жовтий, зелений (<i>Cynophalla</i>)	кремовий у різних відтінках	кремовий у різних відтінках
тип	вигнутий, складчастий дугоподібний; спинкокорінцевий, краєкорінцевий (рідко, <i>Boscia</i>)	вигнутий, дугоподібний; спинкокорінцевий, краєкорінцевий (зрідка, <i>Pedicellaria</i>)	зігнутий чи прямий (рідко, <i>Leavenwortia</i> , <i>Chorispora stricta</i>); спинкокорінцевий, краєкорінцевий
сім'ядолі	великі; листкоподібні (часто), по-різному закручені (спіральні чи навколо корінця), складені (кондуплікатні)	дрібні; напівциліндричні, вузькі, продовгуваті	різні за розміром; суцільні, виймчасті, дво- або трироздільні (<i>Lepidium sativum</i> , <i>Schizopetalum</i> , дуже рідко); плоскі (часто), листкоподібні (зрідка, <i>Lunaria</i>), складені вздовж (кондуплікатні) або впоперек (<i>Heliophila</i> , <i>Subularia</i>), закручені спіральні (<i>Bunias</i>)
анізокотилія	наявна (рідко, <i>Anisocapparis</i> , <i>Crateva</i> , <i>Monilicarpa</i>) чи відсутня	відсутня	наявна (зрідка, <i>Nasturtium</i> , <i>Barbarea</i> , <i>Calepina</i>) або відсутня
вісь корінець– гіпокотиль	коротка, конічна	видовжена, тонка	видовжена й тонка чи коротка та конічна

(соковитий) перикарп, зазвичай гладенький і шкірястий екзокарп, а також відсутня (нерозкривні плоди) або фрагментарно (тільки на межі карпел, унаслідок чого стулки й після дозрівання плодів залишаються прикріпленими до квітколожа) розвинена розділювальна зона. Найбільшим діапазоном варіабельності (в межах родини) відзначаються розмір, форма та консистенція перикарпу плодів, а до рідкісних структурних елементів останніх належать склеренхімний (сухий) перикарп, товстий екзокарп та ефемерна вторинна перетинка.

Для видів родини *Cleomaceae* характерні капсулярні плоди, які також мають різні форму та розмір, але переважають зазвичай видовжені, стручкоподібні, що можуть сягати 15 см завдовжки (*Tarenaya* Raf., *Hemiscola* Raf., *Gynandropsis* DC., *Cleoserrata speciosa* (Raf.) Iltis). Короткі, стручечкоподібні коробочки завдовжки 2–8 мм притаманні тільки окремим родам, наприклад, *Cleomella* DC. чи *Peritoma* DC. (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Ruiz-Zapata, 2006; Zhang, Tucker, 2008a; Takhtajan, 2009; Pyinska, 2014).

Стручкоподібні капсули клеомових мають, на відміну від таких каперецевих, одноманітний за консистенцією перикарп – тільки склеренхімний, сухий. Характерні риси плодів цієї родини, які також відрізняють її від каперецевих, – відсутність у них вторинної (несправжньої) перетинки (*septum*) і розвиток рамки (*replum*). Щоправда, тільки в роді *Buhsia* рамка не утворюється, а в монотипному *Oxystylis* Torr. & Frem. вона модифікована (пе-

ревернута V-подібна). У *Cleomaceae* переважають розкривні плоди. Їхні стулки відокремлюються зазвичай від рамки водночас по всьому периметру (частіше) або поступово, в акропетальній послідовності (зрідка, наприклад, *Cleome aculeata* L.) (Ruiz-Zapata, 1997). У видів *Polanisia* Raf. та *Arivela* Raf. стулки залишаються прикріпленими до основи зав'язі. Інколи розділювальна зона може формуватися локально – лише в дистальній частині плоду й тоді стулки напіврозкривні (*Polanisia*), або із запізненням (*Peritoma*) – розкриваються не відразу, а через певний час після дозрівання. До дуже рідкісних у родині належать нерозкривні схізкарпії (*Wislizenia* Engelm., *Oxystylis* Torr. & Frém.) зі стулками, які стиснуті перпендикулярно рамці та зрослися між собою. Стулки таких капсул відпадають разом із насінинами, чим останні подібні до вузькоперетинчастих стручечків хрестоцвітих (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008a; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010).

Таким чином, сукупність найпоширеніших конструктивних особливостей плодів *Cleomaceae* охоплює: виразне переважання видовжених капсулярних плодів із більш-менш гладенькими стулками, існування склерифікованого сухого перикарпю, наявність рамки, а також одноманітну (тільки навколо ступок) локалізацію розділювальної зони. Комплексом рідкісних ознак відзначаються короткі стручечкоподібні коробочки з майже напівсферичними або горбистими стулками (*Cleomella*,

Peritoma), а також плоди, в яких відсутня (*Buhsia* Bunge) або модифікована (монотипний *Oxystylis*) рамка та розділювальна зона. Характерно, що рідкісні ознаки властиві зазвичай плодам оліго- чи монотипних родів.

У родині *Brassicaceae* s. str., як і в *Cleomaceae*, плоди тільки сухі (De Candolle, 1821; Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1891; Bush, 1939; Hedge, 1965; Hedge, Rechinger, 1968; Kotov, 1979; Hegi, 1986; Ball et al., 1993; Zhou et al., 2001; Dorofeyev, 2004a, b; Takhtajan, 2009; Al-Shehbaz, 2010, 2012). За особливостями структурної організації їх відносять до окремого типу (стручок) капсулярних плодів (Artiushenko, Fedorov, 1986; Takhtajan, 1964, 1991). Стручок (стручечок) може складатися з одного (мономерикарпій або односегментний стручок) чи двох (димерикарпій або двосегментний стручок чи стручечок) мерикарпіїв (Пуйська, 2013а, б). Димерикарпії, зокрема гетероартрокарпні (Voitenko, 1968, 1970, 1989), характерні для видів триби *Brassiceae*. Як уже відомо, дистальна частина («носок») димерикарпіїв формується внаслідок проліферації клітин мезокарпії (Hall et al., 2006). До основних конструктивних елементів стручків і стручечків хрестоцвітих належать рамка, стулки, перетинка та розділювальна зона, які детально аналізувалися нами на прикладі видів флори України (Пуйська, 2013а, б).

Перетинка характерна для стручків і стручечків більшості видів і може бути широкою чи вузькою (широко- і вузькоперетинчасті плоди). Її відносять до родинних діагностичних ознак (De Candolle, 1821; Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1891; Bush, 1939; Hedge, 1965; Hedge, Rechinger, 1968; Kotov, 1979; Hegi, 1986; Zhou, 2001; Dorofeyev, 2004a, b; Takhtajan, 2009; Al-Shehbaz, 2010, 2012). У небагатьох видів, переважно тих, що мають димерикарпії, вона може бути більше чи менше недорозвиненою (*Crambe* L., *Coluteocarpus* Boiss.) або ж зовсім редукованою – в одногнізних нерозкритих стручечках (наприклад, *Clypeola* L.) або у схизокарпіїх, характерних тільки для кількох родів цієї родини (*Biscutella* L., *Megacarpaea* DC., *Cremolobus* DC.). Тоді стулки зростаються краями та відпадають від рамки разом із насінинами. Не мають перетинки також одногнізді (підземні) стручечки амфікарпних видів, зокрема *Cardamine chenopodiifolia* Pers., *Heterocarpus fernandesianus* Phil. (Voitenko, 1968). Отже, в хрестоцвітих перетинка плоду як структур-

на ознака може бути добре розвинена, редукована або відсутня (вторинно).

Рамка властива всім плодам (розкритим і нерозкритим) хрестоцвітих, що з'ясовано в результаті їхнього анатомічного й онтогенетичного дослідження (Brückner, 2000; Girin et al., 2010; Avino et al., 2012; Nahar et al., 2012). Зазвичай вона кругла, а в деяких видів плоска (*Cardamine* L.) (Al-Shehbaz, 2010, 2012).

У стручках і стручечках більшості видів розвиваються дві стулки. Тільки як виняток їх може бути три, чотири або шість (*Rorippa barbareaifolia* (DC.) Kitag., *Tropidocarpum capparideum* Greene) (Solms-Laubach, 1900; Bush, 1919, 1939; Podkolzyna, 1974; Gladis, Hammer, 1992; Al-Shehbaz, 2010, 2012). Постуть і розвиваються стулки двома основними способами: паралельно (*Arabis* L., *Barbarea* W.T. Aiton, *Cardamine*, *Descurainia* Webb & Berthel., *Hesperis* L., *Lunaria* L. та ін.) або перпендикулярно до лінії латеральних тичинок; в останньому випадку вони човникоподібні та кілюваті чи крилаті (*Noccaea* Kuntze, *Iberis* L., *Lepidium* L., *Capsella* Medik., *Teesdalia* W.T. Aiton та ін.). Унаслідок цього виділяють широко- та вузькоперетинчасті плоди.

Форма, консистенція та рельєф поверхні стулок у *Brassicaceae* s. str. також дуже розмаїті: плоскі, випуклі, вигнуті, кілюваті, кілювато-крилаті, гачкуваті, тонкі, товсті, здерев'янілі, гладенькі та безжилкові, невиразно- або грубожилкові, часто трьох-, п'яти- чи семижилкові. В димерикарпіїх стулки, як і рамка, можуть бути різною мірою редуковані (триба *Brassiceae*).

Розділювальна зона в плодах хрестоцвітих має неоднакові локалізацію і здатність до функціонування, на відміну від двох інших споріднених родин. Найчисельнішими є види, у плодах яких вона утворюється між рамкою та стулками. В димерикарпіїх зона розділення формується між дистальним і проксимальним мерикарпіїми (*Cakile* Mill., *Rapistrum* Crantz., *Crambe*) або тільки на межі стулок і рамки (*Brassica*, *Eruca* Mill., *Erucastrum* C. Presl, *Hirschfeldia* Moench, *Sinapis* L., *Diploaxis*, *Kibera* Adans.) чи не функціонує зовсім (*Raphanus* L.). У дуже небагатьох видів вона відокремлює плід від плодоніжки (наприклад, *Calepina irregularis* (Asso) Thell.), а в поодиноких – її розташування та функціонування вельми специфічні, наприклад, у *Leptaleum filifolium* DC. відділяється тільки одна (адаксіальна) стулка плоду. Стручечкам лише двох

монотипних родів (*Neslia* Desv. і *Litwinowia* Woron.) властиве дуже рідкісне для хрестоцвітих явище – розвиток зони відокремлення між зав'яззю і стовпчиком, унаслідок чого останні відпадають від плодів (Bush, 1939; Dorofeyev, 2004a, b). У *Brassicaceae* доволі чисельною є група видів, в яких розвиток розділювальної зони уповільнений, що призводить до запізнілого розкривання плодів – через певний час після дозрівання (*Hesperis*, *Matthiola* W.T. Aiton, *Sperihedium* V.I. Dorof., *Neotorularia* Hedge & J. Leonard, *Velarum* (DC.) Rchb.). У нерозкривних плодах цілої низки родів (*Bunias* L., *Goldbachia* DC., *Isatis* L., *Cardaria* Desv., *Coronopus* Zinn, *Strigosella* Boiss.) розділювальна зона не функціонує. У багатьох хрестоцвітих (понад 40 родів), окрім гетероартрокарпії, спостерігається гетерокарпія. При цьому частина плодів однієї рослини мають зону відокремлення і розкриваються, а в інших – вона не функціонує (*Aethionema* W.T. Aiton, *Heterocarpus fernandesianus* Phil., *Cardamine chenopodiifolia* Pers., *Geococcus pusillus* J.L. Drumm. ex Harvey та ін.) (Voitenko, 1968, 1970, 1989).

Отже, «типовий набір» структурних елементів стручків і стручечків хрестоцвітих – це наявність вторинної перетинки, рамки, стулок і розділювальної зони. Але найхарактерніша особливість *Brassicaceae* s. str., порівняно з двома іншими родинами, – виразна пластичність конструкції плодів, що проявляється на різних етапах їхнього онтоморфогенезу. В результаті цього у хрестоцвітих спостерігаються два структурні типи стручків – мономерикарпії та димерикарпії, два основні способи розвитку стулок (паралельно або перпендикулярно до рамки), декілька варіантів локалізації розділювальної зони, а також дуже різноманітний рельєф поверхні стручків і стручечків. Конструктивна розмаїтість плодів хрестоцвітих доповнюється поширеним у родині явищем редукції, яке може стосуватися одного, кількох або всіх складових елементів їхньої будови. В результаті цих процесів родина *Brassicaceae* s. str. відзначається дуже широким діапазоном варіювання морфологічних ознак стручків і стручечків, що відрізняє її як від *Capparaceae*, так і від *Cleomaceae*.

Насінини (табл. 1). Кількість насінин в одному плоді в усіх родинях варіює від однієї до багатьох (De Candolle, 1821; Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Prantl, 1891; Bush, 1939; Kotov, 1979; Zhou et al., 2001; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Zhang, Tucker,

2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010; Al-Shehbaz, 2010, 2012; Iltis et al., 2011; Ilyinska, 2014). Їхні розмір і форма також мінливі в межах кожної родини. Однак у каперцевих насінини більші, порівняно з двома іншими родинами. В *Atamisquea emarginata* Miers ex Hook. et Arn. вони, наприклад, 3,5–5,0 мм, а в *Capparis versicolor* Griffith і *C. formosana* Hemsley – до 20,0–24,0 мм завдовжки. В кольорі насінин усіх трьох досліджених родин переважають різні відтінки коричневого, нечасто спостерігаються чорний, білий, сірий чи зелений. Також в усіх родинях насінини можуть бути сферичними або дещо стиснутими та продовгуватими. Для каперцевих характерні ниркоподібні насінини з неглибокою щілиною між їхніми сім'ядольним і корінцевим кінцями, а також із саркотестою, арилусом чи трихомами (*Colicodendron martianum* Cornejo, *Crateva*, *Capparis*, *Sarcotocicum* Cornejo & Iltis, *Cynophalla* J. Presl, *Capparidastrum*) (Cornejo, Iltis, 2008a, b; Iltis et al., 2011). Теста насінин у цій родині може бути тонкою та гладенькою або цупкою і крихкою чи виразно скульптурованою, але детально вона досліджена в небагатьох видів (Iltis et al., 2011). Ендосперм наявний у невеликій кількості, дуже зрідка його немає зовсім.

У родині *Cleomaceae* насінини значно дрібніші, ніж у каперцевих, особливо в родах *Peritoma*, *Wislizenia*, *Polanisia* вони всього 0,3–0,9 мм завдовжки. Дещо більші – у видів *Tarenaya* (2,2 мм), *Hemiscola* (2,8 мм), *Cleomella* (3,0 мм), *Cleoserrata* Iltis (3,5 мм) (Tucker, Vanderpool, 2010; Short, 2011; Ilyinska, 2014). Арилус мають насінини тільки в окремих родах (наприклад, *Hemiscola*, *Sarcotocicum*, частина видів *Cleome*), а щілина між їхніми сім'ядольним і корінцевим кінцями значно глибша та зтягнута плівкою, на відміну від таких *Capparaceae* (Sánchez-Acebo, 2005; Cornejo, Iltis, 2008a; Aparadh, Karadge, 2010; Iltis et al., 2011). Доволі часто насінини клеомових мають елайосоми (Short, 2011). Насіннева шкірка (теста) може бути гладенькою або по-різному скульптурованою. Для насінин цієї родини особливо характерна поперечна та поздовжня ребристість тести, виразність якої може відрізняти види одного й того самого роду (Sánchez-Acebo, 2005; Aparadh, Karadge, 2010). Ендосперм незначний або зовсім відсутній.

Види *Brassicaceae* s. str., як і такі клеомових, мають доволі дрібні насінини. Менше 1 мм завдовжки

вони в *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Erophila verna* (L.) Cheval., видів *Rorippa*, дещо більші (2–4 мм) – у родах *Brassica*, *Eruca*, *Matthiola*, *Succowia* Medik., *Isatis*, доволі великі (5–8 мм) у *Fibigia* Medik. та *Lunaria* і, мабуть, одні з найбільших (17 мм завдовжки) в *Megacarpaea* (Vaughan, Whitehouse, 1971; Rodionova, 1982, 1992; Khalik, Van Der Maesen, 2002). Форма насінин може бути сферичною, овальною, стиснуто-овальною, еліпсоїдною і продовгуватою. На відміну від двох інших родин, насінини *Brassicaceae* s. str. не мають арилуса, елайосом чи саркотести. У багатьох (але не в усіх) видів вони можуть бути крилаті або кілюваті чи ослизнюються після зволоження (Pyinska, Nitcenko, 2010a, b; Kasem et al., 2011). Мікроскопічно виділяють сім основних типів поверхні тести, зокрема гладеньку, сітчасту, драбинчасту, ребристу, папілозну, вічкувату та зморшкувату (Vaughan, Whitehouse, 1971). У клітинах тести насінин багатьох видів можуть накопичуватися полісахариди, внаслідок чого вони ослизнюються після зволоження. Як правило, таке явище характерне для видів посушливих екоотопів (Pyinska, Nitcenko, 2010a, b). Ендосперм насінинам *Brassicaceae* s. str. не властивий і може спостерігатися тільки як виняток (*Megacarpaea*) (Rodionova, 1992).

У всіх родин насінини проростають наземно. Підземне проростання відоме тільки у видів роду *Dentaria* L.

Зародки. Зародки каперцевих білі, кремові, жовті чи зелені (табл. 1). У більшості видів вони вигнуті чи дугоподібні, спинкокорінцеві. Краєкорінцеві властиві небагатьом із них, наприклад, зародкам роду *Boscia*. Дуже характерна особливість каперцевих – наявність великих і по-різному складених або закручених сім'ядоль (Pax, 1891; Franceschini, Tressens, 2004; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Cornejo, 2009; Tucker, 2010; Iltis et al., 2011). Окремим видам (*Anisocapparis* Cornejo & Iltis, *Crateva*, *Monilicarpa*) притаманна анізокотилія. Більша сім'ядоля може бути товстою і пристосованою для накопичення крохмалю, а менша – дуже редукованою. Вісь корінець–гіпокотиль конічна та коротка (Zhang, Tucker, 2008a; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Cornejo, 2009; Tucker, 2010; Iltis et al., 2011).

Клеомові мають одноманітніші за будовою зародки, порівняно з каперцевими. У більшості видів вони кремові в різних відтінках, дугоподібні чи ви-

гнуті (повторюють форму насінини) та спинкокорінцеві. Дуже зрідка корінець може розташовуватися в щілині між сім'ядолями (*Pedicellaria*), й тоді такі зародки відносять до краєкорінцевого типу. Сім'ядолі також доволі одноманітні за будовою. Зазвичай вони напівциліндричні, вузькі та продовговаті, з тупими верхівками (Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008b; Takhtajan, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010; Iltis et al., 2011).

У хрестоцвітих зародки також кремові з різними відтінками та зігнуті (спинкокорінцеві чи краєкорінцеві). Прямі (*orthorriza*) спостерігаються тільки у видів роду *Leavenwortia* та *Chorispora stricta* (= *Orthorrhiza persica* Stapf) (De Candolle, 1821; Pax, 1891; Pyinska, Nitcenko, 2011; Al-Shehbaz, 2010, 2012). Сім'ядолі різні за формою та розмірами. До найпоширеніших належать суцільні, рівні та плоскі. У флорі України, наприклад, вони властиві видам 55 родів (Pyinska, Nitcenko, 2011). Дво- або трироздільні належать до дуже рідкісних (*Schizopetalum*, *Lepidium sativum*), як і великі листкоподібні (*Lunaria*). Залежно від конфігурації вони бувають: кондулікватні (*orthoplotal*) – складені та виїмчасті (триба *Brassicaceae*), спіральні закручені (*spirolobal*; *Bunias*, *Erucaria*), двічі складені (*diplecolobal*; *Subularia*, *Heliophila*, *Chamira* та ін.). Зрідка у хрестоцвітих, як і в каперцевих, спостерігається анізокотилія (*Calepina*, *Nasturtium*, *Barbarea*). Вісь корінець–гіпокотиль зародка *Brassicaceae* доволі варіює за довжиною і товщиною, на відміну від двох інших родин.

Отже, насінини всіх трьох родин, які можна розглядати як *Brassicaceae* s. l., мають доволі широкі діапазони прояву більшості ознак їхньої конструкції. Проте для кожної родини характерний свій, особливий, набір структурних складових, як і для плодів цих родин. Так, насінинам каперцевих властиві сферична форма, арилус, саркотеста, добре розвинена насінна шкірка, незначний ендосперм, вигнутий чи дугоподібний спинкокорінцевий зародок зі скрученими сім'ядолями та короткою конічною віссю гіпокотиль–корінець, а також неглибока вільна щілина між їхніми сім'ядольним і корінцевим кінцями.

Насінини клеомових за наявністю арилуса чи елайосом і переважанням сферичної форми зближуються з такими каперцевих, від яких відрізняються виразною та зарослою щілиною між сім'ядольним і корінцевим кінцями, дово-

лі одноманітними за формою (продовгуватими) сім'ядолями та видовженою і тонкою віссю гіпокотиль—корінець.

Хрестоцвітним великою мірою властиві насінини сферичної або більш-менш стиснутої форми, крилаті чи безкрилі, без саркотести, арилуса й ендосперму, із по-різному структурованою тестею, яка може озлизнюватися, зігнуті спинкокорінцеві або краєкорінцеві зародки з плоскими, рівними чи кондуплікатними сім'ядолями та мінливою довжиною вісі гіпокотиль—корінець.

Порівняння даних, наведених у табл. 1, показує, що між трьома дослідженими родинами майже відсутні апоморфні ознаки плодів і насінин. До них можна віднести тільки рамку (replum), яка відрізняє плоди *Brassicaceae* s. str. і *Cleomaceae* від таких *Capparaceae*, перетинку, що спостерігається лише в *Brassicaceae* s. str., та, можливо, дугоподібно вигнутий зародок, наявний у *Cleomaceae* та *Capparaceae* і відсутній у хрестоцвітих. Щоправда, конфігурація зародка вивчена далеко не в усіх видів цих родин. Усі інші досліджені ознаки плодів і насінин у цих родинях перекриваються. Різниця між родинами полягає в розвитку певного комплексу переважаючих проявів тієї чи іншої структурної особливості плодів і насінин. Отже, кожна сучасна родина відрізняється від іншої не унікальними, а сукупністю найбільш поширених, типових, ознак плодів і насінин, що сформувалися в процесі їхнього історичного розвитку. Як показало наше дослідження, таке явище характерне не тільки для плодів чи насінин, а й для суцвіть, квіток і вегетативних органів рослин (Pyinska, 2015a, b).

Історичні тенденції розвитку плоду та насінин *Brassicaceae* s. l. пов'язані, безумовно, з основним напрямом їхньої еволюції у покритонасінних. Стосовно останніх припускають, зокрема, що первинні покритонасінні мали сухі плоди, а інтенсивний розвиток і диверсифікація соковитих плодів пов'язані з початком Третинного періоду, коли оптимізувалася температура і зросла вологість субстрату та повітря. Саме тоді почали формуватися тропічні ліси, з одного боку, а з другого — розпочалася радіація птахів і ссавців, які, живлячись такими плодами, сприяли їхньому розповсюдженню (Takhtajan, 1964; Eriksson et al., 2000; Eriksson et al., 2000; Tiffney, 2004; Eriksson, 2008; Lorts et al., 2008). Деякі автори (Lorts et al., 2008) подальшу еволюцію сухих розкривних і нерозкривних плодів

пов'язують із відкритими ектопами різноманітних незаліснених територій, де важливим агентом розсіювання плодів чи насінин міг бути вітер. На користь такої гіпотези свідчить, на думку цих дослідників, той факт, що серед сучасних трав'яних рослин рівнин, прерій, степів і пустель переважають такі, що мають сухі плоди, тоді як у тропічних лісах численні види із соковитими плодами (Lorts et al., 2008).

Отже, можна припустити, що анцесторний тип *Brassicaceae* s. l. мав сухі плоди, які в процесі його історичного розвитку еволюціонували в трьох основних напрямках — константно-термофільному (переважно в межах тропіків, *Capparaceae*), ксерофільному (сезонно-сухі ектопи субтропічної і тропічної зон, *Cleomaceae*) та ксеро-криофільному (різноманітні біотопи зони континентального клімату, *Brassicaceae* s. str.).

У першому випадку відбулося розростання тканин мезо- та(чи) ендокарпії і формування соковитого плоду (*Capparaceae*), що можна розглядати як пізню пролонгацію (Takhtajan, 1964, 1991). Цікаво, що такі плоди характерні для видів цієї родини як у Старому, так і в Новому Світі. Наприклад, із 18 родів неотропічних каперцевих види 13 з них мають соковиті плоди (Cornejo, 2009).

Адаптація сухого первинного плоду до сезонно-посушливих умов існування в тропічно-субтропічному кліматі (*Cleomaceae*) не призвела до радикальних структурних модифікацій його конструкції. Основні зміни полягали в редукції розміру плоду, склерифікації клітин різних тканин і як наслідок, можливо, — в розвитку рамки, удосконаленні способів розсіювання насінин (окремо, разом із цілим плодом чи його частиною).

Найбільш конструктивно вагомим виявився крио-ксерофільний напрям історичного розвитку, пов'язаний з освоєнням ектопів континентального клімату (*Brassicaceae* s. str.), що зумовило також зміну агентів розповсюдження плодів і насінин. Цей еволюційний напрям супроводжувався значним урізноманітненням будови плоду шляхом збільшення еволюційної пластичності різних його структурних елементів. До найпоширеніших можна віднести проліферацію мезокарпії (медільна девіація), внаслідок чого сформувався новий унікальний тип плоду, димерикарпій, значну диверсифікацію способів локалізації розділювальної зони, а також нерівномірний ріст і розвиток

екзокарпію (термінальна девіація), що зумовило розмаїтість рельєфу поверхні плодів, зокрема формування крилатих чи кілюватих стулок. Поповнює спектр структурних перебудов плоду зменшення його розміру (в хрестоцвітих більш поширене, порівняно з двома іншими родинами) та редукція (часткова або повна) перетинки. Заслуговує на увагу розвиток у *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str. подібних за конструкцією вузькоперетинчастих плодів із стиснутими перпендикулярно рамці стулками, які можуть зростатися між собою. У першій родині такі плоди властиві лише двом родам (*Wislizenia*, *Oxystylis*), а в другій – характерні для багатьох. Щоправда, зростання стулок – дуже рідкісне явище хрестоцвітих і спостерігається тільки у видів трьох родів – *Biscutella*, *Megacarpa* та *Cremolobus*. Такий розвиток подібної структури плодів у двох родинях корелює із більшою подібністю їхньої екологічної приуроченості, порівняно із такою у *Capparaceae*, і є прикладом вторинного, конвергентного, елементу еволюції названих родин.

У родині *Brassicaceae* s. str. заслуговує на увагу і той факт, що в багатьох видів із вузькоперетинчастими плодами спостерігається кореляція між розвитком таких плодів і формуванням моносиметричних віночків їхніх квіток (Busch, Zachgo, 2007; Busch et al., 2012; Savriama et al., 2012). Це дає підставу припустити, що вузькоперетинчасті стручки та стручечки, як і зигоморфні квітки, в цій родині є вторинними.

Історичні тенденції розвитку насінин *Brassicaceae* s. l., зокрема зародків, узгоджуються з відповідними напрямками структурних перебудов плодів цієї групи рослин. Спостерігається, зокрема, чітка історична тенденція до зменшення розміру насінин. Виразної редукції зазнала також насінна шкірка (теста) внаслідок термінальної абрєвіації, в результаті чого насінини *Brassicaceae* s. str. втратили ендосперм, саркотесу, арилус та елайосоми, які часто притаманні таким у *Capparaceae* (значною мірою) та *Cleomaceae*. Можна припустити, що розвинені крило чи кіль навколо насінин багатьох видів хрестоцвітих – це «залишки» саркотести каперцевих.

Структурно-еволюційні зміни будови насінин, як і плодів загалом, обумовлені комплексом чинників, серед яких важливе місце належить адаптації до різних способів дисемінації. Якщо для каперцевих і клеомових характерні міркеохорія чи інший

тип «активної» зоохорії (корелює із соковитими плодами в каперцевих), то хрестоцвітим властиві анемохорія (завдяки дуже дрібним, легким і крилатим насінинам) і «пасивна» зоохорія (прилипання ослизливих насінин). Клеомові у цьому плані займають проміжне положення – вони мають сухі плоди як хрестоцвіті, але за особливостями будови насінин (ніркоподібна форма, наявність арилуса чи елайосом, дугоподібний зародок) більше подібні до каперцевих.

Адаптація до існування в континентальному кліматі обумовила, можливо, підземний спосіб проростання насінин, що спостерігається (щоправда, зрідка – *Dentaria*) у *Brassicaceae* s. str., однак такий спосіб невідомий у двох інших субтропічно-тропічних родинях. З історичного погляду привертає увагу і той факт, що в усіх трьох досліджуваних родинях (або *Brassicaceae* s. l.) типовими є спинкокорінцеві зародки. Причому в каперцевих і клеомових вони переважають, тоді як у хрестоцвітих спостерігаються часто поряд із краєкорінцевими. Отже, можна припустити, що анцесторний тип *Brassicaceae* s. str. мав саме спинкокорінцевий зародок. Конфігурація сім'ядоль великою мірою обумовлена, мабуть, ступенем склеренхіматизації насінної шкірки або плодів (особливо у хрестоцвітих). Можливо, тому насінинам каперцевих (особливо із саркотестою і здерев'янілим ендокордом, що разом формує товсту та тверду насінну шкірку) властиві по-різному скручені сім'ядолі, а таким більшості хрестоцвітих із тонкою тестою – плоскі та рівні або кондулікати. Прояв іншої конфігурації сім'ядольних листків у *Brassicaceae* s. str. є рідкісним. Вони притаманні зазвичай поодиноким видам або їхнім невеликим групам. Певною мірою сукулентні (напівциліндричні) та достатньо одноманітні за формою сім'ядолі клеомових можуть бути свідченням дуже давньої адаптації видів цієї родини до існування як у посушливих, так і в доволі засолених біотопах. Подібні за консистенцією сім'ядолі мають і деякі хрестоцвіті (*Brassica*, *Cakile*, *Neslia* тощо); це можна розглядати як ще один доказ паралельного еволюційного розвитку *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str.

Узагальнення даних про діапазон варіювання морфологічних ознак плодів і насінин, наведених у цій статті, та відповідних показників щодо вегетативних органів рослин, суцвіття і квіток (Пуїнська, 2015а, б), дає змогу визначити комплекс структурно-морфологічних рис гіпотетичного анцестор-

ного типу *Brassicaceae* s. l. і розглянути ймовірні основні еволюційні напрями його трансформації, а також оцінити загальний характер історичного розвитку *Brassicaceae* s. str. Дуже вірогідно, що первинним типом *Brassicaceae* s. l. були деревні рослини з ортотропними пагонами, одноманітними на одній рослині вічнозеленими простими листками, простими, рацемозними, малоквітковими суцвіттями, великими актиноморфними квітками з непостійним числом чашолистків і пелюсток, видовженим квітколожем та мінливою кількістю елементів андроцею і гінецею, а також сухими нерозкривними плодами з відсутніми рамкою, стулками та розділювальною зоною, численними та доволі крупними, більш-менш сферичними насінинами, що мали дугоподібно вигнутий спинкокорінцевий зародок. Подальша еволюція первинного типу *Brassicaceae* s. l. відбувалася, як зазначалося вище, у трьох основних напрямках: константно-термофільному (тропічна зона), ксерофільному (сезонно-посушлива зона тропіків і субтропіків) та крио-ксерофільному (біотопи зони континентального клімату), в результаті чого сформувалися три сучасні родини: *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str.). Зважаючи на ступінь філогенетичної спорідненості названих трьох родин, доведена молекулярно-біологічними дослідженнями, можна виділити основні напрями спеціалізації окремих структур вегетативних органів рослин, суцвіття, квіток, плодів і насінин у межах *Brassicaceae* s. l. (табл. 2).

Загальний характер еволюції *Brassicaceae* s. str. досліджували багато авторів (De Candolle, 1821; K. Prantl, 1891; Hayek, 1911; Schulz, 1936; Dvořák, 1971, 1972, 1973; Takhtajan, 1966, 1987; Avetisian, 1983, 1990; Dorofeyev, 2004a; та ін.). Визначено основні напрями історичної трансформації майже 20 морфологічних ознак. Наведений комплекс структурно-морфологічних рис гіпотетичного анцесторного типу *Brassicaceae* s. l. і досліджені ймовірні основні еволюційні шляхи зміни його складових дають змогу переглянути еволюційно-морфологічні ряди, які використовують як критерії примітивності або спеціалізації тих чи інших структур хрестоцвітих. Можна вважати, що первинні *Brassicaceae* s. str. належали до деревних, а не трав'яних рослин. Пристосування до холодних або посушливих умов існування позначилося насамперед на специфіці функціонування меристем — зменшувало тривалість і змінювало характер їхньої

діяльності, а також прискорювало перехід від вегетативної фази розвитку до генеративної. Внаслідок цього скорочувалася тривалість вегетації рослин, зменшувалася здерев'яніла їхня частина та формувалися кущі, напівкущики, трав'яні полікарпіки, монокарпіки тощо, часто розвивалися плагіотропні пагони та гетероморфні листки. Головно високі температури призвели, мабуть, до формування уривчастого способу функціонування меристеми, що спричинило нерівномірне розростання перикарпу, внаслідок чого утворювалися крилаті плоди або такі з різноманітними виростами. Формування димерикарпіїв хрестоцвітих шляхом розростання мезокарпу також є наслідком такого процесу. Так само можна припустити, що ксерофілізація умов існування обумовила склеренхіматизацію клітин плацентарної ділянки плодів, унаслідок чого сформувалася рамка (perlum). Редукційного розвитку зазнали й інші структурні елементи рослин — приквітки, квітки та їхні складові, плоди (короткі), насінини (без насінних додатків, дрібні). Спрощення будови та стабілізація основних конструктивних елементів квітки обумовлені і переходом анцесторного типу хрестоцвітих від зоо- до анемохорії, що, можливо, стимулювало розвиток у плодах розділювальної зони, втрату насінинами арилуса, елайосом, інших додатків, а також зменшення їхнього розміру та компактніше розташування зародка (дугоподібний проти зігнутого із сім'ядолями, що прилягають до корінця).

Таким чином, широкий діапазон прояву морфологічних ознак не тільки плоду та насінин, а й певною мірою — квіток, суцвіть і вегетативних органів рослин сучасної родини хрестоцвітих (*Brassicaceae* s. str.) сформувався в результаті освоєння анцесторним типом *Brassicaceae* s. l. дуже різноманітних крио-ксерофільних екоотопів зони континентального клімату.

Паралельне освоєння різними групами хрестоцвітих подібних за екологією біотопів призвело до формування на основі одного анцесторного типу великої кількості плезіоморфних ознак, що властиві як вегетативним, так і генеративним органам рослини (плоду, насінинам, квітці, суцвіттю).

Висновки

Для *Brassicaceae* s. l. характерні широкі спектри морфологічних ознак плодів і насінин, які в межах *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str.

Таблиця 2. Основні напрями еволюції морфологічних ознак вегетативних і генеративних органів *Brassicaceae* s. l.

Table 2. The general evolutionary trends of morphological characters of vegetative and generative organs in *Brassicaceae* s. l.

Тривалість вегетації: вічнозелені → сезоннозелені → постійнозелені
Цвітіння: нічне → вечірне → денне
Опушення: прості волоски: багатоклітинні → одноклітинні; залозисті трихоми: відсутні → наявні
Життєві форми: дерева → кущі (ортотропні → виткі) → трав'яні полікарпіки → монокарпіки → однорічники
Пагони: ортотропні → плагіотропні
Листки: мономорфні (прості → складні) → диморфні
Гетерофілія: відсутня → наявна
Суцвіття: рацемозне: просте → складне → складене; малоквіткове → багатоквіткове; малоквіткове → квітки поодинокі
Квітки: великі → дрібні; актиноморфні → зигоморфні; із мінливим числом елементів (чашолистків, пелюсток, тичинок, карпел) → із фіксованим числом елементів; з подвійною оцвітиною → із редукованими пелюстками
Чашолистки: диморфні → мономорфні
Квітколоже: видовжене → плоске
Нектарні структури: нектарний диск → нектарне кільце → фрагментарні нектарники
Андрофор: наявний → відсутній
Гінофор: розвинений → відсутній
Зав'язь: багато-двогнізда → одногнізда → псевдодвогнізда
Стовпчик: відсутній → розвинений → редукований
Запилення: алогамія (протогінія, протандрія) → автогамія → клейстогамія
Плоди: видовжені → короткі
Перикарп: склеренхімний → паренхімний → склеренхімний; тонкий → товстий → здерев'янілий; однорідний за структурою → потовщений → нерівномірно розрослий із різноманітними виростами
Рамка: відсутня → розвинена
Розділювальна зона: відсутня → розвинена; локалізована: одноманітно → різноманітно
Стулки: відсутні → наявні
Насінини: багато → декілька → одна; великі → дрібні; із додатками (арилус, саркотеста, елайосоми) → без додатків
Теста: товста → здерев'яніла → тонка
Зародок: вигнутий → складчастий → зігнутий → прямий; спинкокорінцевий → краскорінцевий

частково перекриваються. Апоморфні ознаки в структурі останніх є рідкісними. До них належать рамка (replum; відрізняє плоди *Brassicaceae* s. str. і *Cleomaceae* від таких *Capparaceae*), перетинка (septum; спостерігається тільки у плодах *Brassicaceae* s. str.) та, можливо, дугоподібний зародок (наявний у *Cleomaceae* та *Capparaceae* і відсутній у хрестоцвітих). Інші особливості конструкції плодів і насінин належать до плезіоморфних ознак.

Кожна родина відзначається не тільки апоморфними ознаками, а й своєрідним поєднанням комплексів найбільше поширених і рідкісних структурних елементів плодів і насінин. У родині *Capparaceae* до перших належать ягодоподібні плоди з паренхімним (соковитим) перикарпом, неструктурованим одноманітним шкірястим екзокарпом, відсутньою (нерозкривні плоди) або фрагментарно розвиненою розділювальною зоною, а також ниркоподібні чи сферичні насінини з арилусом, саркотестєю чи трихомами, добре розвиненою твердою насінною шкіркою, вигнутим спинкокорінцевим зародком зі скрученими сім'ядолями та короткою кінчною віссю гіпокотиль—корінець, а також із вільною щілиною між сім'ядольним і корінцевим кінцями. Рідкісні структурні елементи — це склеренхімний (сухий) перикарп, товстий екзокарп, ефемерна вторинна перетинка та краскорінцеві зародки.

Родина *Cleomaceae* відзначається виразним переважанням видовжених капсулярних плодів із рамкою та стулками, паралельними рамці, склерифікованим сухим перикарпом та одноманітною локалізацією розділювальної зони, а насінини — підково- чи ниркоподібною формами, переважанням елайосом, скульптурованою або ребристою (поперечною і повздовжньою) тестєю, спинкокорінцевим зародком із одноманітними за формою сім'ядолями та видовженою і тонкою віссю гіпокотиль—корінець, вільною чи зарослою щілиною між сім'ядольним і корінцевим кінцями та відсутньою анізокотилією. До рідкісних ознак належать: короткі стручечкоподібні коробочки з майже напівсферичними або горбистими стулками, плоди з відсутньою або модифікованою рамкою, а також відсутність розділювальної зони.

Найхарактерніша особливість плодів *Brassicaceae* s. str. — виразна пластичність їхньої конструкції, яка доповнюється дуже поширеним у родині явищем редукції, в результаті чого у хрестоцвітих спосте-

рігаються два структурні типи стручків – моно- та димерикарпії, два основні способи розвитку стулок (паралельно або перпендикулярно рамці), декілька варіантів локалізації розділювальної зони, наявність не тільки рамки, а й перетинки, рівномірний або уривчастий ріст і розвиток екзокарпії, що зумовлює дуже різноманітний рельєф поверхні плодів, зокрема формування крилатих чи кілюватих стулок. Крилатим чи безкрилим насінинам хрестоцвітних найчастіше властиві: сферична або більш-менш стиснута форма, відсутність саркотести, арилуса й ендосперму, по-різному структурована теста, яка може ослизнюватися, декілька типів зародків із різноманітно орієнтованими сім'ядолями та мінливою довжиною вісі гіпокотиль–корінець.

Головні еволюційні тенденції трансформації елементів структури генеративних і вегетативних органів рослин обумовлені адаптивним розвитком анцесторного типу *Brassicaceae* s. l. у трьох основних напрямках – константно-термофільному (переважно тропіки, *Capparaceae*), термо-ксерофільному (сезонно-сухі екотопи субтропіків і тропіків, *Cleomaceae*) та кріо-ксерофільному (різноманітні біотопи зони континентального клімату, *Brassicaceae* s. str.).

Радіація анцесторного типу *Brassicaceae* s. l. в регіони сезонного клімату обумовила, можливо, перехід від зоо- до анемохорії і була, мабуть, провідним фактором розвитку уривчастого способу функціонування меристем, а також спричинила редукцію різноманітних структурних елементів рослин, що врешті-решт призвело до формування окремої родини *Brassicaceae* s. str.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Al-Shehbaz I.A. et al. *Brassicaceae* Burnett. In: *Flora of North America north of Mexico*. N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010, vol. 7, pp. 224–746, available at: <http://www.eFloras.org>.
- Al-Shehbaz I.A., Milliken W., Klitgard B., Baracat A. Neotropical *Brassicaceae*. In: *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics*. (2009 onwards), 2012, available at: <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Brassicaceae.htm>.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). An ordinal classification for the families of flowering plants, *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1998, **85**(4): 531–553.
- Angiosperm Phylogeny Group II (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II, *Bot. J. Linnean Soc.*, 2003, **141**(4): 399–436.
- Angiosperm Phylogeny Group III (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III, *Bot. J. Linnean Soc.*, 2009, **161**(2): 105–121.
- Aparadh V.T., Karadge B.A. Seed ornamentation studies in some *Cleome* species, *Bioinfolet*, 2010, **7**(1): 73–76.
- Artiushenko Z.T., Fedorov A.I.A. *Atlas po opisatelnoi morfologii vysshikh rastenii. Plod*, Leningrad: Nauka, 1986, 392 pp. [Артиушенко З.Т., Федоров Ал.А. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод*. – Л.: Наука, 1986. – 392 с.].
- Avetisian V.E. *Botan. J.*, 1983, **68**(10): 1297–1305. [Аветисян В.Е. Система семейства *Brassicaceae* // *Ботан. журн.* – 1983. – **68**(10). – С. 1297–1305].
- Avetisian V.E. *Botan. J.*, 1990, **75**(7): 1029–1032. [Аветисян В.Е. Обзор системы сем. *Brassicaceae* флоры Кавказа // *Ботан. журн.* – 1990. – **75**(7). – С. 1029–1032].
- Avino M., Kramer E.M., Donohue K., Hammel A.J., Hall J.C. Understanding the basis of a novel fruit type in *Brassicaceae*: conservation and deviation in expression patterns of six genes, *EvoDevo*, 2012, **3**(1): 20–24.
- Ball P.W., Heywood V.H., Akeroyd J.R. *Cruciferae*. In: *Flora Europaea*. Ed. 2. Eds T.G. Tutin, N.A. Burges, A.O. Chater et al., Cambridge: Univ. Press, 1993, vol. 1, pp. 313–417.
- Bentham G., Hooker J.D. *Genera plantarum*, London: Reeve et Company, 1862, vol. 1, 454 pp.
- Brückner C. Clarification of the carpel number in *Papaverales*, *Capparales*, and *Berberidaceae*, *Bot. Rev.*, 2000, **66**(2): 307.
- Busch A., Horn S., Mühlhausen A., Mummenhoff K., Zachgo S. Corolla monosymmetry: evolution of a morphological novelty in the *Brassicaceae* family, *Mol. Biol. Evol.*, 2012, **29**(4): 1241–1254.
- Busch A., Zachgo S. Control of corolla monosymmetry in the *Brassicaceae*: *Iberis amara*, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 2007, **104**(42): 1614–1619.
- Bush N.A. *Cruciferae*. In: *Flora Sibiri i Dalnego Vostoka*, Petrograd: 1-ia Gos. typogr., 1919, вып. 3, pp. 177–272. [Буш Н.А. *Cruciferae* Juss. // *Флора Сибири и Дальнего Востока*. – Петроград: 1-я Гос. типогр., 1919. – Вып. 2. – С. 177–272].
- Bush N.A. *Cruciferae* Juss. In: *Flora SSSR (Flora URSS)*, Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1939, vol. 8, pp. 14–606. [Буш Н.А. *Cruciferae* Juss. // *Флора СССР*. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 8. – С. 14–606].
- Cornejo X., Iltis H.H. Two new genera of *Capparaceae*: *Sarcotoxicum* and *Mesocapparis* stat. nov., and the reinstatement of *Neocalyptocalyx*, *Harvard Pap. Bot.*, 2008a, **13**(1): 103–116.
- Cornejo X., Iltis H.H. The reinstatement of *Capparidastrium* (*Capparaceae*), *Harvard Pap. Bot.*, 2008b, **13**(2): 229–236.
- Cornejo X., Milliken W., Klitgard B., Baracat A. Neotropical *Capparaceae*. In: *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics* (2009 onwards), 2009, available at: <http://www.kew.org>.

- org/science/tropamerica/neotropikey/families/Capparaceae.htm.
- De Candolle A.P. *Regni vegetabilis Systema naturale*, Parisiis, 1821, vol. 2, 745 pp.
- Dorofeyev V.I. *Krestotsvetnye (Cruciferae Juss.) Evropeiskoi Rossii i Severnogo Kavkaza*: Dr. Sci. Diss. Abstract, St. Petersburg, 2004a, 32 pp. [Дорофеев В.И. *Крестоцветные (Cruciferae Juss.) Европейской России и Северного Кавказа*: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.05. «Ботаника». – СПб., 2004а. – 32 с.].
- Dorofeyev V.I. *Turczaninowia*, 2004b, 7(3): 76–87. [Дорофеев В.И. Плоды крестоцветных: разнообразие, строение, классификация, происхождение // *Turczaninowia*. – 2004b. – 7(3). – С. 76–87].
- Dvořák F. On the evolutionary relationship in the family *Brassicaceae*, *Feddes Repert.*, 1971, 82(5): 357–372.
- Dvořák F. Study of the characters of the genus *Malcolmia* R. Br. in Aiton. Part 3, *Feddes Repert.*, 1972, 83(4): 265–273.
- Dvořák F. Study of the characters of the genus *Malcolmia* R. Br. in Aiton. Part 4, *Feddes Repert.*, 1973, 84(4): 315–325.
- Eriksson O. Evolution of seed size and biotic seed dispersal in angiosperms: paleoecological and neocological evidence, *Int. J. Plant Sci.*, 2008, 169(7): 863–870.
- Eriksson O., Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. Seed size, and dispersal systems of Early Cretaceous angiosperms from Famalicão, Portugal, *Int. J. Plant Sci.*, 2000, 161(2): 319–329.
- Eriksson O., Friis E.M., Löfgren P. Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the Early Cretaceous to the Late Tertiary, *Amer. Naturalist*, 2000, 156(1): 47–58.
- Franceschini M.C., Tressens S.G. Morphology of fruits, seeds and embryos of Argentinian *Capparis* L. (*Capparaceae*), *Bot. J. Linnean Soc.*, 2004, 145(2): 209–218.
- Girin T., Stephenson P., Goldsack C.M., Kempin S.A., Perez A., Pires N., Sparrow P.A., Wood T.A., Yanofsky M.F., Østergaard L. *Brassicaceae* indehiscent genes specify valve margin cell fate and repress replum formation, *Plant J.*, 2010, 63(2): 329–338.
- Gladis T., Hammer K. Die ebener *Brassica*-Kollektion: *Brassica napus*, *B. nigra* und *B. rapa*, *Feddes Repert.*, 1992, 103: 469–507.
- Hall J.C., Sytsma K.J., Iltis H.H. Phylogeny of *Capparaceae* and *Brassicaceae* based on chloroplast sequence data, *Amer. J. Bot.*, 2002, 89(11): 1826–1842.
- Hall J.C., Tisdale T.E., Donohue K., Kramer E.M. Developmental basis of an anatomical novelty: heteroarthrocarpy in *Cakile lanceolata* and *Erucaria erucarioides* (*Brassicaceae*), *Int. J. Plant Sci.*, 2006, 167(4): 771–789.
- Hayek A. Entwurf eines *Cruciferens*-Systems auf phylogenetischer Grundlage, *Beih. Bot. Centr.*, 1911, 27(1), H. 2: 127–335.
- Hedge I. *Cruciferae*. In: *Flora of Turkey*. Ed. P.H. Davis, Edinburgh: Univ. Press, 1965, pp. 248–495.
- Hedge I., Rechinger K.H. *Cruciferae*. In: *Flora Iranica*. Ed. K.H. Rechinger, Graz: Acad. Druck- u. Verlagsanstalt, 1968, pp. 1–373.
- Hegi G. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. 3 Aufl. Hrsg. W. Schultze-Motel, Berlin; Hamburg: Parey, 1986, Bd. 4, Hf. 1, 598 ss.
- Ijinska A.P. *Ukr. Bot. J.*, 2013a, 70(2): 168–177. [Льїнська А.П. Структурна різноманітність плодів видів родини *Brassicaceae* флори України // *Укр. ботан. журн.* – 2013а. – 70(2). – С. 168–177].
- Ijinska A.P. *Ukr. Bot. J.*, 2013b, 70(4): 467–478. [Льїнська А.П. Сучасні підходи до класифікації плодів *Brassicaceae* (на прикладі видів флори України) // *Укр. ботан. журн.* – 2013b. – 70(4). – С. 467–478].
- Ijinska A.P. *Ukr. Bot. J.*, 2014, 71(1): 29–35. [Льїнська А.П. Родина *Cleomaceae* у флорі України // *Укр. ботан. журн.* – 2014. – 71(1). – С. 29–35].
- Ijinska A.P. *Ukr. Bot. J.*, 2015a, 72(1): 8–18. [Льїнська А.П. Спектри морфологічних ознак *Brassicaceae* s. l.: вегетативні органи рослин // *Укр. ботан. журн.* – 2015а. – 72(1). – С. 8–18].
- Ijinska A.P. *Ukr. Bot. J.*, 2015b, 72(2): 122–134. [Льїнська А.П. Спектри морфологічних ознак *Brassicaceae* s. l.: суцвіття, квітка // *Укр. ботан. журн.* – 2015b. – 72(2). – С. 122–134].
- Ijinska A.P., Nitsenko L.M. *Ukr. Bot. J.*, 2010a, 67(2): 237–247. [Льїнська А.П., Ниценко Л.М. Реакція на зволоження насінин видів надтриби *Brassicidinae* V. Avet. (*Brassicaceae*) флори України // *Укр. ботан. журн.* – 2010а. – 67(2). – С. 237–247].
- Ijinska A.P., Nitsenko L.M. *Ukr. Bot. J.*, 2010b, 67(3): 381–397. [Льїнська А.П., Ниценко Л.М. Реакція на зволоження насінин видів надтриби *Sisimbriidinae* V. Avet. (*Brassicaceae*) флори України // *Укр. ботан. журн.* – 2010b. – 67(3). – С. 381–397].
- Ijinska A.P., Nitsenko L.M. *Ukr. Bot. J.*, 2011, 68(4): 560–569. [Льїнська А.П., Ниценко Л.М. Будова зародка видів родини *Brassicaceae* флори України // *Укр. ботан. журн.* – 2011. – 68(4). – С. 560–569].
- Iltis H.H., Hall J.C., Cochrane T.S., Sytsma K.J. Studies in the *Cleomaceae*. I. On the separate recognition of *Capparaceae*, *Cleomaceae*, and *Brassicaceae*, *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 2011, 98(1): 28–36.
- Kasem W.T., Ghareeb A., Marwa E. Seed morphology and seed coat sculpturing of 32 taxa of family *Brassicaceae*, *J. Am. Sci.*, 2011, 7(2): 166–178.
- Kers L.E. *Capparaceae*. In: *The families and genera of flowering plants*. Eds K. Kubitzki, C. Bayer, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2003, vol. 5, pp. 36–56.
- Khalik K.A., Van der Maesen L.J.G. Seed morphology of some tribes of *Brassicaceae* (implications for taxonomy and species identification for the flora of Egypt), *Blumea*, 2002, 47(2): 363–383.
- Kotov M.I. *Brassicaceae* Burnett. In: *Flora Evropeyskoy chasti SSSR (Flora Partis Europae URSS)*, Leningrad: Nauka, 1979, vol. 4, pp. 30–148. [Котов М.И. *Brassicaceae* Burnett // *Флора Европейской части СССР*. – Л.: Наука, 1979. – Т. 4. – С. 30–148].

- Lorts C.M., Briggeman T., Sang T. Evolution of fruit types and seed dispersal: A phylogenetic and ecological snapshot, *J. Syst. Evol.*, 2008, **46**(3): 396–404.
- Nahar M.A.U., Ishida T., Smyth D.R., Tasaka M., Aida M. Control carpel margin development in *Arabidopsis thaliana*, *Plant. Cell Phys.*, 2012, **53**(6): 1134–1143.
- Pax F. *Capparidaceae*. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds A. Engler, K. Prantl, Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1891, Teil 3, Abt. 2, S. 209–236.
- Podkolzyna V.E. *Botan. J.*, 1974, **59**(5): 688–691. [Подколзина В.Е. Явление многотворчатости плода у видов *Brassica* // *Ботан. журн.* – 1974. – **59**(5). – С. 688–691].
- Prantl K. *Cruciferae*. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds A. Engler, K. Prantl, Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1891, Teil 3, Abt. 2, S. 145–206.
- Rodionova G.B. Polozhenie krestotcvetnykh i rodstvennykh semeistv v sisteme pokrytosemennykh po dannym embriologii. In: *Filogeniia vyssh. rasteniy*, Moscow: Nauka, 1982, pp. 110–111. [Родионова Г.Б. Положение крестоцветных и родственных семейств в системе покрытосеменных по данным эмбриологии // *Филогенія вищих рослин*. – М.: Наука, 1982. – С. 110–111].
- Rodionova G.B. *Brassicaceae*. In: *Sravnitelnaia anatomiia semian*. Ed. A.L. Takhtajan, St. Petersburg: Nauka, 1992, vol. 4, pp. 191–201. [Родионова Г.Б. *Brassicaceae* // *Сравнительная анатомия семян* / Ред. А.Л. Тахтаджян. – СПб.: Наука, 1992. – Т. 4. – С. 191–201].
- Ruiz-Zapata T. Los generos de las plantas de la familia *Capparidaceae* de Venezuela, *BioLlania*, 1997, **13**: 33–46.
- Ruiz-Zapata T. *Cleome* L. (*Capparaceae*) en el Estado Aragua, Venezuela, *Acta Bot. Venez.*, 2006, **29**(2): 315–334.
- Sánchez-Acebo L. A phylogenetic study of the New World *Cleome* L. (*Brassicaceae*, *Cleomoideae*), *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 2005, **92**(2): 179–201.
- Savriama Y., Gómez J.M., Perfectti F., Klingenberg C.P. Geometric morphometrics of corolla shape: dissecting components of symmetric and asymmetric variation in *Erysimum mediohispanicum* (*Brassicaceae*), *New Phytol.*, 2012, **196**(3): 945–954.
- Schulz O.E. *Cruciferae*. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds A. Engler, H. Harms, Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1936, Aufl. 2, Band 17, S. 227–658.
- Short P.S. *Capparaceae*. In: *Flora of the Darwin Region*. Eds P.S. Short, I.D. Cowie, 2011, vol. 1, pp. 1–24.
- Solms-Laubach H. (Graf zu). *Cruciferenstudien*. In: *Capsella Meegeri* Solms, eine neu entstandene Form der deutschen Flora, *Bot. Zeitung*, 1900, **58**: 167–190.
- Takhtajan A.L. *Osnovy evoliutsionnoi morfologii pokrytosemennykh*, Moscow; Leningrad: Nauka, 1964, 237 pp. [Тахтаджян А.Л. *Основы эволюционной морфологии покрытосеменных*. – М.; Л.: Наука, 1964. – 237 с.].
- Takhtajan A.L. *Sistema i filogeniya tsvetkovykh rastenii*, Moscow; Leningrad: Nauka, 1966, 611 pp. [Тахтаджян А.Л. *Система и филогенія цветковых растений*. – М.; Л.: Наука, 1966. – 611 с.].
- Takhtajan A.L. *Sistema magnoliofitov*, Leningrad: Nauka, 1987, 439 pp. [Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.].
- Takhtajan A. *Evolutionary trends in flowering plants*, New York: Columbia Univ. Press, 1991, 241 pp.
- Takhtajan A. *Flowering plants*. Ed. 2 [New York]: Springer, 2009, 906 pp.
- Tiffney B.H. Vertebrate dispersal of seed plants through time, *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2004, **35**: 1–29. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132535
- Toelken H.R. *Capparaceae*. In: *Flora of South Australia*. Ed. 4. Eds J.P. Jessop, H.R. Toelken, Adelaide: South Australian Cover. Print. Division, 1986, vol. 1, pp. 373–375.
- Tucker G.C. *Capparaceae*. In: *Flora of North America north of Mexico*. Edit. comm., N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010, vol. 7, pp. 194–198.
- Tucker G.C., Milliken W., Klitgard B., Baracat A. Neotropical *Cleomaceae*. In: *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics*. (2009 onwards), 2009, available at: <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Cleomaceae.htm>.
- Tucker G.C., Vanderpool S.S. *Cleomaceae*. In: *Flora of North America north of Mexico*. N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010, vol. 7, pp. 199–223.
- Vaughan J.G., Whitehouse J.M. Seed structure and the taxonomy of the *Cruciferae*, *Bot. J. Linn. Soc.*, 1971, **64**(4): 383–409.
- Voitenko V.F. *Botan. J.*, 1968, **53**(10): 1428–1439. [Войтенко В.Ф. Формы гетерокарпии в сем. *Brassicaceae* Burnett и их эволюционная оценка // *Ботан. журн.* – 1968. – **53** (10). – С. 1428–1439].
- Voitenko V.F. *Biull. MOIP*, 1970, **75**(3): 77–84. [Войтенко В.Ф. Эколого-географический и филогенетический анализ гетерокарпии в пределах семейства крестоцветных // *Бюлл. МОИП*. – 1970. – **75**(3). – С. 77–84].
- Voitenko V.F. *Botan. J.*, 1989, **74**(3): 281–197. [Войтенко В.Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология // *Ботан. журн.* – 1989. – **74**(3). – С. 281–197].
- Zhang M., Tucker G.C. *Cleomaceae*. In: *Flora of China*. Eds C.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong, Beijing: Sc. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press., 2008a, vol. 7, pp. 429–432.
- Zhang M., Tucker G.C. *Capparaceae*. In: *Flora of China*. Eds C.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong, Beijing: Sc. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press., 2008b, vol. 7, pp. 433–450.
- Zhou T.Y., Lu L.L., Yang G., Al-Shehbaz I.A. *Brassicaceae* (*Cruciferae*). In: *Flora of China (Brassicaceae through Saxifragaceae)*. Eds Zh.G. Wu, P.H. Raven, Beijing: Sc. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2001, vol. 8, pp. 1–193.

Рекомендує до друку
М.М. Федорончук

Надійшла 04.02.2016

Ільїнська А.П. **Спектри морфологічних ознак *Brassicaceae* s. l.: плід, насінини.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(3): 219—233.

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

Наведені результати порівняльного аналізу спектрів 20 морфологічних ознак плодів і насінин трьох близькопоряднених родин *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str., які за даними молекулярно-філогенетичних досліджень можуть складати *Brassicaceae* s. l. Показано, що всі три родини мають широкі спектри морфологічних ознак плодів і насінин. Апоморфні структури останніх є рідкісними. До таких належать рамка (replum; відрізняє плоди *Brassicaceae* s. str. і *Cleomaceae* від таких у *Capparaceae*), несправжня перетинка (septum; спостерігається тільки у плодах *Brassicaceae* s. str.) та, можливо, дугоподібний зародок (наявний у *Cleomaceae* та *Capparaceae* і відсутній у хрестоцвітних). Інші особливості конструкції плодів і насінин належать до плезіоморфних ознак. З'ясовано, що кожна родина відзначається своєрідним поєднанням комплексів найпоширеніших і рідкісних структурних елементів плодів і насінин. Комплекси таких ознак наведені для всіх трьох родин. Дискутуються визначальні історичні тенденції трансформації елементів структури генеративних і вегетативних органів хрестоцвітних. Припускається, що основні еволюційно-морфологічні модули досліджених сучасних родин обумовлені адаптацією анцесторного типу *Brassicaceae* s. l. до існування у константно-термофільних (здебільшого тропіки, *Capparaceae*), ксерофільних (сезонно-сухі екотопи субтропіків і тропіків, *Cleomaceae*) та крио-ксерофільних (різноманітні біотопи зони континентального клімату, *Brassicaceae* s. str.) умовах навколишнього середовища. Освоєння анцесторним типом *Brassicaceae* s. l. біотопів сезонного клімату спричинило, можливо, перехід від зоо- до анемохорії і було, мабуть, провідним фактором розвитку уривчастого характеру функціонування меристем, а також зумовило редукцію різноманітних структурних елементів рослин, що врешті-решт призвело до формування окремої родини *Brassicaceae* s. str.

Ключові слова: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, плід, насінини, зародок, морфологія, еволюція, адаптація.

Ильинская А.Ф. **Спектры морфологических признаков *Brassicaceae* s. l.: плод, семя.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(3): 219—233.

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

Приведены результаты сравнительного анализа спектров 20 морфологических признаков плодов и семян трех близкородственных семейств *Capparaceae*, *Cleomaceae* и *Brassicaceae* s. str., которые, согласно молекулярно-филогенетическим исследованиям, могут составлять *Brassicaceae* s. l. Показано, что все три семейства имеют широкие спектры морфологических признаков плодов и семян. Апоморфные структуры последних являются редкими. К ним принадлежат рамка (replum; отличает плоды *Brassicaceae* s. str. и *Cleomaceae* от таких *Capparaceae*), ложная перегородка (septum; наблюдается только в плодах *Brassicaceae* s. str.) и, возможно, дугообразный зародыш (имеется у *Cleomaceae* и *Capparaceae* и не характерен для крестоцветных). Другие особенности конструкции плодов и семян относятся к плезиоморфным признакам. Выяснено, что каждому семейству свойственно также своеобразное сочетание комплексов наиболее распространенных и очень редких структурных элементов плодов и семян. Комплексы этих признаков приведены для всех трех семейств. Дискутируются основные исторические тенденции трансформации элементов строения генеративных и вегетативных органов крестоцветных. Предполагается, что главные эволюционно-морфологические модули рассматриваемых современных семейств обусловлены адаптацией анцесторного типа *Brassicaceae* s. l. к существованию в константно-термофильных (преимущественно тропики, *Capparaceae*), ксерофильных (сезонно-сухие экотопы субтропиков и тропиков, *Cleomaceae*) и крио-ксерофильных (разнообразные биотопы зоны континентального климата, *Brassicaceae* s. str.) условиях окружающей среды. Освоение анцесторным типом *Brassicaceae* s. l. биотопов сезонного климата обусловило, вероятно, переход от зоо- к анемохории, и, возможно, было ведущим фактором развития прерывистого характера функционирования меристем, а также вызвало редукцию разнообразных структурных элементов растений, что в конечном итоге привело к формированию отдельного семейства *Brassicaceae* s. str.

Ключевые слова: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, плод, семя, зародыш, морфология, эволюция, адаптация.

ANATOMICAL STUDY ON SOME SPECIES OF GENUS *CYPERUS* IN NORTHERN IRAN

Saeidi Mehrvarz S., Moharami E. **Anatomical study on some species of genus *Cyperus* in northern Iran.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 234–238.

Abstract. Comparative anatomy of six taxa of *Cyperus* distributed in the north of Iran was studied. The investigated species are: *C. difformis*, *C. distachyos*, *C. fuscus*, *C. pygmaeus*, *C. odoratus* subsp. *transcaucasicus*, and *C. rotundus*. Cross sections of stems and leaves of these species were examined. The following characters were determined to be taxonomically informative: cross-section shape of the aerial stem, presence or absence of vascular bundle in the central part of stem cross-sections, the diameter of mesophyll and air cavities in stem and leaf cross-sections. *Cyperus fuscus* and *C. difformis* differ from other studied species in having large air cavities in stem and leaf cross section. Our results show that comparative anatomy of lateral stems and leaves may provide additional characters to be considered in taxonomic studies within this genus.

Key words: anatomy, taxonomy, *Cyperus*, Iran

Introduction

The genus *Cyperus* L. comprises about 950 species distributed throughout tropical and temperate regions of the world (Larridon et al., 2013). This genus is represented by 31 species in Iran of which 17 occur in northern Iran. The genus *Cyperus* is the second largest genus of the family *Cyperaceae* in the flora of Iran. These taxa are annual or perennial herbs, with rhizomes or stolons; culms caespitose or solitary, erect, usually 3-angled or acutely triquetrous; leaves basal, 3-ranked, spikelets few to many in spikes; stigmas (2 or) 3, deciduous at maturity, nutlet 3-sided. *Cyperus difformis* L., *C. fuscus* L. and *C. distachyos* All. are distributed in Europe, Africa, Asia, and Australia, and are naturalized in other areas of the world. *Cyperus pygmaeus* Rottb. was collected by Haussknecht from southern Iran (Boissier, 1884) and has been recently reported from northwestern Iran by Naqinezhad & Ghahreman (2004); however, there is no certain report on the species of this subgenus in *Flora Iranica* (Kukkonen, 1998). This species is also distributed in India, Caucasus and eastern Turkey. *Cyperus odoratus* L. subsp. *transcaucasicus* (Palla) Kukkonen is an emergent-hydrophytic plant and belongs to Euro-Siberian element (Saeidi Mehrvarz, Ashouri Nodehi, 2015). *Cyperus rotundus* L. is a cosmopolitan element and can be found in a wide variety of habitats including cultivated fields, waste areas, roadsides, pastures, riverbanks, sandbanks, irrigation channels, river and stream shores and natural areas. The anatomy of some *Cyperus* species along with other genera of *Cyperaceae* has previously been studied

by Metcalfe (1971). A few additional studies have been published on leaf and stem anatomy in *Cyperus*. Amini Rad & Sonboli (2008) studied 10 Iranian species of *Cyperus* using light microscopy. Anatomical features of some species of *Cyperaceae* from northeastern Brazil have also been carried out (Martins, Alves, 2009; Martins, Scatena, 2013). The aim of the present study was to examine anatomical evidence in the species of *Cyperus* distributed in northern Iran, in order to provide additional information for the taxonomic delimitation at genus level. In this study, leaf and stem anatomy of six species of the genus *Cyperus*, with the exception of *C. rotundus*, are provided for the first time.

Materials and methods

Fresh and dried samples from *IRAN* and *GUH* (University of Guilan) Herbaria were used for this study. The list of examined specimens is given in Table 1. Dry materials were fixed in the proportion 1:1 of ethanol and glycerin. Cross sections were made with a razor; they were cleared with sodium hypochlorite and stained with Methyl green and Congo red (Vardar, 1987). Then transverse sections were mounted on microscopic slides and observed with Letiz light microscope model, photographed by Nikon microscope and Hitels camera (Model: G22A).

Results

The most important anatomical characters of the investigated species of *Cyperus* are given in Table 2. A detailed study of anatomical features of six species of *Cyperus* is provided as follows:

Table 1. Taxonomic assignment and voucher information for the examined *Cyperus* species

Localities	Taxa
Guilan: 14 km from Astara to Talesh, Ghare-su, 40 M, Amini Rad and Tehrani, 2007 (IRAN 34448) Guilan: Rudsar, seaside, Amini Rad, 2006 (IRAN 43607) Mazandaran: Fereydoon Kenar, Saeidi Mehrvarz (GUH 5243)	<i>C. difformis</i>
Guilan: Rudbar to Ghazvin, Lowshan, Amini Rad, 2002 (IRAN 34451) Guilan: Boujagh, Saeidi Mehrvarz (GUH 5248) Guilan: Astara, Estil wetland, Khodadadi (GUH 5249) Guilan: Rezvanshahr, Vahdati (GUH 5250)	<i>C. distachyos</i>
Mazandaran: 10 km from Amol to Babol, Amini Rrad, 2007 (IRAN 48933) Guilan: Talesh, 7 km, Amini Rad (IRAN 34985)	<i>C. fuscus</i>
Guilan: Kiashahr, Maghsoodi, 2013 (GUH 5241) Guilan: Astara, Bazdid Vahdati, 2011 (GUH 5242) Guilan: Rudsar, Seaside, Amini Rad, 2006 (IRAN 43623)	<i>C. odoratus</i> subsp. <i>transcaucasicus</i>
Guilan: Astara, Estil wetland, Moharrami 2014 (GUH 5247)	<i>C. pygmaeus</i>
Guilan: Rasht, Musavi (GUH 5244) Guilan: Rudsar, Seaside, Moharrami, 2014 (GUH 5245) Guilan: Astara, Estil Wetland, Khodadadi (GUH 5246)	<i>C. rotundus</i>

Table 2. Anatomical features of the investigated species of *Cyperus*

Character	<i>C. difformis</i>	<i>C. distachyos</i>	<i>C. fuscus</i>	<i>C. odoratus</i>	<i>C. pygmaeus</i>	<i>C. rotundus</i>
Sclerenchyma strands in upper midrib (abaxial)	2	2	2	3–4	2	2
Number of bulliform cells in leaf	4–6	5–6	5–6	6–8	4–6	6–10
Number of air cavities in leaf	14–16	18–21	14–25	25–28	17–20	26–30
Number of vascular bundles in leaf	15–18	27–29	15–26	41–65	25–27	52–74
Mesophyll diameter	140(162.22 ±0.68)182.22	34.44(43.11 ±0.34)55.55	68.88(75.33 ±0.26)82.22	55.55(66.66 ±0.5)77.77	46.66(50 ±0.10)53.33	66.66(109.55 ±1.36)144.44
Number of vascular bundles in stem	22–27	23–81	28–37	38–190	74–80	107–124
Cross-section of aerial stem	triangular with acute corners	circular	triangular with acute corners	triangular with rounded corners	triangular with rounded corners	triangular with rounded corners

Stem

Specimen examined to 2.7 mm in diameter. Acutely triangular rarely circular; sides almost flat to slightly concave, with acute or rounded corners, grooved. Sclerenchyma: few or numerous hypodermal strands with various sizes, mostly triangular to semispherical in sides and pulviniform to subrectangular in angles, two large in angles of stem, sometimes one between air cavities. Assimilatory tissue: chlorenchyma with various sizes of rounded cells, radiate or subradiate around

small peripheral vascular bundle (vb). Vascular bundles: numerous, various sizes, scattered in ground tissue, more in peripheral ground tissue. Ground tissue: very spongy with numerous small air cavities. Air cavities: numerous and large (Fig. 1).

Leaf

Specimen examined to 6.5 mm wide. Shallow flanged to flanged V-shaped, keeled; margins unequal sides, one rounded and the other tapered to narrower point.

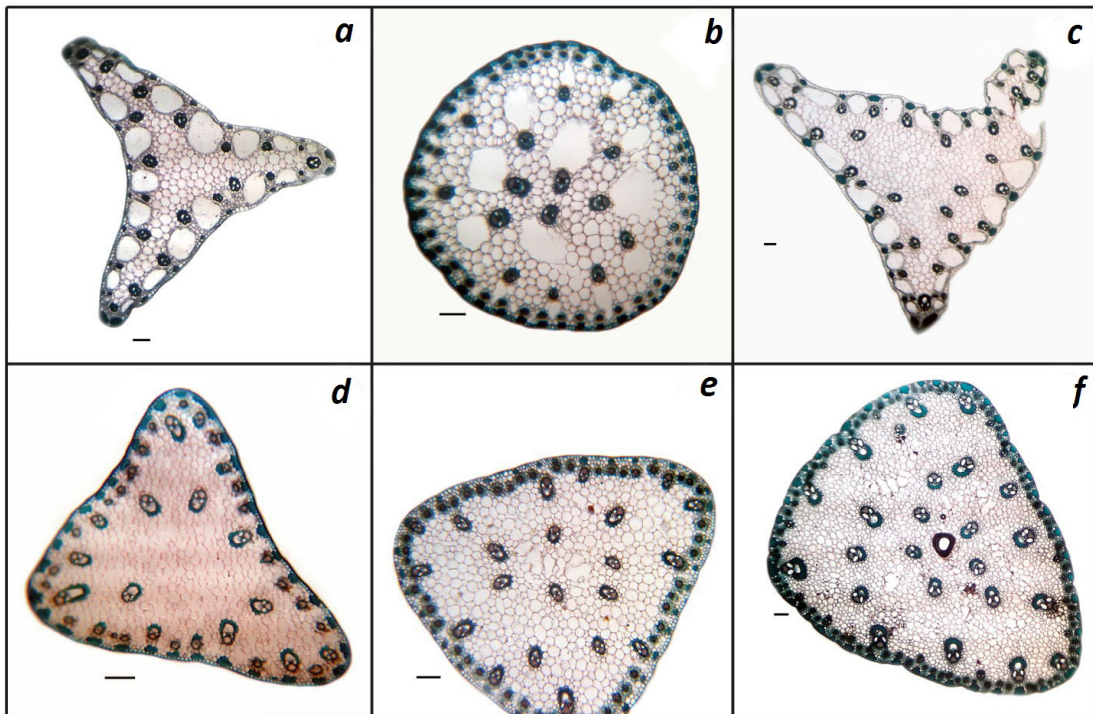


Fig. 1. Stem cross-sections in *Cyperus* species: *a* – *C. difformis*, *b* – *C. distachyos*, *c* – *C. fuscus*, *d* – *C. odoratus* subsp. *transcaucasicus*, *e* – *C. pygmaeus*, *f* – *C. rotundus*. Scale bar: 100 μm .

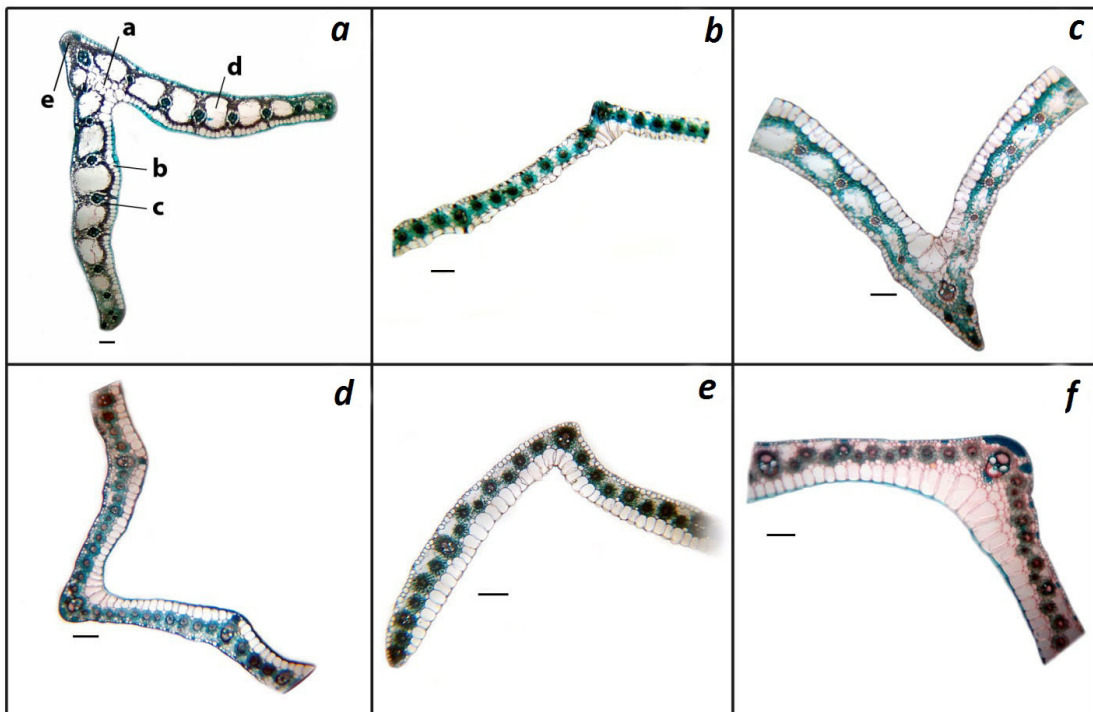


Fig. 2. Leaf cross-sections in *Cyperus* species: *a* – *C. difformis*, *b* – *C. distachyos*, *c* – *C. fuscus*, *d* – *C. odoratus* subsp. *transcaucasicus*, *e* – *C. pygmaeus*, *f* – *C. rotundus*. Scale bar: 100 μm . Abbreviations: *a* – bulliform cells, *b* – epidermis, *c* – vascular bundles, *d* – air cavity, *e* – sclerenchyma strands.

Hypodermis: adaxial of one to two layers of large and 1–2 layers of small translucent cells, oblong to polygonal cells. Sclerenchyma: median vb accompanied by 2–4 triangular, abaxial strands and by pulviniform to dome-shaped, adaxial cap. Principal vbs in each half of leaf with variously shaped and sized abaxial and adaxial strands; largest adaxial strands triangular. Small vbs on adaxial side of air cavities mostly accompanied by sclerenchyma. Mesophyll: chlorenchyma bounded adaxially by translucent hypodermis; portions of chlorenchyma on abaxial side of vbs connected to abaxial epidermis by none or only one layer of broad to low girders of translucent cells. Air cavities: conspicuously large, except near leaf margins, middle to small size towards leaf margins and midrib. Vascular bundles: various sizes in each half of leaf. Bundle sheaths: obscurely double or double (Fig. 2).

Discussion

Anatomical studies showed that the stems of all examined species were obtuse or acute triangular in transverse section, except for *C. distachyos* belonging to subgenus *Juncellus* which was circular. Size of air cavities in stem are large in *C. distachyos*, *C. difformis*, and *C. fuscus*, respectively. According to Metcalfe (1971), the presence of air cavities is an important character for separating species of this genus. The present results from this study of *C. rotundus* confirm the previous findings (Metcalfe, 1971; Amini Rad, Sonboli, 2008). The presence of vascular bundle in the central part of stem cross-sections of *C. distachyos*, *C. pygmaeus*, and *C. rotundus* is a characteristic feature of the studied taxa. All taxa showed dorsiventral leaves. In our study, adaxial hypodermis is composed of 2 layers of large parenchymatous cells in *C. difformis*, *C. fuscus*, and *C. rotundus*, while in other species it consists of one layer. Both abaxial and adaxial epidermis were uniseriate and adaxial epidermis was larger than the abaxial one in all species because of the presence

of bulliform cells. These cells were present directly above median vascular bundle; however, the presence of bulliform cells in *C. difformis* is a great taxonomic value for this genus (Fig. 1a). According to Metcalfe (1971), expansion or contraction of these cells is responsible for the rolling and unrolling or for folding and unfolding of leaves. In species of *Bolboschoenus*, as well as in other *Cyperaceae*, bulliform cells also occur in the leaf (Amini Rad, Hroudová, 2013). Generally the mesophyll consists of irregularly shaped parenchyma cells. The smallest mesophyll diameter belonged to *C. distachyos* [$34.44(43.11 \pm 0.34)55.55$] and the largest one to *C. difformis* [$140(162.22 \pm 0.68)182.22$]. Leaves in outline were usually keeled, while in *C. distachyos*, *C. pygmaeus*, and *C. rotundus* they were shallow flanged V-shaped. Transverse section of *C. odoratus* subsp. *transcaucasicus* has an abaxial keel and more than three to four sclerenchymatous strands above median vb, but there are only two strands in other species. The paracytic type stomata are present on the abaxial epidermis. All examined species contained small air cavities in leaf, whilst in *C. difformis* and *C. fuscus* of subgenus *Pycnostachys* they are large and spheroidal to elliptical. These two species are primarily wetland plants, they frequently grow in habitats with fluctuating water levels, temporarily dry or flooded, which requires adaptations to both drought and flooding (Leite et al., 2009). According to Amini Rad and Sonboli (2008), in xerophyte *C. bulbosus* the number of air cavities were scarce.

In conclusion, anatomical studies revealed that *C. distachyos*, *C. difformis*, and *C. fuscus* have two kinds of air cavities in the stem and this character can differentiate them from other taxa.

Acknowledgements

The authors are grateful to Mr. Avid Azadnia (M.Sc. of Botany Student in Tehran University) for preparing figures.

REFERENCES

- Amini Rad M., Sonboli A. Leaf and stem anatomy of the *Cyperus* subgenus *Cyperus* in Iran, *Rostaniha*, 2008, **9**: 1–17.
- Amini Rad M., Hroudová Z. Leaf and stem anatomy in Iranian *Bolboschoenus* species (Cyperaceae), as related to their taxonomy and ecology, *Iran. J. Bot.*, 2013, **19**(2): 221–234.
- Boissier E. *Flora Orientalis*, Genevae et Basileae, 1884, 5, pp. 363–378.
- Kukkonen I. Cyperaceae. In: *Flora Iranica*, Ed. Rechinger K.H., Graz: Akademische Druck-u. Verlagsanstalt, 1998, 173, pp. 1–307.
- Larridon I., Bauters K., Reynders M., Huygh W., Muasya M., Simpson D.A., Goetghebeur P. Towards a new classification of the giant paraphyletic genus *Cyperus* (Cyperaceae): phylogenetic relationships and generic delimitation in *C₄ Cyperus*, *Bot. J. Linnean Soc.*, 2013, **172**(1): 106–126.
- Leite K.R.B., Franca F., Scatena V.L. Anatomy of amphibious Cyperaceae species from lakes in semi-arid region of Bahia State, Brazil, *Acta Bot. Brasil.*, 2009, **23**(3): 786–796.
- Martins S., Scatena V.L. Developmental anatomy of *Cyperus laxus* (non-Nranz) and *Fimbristylis dichotoma* (Kranz) (Cyperaceae, Poales) and tissue continuity, *Ann. Acad. Bras. Ciênc.*, 2013, **85**(2): 605–613.
- Martins S., Alves M. Anatomical features of species of Cyperaceae from northeastern Brazil, *Brittonia*, 2009, **61**: 89–200.
- Metcalfe C.R. *Anatomy of the monocotyledons*. V. Cyperaceae, Oxford: Clarendon Press, 1971, 597 pp.
- Naqinezhad A. R., Ghahreman A. New noteworthy records for the Cyperaceae flora of Iran, *Iran. J. Bot.*, 2004, **10**(2): 185–187.
- Saeidi Mehrvarz S., Ashouri Nodehi M. A floristic study of the Sorkhankol Wildlife Refuge, Guilan province, Iran, *Caspian J. Env. Sci.*, 2015, **13**: 183–196.
- Vardar Y. *Botanikte Preparasyon Tekniği*, İzmir: Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Basımevi, 1987, no. 2.
- Recommended for publication by V.P. Hayova Submitted 16.03.2016

Саєді Мехрварз С., Мохарамі Е. Дослідження анатомії деяких видів роду *Cyperus* із північного Ірану. — Укр. ботан. журн. — 2016. — **73**(3): 234–238.

Університет Гілян
41335-1914, Рашт, Іран

Проведене порівняльне вивчення анатомії шести таксонів роду *Cyperus*, поширених на півночі Ірану: *C. difformis*, *C. distachyos*, *C. fuscus*, *C. pygmaeus*, *C. odoratus* subsp. *transcausicus* і *C. rotundus*. Досліджували поперечні зрізи стебел і листків цих видів. Таксономічно важливими визначені такі ознаки: форма поперечного зрізу повітряного стебла, наявність або відсутність судинного пучка в центральній частині поперечних зрізів стебла, діаметр мезофіла і повітряних порожнин в поперечних зрізах стебел і листя. *Cyperus fuscus* і *C. difformis* відрізняються від інших вивчених видів наявністю великих повітряних порожнин в поперечних зрізах стебел і листків. Наші результати показують, що порівняльна анатомія бічних стебел і листків може забезпечити додаткові ознаки для таксономічних досліджень цього роду.

Ключові слова: анатомія, таксономія, *Cyperus*, Іран

Саєді Мехрварз С., Мохарамі Е. Исследование анатомии некоторых видов рода *Cyperus* из северного Ирана. — Укр. ботан. журн. — 2016. — **73**(3): 234–238.

Университет Гілян
41335-1914, Рашт, Іран

Проведено сравнительное изучение анатомии шести таксонов рода *Cyperus*, распространенных на севере Ирана: *C. difformis*, *C. distachyos*, *C. fuscus*, *C. pygmaeus*, *C. odoratus* subsp. *transcausicus* и *C. rotundus*. Исследовали поперечные срезы стеблей и листьев этих видов. Таксономически важными определены следующие признаки: форма поперечного среза воздушного стебля, наличие или отсутствие сосудистого пучка в центральной части поперечных срезов стебля, диаметр мезофилла и воздушных полостей в поперечных срезах стеблей и листьев. *Cyperus fuscus* и *C. difformis* отличаются от других изученных видов наличием больших воздушных полостей в поперечных срезах стеблей и листьев. Наши результаты показывают, что сравнительная анатомия боковых стеблей и листьев может обеспечить дополнительные признаки для таксономических исследований этого рода.

Ключевые слова: анатомия, таксономия, *Cyperus*, Иран



doi: 10.15407/ukrbotj73.03.239

І.В. ХОМ'ЯК

Житомирський державний університет імені Івана Франка
вул. В. Бердичівська, 40, м. Житомир, 10008, Україна
ecosystem_lab@ukr.net

ХАРАКТЕРИСТИКА АСОЦІАЦІЙ *AGROSTIO-POPULETUM TREMULAE* ТА *EPILOBIO-SALICETUM CAPREAE* КЛАСУ *EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII* ДЛЯ ПРАВОБЕРЕЖНОГО ПОЛІССЯ

Khomyak I.V. Characteristics of the associations *Agrostio-Populetum tremulae* and *Epilobio-Salicetum capreae* of the class *Epilobietea angustifolii* of the Right Bank Polissya. Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 239–254.

Ivan Franko Zhytomyr State University
40, V. Berdychivska Str., Zhytomyr, 10008, Ukraine

Abstract. This publication presents the characteristics for the associations *Agrostio-Populetum tremulae* and *Epilobio-Salicetum capreae* of the class *Epilobietea angustifolii*. Their peculiarity is that they are intermediate between meadows and forests during autogenous succession. The intermediate status of plant communities is proved by high species diversity of the existing flora. There are also many species specific for communities of meadow and forest vegetation. They can be considered as bifurcation points of the vectors of plant communities dynamics. These are probably determining for the final forest type. Associations *Agrostio-Populetum tremulae* and *Epilobio-Salicetum capreae* are evenly extended within the Right Bank Polissya. Regional differences of the flora occur only at the level of some variations of the plant communities associations. Differentiation of plant associations is caused mainly by soil and microclimate conditions.

Key words: autogenous succession, plant communities, syntaxonomy, recovery of forest vegetation.

Вступ

Ефективна охорона й експлуатація природних угідь неможливі без повної синтаксономії рослинних угруповань обраної території. Цій меті найкраще слугує класифікація рослинності, побудована на екологічних принципах, якою є система Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1921). Вона дає змогу розв'язувати низку наукових і прикладних проблем екології рослин, флористики, екосистемології та екосозології. В Україні еколого-флористична класифікація почала розвиватися доволі пізно (Solomakha, 2008). Відносно повні синтаксономічні схеми для окремих регіонів з'явилися тільки в середині 1990-х (Solomakha, 1996, 2008). Це є основною причиною «білих плям» у класифікації рослинних угруповань. Другий чинник – наявність проблемних угруповань. Складність їхньої класифікації може обумовлюватися відсутністю надійних діагностичних видів, екотонним статусом, проміжним положенням між угрупованнями в сукцесійній серії (Khomyak, 2011). Наприклад, угруповання, які формуються в результаті автогенної сукцесії з переходом із лучної стадії розвитку в лісову.

Питання класифікації такого типу угруповань мають велике практичне і теоретичне значення. По-перше, це дає можливість чітко відстежити зміну характеристик угруповань під час сукцесії та з'ясувати її залежність від зовнішніх факторів. По-друге, ця класифікація є одним із ключів для точного прогнозування динаміки рослинності. Адже такі проміжні стани стають точками біфуркації, в яких визначається один із численних імовірних аттракторів системи (Didukh, 2008). Отже, угруповання переходу від лучної (лучно-чагарничкової) стадії розвитку до лісової (лісо-чагарничкової) впливають на темпи формування похідного відновлювального лісу, на його тип і якість. Лише пізніше, на стадії корінного лісу, характеристики лісової рослинності визначаються тільки едафічними умовами.

Окремі елементи лісової рослинності з'являються в класах *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tüxen et Passarge 1937, *Nardo-Callunetea* Preising 1949 *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novak 1941, *Trifolio-Geranietea* Th. Müller 1962. Найчастіше ми спостерігаємо формування молодих похідних лісів у межах порядку *Sambucetalia* Oberdorfer 1957, класу *Epilobietea angustifolii* R. Tüxen et Passarge et Passarge 1950. Більшість асоціацій цього поряд-

ку для території Правобережного Полісся добре описані. Винятком є асоціації *Epilobio-Salicetum capreae* Oberdorfer 1957 та *Agrostio-Populetum tremulae* Passarge in Passarge et Hoffman 1968. Перша наводиться в синтаксономії рослинності України і лише кілька разів згадувалася в інших роботах (Solomakha, 1996, 2008; Khomyak, 2010; Poznych, 2012). Асоціація *Agrostio-Populetum tremulae* практично не наводиться. Водночас у польській геоботанічній і фітоценологічній літературі ці асоціації багаторазово описувалися (Matuszkiewicz, 2001; Janyszek 2003; Młynkowiak, Kutyna, 2009). Докладна класифікація та характеристика рослинних угруповань вказаних асоціацій є важливим і актуальним завданням.

Об'єкти та методи дослідження

Матеріал дослідження містить 98 оригінальних авторських геоботанічних описів, зроблених на території Правобережного Полісся впродовж 2004–2015 років. Вони зберігаються в лабораторії екосистемологічного моніторингу стану довкілля Житомирського державного університету імені Івана Франка як частина бази даних «EcoDBase 5с». Описи здійснено за методологічними принципами фітосоціологічної школи (Becking, 1957). Пробні ділянки площею 100 м² мали прямокутну форму для рівнинних масивів і стрічкоподібну – для схилів балок чи узбіч доріг. Місцезнаходження описів фіксувалося за допомогою великомасштабних карт і GPS-навігатора. Описи порівнювалися з тими, які були віднесені до вищеназваних асоціацій іншими дослідниками за допомогою програми Turboveg 2.79 (Hennekens, Schaminée, 2001). У результаті відібрано 56 описів, котрі найточніше характеризують вибрані асоціації. Класифікація рослинних угруповань здійснювалася за принципами Браун-Бланке з використанням продромусів, створених для території України та Польщі (Solomakha, 1996, 2008; Matuszkiewicz, 2001). Утворені фітоценози, що відповідали рангу класу, проаналізовані для нижчих рангів. Ідентифікували фітоценози за аналізом подібності із блоками діагностичних видів синтаксонів різних рангів за допомогою пакета програм Simargl 1.12 (Khomyak, 2012). З використанням цієї програми встановлено показник динаміки та положення угруповань у ланцюгу автогенних сукцесій. Назви для нових синтаксонів складено за рекомендаціями третього видання Міжнародного кодексу фітосоціологічної номенклатури (ICPN) (Weber, Moravec, Theurillat, 2000).

Результати досліджень та їх обговорення

Асоціації *Agrostio-Populetum tremulae* та *Epilobio-Salicetum capreae* належать до союзу *Sambuco-Salicion capreae* R. Tüxen 1950, порядку *Sambucetalia*, класу *Epilobietea angustifolii*. Вони поділяються на 4 субасоціації і 3 варіанти.

Класифікаційна схема рослинності асоціацій *Agrostio-Populetum tremulae* та *Epilobio-Salicetum capreae* для Правобережного Полісся.

Epilobietea angustifolii R. Tüxen et Passarge 1950

Sambucetalia Oberdorfer 1957

Sambuco-Salicion capreae R. Tüxen 1950

1. *Epilobio-Salicetum capreae* Oberdorfer 1957

1.1. *Epilobio-Salicetum capreae typicum* Oberdorfer 1978

1.1.1. *Epilobio-Salicetum capreae typicum* var. *typica*

1.1.2. *Epilobio-Salicetum capreae typicum* var. *Rubus idaeus*

1.1.3. *Epilobio-Salicetum capreae typicum* var. *Populus tremula*

1.2. *Epilobio-Salicetum capreae cypopteretosum fragili* Khomyak subass. nova

2. *Agrostio-Populetum tremulae* Passarge in Passarge et Hoffman 1968

2.1. *Agrostio-Populetum tremulae typicum* Khomyak subass. nova

2.2. *Agrostio-Populetum tremulae salicetosum capreae* Khomyak subass. nova

Досліджувані асоціації об'єднують молоді ліси, що формуються на перелогах або на місцях вирубок. Їхніми спільними рисами є значна частка флори, характерної для екотону між лісами та луками, добра представленість синантропної флори, велике флористичне різноманіття (191 вид). Ранні та пізні сукцесійні версії цих угруповань наближені за флористичним складом до лучних чи лісових фітоценозів. Водночас середні сукцесійні стадії розвитку таких угруповань добре ідентифікуються як візуально, так і за набором видів.

Асоціація *Epilobio-Salicetum capreae*

Діагностичними видами асоціації є *Salix caprea* L. *Populus tremula* L. *Betula pendula* Roth.

Epilobio-Salicetum capreae об'єднує більш ранні стадії розвитку лісів, які можемо спостерігати на порушених сільськогосподарською діяльністю чи водною ерозією дерново-підзолистих і сірих лісових ґрунтах, на узліссях чи узбіччях лісових доріг. Угруповання поширені територією Правобережного Полісся спорадично. Найбільшою постійністю серед дерев і чагарників характеризують-

ся *Salix caprea* (100 %), *Pinus sylvestris* L. (67 %), *Populus tremula* (63 %), *Sorbus aucuparia* L. (50 %). Із трав'яних рослин найчастіше трапляються *Rubus caesius* L. (63 %), *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. (57 %), *Fragaria vesca* L. (40 %) (табл. 1–3). Число видів коливається від 8 до 29, є значення – 15. Крім діагностичних і характерних видів власного класу (8), тут доволі широко представлені типи для інших класів. Оскільки асоціація найчастіше є наступною стадією автогенної сукцесії після угруповань класу *Molinio-Arrhenatheretea*, то останній широко репрезентований. У межах одного опису, інколи може бути до чотирьох діагностичних видів цього класу (загальне число для асоціації – 10). Наступною стадією розвитку цього рослинного угруповання є формування лісу, отож тут трапляються діагностичні види трьох класів лісової рослинності: *Quercus-Fagetea* Braun-Blanquet et Vlieger in Vlieger 1937, *Quercetea robori-petraeae* Braun-Blanquet et R. Tüxen 1943, *Vaccinio-Piceetea* Braun-Blanquet. 1939. Для *Quercus-Fagetea* число діагностичних видів найвище (12), але в межах опису їх не більше п'яти (частіше один–два). Постійність діагностичних видів даного класу не перевищує II (*Quercus robur* L., *Corylus avellana* (L.) H. Karst., *Lonicera xylosteum* L.). Представництво класів *Quercetea robori-petraeae* і *Vaccinio-Piceetea* бідніше – 5 і 3 види відповідно. Рослинний покрив зазнає різноманітного антропогенного впливу, що зумовлює постійну присутність тут діагностичних видів (9) класу *Robinietea* Jurco ex Nadač et Sofron 1980. Серед них найбільшою постійністю вирізняється *Rubus caesius* (IV).

До складу асоціації входять дві субасоціації, які відрізняються за флористичним складом та умовами середовища.

Epilobio-Salicetum capreae typicum Khomyak subass. nova

Номенклатурний тип (holotypus) субасоціації: опис № 2 (табл. 1), виконаний І.В. Хом'яком на території Словечансько-Овруцького кряжу (2 км західніше від с. Нові Велідники) 07.06. 2004 р.

Диференційними видами субасоціації є діагностичні види асоціації.

Вона об'єднує молоді деревно-чагарникові угруповання порівняно рівнинних екотопів. Великі проективні покриття мають *Salix caprea* (5 балів – 16 % описів, 4 бали – 37 %, 3 бали – 16 %, 2 бали – 11 %) та *Betula pendula* (таблиці 1–2). Високою постійністю відзначаються *Salix caprea* (V), *Betula pendula* (V), *Fragaria vesca* (III), *Pinus sylvestris* (III) та *Veronica chamaedrys* L. (III). Серед діагностичних

видів інших класів переважають *Quercus-Fagetea* (9), *Robinietea* (9), *Molinio-Arrhenatheretea* (8), *Quercetea robori-petraeae* (5), *Vaccinio-Piceetea* (3). У межах субасоціації можна виділити три варіанти.

Epilobio-Salicetum capreae typicum var. *typica*

Диференційними видами варіанта є *Salix caprea*, *Betula pendula*, *Fragaria vesca*.

Цей варіант вирізняє з-поміж інших наявність тут *Fragaria vesca* (V), *Achillea submillefolium* L. (IV), *Veronica chamaedrys* (IV), *Dryopteris filix-mas* (III), *Taraxacum officinale* Webb. (III), *Hypericum perforatum* L. (III), *Agrimonia eupatoria* L. (III), *Rubus caesius* (III) за відсутності *Populus tremula* (табл. 1 описи 1–6). Велика кількість лучних узлісних видів вказує на те, що варіант представляє найбільш ранні стадії автогенної сукцесії для цієї субасоціації. Підтвердженням є низька кількість видів, які діагностують лісові угруповання: *Quercus-Fagetea* (3 види), *Quercetea robori-petraeae* (1).

Epilobio-Salicetum capreae typicum var. *Rubus idaeus*

Диференційним видом варіанта є *Rubus idaeus* L.

У цьому варіанті представництво діагностичних видів угруповань лучної рослинності менше (*Molinio-Arrhenatheretea* – 3), а лісової – значніше (*Quercus-Fagetea* та *Quercetea robori-petraeae*, по 4 види). Проективне покриття *Salix caprea* не вище 2 балів, а *Betula pendula* здебільшого максимальне – 5 балів (табл. 1, описи 7–10). Такий варіант найчастіше утворюється на порубках, віддалених від населених пунктів. Інших видів антропогенного впливу, за винятком вирубки, небагато. Останнє засвідчує мала представність діагностичних видів класу *Robinietea* (2 види) з незначним проективним покриттям.

Epilobio-Salicetum capreae typicum var. *Populus tremula*

Його диференційним видом є *Populus tremula*.

Багатий на види (71) варіант субасоціації, який об'єднує лісові фітоценози асоціації *Epilobio-Salicetum capreae*, сформовані на ґрунтах із слідами оглеєння (табл. 2). У більшості описів зафіксовано добре виражений рослинний покрив із участю *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Salix caprea*, що покривають від 50 до 80 % площі. Варіант є найбільш просунутою стадією автогенної сукцесії для угруповань асоціації *Epilobio-Salicetum capreae*. З другого боку, цей варіант екологічно та флористично наближений до субасоціації *Agrostio-Populetum tremulae salicetosum capreae*. Найімовірніше, назва-

Таблиця 1. Фітоценотична характеристика субасоціації *Epilobio-Salicetum capreae typicum*
 Table 1. Phytocoenotic characteristics of subassociation *Epilobio-Salicetum capreae typicum*

Дата опису	14.06.2004	07.06.2004	05.06.2005	03.06.2004	21.06.2006	11.07.2008	8.07. 2011	8.07. 2011	2.07. 2015	15.07.2011	Постійність для субасоціації
Площа опису (м ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Загальне проєктивне покриття	80	80	85	90	75	80	95	80	85	90	
Номер опису в базі даних	599	598	601	605	606	609	940	936	1366	981	
Кількість видів	13	14	17	19	16	15	13	11	12	8	
Номер опису в таблиці	1	2*	3	4	5	6	7	8	9	10**	
<i>D. s. ass. Epilobio-Salicetum capreae</i>											
<i>Salix caprea</i>	5	5	4	4	4	3	2	2	+	+	V
<i>Betula pendula</i>	.	.	1	1	3	1	+	5	.	5	IV
<i>Betula pendula</i> (II)	.	1	.	1	I
<i>Betula pendula</i> (III)	5	.	I
<i>D. s. all. Sambuco-Salicetum capreae</i>											
<i>Chamerion angustifolium</i>	.	.	2	r	+	II
<i>Sambucus nigra</i>	+	I
<i>D. s. cl. Epilobietea angustifolii</i>											
<i>Fragaria vesca</i>	1	1	2	.	1	r	III
<i>Rubus idaeus</i>	3	+	2	4	II
<i>D. s. cl. Molinio-Arrhenatheretea</i>											
<i>Poa pratensis</i>	3	.	1	2	2	.	.	3	.	.	III
<i>Achillea submillefolium</i>	2	.	r	1	1	II
<i>Dactylis glomerata</i>	1	.	.	2	.	.	II
<i>Ranunculus acris</i>	.	r	.	r	II
<i>Alopecurus pratensis</i>	2	.	.	I
<i>Trifolium pratense</i>	.	.	.	1	I
<i>Galium mollugo</i>	1	I
<i>D. s. cl. Robinietea</i>											
<i>Rubus caesius</i>	.	2	1	.	.	3	II
<i>Robinia pseudoacacia</i>	.	1	.	.	.	1	I
<i>Geum urbanum</i>	1	r	I
<i>Galium aparine</i>	2	.	.	.	I
<i>Urtica dioica</i>	+	.	.	I
<i>Chelidonium majus</i>	r	I
<i>Impatiens parviflora</i>	r	I
<i>Robinia pseudoacacia</i> (II)	r	I
<i>D. s. cl. Quercus-Fagetea</i>											
<i>Quercus robur</i> (II)	.	1	.	1	I
<i>Corylus avellana</i>	.	.	1	+	.	I
<i>Quercus robur</i>	2	.	.	.	I
<i>Quercus robur</i> (IV)	+	.	I
<i>Stellaria holostea</i>	+	.	I
<i>Anemonoides nemorosa</i>	+	I
<i>Euonymus europaea</i>	r	I

Дата опису	14.06.2004	07.06.2004	05.06.2005	03.06.2004	21.06.2006	11.07.2008	8.07.2011	8.07.2011	2.07.2015	15.07.2011	Постійність для субасоціації
Площа опису (м ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Загальне проективне покриття	80	80	85	90	75	80	95	80	85	90	
Номер опису в базі даних	599	598	601	605	606	609	940	936	1366	981	
Кількість видів	13	14	17	19	16	15	13	11	12	8	
Номер опису в таблиці	1	2*	3	4	5	6	7	8	9	10**	
D. s. cl. <i>Quercetea robori-petrea</i>											
<i>Sorbus aucuparia</i>	.	.	.	г	.	3	+	.	+	2	III
<i>Melampyrum pratense</i>	2	.	.	.	I
<i>Frangula alnus</i>	+	.	I
<i>Luzula pilosa</i>	+	.	I
Інші види:											
<i>Veronica chamaedrys</i>	l	г	.	г	г	II
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	г	l	.	.	4	II
<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	l	г	l	II
<i>Hypericum perforatum</i>	г	.	l	г	II
<i>Agrimonia eupatoria</i>	г	г	.	г	II
<i>Alnus glutinosa</i> (III)	.	.	.	l	.	.	4	.	.	.	I
<i>Pinus sylvestris</i>	.	l	.	.	.	3	I
<i>Agrostis tenuis</i>	2	г	I
<i>Viola tricolor</i>	l	.	.	l	I
<i>Cerastium arvense</i>	l	.	.	г	I
<i>Equisetum arvense</i>	г	.	.	+	.	.	I
<i>Juncus effusus</i>	+	г	.	.	I
<i>Galium verum</i>	г	г	I

Примітка. Лише в одному описі наявні: *Tussilago farfara* L. (3 : 2), *Carex flava* L. (7 : 2), *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. (7 : 2), *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski (8 : 2), *Carex brizoides* L. (9 : 2), *Potentilla argentea* L. (1 : 1), *Artemisia vulgaris* L. (1 : 1), *Vicia cassubica* L. (1 : 1), *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (2 : 1), *Salix pentandra* L. (2 : 1), *Jasione montana* L. (3 : 1), *Veronica officinalis* L. (3 : 1), *Myosotis palustris* L. (4 : 1), *Carex pilosa* Scop. (5 : 1), *Equisetum sylvaticum* L. (6 : 1), *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv (7 : +), *Carex leporina* L. (8 : +), *Trientalis europaea* L. (9 : +), *Cruciata glabra* (L.) Ehrend. (10 : +), *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (3 : r), *Cirsium arvense* (L.) Scop. (3 : r), *Mycelis muralis* (L.) Dumort (3 : r), *Viola canina* L. (4 : r), *Melandrium album* (Mill.) Garcke (5 : r), *Plantago major* L. (5 : r), *Trifolium repens* L. (5 : r), *Malus sylvestris* (L.) Mill. (II) (6 : r), *Stellaria media* (L.) Vill. (6 : r), *Rumex acetosa* L. (7 : r). Місцезнаходження описів: 1–6 – Словечансько-Овруцький край; 1, 8, 10 – околиці с. Лісове, Житомирський р-н Житомирської обл.; 9 – околиці с. Кам'янка, Житомирський район Житомирської обл.

ні угруповання – частини типологічного екотону (Khomyak, 2011) між двома спорідненими асоціаціями. Із 147 видів рослин, що трапляються в цих угрупованнях, лише 26 % є спільними, але серед діагностичних видів класу *Epilobietea angustifolii* спільних 75 %. У межах вказаного варіанта спостерігається також відсутність *Agrostis tenuis* – діагностичного виду субасоціації *Agrostio-Populetum tremulae salicetosum capreae* та 90 % описів із дорослими особинами *Pinus sylvestris* проти 6 %.

Epilobio-Salicetum capreae cystopteretosum fragili Khomyak subass. nova

Номенклатурний тип (holotypus) субасоціації: опис № 4 (табл. 3), виконаний І.В Хом'яком 15.07.2015 р. на території Словечансько-Овруцького краю (урочище «Черевківська долина»).

Диференційними видом субасоціації є *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.

Epilobio-Salicetum capreae cystopteretosum fragili – це ранні стадії формування деревної рослинності схилів лесових балок. Тому субасоціація частіше

Таблиця 2. Фітоценотична характеристика варіанта *Epilobio-Salicetum capreae typicum var. Populus tremula*
 Table 2. Phytocoenotic characteristics of variant *Epilobio-Salicetum capreae typicum var. Populus tremula*

Дата опису	15.06.2006	17.06.2011	08.07.2011	14.07.2015	19.07.2006	08.07.2011	08.06.2005	14.06.2004	08.06.2005	09.07.2013	Постійність для субасоціації	
Площа опису (м ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100		
Загальне проєктивне покриття	100	85	85	90	75	80	100	100	90	80		
Номер опису в базі даних	608	864	942	1395	607	941	603	600	602	1089		
Кількість видів	29	8	10	21	13	17	23	23	12	5		
Номер опису в таблиці	1	2	3	4*	5	6	7	8	9	10		
D. s. var. <i>Populus tremula</i>												
<i>Populus tremula</i>	4	3	3	2	2	2	1	.	.	.	IV	
<i>Populus tremula</i> (II)	.	.	.	2	1	.	.	4	2	2	III	
D. s. ass. <i>Epilobio-Salicetum capreae</i>												
<i>Salix caprea</i>	3	5	+	2	4	2	4	4	4	2	V	
<i>Betula pendula</i>	1	.	.	1	.	2	.	.	2	.	II	
<i>Betula pendula</i> (II)	1	.	.	2	1	.	.	.	1	.	II	
<i>Betula pendula</i> (III)	3	I	
<i>Betula pendula</i> (IV)	.	.	.	+	4	I	
D. s. all. <i>Sambuco-Salicion capreae</i>												
<i>Chamerion angustifolium</i>	.	.	.	+	.	.	.	1	.	.	I	
D. s. cl. <i>Epilobietea angustifolii</i>												
<i>Fragaria vesca</i>	r	.	.	2	1	.	1	r	1	.	III	
<i>Rubus idaeus</i>	.	2	+	+	.	+	.	1	.	.	III	
<i>Calamagrostis epigeios</i>	.	3	I	
<i>Epilobium montanum</i>	2	.	.	.	I	
D. s. cl. <i>Quercus-Fagetea</i>												
<i>Corylus avellana</i>	r	.	5	.	.	2	II	
<i>Quercus robur</i> (II)	r	.	.	.	1	.	.	r	.	.	II	
<i>Poa nemoralis</i>	1	.	1	.	I	
<i>Anemonoides nemorosa</i>	.	.	+	.	.	+	I	
<i>Lonicera xylosteum</i>	1	.	.	.	I	
<i>Quercus robur</i> (IV)	.	.	+	+	I	
D. s. cl. <i>Robinietea</i>												
<i>Rubus caesius</i>	1	.	.	.	2	.	3	1	.	+	III	
<i>Geum urbanum</i>	1	2	.	.	I	
<i>Acer negundo</i>	3	.	.	I	
<i>Urtica dioica</i>	2	.	.	.	I	
<i>Robinia pseudoacacia</i>	r	I	
<i>Chelidonium majus</i>	r	I	
<i>Swida sanguinea</i>	r	I	

Дата опису	15.06.2006	17.06.2011	08.07.2011	14.07.2015	19.07.2006	08.07.2011	08.06.2005	14.06.2004	08.06.2005	09.07.2013	Постійність для субасоціації
Площа опису (м ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Загальне проективне покриття	100	85	85	90	75	80	100	100	90	80	
Номер опису в базі даних	608	864	942	1395	607	941	603	600	602	1089	
Кількість видів	29	8	10	21	13	17	23	23	12	5	
Номер опису в таблиці	1	2	3	4*	5	6	7	8	9	10	
D. s. cl. Quercetea robori-petraeae											
<i>Frangula alnus</i>	r	.	+	+	.	+	.	r	.	.	III
<i>Luzula pilosa</i>	r	.	+	.	.	+	II
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	.	.	+	.	+	II
<i>Melampyrum pratense</i>	.	.	+	.	.	+	I
<i>Maianthemum bifolium</i>	.	.	.	+	.	+	I
D. s. cl. Vaccinio-Piceetea											
<i>Pinus sylvestris</i>	2	.	2	.	3	1	1	3	1	.	IV
<i>Pinus sylvestris</i> (II)	.	+	.	+	I
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4	I
D. s. cl. Molinio-Arrhenatheretea											
<i>Poa pratensis</i>	.	.	.	2	1	.	.	r	2	.	II
<i>Achillea millefolium</i>	.	.	.	+	r	.	I
<i>Ranunculus acris</i>	r	.	.	I
<i>Festuca pratensis</i>	r	.	I
Інші види:											
<i>Veronica chamaedrys</i>	r	.	.	2	.	.	r	r	r	.	III
<i>Dryopteris filix-mas</i>	2	.	.	.	1	.	.	r	.	.	II
<i>Pyrus communis</i>	.	1	.	.	.	+	.	1	.	.	II
<i>Galium verum</i>	r	.	.	r	.	.	.	r	.	.	II
<i>Cerastium arvense</i>	r	1	.	I
<i>Equisetum arvense</i>	1	r	.	.	I
<i>Solidago virgaurea</i>	1	.	.	.	r	I
<i>Veronica officinalis</i>	.	.	.	r	.	.	.	1	.	.	I
<i>Cruciata glabra</i>	.	.	.	r	.	+	I

Примітка. Лише в одному описі представлені: *Salix pentandra* L. (3 : 4), *Tussilago farfara* L. (3 : 3), *Festuca ovina* L. (6 : 2), *Carex flava* L. (6 : 2), *Molinia caerulea* (L.) Moench (8 : 2), *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. (2 : 1), *Trifolium alpestre* L. (3 : 1), *Geranium sylvaticum* L. (3 : 1), *Prunella vulgaris* L. (3 : 1), *Ranunculus repens* L. (3 : 1), *Phragmites australis* (Cav) Trin. ex Steud. (1 : r), *Carex pilosa* Scop. (3 : r), *Mycelis muralis* (L.) Dumort. (3 : r), *Salix nigra* Marshall (3 : r), *Viburnum opulus* L. (3 : r), *Euphorbia virgultosa* Klokov (4 : r), *Anthoxanthum odoratum* L. (5 : r), *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wolf.) Kláš. (5 : r), *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. (5 : r), *Festuca polesica* Zapał (6 : r), *Jasione montana* L. (6 : r), *Actaea spicata* L. (6 : r), *Chimaphila umbellata* (L.) W .P.C. Barton (6 : r), *Equisetum sylvaticum* L. (6 : r), *Hypericum perforatum* L. (6 : r), *Orthilia secunda* (L.) House (6 : r), *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (6 : r), *Salix myrsinifolia* Salisb. (6 : r), *Viscaria vulgaris* Bernh. (6 : r).

Місцезнаходження описів: 1, 5, 7–9 – Словечансько-Овруцький кряж; 2, 3, 6 – долина річки Кам'янки, Житомирський р-н Житомирської обл.; 4 – околиці с. Оліївка, Житомирський р-н Житомирської обл.; околиці с. Моквин, Костопільський р-н Рівненської обл.

Таблиця 3. Фітоценотична характеристика субасоціації *Epilobio-Salicetum capreae cystopteretosum fragili*
 Table 3. Phytocoenotic characteristics of subassociation *Epilobio-Salicetum capreae cystopteretosum fragili*

Дата опису	04.06.2006	02.06.2004	11.07.2008	15.07.2015	16.07.2015	15.07.2005	06.07.2005	05.06.2006	05.06.2006	12.07.2005	16.07.2015	Постійність для субасоціації	
Площа опису (м ²)	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50		
Загальне проективне покриття	75	75	75	90	90	70	80	80	100	95	75		
Номер опису в базі даних	620	610	621	1396	1397	616	615	617	617	68	1398		
Кількість видів	12	15	15	14	17	12	13	15	22	12	10		
Номер опису в таблиці	1	2	3	4*	5	6	7	8	9	10	11		
D. s. subass. <i>Epilobio-Salicetum capreae cystopteretosum fragili</i>													
<i>Cystopteris fragilis</i>	3	2	2	2	2	1	1	1	r	r	r	V	
D. s. ass. <i>Epilobio-Salicetum capreae</i>													
<i>Populus tremula</i>	1	4	1	2	2	4	2	3	·	1	3	V	
<i>Salix caprea</i>	r	1	r	2	r	r	r	r	4	2	r	V	
<i>Betula pendula</i>	·	1	·	1	3	2	1	1	·	1	2	IV	
<i>Populus tremula</i> (II)	r		r	1	1	·	1	·	·	·	·	III	
<i>Betula pendula</i> (II)		1	r	·	·	·	1	·	r	·	·	II	
D. s. all. <i>Sambuco-Salicion capreae</i>													
<i>Chamerion angustifolium</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	1	r	·	I	
<i>Sambucus nigra</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	·	I	
D. s. cl. <i>Epilobietea angustifolii</i>													
<i>Fragaria vesca</i>	·	·	·	1	·	·	·	·	r	·	·	I	
D. s. cl. <i>Quercu-Fagetea</i>													
<i>Lonicera xylosteum</i>	r	·	r	2	r	1	1	r	·	r	1	V	
<i>Quercus robur</i> (II)	r	·	r	·	·	2	r	3	·	·	·	III	
<i>Corylus avellana</i>	1	·	1	2	·	·	·	·	r	·	5	II	
<i>Quercus robur</i>	·	·	·	2	r	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Acer platanoides</i>	·	·	·	·	r	·	·	·	·	1	·	I	
<i>Acer platanoides</i> (II)	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2	·	I	
<i>Carpinus betulus</i> (II)	·	r	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Aegopodium podagraria</i>	·	·	r	·	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Euonymus verrucosus</i>	·	·	r	·	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Fraxinus excelsior</i>	·	·	·	r	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Polygonatum odoratum</i>	·	·	·	·	·	·	·	r	·	·	·	I	
<i>Euonymus europaea</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	r	·	·	I	
D. s. cl. <i>Robinietaea</i>													
<i>Rubus caesius</i>	r	2	r	1	3	3	2	3	3	2	1	V	
<i>Acer negundo</i>	·	2	·	·	r	·	2	·	·	·	·	II	
<i>Urtica dioica</i>	·	1	·	·	·	·	·	r	·	·	·	I	
<i>Geum urbanum</i>	·	·	·	·	r	·	·	·	r	·	·	I	
<i>Chelidonium majus</i>	·	·	·	·	r	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Robinia pseudoacacia</i>	·	·	·	·	·	·	r	·	·	·	·	I	
<i>Galium aparine</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	r	·	·	I	

Дата опису	04.06.2006	02.06.2004	11.07.2008	15.07.2015	16.07.2015	15.07.2005	06.07.2005	05.06.2006	05.06.2006	12.07.2005	16.07.2015	Постійність для субасоціації	
Площа опису (м ²)	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50		
Загальне проективне покриття	75	75	75	90	90	70	80	80	100	95	75		
Номер опису в базі даних	620	610	621	1396	1397	616	615	617	617	68	1398		
Кількість видів	12	15	15	14	17	12	13	15	22	12	10		
Номер опису в таблиці	1	2	3	4*	5	6	7	8	9	10	11		
D. s. cl. <i>Quercetea robori-petraeae</i>													
<i>Sorbus aucuparia</i>	·	2	·	1	2	2	1	2	2	2	·	IV	
<i>Frangula alnus</i>	·	1	·	1	г	·	г	·	·	·	·	II	
<i>Galium mollugo</i>	·	·	·	1	·	г	·	г	г	·	·	II	
<i>Poa pratensis</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	2	·	·	I	
<i>Maianthemum bifolium</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	I	
<i>Luzula pilosa</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	г	·	·	I	
D. s. cl. <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>													
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	·	·	·	·	·	·	г	·	·	·	·	·	
<i>Plantago lanceolata</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	г	·	·	I	
<i>Ranunculus acris</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	г	·	I	
Інші види:													
<i>Pinus sylvestris</i>	г	2	г	3	2	2	3	2	3	3	2	V	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	г	3	1	1	1	2	2	1	3	3	2	V	
<i>Athyrium filix-femina</i>	·	г	·	·	·	·	·	·	1	·	г	II	
<i>Caragana arborescens</i>	·	1	·	·	·	·	г	·	·	·	·	I	
<i>Pulmonaria obscura</i>	1	·	г	·	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Viola canina</i>	г	·	·	г	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Pyrus communis</i>	·	·	·	·	·	г	·	г	·	·	·	I	

Примітка. Лише в одному описі зафіксували: *Mycelis muralis* (L.) Dumort (9 : 1), *Vicia cassubica* L. (2 : г), *Oxalis acetosella* L. (2 : г), *Humulus lupulus* L. (5 : г), *Populus alba* L. (5 : г), *Veronica chamaedrys* L. (5 : г), *Ribes nigrum* L. (7 : г), *Tussilago farfara* (7 : г). Місцезнаходження описів: 1–4, 6–10 – Словечансько-Овруцький кряж; 5, 11 – околиці с. Зарічани, Житомирський р-н Житомирської обл.

трапляється на території Центрального Полісся, зокрема Словечансько-Овруцького кряжу. У флорі субасоціації добре виражений діагностичний блок видів асоціації. Серед інших класів найширше представлений *Quercus-Fagetum* (10 видів). Найвищою постійністю вирізняються *Lonicera xylosteum*, *Quercus robur*, *Corylus avellana* – V, III, II відповідно. Це пояснюється тенденцією до формування на бортах лесових рослинних угруповань широколистяних лісів. Серед інших видів часто фіксуються *Rubus caesius* (V), *Dryopteris filix-mas* (V), *Pinus sylvestris* (V), *Sorbus aucuparia* (IV). Чільне місце у флорі субасоціації посідають види класу *Robinietae* (6). Це зумовлено інвазією *Robinia pseudoacacia* L.

на борти балок і трансформацією екосистем за типом ендегенезу (нітрифікація ґрунтів) і сингенезу (формування нітрофільної свити).

Асоціація *Agrostio-Populetum tremulae* Passarge in Passarge et Hoffman 1968

Діагностичними видами асоціації є *Agrostis tenuis* Sibth., *Betula pendula*, *Populus tremula*.

Асоціація *Agrostio-Populetum tremulae* найчастіше займає екотопи, де спостерігається поверхнєве оглеєння або алювіальні горизонти ґрунту залягають близько від поверхні. Її угруповання часто трапляються в районах міжвалових депресій, заглиблень на поверхні, утворених після замулення не-

Таблиця 4. Фітоценотична характеристика субасоціації *Agrostio-Populetum tremulae typicum*
 Table 4. Phytocoenotic characteristics of subassociation *Agrostio-Populetum tremulae typicum*

Дата опису	17.07.2015	18.07.2015	18.07.2015	10.07.2004	10.07.2004	12.06.2004	06.06.2005	06.07.2004	06.06.2005	Постійність для субасоціації
Площа опису (м ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Загальне проєктивне покриття	80	80	60	80	70	70	60	70	50	
Номер опису в базі даних	1399	1400	1401	493	490	184	558	441	556	
Кількість видів	17	19	16	18	17	16	20	24	15	
Номер опису в таблиці	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	
<i>D. s. ass. Agrostio-Populetum</i>										
<i>Agrostis tenuis</i>	3	2	2	2	·	2	1	+	r	V
<i>Betula pendula</i>	2	2	2	·	·	·	4	2	5	IV
<i>Populus tremula</i>	1	1	1	·	·	·	·	·	·	IV
<i>Populus tremula</i> (III)	·	2	·	2	4	·	·	3	·	III
<i>Populus tremula</i> (IV)	+	·	1	2	·	·	·	+	·	III
<i>Populus tremula</i> (II)	3	·	·	·	·	·	1	·	·	II
<i>Betula pendula</i> (III)	·	·	1	2	·	·	·	+	·	II
<i>Betula pendula</i> (II)	·	1	·	·	·	·	·	·	1	II
<i>Populus tremula</i> (III-IV)	·	·	·	·	·	2	·	·	·	I
<i>D. s. cl. Epilobietea angustifolii</i>										
<i>Rubus idaeus</i>	+	+	·	+	+	·	·	·	·	III
<i>Fragaria vesca</i>	·	·	·	+	·	·	r	·	·	II
<i>Epilobium montanum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	r	I
<i>D. s. cl. Molinio-Arrhenatheretea</i>										
<i>Poa pratensis</i>	+	·	+	·	+	+	4	·	3	IV
<i>Campanula patula</i>	+	+	r	·	·	2	·	·	·	III
<i>Achillea millefolium</i>	r	r	r	·	+	·	·	·	·	III
<i>Vicia cracca</i>	·	·	+	·	+	·	·	·	·	II
<i>Festuca pratensis</i>	+	·	·	·	·	·	·	·	r	II
<i>Ranunculus acris</i>	+	·	·	·	·	·	·	·	r	II
<i>Galium mollugo</i>	·	+	·	·	·	·	r	·	·	II
<i>Trifolium pratense</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	1	I
<i>D. s. cl. Robinietea</i>										
<i>Stenactis annua</i>	+	·	+	·	+	·	·	·	·	II
<i>Robinia pseudoacacia</i> (II)	·	·	·	·	·	·	2	·	1	II
<i>Impatiens parviflora</i>	·	·	·	+	·	·	r	·	·	II
<i>Robinia pseudoacacia</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	2	I
<i>Chelidonium majus</i>	·	·	·	·	·	·	1	·	·	I
<i>Geum urbanum</i>	·	·	·	·	·	·	1	·	·	I
<i>Rubus caesius</i>	·	·	·	·	·	·	1	·	·	I
<i>Urtica dioica</i>	·	·	·	·	·	·	1	·	·	I

Дата опису	17.07.2015	18.07.2015	18.07.2015	10.07.2004	10.07.2004	12.06.2004	06.06.2005	06.07.2004	06.06.2005	Постійність для субасоціації
Площа опису (м ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Загальне проективне покриття	80	80	60	80	70	70	60	70	50	
Номер опису в базі даних	1399	1400	1401	493	490	184	558	441	556	
Кількість видів	17	19	16	18	17	16	20	24	15	
Номер опису в таблиці	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	
D. s. cl. <i>Calluno-Ulicetea</i>										
<i>Hieracium pilosella</i>	.	+	.	.	.	2	.	+	r	III
<i>Veronica officinalis</i>	+	.	r	.	.	.	1	.	l	III
<i>Viola canina</i>	.	.	.	+	.	.	r	.	r	II
D. s. cl. <i>Quercetea robori-petraeae</i>										
<i>Sorbus aucuparia</i>	2	.	1	2	.	II
<i>Maianthemum bifolium</i>	+	.	.	.	+	II
<i>Peucedanum oreoselinum</i>	.	.	+	+	II
<i>Frangula alnus</i>	2	.	I
D. s. cl. <i>Quercu-Fagetea</i>										
<i>Quercus robur</i> (IV)	+	.	.	.	+	.	2	+	.	III
<i>Corylus avellana</i>	1	.	.	I
<i>Quercus robur</i>	.	.	.	+	I
Інші види:										
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	+	+	+	.	+	1	+	l	V
<i>Elytrigia repens</i>	.	.	2	.	4	.	.	+	.	II
<i>Carex hirta</i>	.	+	.	+	2	II
<i>Solidago virgaurea</i>	2	r	II
<i>Lysimachia vulgaris</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	.	II
<i>Cruciata glabra</i>	.	.	+	+	.	.	.	+	.	II
<i>Trifolium repens</i>	.	+	.	.	.	4	.	.	.	II
<i>Pinus sylvestris</i>	.	.	+	.	.	.	2	.	.	II
<i>Taraxacum officinale</i>	2	+	.	.	.	2	.	.	.	II
<i>Stellaria graminea</i>	.	+	l	II
<i>Equisetum arvense</i>	.	+	.	+	II
<i>Hypericum perforatum</i>	.	+	+	.	II
<i>Potentilla erecta</i>	.	+	+	.	II
<i>Knautia arvensis</i>	.	+	r	II

Примітка. Лише в одному описі представлені: *Anthoxanthum odoratum* L. (6 : 3), *Polygonum bistorta* L. (8 : 3), *Festuca ovina* L. (8 : 3), *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb. (6 : 2), *Rumex acetosella* L. (6 : 2), *Tragopogon major* Jacq. (8 : 2), *Plantago media* L. (9 : 1), *Medicago lupulina* L. (9 : 1), *Pinus sylvestris* (III) (4 : +), *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (4 : +), *Cerastium arvense* L. (5 : +), *Cirsium arvense* (L.) Scop. (5 : +), *Humulus lupulus* (5 : +), *Leontodon autumnalis* (5 : +), *Hieracium echinoides* Lumn. (6 : +), *Carex leporina* L. (6 : +), *Solidago canadensis* L. (6 : +), *Sedum telephium* L. (8 : +), *Carex sylvatica* Huds. (8 : +), *Chamaecytisus ruthenicus* (8 : +), *Fumaria officinalis* (8 : +), *Luzula pallescens* Swartz (8 : +), *Salvia pratensis* L. (8 : +), *Heraclеum sosnowskyi* Manden. (5 : r), *Trifolium alpestre* L. (7 : r), *Chimaphila umbellata* (7 : r), *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray (7 : r), *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (7 : r), *Saponaria officinalis* L. (7 : r), *Carex pilosa* Scop. (9 : r), *Chamaecytisus zingeri* (Litv.) Klask. (9 : r), *Phleum pratense* L. (9 : r). **Місцезнаходження описів:** 1 – Східні околиці м. Сарни, Ріненської обл.; 2,3 – околиці м. Шацьк Волинської обл.; 4–9 – Словечансько-Овруцький кряж.

Таблиця 5. Фітоценотична характеристика субасоціації *Agrostio-Populetum tremulae salicetosum capreae*

Table 5. Phytocoenotic characteristics of subassociation *Agrostio-Populetum tremulae salicetosum capreae*

Дата опису	08.07.2011	06.06.2013	06.06.2013	09.07.2013	08.07.2011	08.07.2011	02.07.2012	08.07.2011	25.06.2015	03.07.2011	09.07.2013	09.07.2013	25.06.2015	14.06.2013	08.07.2011	14.06.2013	Постійність для субасоціації	
Площа опису (м ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100		
Загальне проективне покриття	80	60	60	70	60	70	80	60	70	60	60	70	70	60	70	70		
Номер опису в базі даних	929	1069	1070	1100	928	944	1371	933	1334	914	1098	1099	1329	1025	943	1027		
Кількість видів	22	8	10	16	17	18	37	18	26	26	16	17	25	19	12	25		
Номер опису в таблиці	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10*	11	12	13	14	15	16		
<i>D. s. subass. Agrostio-Populetum tremulae salicetosum capreae</i>																		
<i>Salix caprea</i>	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	+	+	V	
<i>D. s. ass. Agrostio-Populetum</i>																		
<i>Agrostis tenuis</i>	2	2	2	+	4	4	4	3	3	+	+	+	+	3	3	3	V	
<i>Populus tremula</i>	3	.	.	.	2	+	.	+	.	4	.	.	.	3	2	.	III	
<i>Betula pendula</i> (III)	.	3	3	.	.	.	2	.	4	2	.	4	II	
<i>Betula pendula</i>	2	2	.	3	.	3	.	.	.	1	4	.	II	
<i>Populus tremula</i> (IV)	.	+	.	2	+	.	2	2	II	
<i>Populus tremula</i> (III)	.	+	4	.	.	.	+	.	2	.	.	.	+	.	.	.	II	
<i>Betula pendula</i> (IV)	.	.	.	3	+	.	3	3	II	
<i>Populus tremula</i> (III-IV)	5	.	+	I	
<i>D. s. cl. Epilobietea angustifolii</i>																		
<i>Calamagrostis epigeios</i>	.	.	.	5	.	.	+	.	.	2	5	3	.	.	.	2	II	
<i>Fragaria vesca</i>	2	3	2	2	II	
<i>Rubus idaeus</i>	+	+	.	.	+	+	.	II	
<i>Chamerion angustifolium</i>	+	I	
<i>D. s. cl. Molinio-Arrhenatheretea</i>																		
<i>Achillea millefolium</i>	+	.	.	.	+	2	2	2	+	r	.	.	+	3	.	.	III	
<i>Poa pratensis</i>	+	.	.	+	+	+	2	II	
<i>Daucus carota</i>	r	.	.	+	.	.	.	2	.	.	+	+	II	
<i>Alopecurus pratensis</i>	r	.	.	.	2	.	+	.	r	II	
<i>Dactylis glomerata</i>	2	.	.	2	+	.	.	.	I	
<i>Galium mollugo</i>	.	.	.	+	+	+	I	
<i>Vicia cracca</i>	.	+	+	I	
<i>Plantago lanceolata</i>	+	.	+	I	
<i>Campanula patula</i>	r	.	.	+	I	
<i>Trifolium pratense</i>	2	.	.	.	I	
<i>Festuca pratensis</i>	r	I	

Дата опису	08.07.2011	06.06.2013	06.06.2013	09.07.2013	08.07.2011	08.07.2011	02.07.2012	08.07.2011	25.06.2015	03.07.2011	09.07.2013	09.07.2013	25.06.2015	14.06.2013	08.07.2011	14.06.2013	Постійність для субасоціації	
Площа опису (м ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100		
Загальне проективне покриття	80	60	60	70	60	70	80	60	70	60	60	70	70	60	70	70		
Номер опису в базі даних	929	1069	1070	1100	928	944	1371	933	1334	914	1098	1099	1329	1025	943	1027		
Кількість видів	22	8	10	16	17	18	37	18	26	26	16	17	25	19	12	25		
Номер опису в таблиці	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10*	11	12	13	14	15	16		
<i>D. s. cl. Quercio-Fagetea</i>																		
<i>Quercus robur</i> (IV)	+	·	2	+	r	·	·	·	·	+	+	+	·	+	·	·	III	
<i>Carpinus betulus</i> (IV)	·	·	·	2	·	·	r	·	·	·	2	2	·	·	·	·	II	
<i>Corylus avellana</i>	2	·	·	·	·	2	·	3	·	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Quercus robur</i>	·	·	·	·	·	2	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Stellaria holostea</i>	2	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Convallaria majalis</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	·	·	I	
<i>D. s. cl. Quercetea robori-petrea</i>																		
<i>Frangula alnus</i>	2	·	·	2	·	+	+	2	+	+	2	2	·	+	3	·	IV	
<i>Sorbus aucuparia</i>	·	·	1	·	·	·	·	+	+	+	·	·	·	1	·	+	II	
<i>Melampyrum pratense</i>	+	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	II	
<i>D. s. cl. Koelerio-Corynephoretea</i>																		
<i>Festuca ovina</i>	2	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	r	·	·	·	I	
<i>Helichrysum arenarium</i>	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	+	·	·	+	I	
<i>Potentilla argentea</i>	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	+	·	·	+	I	
<i>Rumex acetosella</i>	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	2	I	
<i>Festuca polesica</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2	·	·	I	
<i>Jasione montana</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	I	
<i>Koeleria glauca</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	I	
<i>D. s. cl. Vaccinio-piceetea</i>																		
<i>Pinus sylvestris</i> (II)	·	·	2	+	·	r	·	·	·	+	+	+	3	·	·	·	III	
<i>Pinus sylvestris</i> (IV)	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·	I	
<i>Pinus sylvestris</i> (III)	·	·	·	·	·	·	2	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Pinus sylvestris</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2	·	I	
<i>Polytrichum commune</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	I	
<i>D. s. cl. Robinietea</i>																		
<i>Stenactis annua</i>	·	·	·	·	r	·	+	+	+	·	·	·	+	·	·	+	II	
<i>Robinia pseudoacacia</i> (III)	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	2	·	·	·	I	
<i>Urtica dioica</i>	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Rubus caesius</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	I	
<i>Impatiens parviflora</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	I	
<i>D. s. cl. Calluno-Ulicetea</i>																		
<i>Hieracium pilosella</i>	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·	·	4	·	·	·	II	
<i>Viola canina</i>	+	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	+	·	I	
<i>Veronica officinalis</i>	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	I	

Дата опису	08.07.2011	06.06.2013	06.06.2013	09.07.2013	08.07.2011	08.07.2011	02.07.2012	08.07.2011	25.06.2015	03.07.2011	09.07.2013	09.07.2013	25.06.2015	14.06.2013	08.07.2011	14.06.2013	Постійність для субасоціації	
Площа опису (м ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100		
Загальне проективне покриття	80	60	60	70	60	70	80	60	70	60	60	70	70	60	70	70		
Номер опису в базі даних	929	1069	1070	1100	928	944	1371	933	1334	914	1098	1099	1329	1025	943	1027		
Кількість видів	22	8	10	16	17	18	37	18	26	26	16	17	25	19	12	25		
Номер опису в таблиці	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10*	11	12	13	14	15	16		
<i>D. s. cl. Artemisiatae vulgaris</i>																		
<i>Glechoma hederacea</i>	2	r	.	.	.	+	.	.	I	
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	.	.	+	I	
Інші види:																		
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	.	.	.	2	+	.	2	+	+	.	.	+	.	.	.	III	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	.	+	+	+	+	+	II	
<i>Carex hirta</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	2	.	+	+	II	
<i>Oenothera biennis</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	2	II	
<i>Rumex acetosa</i>	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	+	+	II	
<i>Lysimachia vulgaris</i>	.	.	.	2	+	2	1	II	
<i>Juncus effusus</i>	+	+	2	.	.	I	
<i>Equisetum arvense</i>	2	.	+	+	I	
<i>Elytrigia repens</i>	+	+	+	I	
<i>Carex leporina</i>	+	.	+	+	.	.	I	
<i>Hypericum perforatum</i>	+	.	+	+	I	
<i>Solidago canadensis</i>	+	3	I	
<i>Epilobium hirsutum</i>	.	+	2	I	
<i>Solidago virgaurea</i>	.	+	+	I	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	+	.	.	I	
<i>Potentilla erecta</i>	+	+	.	I	
<i>Agrimonia eupatoria</i>	+	.	.	+	I	
<i>Hieracium thausasium</i>	+	.	.	.	+	.	.	.	I	

Примітка. Лише в одному описі зафіксовано: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (8 : 3), *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb (1 : 2), *Melampyrum nemorosum* L. (14 : 2), *Oenanthe aquatica* (L.) Poir (15 : 2), *Galium album* Mill. (3 : 1), *Malus domestica* Borkh. (8 : 1), *Pyrus communis* L. (3 : +), *Cynosurus cristatus* L. (5 : +), *Luzula campestris* (L.) DC (5 : +), *Padus avium* Mill. (6 : +), *Cirsium arvense* (L.) Scop. (7 : +), *Erysimum cheiranthoides* L. (7 : +), *Gypsophila pallasii* Ikon. (7 : +), *Juncus articulatus* L. (7 : +), *Leontodon autumnalis* (L.) (7 : +), *Malus sylvestris* (L.) Mill. (IV) (7 : +), *Potentilla anserina* L. (7 : +), *Prunus avium* (L.) L. (7 : +), *Rhinanthus minor* L. (7 : +), *Carex vulpina* L. (9 : +), *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv (9 : +), *Plantago media* L. (9 : +), *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (10 : +), *Carex muricata* L. (10 : +), *Humulus lupulus* L. (10 : +), *Hypericum maculatum* Crantz. (10 : +), *Salix pentandra* L. (10 : +), *Salix cinerea* L. (12 : +), *Berteroa incana* (L.) DC. (13 : +), *Bromus tectorum* L. (13 : +), *Lupinus polyphyllus* Lindl. (13 : +), *Matricaria recutita* L. (13 : +), *Medicago falcata* L. (13 : +), *Salix triandra* L. (13 : +), *Trifolium aureum* Polich. (13 : +). **Місцезнаходження описів:** 1, 5, 6, 8, 10, 15 – околиці м. Житомира; 2, 3 – північно-західна околиця с. Клесів Сарненського р-ну Рівненської обл.; 4, 11, 12 – околиці м. Костопіль Рівненської обл.; 7, 9, 13 – околиці с. Кам'янка Житомирського р-ну Житомирської обл.; 14, 16 – околиці с. Сонячне Житомирського р-ну Житомирської обл.

ликих древніх водойм, а також у неглибоких балках або на бортах балок, де в результаті ерозії частково чи повністю змито А-горизонт ґрунту.

Флору асоціації формують 139 видів. Флористична насиченість коливається від 8 до 37 видів в описі, за середнього значення – 18,96. Блок діагностичних видів класу *Epilobietea angustifolii* – 7. Крім того, часто трапляються діагностичні види класів *Molinio-Arrhenatheretea* (12), *Robinietea* та *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novak 1941 (по 7) та інші. Найвищу постійність демонструють діагностичні види асоціації та *Quercus robur* (IV), *Frangula alnus* Mill. (III), *Veronica chamaedrys* L. (III). До складу асоціації входять дві субасоціації.

Agrostio-Populetum tremulae typicum Khomyak subass. nova

Номенклатурний тип (holotypus) субасоціації: опис № 1 (табл. 4). виконаний Хом'яком І.В. 17.07.2015 р. на схід від міста Сарни.

Диференційні види субасоціації збігаються із діагностичними видами асоціації: *Agrostis tenuis*, *Betula pendula*, *Populus tremula*.

Субасоціації є найбільш просунутою стадією автогенної сукцесії серед угруповань класу *Epilobietea angustifolii*. Це березово-вільхові ліси, де постійність дорослих особин *Betula pendula* IV²⁻⁵, *Populus tremula* IV⁺¹. Ми часто можемо спостерігати навіть серед 50–70-літніх масивів корінних лісів осиково-березові ділянки. Можна припустити, що оглеєння, наявне в таких місцях, загальмовує формування рослинності класів *Quercus-Fagetea*, *Quercetea robori-petraeae* і *Vaccinio-Piceetea*. Виходячи з особливостей рельєфу, угруповання формується в місцях, де раніше існували водойми (річки або озера-стариці). Спостерігається значна частка діагностичних видів класу *Molinio-Arrhenatheretea*, зокрема *Poa pratensis* L. (IV⁺⁴), а також *Veronica chamaedrys* IV⁺¹.

Agrostio-Populetum tremulae salicetosum capreae Khomyak subass. nova

Номенклатурний тип (holotypus) субасоціації: опис № 10 (табл. 5) зроблений І.В. Хом'яком 03.07.2011 р. в околицях с. Кам'янка Житомирського р-ну, Житомирської обл.

Диференційними видами субасоціації є *Salix caprea* L.

Субасоціація *Agrostio-Populetum tremulae salicetosum capreae* – це рання стадія розвитку лісової рослинності в умовах помірного поверхневого оглеєння ґрунту. Флора угруповань охоплює значну

кількість елементів класу. Часто трапляються *Rubus idaeus* та *Calamagrostis epigeios*. Спостерігаються сліди пожеж, які сприяють поширенню цих видів і затримують розвиток деревної рослинності. Субасоціація є проміжним угрупованням (типологічним екотоном) між асоціаціями *Epilobio-Salicetum capreae* та *Agrostio-Populetum tremulae*.

Висновки

Угруповання асоціації *Agrostio-Populetum tremulae* та *Epilobio-Salicetum capreae* є молодими лісами, що відновлюються на перелогах і вирубках. Вони рівномірно поширені на території Правобережного Полісся. Регіональні відмінності проявляються лише на рівні субасоціації. Субасоціація *Epilobio-Salicetum capreae cystopteretosum fragili* Khomyak subass. nova трапляється переважно в Центральному Поліссі на схилах лесових балок.

Синтаксономічна схема цих асоціацій для Правобережного Полісся вперше розроблена до рівня варіантів. Асоціація *Epilobio-Salicetum capreae* включає 2 субасоціації та 3 варіанти, асоціація *Agrostio-Populetum tremulae* – 2 субасоціації. Всі вони відрізняються за флористичним складом, показниками динаміки й умовами середовища. Асоціація *Agrostio-Populetum tremulae* часто пов'язана з екотопами, де спостерігається процес оглеєння. Субасоціація *Agrostio-Populetum tremulae salicetosum capreae* Khomyak subass. nova та варіант *Epilobio-Salicetum capreae typicum* var. *Populus tremula* є проміжними угрупованнями (типологічним екотоном) між асоціаціями *Epilobio-Salicetum capreae* та *Agrostio-Populetum tremulae*.

Угруповання цих асоціацій не належать до раритетних і не занесені до «Зеленої книги України». За винятком *Platanthera bifolia* (L.) Rich., тут практично не трапляються рідкісні види. Однак саме на стадії цих угруповань виникають атрактори сукцесійного розвитку, які визначають темп формування лісової рослинності та деякі її особливості.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Becking W. The Zurich-Montpellier School of Phytosociology, *Bot. Rev.*, 1957, 23(7): 411–488.
- Braun-Blanquet J. Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage, *Jahresber. St. Gallischen Naturwiss. Ges.*, 1921, 57: 305–351.
- Didukh Iа.Р. *Etudy phitoekologii*, Kyiv: Aristei, 2012, 268 pp. [Дідух Я.П. *Етюдї фїтоєкологїї*. – К.: Арістей, 2008. – 268 с.]
- Janyaszek S. Fitocenozy *Agrostio-Populetum tremulae* Pass. in Pass. et Hoffman 1968 puszczy bukowej kolo Szczeci-

- na.In: *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu*, Poznań: Wydawnictwo Akademii Rolniczej im. Augusta Cieszkowskiego w Poznaniu, 2003, ss. 51–57.
- Hennekens S.M., Schaminee J.H.J. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data, *J. Veget. Sci.*, 2001, **12**(4): 589–591.
- Khomyak I.V. Kласифікація і антропогенна трансформація екосистем Словчансько-Овруцького кряжу: Cand. Sci. Diss. Thesis, Kyiv, 2010, 286 pp. [Хом'як І.В. Класифікація і антропогенна трансформація екосистем Словчансько-Овруцького кряжу: дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.16. «Екологія». – Київ, 2010. – 286 с.].
- Khomyak I.V. *Naukovi zapysky NaUKMA*, 2011, vol. 119: 70–72. [Хом'як І.В. Проблема екозону в класифікації екосистем // *Наук. ізв. НаУКМА*. – 2011. – Т. 119. – С. 70–72].
- Khomyak I.V. *Optimization and Protection of Ecosystems (Ekosystemy ykh optymizaciya ta okhorona)*, 2012, **5**(24): 58–65. [Хом'як І.В. Фітоіндикаційна характеристика трансформації рослинних угруповань відновленої рослинності Центрального Полісся // *Екосистеми їх оптимізація та охорона*. – 2012. – 5(24). – С. 58–65].
- Matuszkiewicz W. *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski*, Warszawa: PWN, 2001, 536 pp.
- Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomesch A.I. *Sovremennaya nauka o rastitelnosti*, Moscow: Logos, 2001, pp. 99–106. [Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломеш А.И. *Современная наука о растительности*. – М.: Логос, 2001. – С. 99–106].
- Młynkowiak E., Kutyna I. Zbirowisko z *Betula pendula* i *Populus tremula* w zadrzewieniach śródpolnych Zachodniej Części pojezierza drawskiego. In: *Folia Pomeranae universitatis technologiae stetinensis, Folia Pomer. Univ. Technol. Stetin.*, 2009, Agric., Aliment. Pisc., Zootech., **271**(10): 113–126.
- Poznych I.C. *Chornomorski Bot. J.*, 2012, **8**(3): 329–334. [Познич І.С. Ценопопуляції рослин, що потребують охорони на території карпатської частини ріки Дністер. – *Чорноморск. бот. журн.* – 2012, **8**(3): 329–334].
- Solomakha V.A. *Syntaxonomia roślinności Ukrainy. Tretie nablyjennia*. Kyiv: Phytosociocentr, 2008, 296 pp. [Соломаха В.А. *Синтаксономія рослинності України. Третє наближення*. – К.: Фітосоціоцентр, 2008. – 296 с.].
- Solomakha V.A. *Ukrainian Phytosociological Collection*, Ser. A, 1996, **4**(5):120. [Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України // *Укр. фітоцен. збірн.* – 1996. – Сер. А. – **4**(5). – 120 с.].
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition, *J. Veget. Sci.*, 2000, **11**(5): 739–768.
- Рекомендує до друку
Д.В. Дубина
- Надійшла 29.12.2015
- Хом'як І.В. **Характеристика асоціацій *Agrostio-Populetum tremulae* та *Epilobio-Salicetum capreae* класу *Epilobietea angustifoliae* для Правобережного Полісся.** – Укр. ботан. журн. – 2016. – **73**(3): 239–254.
- Житомирський державний університет імені Івана Франка
вул. В. Бердичівська, 40, м. Житомир, 10008, Україна
- Наводиться характеристика двох споріднених асоціацій *Agrostio-Populetum tremulae* і *Epilobio-Salicetum capreae* класу *Epilobietea angustifoliae*. Вони є однією із проміжних ланок між лучною та лісовою стадіями розвитку рослинного покриву під час автогенних сукцесій. Їхній проміжний характер підтверджується великим видовим багатством флори та наявністю характерних для лучної та лісової рослинності видів. Такі угруповання можна вважати точками біфуркації векторів розвитку рослинних угруповань, де остаточно визначаються його аттрактори. Асоціації *Agrostio-Populetum tremulae* і *Epilobio-Salicetum capreae* рівномірно поширені по всій території Правобережного Полісся. Їхні регіональні особливості проявляються лише на рівні окремих варіантів. Провідними факторами, що диференціюють асоціацію на субасоціації та варіанти, є ґрунтові та мікрокліматичні умови.
- Ключові слова:** автогенна сукцесія, рослинні угруповання, синтаксономія, відновлення лісової рослинності.
- Хом'як И.В. **Характеристика ассоциаций *Agrostio-Populetum tremulae* и *Epilobio-Salicetum capreae* класса *Epilobietea angustifoliae* для Правобережного Полесья.** – Укр. ботан. журн. – 2016. – **73**(3): 239–254.
- Житомирский государственный университет имени И. Франко
ул. Б. Бердичевская, 40, г. Житомир, 10008, Украина
- Дана характеристика ассоциаций *Agrostio-Populetum tremulae* и *Epilobio-Salicetum capreae* класса *Epilobietea angustifoliae*. Их особенность состоит в том, что они являются переходным звеном между луговой и лесной стадиями развития растительности при автогенных сукцессиях. Промежуточный характер таких растительных сообществ подтверждается значительным видовым богатством флоры и равномерным присутствием характерных видов для классов луговой и лесной растительности. Их можно также считать точкой бифуркации вектора развития сообщества, в которой окончательно определяются аттракторы формирования лесов определенного типа. Ассоциации *Agrostio-Populetum tremulae* и *Epilobio-Salicetum capreae* равномерно распространены по территории Правобережного Полесья, а региональные особенности проявляются лишь на уровне вариантов. Ведущими факторами дифференциации ассоциаций на субассоциации и варианты являются свойства почвы и микроклимат.
- Ключевые слова:** автогенная сукцессия, растительные сообщества, синтаксономия, восстановление лесной растительности.



doi: 10.15407/ukrbotj73.03.255

М.Ф. БОЙКО, В.М. ОВСІЄНКО, С.В. СКРЕБОВСЬКА

Херсонський державний університет
вул. Університетська, 27, м. Херсон, 73000, Україна
bomifed@ksu.ks.ua

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ МОХУ *AULACOMNIUM ARENOPALUDOSUM*

Boiko M.F., Ovsienko V.M., Skrebovska S.V. **Molecular genetic studies of the moss *Aulacomnium arenopaludosum***. Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 255–261.

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

Abstract. The ITS2 secondary structure of the moss *Aulacomnium arenopaludosum* Boiko (defined by sequential gathering of helices H1–H4) was studied. The anatomical, morphological structure and molecular genetic structure of *A. arenopaludosum* was compared with those of other members of the genus *Aulacomnium* (*A. androgynum*, *A. palustre*, *A. palustre* subsp. *imbricatum*). *Aulacomnium arenopaludosum* as a separate species due to complex of anatomical, morphological, ecological and biological characteristics has many differences from the compared taxa of *Aulacomnium*. Molecular genetic data obtained as a result of reconstruction of ITS2 secondary structure of different species of *Aulacomnium* confirm that *Aulacomnium arenopaludosum* is a separate species. It differs from *A. palustre* in the presence of 2 semi-compensatory changes and 4 indels in "stems" and loops; from *A. palustre* subsp. *imbricatum* – in the presence of one semi-compensatory change and of 5 nucleotide changes in the "stems" and loops; from *A. androgynum* – in the presence of 3 compensatory changes, 4 semi-compensatory changes and 6 indels in "stems" and loops.

Key words: *Aulacomnium arenopaludosum*, moss, secondary structure ITS2, helices H1–H4.

Вступ

На піщаних масивах у пониззях річок Дніпра і Південного Бугу (степова зона України) у невеличких болітцях з *Betula borysthena* Клоков було виявлено дернинки мохів роду *Aulacomnium*. Їхні особини за анатомо-морфологічними та еколого-біологічними особливостями значно відрізняються від звичайного болотного виду *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. та габітуально схожі з особинами *Aulacomnium androgynum* (Hedw.) Schwaegr. Це дало підставу описати новий для науки вид *Aulacomnium arenopaludosum* Boiko (Boiko 2009, 2010).

Дослідження показали, що *A. arenopaludosum* за комплексом ознак має багато відмінностей від порівнюваних таксонів роду *Aulacomnium*. Від *Aulacomnium palustre* відрізняється завжди наявними псевдоподіями з розташованими лише на верхівці виводковими тільцями, стеблом до 0,5–1,5(2) см заввишки, вкритим лише знизу ризоїдною повстю та ін. Від *Aulacomnium androgynum* відрізня-

ється листкоподібними виводковими тільцями (у *A. androgynum* виводкові тільця веретеноподібні), збіжними листками, з цілими або у верхній частині нерівномірно виямчастими краями та ін. Від *Aulacomnium palustre* subsp. *imbricatum* вид відрізняється щільними дернинками, завжди наявними у значній кількості псевдоподіями, стеблом із густою ризоїдною повстю лише у нижній частині, до 3–5 листків знизу, прозорими клітинами нижніх кутів основи листка, без зірчастого просвіту та ін. (табл. 1).

Особливості будови вторинної структури ITS2 слугують для дослідження філогенетичних відносин серед різних груп мохоподібних. Встановлено, що гіпнові мохи, як і більшість бокоплідних мохів, є поліфлетичною групою таксонів. Їх необхідно класифікувати із залученням матеріалів молекулярно-генетичних досліджень, оскільки серед цієї групи мохів очікуються значні таксономічні зміни (Merget, Woplff, 2010; Olsson et al., 2012; MOSS..., 2012).

© М.Ф. БОЙКО, В.М. ОВСІЄНКО, С.В. СКРЕБОВСЬКА, 2016

Табл. 1. Порівняльна таблиця анатомо-морфологічних та еколого-біологічних ознак видів роду *Aulacomnium*
 Table 1. Comparison of anatomical and morphological, ecological and biological characteristics of the species of *Aulacomnium*

<i>Aulacomnium arenopaludosum</i>	<i>Aulacomnium palustre</i> subsp. <i>imbricatum</i>	<i>Aulacomnium palustre</i>	<i>Aulacomnium androgynum</i>
дернинки дрібні, щільні, жовто-зелені	дернинки рихлі, легко розпадаються, рідше доволі щільні	дернинки губчаті, рихлі або доволі щільні, зелені або жовто-зелені	дернинки щільні, від темно- до жовто-зелених
псевдоподії присутні завжди; виводкові тільця листкоподібні, зібрані на верхівці численних безлистих псевдоподій у вигляді шапочки	псевдоподії дуже рідко	псевдоподії часто; виводкові тільця листкоподібні; крім зібраних на верхівці псевдоподій у вигляді шапочки, виводкові тільця є також на ніжках псевдоподій	псевдоподії присутні майже завжди; виводкові тільця веретеноподібні, зібрані на верхівці псевдоподій у кулеподібну верхівку
стебло до 0,5–1,5 см. заввишки	стебло сереччатє, 3–4 см заввишки	стебло 3–7 (до 10–12) см заввишки	стебло до 1–5 см заввишки
стебло з густою ризоїдною повстю лише в нижній частині (до 3–5 листка знизу)	стебло слабко або більш-менш рихло обліснене, повстисте до верхівки	стебло з густою ризоїдною повстю майже до верхівки	стебло при основі з густою іржаво-бурою повстю
листки жолобчасті, цілокраї, збіжні (до 7 клітин), відгорнуті лише у середній частині – 2/3 довжини, у верхній третині листки плоскі, з загостреною верхівкою	листки злегка увігнуті черепитчасті, збіжні, вузько видовжено-ланцетні, на верхівці заокруглені, тупі або тупуваті	листки жолобчасті, видовжено-ланцетні, по краю майже до верхівки відгорнуті, поступово більш-менш загострені або тупуваті	листки яйцеподібно-ланцетні до ланцетних, незбіжні, вгорі дрібнозубчасті, рідше в середній частині неправильнопилчасті
край верхівки листка нерівномірно виямчастий, визублений або цілий	край листка цілий, рідко невиразно гордчатий	край листка вгорі зубчастий	край листка вгорі грубопилчастий, рідше дрібнозубчастий
більшість клітин не коленхіматичні, але у старих листках проявляється незначна коленхіматичність	клітини коленхіматично потовщені, особливо у верхній половині листка	клітини вгорі листка дуже коленхіматично потовщені	клітини листка потовщені, коленхіматичні
клітини нижніх кутів основи листка, прозорі, зрідка у старих листках дещо брудножовтуваті, часто забарвлена лише одна клітина	клітини при основі листка двошарові, здуті, гладенькі, жовтувато-коричнюваті	клітини при основі листка дво-тришарові, здуті, тонкостінні, гладенькі, у старих листках коричневі	клітини при основі листка часом тонкостінні, жовто-зелені
стерильний вид, спорогони невідомі	спорогони зрідка	коробочка горбата, суха – глибоко борозенчаста, з 8–12 смугами	коробочка трохи горбата, суха – поздовжньо борозенчаста, з 6–8 смугами
у вологих місцях на розкладених рештках деревини, гілок трав'янистих рослин	на сухуватих місцях у заболочених місцезростаннях, на осипах; високо в горах	на болотах, заболочених луках, в лісах, по берегах різних водойм, рідше на мокрих скелях	на вологому піщаному ґрунті, на гнилій деревині, на безвапнистих скелях з шаром гумусу

Молекулярно-генетичні дослідження широко впроваджуються у бріології для розв'язання питань систематики, філогенії, бріофлорогенезу та ін. (Buck, 2000, Tsubota et al., 2002, Vanderpoorten et al., 2002, Cox, Hedderson, 2003, Cox et al., 2004, Huttunen, Ignatov, 2004, Yatsentyuk et al., 2004, Roo et al., 2007, Vilnet et al., 2011, Yang et al.,

2014). Знання геномів окремих видів допомагає підтвердити правильність їхніх описів, зроблених на основі анатомо-морфологічних особливостей і надає матеріали для порівняльної геноміки, яка є потужним інструментом для розв'язання складних проблем філогенії несудинних рослин – мохоподібних.

Результати досліджень ДНК-послідовностей, ядерної (ITS), хлоропластної (TRNL-F) ДНК і нових мікросателітних ділянок (ISSR) використовуються і для виділення певних таксонів серед видів-комплексів. Так, на підставі молекулярно-генетичних даних, з урахуванням морфологічних і репродуктивних особливостей представників *Aulacomnium palustre*-комплексу (*A. palustre* subsp. *palustre* та *A. palustre* subsp. *imbricatum*) підвиду *A. palustre* subsp. *imbricatum* запропоновано надати видовий статус – *Aulacomnium imbricatum* (Bruch & Schimp.) Wilkie & La Farge (Wilkie, Farge, 2010).

Для підтвердження видової самостійності *Aulacomnium arenopaludosum*, описаного як новий вид на основі анатомо-морфологічних та еколого-біологічних ознак, ми провели молекулярно-генетичні дослідження.

Матеріали та методи досліджень

Матеріалом слугували зразки *Aulacomnium arenopaludosum* відібрані на рештках рослин на краю невеличкого болота з *Betula borysthena* південніше с. Галицинове Жовтневого району Миколаївської області та послідовності ITS1-5.8S rRNA-ITS2, відібрані з Генбанку (табл. 2).

Для молекулярно-генетичного аналізу тотальну геному ДНК із зразків виділяли СТАБ-методом (Doyle, Doyle, 1990) за модифікованою методикою, запропонованою для гербарних зразків (Tagyeyev et al., 2011). Ампліфікацію здійснювали в термоциклері «Терцик». Умови ампліфікації: початкова денатурація ДНК при 94 °C – 3 хв. Далі проводили 33 цикли у такому режимі: 94 °C – 30 сек, 56 °C – 30 сек, 72 °C – 45 сек; завершальна елонгація: 72 °C – 5 хв. (Duplij et al., 2011). Амплікони послідовності ITS1-5.8S-ITS2 кластеру ядерних рибосомальних генів отримували за допомогою пари універсальних праймерів ITS1 та ITS4 (White et al., 1990). Продукти ампліфікації секвенували з використанням ідентичних праймерів на комерційній основі (www.macrogen.com., Нідерланди). Редагування здійснювали вручну, шляхом візуальної інспекції хроматограм за допомогою програми BioEdit (www.mbio.ncsu.edu/bioedit/bioedit.html). Отримана послідовність гена ITS1-5.8S-ITS2, та 28S, загальною довжиною 534 п.н., депонована у базі даних Genbank (http: www.ncbi.nlm.nih.gov/). Код доступу в NCBI – KT934102 (табл. 2).

Матрицю даних для порівняння формували з послідовностей ITS2 отриманих нами сіквенсів і з

Таблиця 2. Використані для аналізу послідовності ITS2 видів роду *Aulacomnium*

Table 2. ITS2 sequences used for the analysis of the species of *Aulacomnium*

Назва таксону за NCBI	Код доступу в NCBI
<i>Aulacomnium arenopaludosum</i>	KT934102
<i>A. palustre</i> subsp. <i>imbricatum</i>	FJ823761
<i>A. palustre</i>	FJ628025
<i>A. palustre</i>	FJ628026
<i>A. palustre</i>	FJ628024
<i>A. palustre</i>	FJ628023
<i>A. palustre</i>	FJ628022
<i>A. androgynum</i>	FM161077

Aulacomnium palustre та *Aulacomnium androgynum*, депонованих в NCBI (табл.2).

Анотація послідовності ITS2 була проведена шляхом моделювання засобами mFOLD (Zuker, 2003) вторинної структури термінальної ділянки 5.8S та комплементарної до неї стартової ділянки LSU (19 п.н.) згідно до моделі 5.8S, запропонованої для динофітових водоростей (Gottschling, Plotner, 2004).

Моделі вторинної структури ITS2 будували прямим складанням транскриптів з використанням mFOLD (Zuker, 2003). Вторинну структуру ITS2 визначали шляхом послідовної збірки спіралей H1-H4. Отримані моделі вторинних структур ITS2 візуалізували за допомогою Pseudoviewer 3.0 (Byun, Han, 2009).

Результати досліджень та їх обговорення

За першою спіраллю *Aulacomnium arenopaludosum* ідентичний до *A. palustre* subsp. *imbricatum* і відрізняється від *A. palustre* subsp. *palustre* наявністю інделів, а від *A. androgynum* наявністю однієї компенсаторної та двох напівкомпенсаторних змін (рисунки 1, 2).

За вторинною структурою другої спіралі *A. arenopaludosum* різниться від інших, як мінімум, однією напівкомпенсаторною зміною. Також зафіксовані нуклеотидні зміни та інделі

За третьою спіраллю *A. arenopaludosum* добре відрізняється від *A. androgynum* компенсаторною зміною. Вторинна структура четвертої спіралі майже ідентична в усіх видів, відрізняється тільки наявністю інделів.

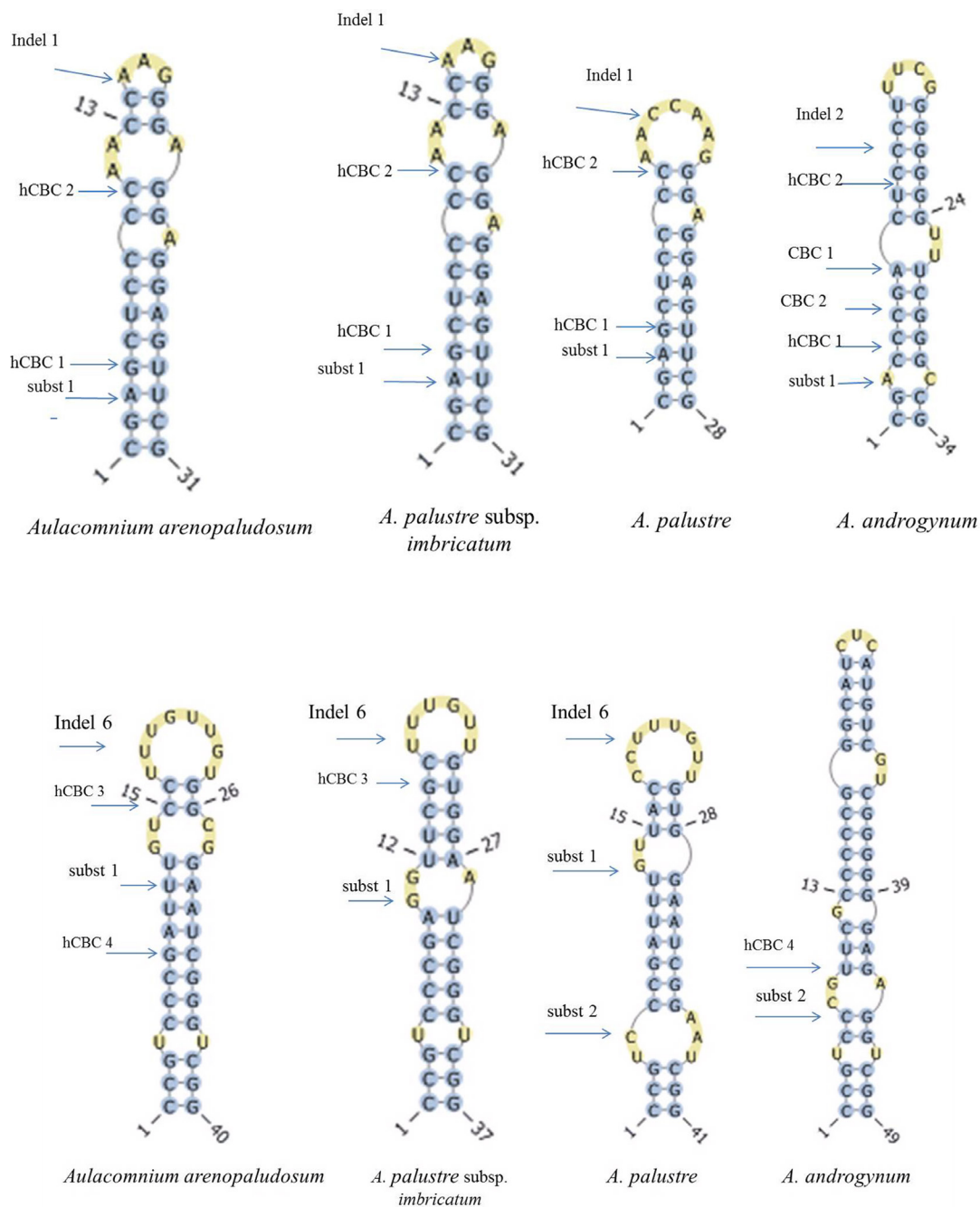


Рис. 1. Вторинна структура першої (верхній ряд) та другої (нижній ряд) спіралей ITS2 *Aulacomnium arenopaludosum* та інших близьких видів роду *Aulacomnium* із позначенням типів відмінностей дослідженого таксона від інших таксонів (CBC – компенсаторні зміни, hCBC – напівкомпенсаторні зміни, subst – нуклеотидні зміни)

Fig. 1. Secondary structure of the first (top row) and the second (bottom row) helices of ITS2 of *Aulacomnium arenopaludosum* and other close species of *Aulacomnium* with indicated types of differences of the studied taxon from other taxa (CBC – compensatory changes, hCBC – semi-compensatory changes, subst – nucleotide changes)

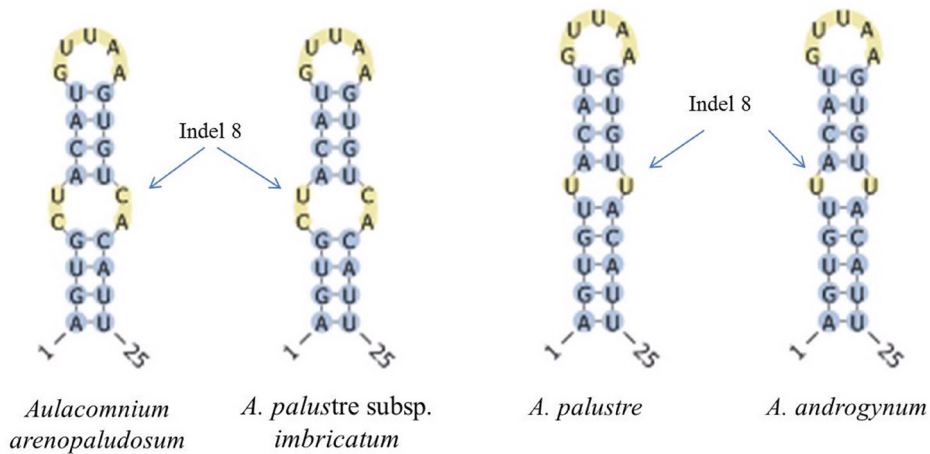
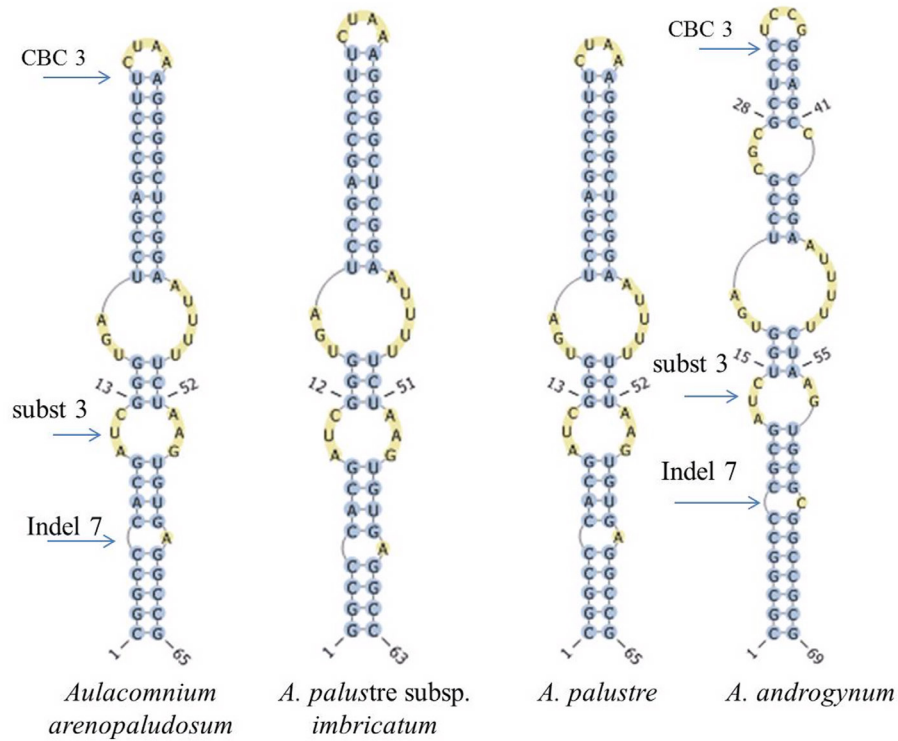


Рис. 2. Вторинна структура третьої (верхній ряд) та четвертої (нижній ряд) спіралей ITS2 *Aulacomnium arenopaludosum* та інших близьких видів роду *Aulacomnium* із позначенням типів відмінностей дослідженого таксона від інших таксонів (CBC – компенсаторні зміни, hCBC – напівкомпенсаторні зміни, subst – нуклеотидні зміни)

Fig. 2. Secondary structure of the third (top row) and the fourth (bottom row) helices of ITS2 of *Aulacomnium arenopaludosum* and other close species of *Aulacomnium* with indicated types of differences of the studied taxon from other taxa (CBC – compensatory changes, hCBC – semi-compensatory changes, subst – nucleotide changes)

Таблиця 3. Кількість відмінностей вторинної структури ITS2 *Aulacomnium arenopaludosum* від інших операційних таксономічних одиниць представників роду *Aulacomnium*

Table 3. Number of differences of ITS2 secondary structure of *Aulacomnium arenopaludosum* from other operational taxonomic units of the genus *Aulacomnium*

Таксони	Кількість відмінностей			Усіх відмінностей
	компенсаторні зміни	напівкомпенсаторні зміни	зміни та інделі у «стеблах» і петлях	
<i>Aulacomnium palustre</i> subsp. <i>imbricatum</i>	0	1	5	6
<i>Aulacomnium palustre</i>	0	2	4	6
<i>Aulacomnium androgynum</i>	3	4	6	13

Порівняння *A. arenopaludosum* за типами та кількістю відмінностей вторинної структури ITS2 від інших операційних таксономічних одиниць дослідної вибірки показало, що *A. arenopaludosum* відрізняється від *A. androgynum* трьома компенсаторними змінами, що свідчить про належність цього виду до іншої СВС-клади, а також наявністю чотирьох напівкомпенсаторних змін і шести інделів, змін в «стеблах» та петлях.

Здійснені порівняння *A. arenopaludosum* за типами та кількістю відмінностей вторинної структури ITS2 від інших операційних таксономічних одиниць дослідної вибірки показали, що цей вид відрізняється від *A. palustre* наявністю в «стеблах» і петлях двох напівкомпенсаторних змін і 4 інделів, а від *A. palustre* subsp. *imbricatum* – однією напівкомпенсаторною зміною і п'ятьма нуклеотидними змінами у «стеблах» і петлях (табл. 3).

Висновки

Отже, молекулярно-генетичні дані, отримані за результатами реконструкції вторинної будови ITS2 (визначено шляхом послідовної збірки спіралей H1-H4) різних видів роду *Aulacomnium*, підтверджують видову самостійність *Aulacomnium arenopaludosum*. Від *A. palustre* він відрізняється наявністю в «стеблах» і петлях двох напівкомпенсаторних змін і чотирьох інделів, від *A. palustre* subsp. *imbricatum* – однією напівкомпенсаторною зміною і п'ятьма нуклеотидними змінами у «стеблах» і петлях, а від *A. androgynum* – наявністю трьох компенсаторних, чотирьох напівкомпенсаторних змін і шести інделів, змін в «стеблах» та петлях.

Подяки

Автори висловлюють подяку канд. біол. наук, старшому науковому співробітнику Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України В.М. Вірченку за допомогу в наданні для досліджень гербарного матеріалу *Aulacomnium palustre* subsp. *imbricatum*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Boiko M., *Mohopodibni stepovoi zony Ukrainy*, 2009, Cherson: Ailaut, 263 pp. [Бойко М.Ф. Мохоподібні степової зони України. – Херсон: Айлант, 2009. – 263 с.]
- Boiko M., *Chornomorski Bot. J.*, 2010, **6**(1): 95–101. [Бойко М.Ф. *Aulacomnium arenopaludosum* Boiko sp. nov. (*Bryopsida*, *Aulacomniaceae*) – новий вид мохів зі степової зони України // Чорноморськ. бот. журн. – 2010. – **6**(1). – С. 95–101].
- Buck, W. R., Goffinet B., Shaw A.J. Novel relationships in pleurocarpous mosses as revealed by cpDNA sequences, *Bryologist*, 2000, **103**: 774–789.
- Byun Y., Han K. PseudoViewer 3: generating planar drawings of large-scale RNA structures with pseudoknots, *Bioinformatics*, 2009, **25**: 1435–1437.
- Cox C.J., Hedderson T.A.J. Phylogenetic relationships within the moss family Bryaceae based on chloroplast DNA evidence. *J. Bryol.*, 2003, **25**(1): 31–40.
- Cox C.J., Goffinet B., Shaw A. J., Boles S.B. Phylogenetic relationships among the mosses based on heterogeneous Bayesian analysis of multiple genes from multiple genomic compartments, *Syst. Bot.*, 2004, **29**: 234–250. doi:10.1600/036364404774195458
- Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue, *Focus*, 1990, **12**: 13–15.
- Duplij V.P., Matveeva N.A., Shakhovskiy A.M., Kishchenko E.M., Kurbatova L.E. *Ukr. antark. J.*, 2011/2012, **10–11**: 263–271. [Дуплій В.П., Матвеева Н.А., Шаховський А.М., Кищенко Е.М., Курбатова Л.Е. Секвенирование последовательностей rbcL и ITS2 антарктических растений для определения возможности использования в ДНК-штрихкодировании // *Укр. антарк. журн.* – 2011/2012. – №10–11. – С. 263–271].
- Gottschling M., Plötner J. Secondary structure models of the nuclear internal transcribed spacer regions and 5.8S rRNA in *Calcioidinelloideae* (*Peridiniaceae*) and other dinoflagellates, *Nucleic Acids Res.*, 2004, **32**(1): 307–315.
- Huttunen S., Ignatov M.S. Phylogenetic analyses of *Brachytheciaceae* (*Bryophyta*) based on morphology, and sequence level data, *Cladistics*, 2004, **20**: 151–183.
- Merget B., Wolf M. A molecular phylogeny of *Hypnales* (*Bryophyta*) inferred from ITS2 sequence-structure data, *BMC Research Notes*, 2010, **3**(1): 320–328. available at: <http://www.biomedcentral.com/1756-0500/3/320>.

- MOSS 2012 and the 3rd Internacional Symposium on Molecular Systematics of Bryophytes. available at: <https://www.regionline.com/.../AbstractandProgram0611.pdf>
- Olsson S., Buchbender V., Enroth J., Hedenas L., Huttunen S., Quandt D. Phylogenetic analyses reveal high levels of polyphyly among pleurocarpous lineages as well as novel clades. *Bryologist*, 2009, **112**(3): 447–466.
- Roo de R.T., Hedderston T.A., Soderstrom L. Molecular insights into the phylogeny of the leafy liverwort family *Lophoziaceae* Cavers, *Taxon*, 2007, **56**: 301–314.
- Taryeyev A.S., Girin A.I., Karpenko N.I., Tischenko O.V., Kostikov I.Yu. *Chornomorski Bot. J.*, 2011., **7**(4): 309–317. [Тарєєв А.С., Гірін А.І., Карпенко Н.І., Тищенко О.В., Костіков І.Ю. Модифікована методика виділення ДНК з гербарних зразків // *Чорноморськ. ботан. журн.* – 2011. – **7**(4) – С. 309–317].
- Tsubota H., Arikawa T., Akiyama H., Luna E. De, Gonzales D., Higuchi M., Deguchi H. Molecular phylogeny of hypnobryalean mosses as inferred from the large scale dataset of chloroplast rbcL., with special reference on the Hypnaceae and possibly related families, *Hikobia*, 2002, **13**: 645–665.
- Vanderpoorten A., Hedenas L., Cox C.J., Shaw A.J. Circumscription, classification, and taxonomy of the *Amblystegiaceae* (*Bryopsida*) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequence data and morphology, *Taxon*, 2002, **51**: 115–122.
- Vilnet A. A., Konstantinova N. A., Troitsky A. V. Taxonomical rearrangements of *Solenostomataceae* (*Marchantiophyta*) with description of a new family *Endogemmataceae* based on trnL-F cpDNA analysis, *Folia Cryptogamica Estonica*, 2011, **48**: 125–133.
- White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *PCR protocols: a guide to methods and applications*. San Diego: Academic Press, 1990, pp. 315–322.
- Wilkie D., Farge C.L. *Aulacomnium palustre*: an evaluation of arctic populations using morphology, reproductive biology and molecular sequence data. In: *Moss 2012 and the 3rd Inter. Sympos. on Molecular Systematics of Bryophytes. Abstracts and Program*, OS18: 72. available at: <https://www.regionline.cim/.../AbstractandProgram0611.pdf>.
- Yatsentyuk S.P., Konstantinova N.A., Ignatov M.S., Hyyönönen J., Troitsky A.V. On phylogeny of *Lophoziaceae* and related families (*Hepaticae*, *Jungermanniales*) based on trnL-trnF intron-spacer sequences of chloroplast DNA. In: *Molecular Systematics of Bryophytes. Monographs in Systematic Botany*. Eds B. Goffinet, V. Hollowell, R. Magill., St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2004, **98**: 150–167.
- Zuker M. Mfold web server for nucleic acid folding and hybridization prediction, *Nucleic Acids Res.*, 2003, **31**(13): 3406–3415.

Рекомендує до друку
С.Я. Кондратюк

Надійшла 26.10.2015

Бойко М.Ф., Овсієнко В.М., Скребовська С.В.
Молекулярно-генетичні дослідження моху *Aulacomnium arenopaludosum*. – Укр. ботан. журн. – 2016. – **73** (3): 255–261.

Херсонський державний університет
вул. Університетська, 27, м. Херсон, 73000, Україна

Досліджено вторинну структуру ITS2 моху *Aulacomnium arenopaludosum* Воїко (визначено шляхом послідовної збірки спіралей H1–H4). Зроблено порівняння анатомо-морфологічної та молекулярно-генетичної будови *A. arenopaludosum* з іншими представниками роду *Aulacomnium* (*A. androgynum*, *A. palustre*, *A. palustre* subsp. *imbricatum*). *Aulacomnium arenopaludosum* як самостійний вид за комплексом анатомо-морфологічних та еколого-біологічних ознак має багато відмінностей від порівнюваних представників роду. Молекулярно-генетичні дані, отримані за результатами реконструкції вторинної будови ITS2 різних представників роду *Aulacomnium*, підтверджують видову самостійність *Aulacomnium arenopaludosum*. Від *A. palustre* він відрізняється наявністю в «стеблах» та петлях двох напівкомпенсаторних змін та чотирьох інделів, від *A. palustre* subsp. *imbricatum* – наявністю однієї напівкомпенсаторної зміни та наявністю п'яти нуклеотидних змін у «стеблах» і петлях, а від *A. androgynum* – наявністю трьох компенсаторних змін, чотирьох напівкомпенсаторних змінами та шести інделів, змін у «стеблах» і петлях.

Ключові слова: *Aulacomnium arenopaludosum*, мох, вторинна структура ITS2, спірالی H1–H4.

Бойко М.Ф., Овсієнко В.М., Скребовская С.В.
Молекулярно-генетические исследования мха *Aulacomnium arenopaludosum*. – Укр. ботан. журн. – 2016. – **73** (3): 255–261.

Херсонский государственный университет
ул. Университетская, 27, г. Херсон, 73000, Украина

Исследована вторичная структура ITS2 мха *Aulacomnium arenopaludosum* Воїко (определена путем последовательной сборки спиралей H1–H4). Проведено сравнение анатомо-морфологического и молекулярно-генетического строения *A. arenopaludosum* с другими представителями рода *Aulacomnium* (*A. androgynum*, *A. palustre*, *A. palustre* subsp. *imbricatum*). *Aulacomnium arenopaludosum* как самостоятельный вид по комплексу анатомо-морфологических и эколого-биологических признаков имеет много отличий от сравниваемых представителей рода. Молекулярно-генетические данные, полученные по результатам реконструкции вторичного строения ITS2 разных представителей рода *Aulacomnium*, подтверждают видовую самостоятельность *Aulacomnium arenopaludosum*. От *A. palustre* он отличается наличием в «стеблях» и петлях двух полукомпенсаторных изменений и четырех инделей, от *A. palustre* subsp. *imbricatum* – наличием одного полукомпенсаторного изменения и наличием пяти нуклеотидных изменений в «стеблях» и петлях, а от *A. androgynum* – наличием трех компенсаторных изменений, четырех полукомпенсаторных изменений и шести инделей, изменений в «стеблях» и петлях.

Ключевые слова: *Aulacomnium arenopaludosum*, мох, вторичная структура ITS2, спирали H1–H4.

В.В. ДАРМОСТУК

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

РІД *CERCIDOSPORA* (*DOTHIDEALES*) В УКРАЇНІ

Darmostuk V.V. **The genus *Cercidospora* (*Dothideales*) in Ukraine.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 262–267.

Kherson State University
27, Universytetska Str., 73000, Ukraine
valeriy_d@i.ua

Abstract. The data about representatives of the genus *Cercidospora* in Ukraine, their descriptions, ecology and distribution in Ukraine are provided. This genus is characterized by greenish-blue to brown pseudothecia walls and hyaline ascospores. Two species of the genus are for the first time reported for Ukraine: *Cercidospora lobothonalliae*, characterized by aseptate ascospores and growth on thallus of *Lobothallia radiosia*, and *Cercidospora solearispora* with 1-septate ascospores, upper cell much larger than the lower one, and growth on thallus of epilithic species of *Aspicilia* s. l. A key to the species of the genus *Cercidospora* in Ukraine, including species which can be found in the country, is given.

Key words: lichenicolous fungi, *Cercidospora*, Ukraine

Вступ

Концепція роду *Cercidospora* K rb. була чітко визначена у працях Й. Гафельнера (Hafellner, 1987) і М. Грубе та Й. Гафельнера (Grube, Hafellner, 1990). У трактуванні Й. Гафельнера (Hafellner, 1987) рід характеризується напівзануреними псевдотеціями, блакитно-зеленим ексципулом у верхній частині та двоклітинними гіаліновими спорами. Види роду відрізняються за формою, розмірами аскоспор і господарями. У М. Грубе та Й. Гафельнера (Grube, Hafellner, 1990) рід *Cercidospora* обмежували головним чином двоклітинними гіаліновими спорами й долучали деяких представників родів *Didymellopsis* (Sacc.) Clem. & Shear і *Zwackhiomyces* Grube & Hafellner, що раніше були охоплені широким поняттям «*Didymella* s. l.» (Vouaux, 1913; Clauzade, Roux, 1976). Спочатку до цього роду належали гриби з перитеціоїдною аскомою та безбарвними двоклітинними спорами. Пізніше обсяг роду розширили за рахунок внесення деяких таксонів із одно- і чотириклітинними спорами (Navarro-Rosin s et al., 2004).

Для мікобіоти України наводилися лише три представники цього роду – *Cercidospora epipolytropha* (Mudd) Arnold, *Cercidospora macrospora* (Uloth) Hafellner & Nav.-Ros. і *Cercidospora xanthoriae* (Wedd.) R. Sant. Знахідки *Cercidospora lobothonalliae* Nav.-Ros. & Calat. та *Cercidospora solearispora* Calat., Nav.-Ros. & Hafellner є новими для території України. Нижче подаємо описи видів, екологію, їх поширення в

Україні та світі (щодо нових видів для України), а також таблицю для визначення представників роду *Cercidospora* в Україні.

Матеріали та методи досліджень

Зразки ліхенофільних грибів зібрано автором під час експедиційних досліджень території долини р. Інгулець (Великоолександрівський р-н, Херсонська обл.), також критично переглянуто зразки, що зберігаються в ліхенологічному гербарії Херсонського державного університету (*KHER*). Для визначення ліхенофільних грибів використовували тимчасові мікроскопічні зрізи лезом, які виготовляли під біокулярним мікроскопом МБС–2. Деталі будови плодових тіл вивчали за допомогою мікроскопа MICROMED. Виміри проводились у воді з точністю до 0,25 мкм для аскоспор, сумок, парафізоїд і клітин псевдотецію та 5 мкм – для інших структур. Цифрові значення представлені як (min.–)x ± SD(–max.) [n], де x – середнє значення, а SD – стандартне відхилення, n – кількість вимірів. Фотографували мікроскопічною кольоровою камерою «Levenhuk C510 NG».

Результати досліджень та їх обговорення

Cercidospora K rb., Parerga Lichenol. 5: 465 (1865).

Типовий вид: *Cercidospora ulothii* K rb. [син. *Cercidospora macrospora* (Uloth) Hafellner & Nav.-Ros.].

Псевдотеції зовні чорні, гладенькі, розміри варіюють у різних видів, більш-менш занурені у слань господаря. Стінки псевдотецію зазвичай пігменто-

вані, в апікальній частині пігмент від блакитно-зеленого до фіолетово-коричневого або чорного, базальна частина псевдотецію безбарвна, рідше – слабопігментована. Стінка утворена тонкими гіфами, які не мають чітко прозоплектенхімної структури, а формують «*textura intricata*» (Hawksworth et al., 1983). Часто спостерігається безбарвний шар клітин між псевдотецією і сланню господаря.

Гаматеції утворені парафізоїдами, морфологія яких відрізняється у різних таксонів. Парафізоїди ниткоподібні, із септами, прості або формують анастомози. Сумки бітунікатні, циліндричні або циліндрично-булавоподібні, 2–8-спорові. Аскоспори безбарвні, двоклітинні, рідше – одно- або чотириклітинні, овальні чи веретеноподібні.

Діагностичними ознаками роду є пігментація стінок псевдотецію, бітунікатні циліндричні сумки та гіалінові аскоспори.

Cercidospora epipolytropha (Mudd) Arnold, in Flora, Jena 57: 154 (1874) (рис. 1: *a-1* – *a-6*).

Псевдотеції кулясті, (115–)125 ± 10(–150) [n = 20] мкм завширшки, ексципул безбарвний у нижній частині, ближче до остіолі – блакитно-зелений, (18–)23 ± 6(–34) [n = 20] мкм завтовшки, складається з параплектенхімних клітин. Парафізоїди 1–1,5 мкм завтовшки, прості. Сумки циліндрично-булавоподібні, (4–)6–8-спорові. Аскоспори двоклітинні, овальні, безбарвні, (12,25–)14,0 ± 1,25(–17,0) × (4,50–)5,50 ± 0,5(–6,25) [n = 25] мкм.

Екологія. Паразитуює на слані й апотеціях *Lecanora dispersa* (Pers.) Röhl., *L. intricata* (Ach.) Ach. і *L. polytropha* (Ehrh.) Rabenh., а також на інших представниках роду *Lecanora* з цієї групи.

Поширення. Вид відомий із Закарпатської (Карпатський біосферний заповідник) (Pirogov, Cherelevska, 2013) та Івано-Франківської областей (заповідник «Горгани») (власні дані).

Досліджені зразки: Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, природний заповідник «Горгани», квартал 11, поблизу місця впадіння струмка Джурджинець у Бистрицю Надвірну, N 48°48'38.4 E 024°27'6.2, 814 м над р.м., 02.05.2015, на *Lecanora polytropha* s. l., на пісковиках, leg. & det. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук, А.Б. Промакова (KHER, № 8775).

Cercidospora lobothealliae Nav.-Ros. & Calat., Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region 2: 637 (2004) (рис. 1: *b-1* – *b-6*).

Псевдотеції кулясті, рідше – грушеподібні, заглиблені, (175–)190 ± 10(–200) [n = 20] мкм завширшки; ексципул у верхній частині сіро-зелений, біля основи безбарвний, (7–)10 ± 1(–13) [n = 20] мкм завтовшки. Парафізи численні, прості, 1,5–2 мкм завширшки. Сумки циліндро-булавоподібні, з (4–6–)8 аскоспорами. Аскоспори одноклітинні, безбарвні, еліпсоїдні, (18,5–)21,75 ± 1,75(–24,75) × (5,25–)7,0 ± 0,5(–8,0) [n = 25] мкм.

Екологія. Вид утворює непомітні чорні точки на слані *Lobothallia radiosa* (Hoffm.) Hafellner без видимих ознак деструкції корового шару господаря, останній росте на вапнякових брилах разом із *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *Circinaria contorta* (Hoffm.) A. Nordin, S. Savic & Tibell, *Placynthium nigrum* (Huds.) Gray та *Pyrenodesmia variabilis* (Pers.) A. Massal.

Досліджені зразки. Херсонська обл., Велико-Олександрівський р-н, околиці с. Мала Олександрівка, Русова балка, 06.03.15, leg. & det. В.В. Дармостук (KHER, № 9055).

Загальне поширення. Відомий із Північної Америки (Каліфорнія) (Navarro-Rosinés et al., 2004), Середземномор'я (Східна Іспанія, Крит) та Арктичної Азії (Росія) (Zhurbenko, 2009). У більшості випадків ліхенофільний гриб відзначали на *Lobothallia radiosa*, але збори з Арктичної Азії зафіксовані на слані *L. melanaspis* (Ach.) Hafellner.

Новий вид для мікобіоти України. В результаті детального вивчення морфології *Cercidospora lobothealliae* з'ясовано, що розміри спор більші, ніж це зазначено в типовому описі. В українському матеріалі спори 19–22 × 6–7 мкм проти 16–21 × 5–5,5 (Navarro-Rosinés et al., 2009).

Cercidospora lobothealliae відрізняється від інших видів роду одноклітинними аскоспорами. *Cercidospora crozalsiana* (Navarro-Rosinés et al., 1995) також властиві одноклітинні аскоспори, але старіші аскоспори завжди утворюють септу. Крім того, останній вид має більші розміри перитеціїв, переважно 200–280 мкм у діаметрі, трапляється на представниках роду *Squamarina* Poelt.

Cercidospora macrospora (Uloth) Hafellner et Nav.-Ros., Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region, 2: 638 (2004) (рис. 1: *c-1* – *c-6*).

Псевдотеції кулясті, заглиблені, (85–)105 ± 15(–145) [n = 20] мкм. Ексципул безбарвний у нижній і зелено-синій – у верхній частинах, (11–)16 ± 3(–24) [n = 20] мкм завширшки. Парафізоїди прості,

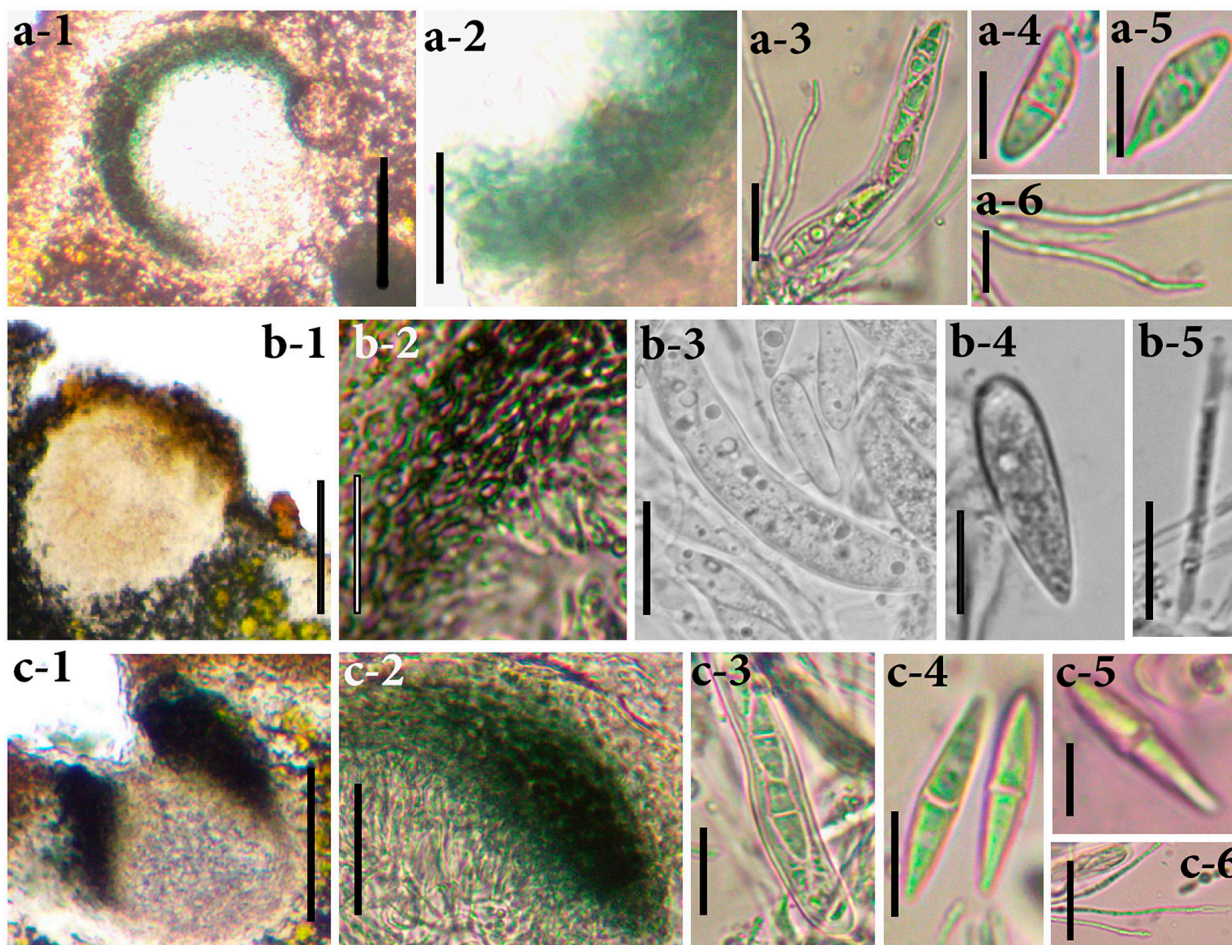


Рис. 1. Представники роду *Cercidospora*: *Cercidospora epipolytropa*: *a-1* – псевдотецій (лінійка 100 μm); *a-2* – ексципул (лінійка 25 μm); *a-3* – сумка (лінійка 20 μm); *a-4*, *a-5* – спори (лінійка 20 μm); *a-6* – парафізоїди (лінійка 10 μm). *Cercidospora lobothealliae*: *b-1* – псевдотецій (лінійка 100 μm); *b-2* – ексципул (лінійка 10 μm); *b-3* – сумки (лінійка 20 μm); *b-4* – спора (лінійка 20 μm); *b-5* – парафізоїди (лінійка 10 μm). *Cercidospora macrospora*: *c-1* – псевдотецій (лінійка 100 μm); *c-2* – ексципул (лінійка 20 μm); *c-3* – сумка (лінійка 20 μm); *c-4*, *c-5* – спори (лінійка 20 μm); *c-6* – парафізоїди (лінійка 10 μm)

Fig. 1. The species of genus *Cercidospora*: *Cercidospora epipolytropa*: *a-1* – pseudothecium (scale 100 μm); *a-2* – exciple (scale 25 μm); *a-3* – ascus (scale 20 μm); *a-4*, *a-5* – ascospores (scale 20 μm); *a-6* – paraphysoids (scale 10 μm). *Cercidospora lobothealliae*: *b-1* – pseudothecium (scale 100 μm); *b-2* – exciple (scale 10 μm); *b-3* – asci (scale 20 μm); *b-4* – ascospores (scale 20 μm); *b-5* – paraphysoids (scale 10 μm). *Cercidospora macrospora*: *c-1* – pseudothecium (scale 100 μm); *c-2* exciple (scale 20 μm); *c-3* – ascus (scale 20 μm); *c-4*, *c-5* – ascospores (scale 20 μm); *c-6* – paraphysoids (scale 10 μm)

1,5–2 мкм завширшки. Сумки циліндричні, 4-спорові, рідше – 8-спорові. Аскоспори безбарвні, двоклітинні, еліпсоїдні, $(17,25\text{--}21,0 \pm 2,0(-25,0) \times (4,25\text{--}5,50 \pm 0,5(-7,25))$ [n = 25] мкм.

Екологія. Вид росте на слані *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy, *P. garovaglii* (Körb.) S.Y. Kondr., *Lecanora dispersoareolata* (Schaer.) Lamy, *Rhizoplaca melanophthalma* (DC.) Leuckert.

Досліджені зразки: Україна, Донецька обл., Тельманівський р-н, заповідник «Кальміуський», на слані *Protoparmeliopsis muralis* 28.04.2013, leg. & det. В.В. Дармостук, О.Є. Ходосовцев (KHER, № 8378); Запорізька обл., Якимівський р-н, ставок Юшанли, лівий берег, на слані *Protoparmeliopsis muralis*, на вапняках, 22.06.2007, leg. Т.В. Зав'ялова, det. О.Є. Ходосовцев (KHER, № 6284).

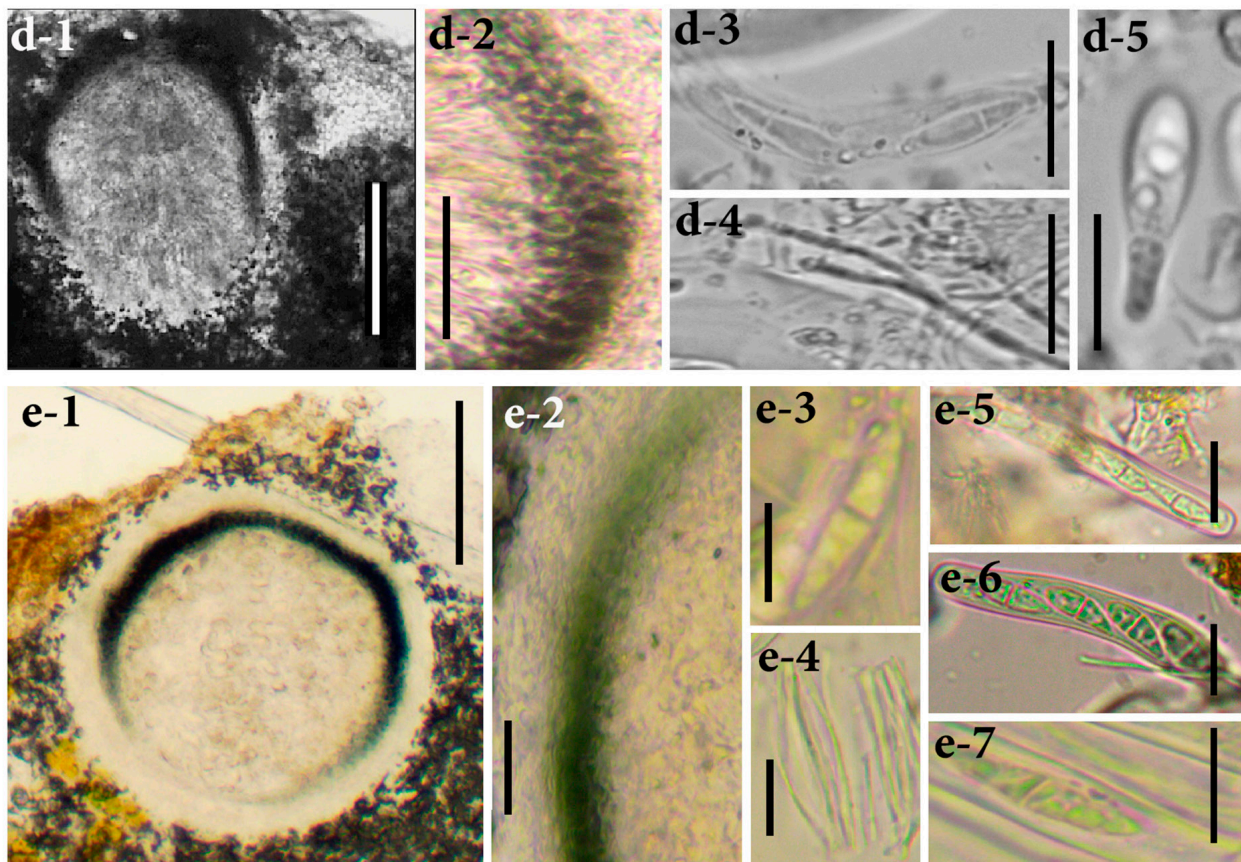


Рис. 2. Представники роду *Cercidospora*: *Cercidospora solearispora*: d-1 – псевдотецій (лінійка 100 μm); d-2 – ексципул; d-3 – сумка (лінійка 20 μm); d-4 – парафізоїди (лінійка 20 μm); d-5 – спора (лінійка 10 μm). *Cercidospora xanthoriae*: e-1 – псевдотецій (лінійка 100 μm); e-2 ексципул (лінійка 50 μm); e-3, e-7 – спори (лінійка 10 μm); e-4 – парафізоїди (лінійка 10 μm); e-5, e-6 – сумки (лінійка 20 μm);

Fig. 2. The species of genus *Cercidospora*: *Cercidospora solearispora*: d-1 – pseudothecium (scale 100 μm); d-2 – exciple (scale 20 μm); d-3 – ascus (scale 20 μm); d-4 – paraphysoids (scale 10 μm); d-5 – ascospores (scale 10 μm). *Cercidospora xanthoriae*: e-1 – pseudothecium (scale 100 μm); e-2 – exciple (scale 20 μm); e-3, e-7 – ascospores (scale 10 μm); e-4 – paraphysoids (scale 10 μm); e-5, e-6 – asci (scale 20 μm);

Поширення. В Україні відомий з Житомирської, Черкаської (Konratyuk et al., 1999), Луганської (Fedorenko et al., 2007), Запорізької (Khososovtsev, Zavyalova, 2008), Миколаївської (Войко, 2010), Дніпропетровської (Naumovych, Darmostuk, 2015) та Донецької (Darmostuk, Khodosovtsev, 2014) областей.

Cercidospora solearispora Calat., Nav.-Ros. & Hafellner, *Mycotaxon* 110: 11 (2009) (рис. 2: d-1 – d-5).

Псевдотеції кулясті, занурені в слань господаря, (145–)165 ± 20(–190) [n = 20] мкм. Нижня частина ексципула безбарвна, верхня – сіро-зелена, (11–)15 ± 3(–19) [n = 20] мкм завширшки. Парафізоїди розгалужені, 1,5–2 мкм завширшки. Сумки циліндричні, (6–)8-спорові. Аскоспори (17,25–)18,75 ±

1,75(–20,75) × (5,0–)5,75 ± 0,5(–6,75) [n = 30] мкм, безбарвні, двоклітинні, гетерополярні, нижня клітина менша та вужча, ніж верхня.

Екологія. Вид утворює невеликі кратероподібні заглиблення на слані *Aspicilia* sp., господар росте на пісковицях разом із *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy та *Lecidea fuscoatra* (L.) Ach.

Досліджені зразки. Україна, Запорізька обл., Мелітопольський р-н, околиці с. Терпіння, геологічна пам'ятка «Кам'яна могила», 04.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова (*ЖНЕР*, № 4202).

Загальне поширення. Відомий з Австрії, Чехії (Vondrák et al., 2007), Франції, Іспанії та Туреччини (Halici et al., 2007).

Новий вид для території України. В українському матеріалі з'ясувалося, що розміри псевдотеціїв менші (150–180 мкм), аніж у типовому описі (160–230 мкм) (Navarro-Rosinés et al., 2009). *Cercidospora solearispora* легко відрізнити від інших видів, що ростуть на *Aspicilia* s. l., за характерними аскоспорами, в яких нижня клітина набагато менша від верхньої. Вид часто трапляється на сланях *Aspicilia caesiocinerea* (Nyl. ex Malbr.) Arnold, *Aspicilia cinerea* (L.) Korb., *Aspicilia intermutans* (Nyl.) Arnold та *Aspicilia contorta* (Hoffm.) Korb.

Cercidospora xanthoriae (Wedd.) R. Sant., Lichens and Lichenicolous Fungi of Sweden and Norway (Lund): 57 (1993) (рис. 2: e-1 – e-7).

Псевдотеції кулясті, занурені або напівзанурені в слань господаря, (105–)145 ± 15(–170) [n = 20] мкм. Екципул у верхній частині синьо-зелений, (13–)23 ± 7(–31) мкм. Парафізоїди нерозгалужені, близько 1,5–2 мкм завширшки. Сумки циліндричні, 4-спорові. Аскоспори загострені на кінцях та перетянуті посередині, (18,0–)21,25 ± 2,5(–24,5) × (4,5–)5,5 ± 0,5(–6,5) мкм.

Екологія. Вид росте на апотеціях і слані *Rusavskia elegans* (Link) S.Y. Kondr. & Kärnefelt. і *Caloplaca saxicola* s. l.

Досліджені зразки: Україна, АР Крим, Судацький р-н, околиці с. Новий Світ, на *Caloplaca saxicola* s. l., на вапняках, 21.06.2007, leg. & det. О.Є. Ходосовцев (KHER, № 3579).

Поширення. В Україні відомий з рівнинної частини Криму (Kondratyuk et al., 1999).

Ключ для визначення представників роду *Cercidospora* (включаючи таксони, що можуть бути виявлені на території України)

1. Аскоспори одноклітинні.....*C. lobothealliae*
- 1*. Аскоспори двоклітинні 2
2. Аскоспори з верхньою клітиною, яка набагато більша від нижньої, на слані *Aspicilia* sp. *C. solearispora*
- 2*. Аскоспори з більш-менш однаковими верхньою і нижньою клітинами 3
3. Аскоспори 12–20 мкм завдовжки 4
- 3*. Аскоспори 20–40 мкм завдовжки 6
4. Сумки (2)–4-спорові, спори (13–)15–18,3–21(–22) мкм завдовжки, псевдотецій 110–150 мкм, на слані *Lecanora stenotropa* [*C. stenotropae*]
- 4*. Сумки 6–8-спорові..... 5

5. Екципул від темно-коричневого до фіолетового, 10–20 мкм завширшки. Спори двоклітинні, молоді спори можуть бути одноклітинними, (13,5–)14–16,3–19 мкм завдовжки, на слані *Aspicilia caesiocinerea* [*C. galligena*]

5*. Екципул блакитно-зелений, 18–34 мкм завширшки, спори двоклітинні, 12–17 мкм завдовжки, на слані *Lecanora polytropa* group..... *C. epipolytropa*

6. Сумки 8-спорові, екципул синьо-коричневий, спори 20–24 мкм завдовжки, на слані *Megaspora verrucosa* [*C. verrucosaria*]

6*. Сумки 2–4–6-спорові 7

7. Псевдотеції понад 200 мкм завширшки 8

7*. Псевдотеції менше 200 мкм завширшки 9

8. Псевдотеції 200–250 мкм, сумки 4–(6)-спорові, 24–30 мкм завдовжки, на слані *Squamarina lentigera* [*C. crozalsiana*]

8*. Псевдотеції 220–400 мкм, сумки (2–)4-спорові, 24–40 мкм завдовжки, на слані *Aspicilia desertorum* [*C. wernerii*]

9. Псевдотеції 100–150 мкм завширшки, верхня частина екципула синьо-зеленого кольору, сумки з чотирма аскоспорами, на *Rusavskia elegans*, *Caloplaca saxicola* *C. xanthoriae*

9*. Псевдотеції 100–170 мкм завширшки, верхня частина екципула світло-зеленого забарвлення, сумки з 4–8-аскоспорами на *Protoparmeliopsis muralis*, *P. garovaglii*, *Lecanora dispersoareolata*..... *C. macrospora*

Подяки

Автор щиро вдячний проф. О.Є. Ходосовцеву за перевірку правильності визначення зразків і цінні зауваження у процесі підготовки статті до друку.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Boyko T.O. *Visnyk of Lviv Univ. Biology series*, 2010, **54**: 165–171. [Бойко Т.О. Перші відомості про ліхенобіоту Регіонального ландшафтного парку «Приінгульський» (Миколаївська область) // *Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна.* – 2010. – **54**. – С. 165–171].
- Clauzade G., Roux C. *Les champignons lichénicoles non lichénisés*, Montpellier: Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc. Lab. Systématique et Géobotanique Méditerranéenne, 1976, 110 pp.
- Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye. *Chornomorski Bot. J.*, 2014, **10**(3): 322–327. [Дармостук В.В., Ходосовцев О.Є. Лишайники та ліхенофільні гриби Кальміуського відділення Українського степового заповідника // *Чорноморськ. бот. журн.* – 2014. – **10**(3). – С. 322–327].

Fedorenko N.M., Nadeina O.V., Kondratyuk S.Ya. *Ukr. Bot. J.*, 2007, **64**(1): 47–56. [Федоренко Н.М., Надеїна О.В., Кондратюк С.Я. Нові та рідкісні види ліхенофілних грибів з України // *Укр. ботан. журн.* – 2007. – **64**(1). – С. 47–56].

Grube M., Hafellner J. Studien an flechtenbewohnenden Pilzen der Sammelgattung *Didymella* (*Ascomycetes*, *Dothideales*), *Nova Hedwigia*, 1990, **51**(3–4): 283–360.

Hafellner J. Studien über lichenicole Pilze und Flechten VI. Ein verändertes Gattungskonzept für *Cercidospora*, *Herzogia*, 1987, **7**: 355–365.

Halici M.G., Hawksworth D.L., Aksoy A. New and interesting lichenicolous fungi records from Turkey, *Nova Hedwigia*, 2007, **85**(3–4): 393–401.

Hawksworth D.L. A key to the lichen-forming, parasitic, parasymbiotic and saprophytic fungi occurring on lichens in the British Isles, *The Lichenologist*, 1983, **15**: 1–44.

Khodosovtsev A.Ye., Zavyalova T.V. *Chornomorski Bot. J.*, 2008, **4**(2): 264–272. [Ходосовцев О.Є., Зав'ялова Т.В. Лишайники та ліхенофілні гриби геологічної пам'ятки природи «Кам'яна могила» (Запорізька область, Мелітопольський район) // *Чорноморськ. бот. журн.* – 2008. – **4**(2). – С. 264–272.]

Kondratyuk S.Ya., Andrianova T.V., Tykhonenko Yu.Yu. *Study of mycobiota diversity of Ukraine (Lichenicolous, Septoria and Puccinia fungi)*, Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany, Phytosociocentre, 1999, 112 pp.

Naumovych A.O., Darmostuk V.V. *Chornomorski Bot. J.*, 2015, **11**(4): 512–520. [Наумович Г.О., Дармостук В.В. Ліхенофілні гриби долини р. Інгулець (Україна) // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2015. – **11**(4). – С. 512–520].

Navarro-Rosinés P., Roux C., Casares M. Hongos liquenícolas de Squamarina II: Sobre la identidad de «*Didymella*» crozalsiana (*Ascomycetes*), *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.*, 1995, **16**(2): 99–103.

Navarro-Rosinés P., Calatayud V., Hafellner J. *Cercidospora*. In: *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region*, Ed. Nash T.H. III, Tempe: Arizona State Univer., 2004, pp. 635–639.

Navarro-Rosinés P., Calatayud V., Hafellner J. Contributions to a revision of the genus *Cercidospora* (*Dothideales*) 1. Species on *Megasporaceae*, *Mycotaxon*, 2009, **110**: 5–25.

Pirogov M., Chepelevska N. *Visnyk of Lviv Univ. Biology series*, 2013, **61**: 37–40. [Пірогов М., Чепелевська Н. *Cercidospora epipolytropica* (Mudd) Arnold в Українських Карпатах // *Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна.* – 2013. – **61**. – С. 37–40].

Vondrák J., Kocourková J., Slavíková–Bayerová S., Breuss O., Sparrius L., Hawksworth D.L. Noteworthy lichens, lichenicolous and other allied fungi recorded in Bohemian Karst, Czech Republic. Pozoruhodné lišejníky, lichenikolní houby a jiné lišejníkům podobné houby Českého krasu, *Bryonora*, 2007, **40**: 31–40.

Vouaux L. Synopsis des champignons parasites de lichens, *Bull. Soc. Mycol. France.*, 1913, **29**: 395–446.

Zhurbenko M.P. Lichenicolous fungi and some lichens from the Holarctic, *Opuscula Philolichenum*, 2009, **6**: 87–120.

Рекомендує до друку
С.Я. Кондратюк

Надійшла 03.11.2015

Дармостук В.В. Рід *Cercidospora* (*Dothideales*) в Україні. – *Укр. ботан. журн.* – 2016. – **73**(3): 262–267.

Херсонський державний університет
вул. Університетська, 27, м. Херсон, 73000, Україна

У статті узагальнені дані щодо представників роду *Cercidospora* на території України, наведено їхні описи, екологічні особливості та поширення в нашій країні. Представники роду характеризуються зеленувато-блакитним до коричневого забарвленням стінок псевдотеції та гіаліновими аскоспорами. Вперше для України наведено два види: *Cercidospora lobothalliae* (властиві одноклітинні аскоспори та зростання на слані *Lobothallia radiosa*); *Cercidospora solearispora* (характерні двоклітинні аскоспори, в яких верхня клітина набагато більша за нижню, зростає на слані епілітних представників *Aspicilia* s. l.). Наведено ключ для визначення видів роду *Cercidospora*, виявлених в Україні, і видів, що з часом можуть бути знайдені на цій території.

Ключові слова: ліхенофілні гриби, *Cercidospora*, Україна.

Дармостук В.В. Род *Cercidospora* (*Dothideales*) в Україні. – *Укр. ботан. журн.* – 2016. – **73**(3): 262–267.

Херсонский государственный университет
ул. Университетская, 27, г. Херсон, 73000, Украина

В статье обобщены данные о представителях рода *Cercidospora* на территории Украины, приведены их описания, экологические особенности и распространение в стране. Представители рода характеризуются зеленувато-голубым до коричневого цветом стенок псевдотеции и гиалиновыми аскоспорами. Впервые для Украины приведены два вида: *Cercidospora lobothalliae* (присущи одноклеточные аскоспори и произрастание на слоевище *Lobothallia radiosa*); для *Cercidospora solearispora* типичны двухклеточные аскоспори, у которых верхняя клетка гораздо больше, чем нижняя (произрастает на слоевище эпилитных представителей *Aspicilia* s. l.). Приведен ключ для определения представителей рода *Cercidospora*, произрастающих в Украине, и видов, которые со временем могут быть найдены на её территории.

Ключевые слова: лихенофильные грибы, *Cercidospora*, Украина.



doi: 10.15407/ukrbotj73.03.268

V.P. HELUTA¹, V.P. KOVALCHUK², P.Ya. CHUMAK²

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

² O.V. Fomin Botanical Garden, Taras Shevchenko Kyiv National University
1, Symon Petliura Str., Kyiv, 01032, Ukraine
kvp_1@i.ua

FIRST RECORDS OF TELEOMORPH OF AN INVASIVE FUNGUS *ERYSIPHE MACLEAYAE* (*ERYSIPHALES*) IN UKRAINE

Heluta V.P., Kovalchuk V.P., Chumak P.Ya. **First records of teleomorph of an invasive fungus *Erysiphe macleayae* (*Erysiphales*) in Ukraine.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 268–272.

Abstract. It is reported that in 2015 an invasive powdery mildew fungus, *Erysiphe macleayae* (*Erysiphales*, *Ascomycota*), formerly known in Ukraine only in its anamorph stage, began to form mature fruiting bodies on *Chelidonium majus* and *Macleaya microcarpa* (*Papaveraceae*). Morphologically, they are almost identical to the chasmothecia of Slovak specimens. Ukrainian materials are also similar to *E. macleayae* samples described from China although having slightly larger chasmothecia and slightly smaller asci and ascospores. Teleomorph of the fungus was found in three localities in the city of Kiev and Kiev Region. Another species of *Macleaya*, *M. cordata*, was infected only by the anamorph of *E. macleayae*. The specimens studied are stored in the National Herbarium of M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine (*KW*). The authors assume that formation of fruiting bodies of *E. macleayae* may be caused by an extremely hot summer in 2015. Another possible explanation is that a new biotype of *E. macleayae* has migrated from South Asia into Ukraine and subsequently formed mature chasmothecia through the sexual process with the indigenous European populations of the fungus.

Key words: Europe, invasion, powdery mildews, chasmothecium, *Pseudoidium*, *Chelidonium*, *Macleaya*, *Papaveraceae*.

Introduction

A powdery mildew fungus *Erysiphe macleayae* R.Y. Zheng & G.Q. Chen (*Erysiphales*, *Ascomycota*) was described (Zheng, Chen, 1981) from China as a parasite of *Macleaya cordata* (Willd.) R. Br. (*Papaveraceae*). Recently, it has been reported (Jiang et al., 2015) that in China the fungus also infected *Chelidonium majus* L., another representative of *Papaveraceae*, forming fruiting bodies (chasmothecia). At the same time, there are many reports of anamorphic powdery mildew on *C. majus*, *M. cordata* and *M. microcarpa* Fedde in Eu-

rope. This fungus was reported under different names, such as *Oidium* sp., *Pseudoidium* sp., *E. cruciferarum* Opiz ex L. Junell, and *E. macleayae* (Blumer, 1967; Amano, 1986; Grigaliunaite, 1990; Dynowska et al., 1999; Jankovics, 2007; Ale-Agha et al., 2008; Jankovics et al., 2008; Schmidt, Scholler, 2011; Park et al., 2012; Pastirčáková, Pastirčák, 2013). Molecular studies showed that this fungus, in any case collected in recent years, belongs to *E. macleayae* (Park et al., 2012; Jiang et al., 2015; Pastirčáková et al., 2016). Since 2007, it occurs every year in Ukraine (Heluta, Kravchuk, 2015). However, until 2015, fruiting bodies of the fungus were not observed here.

© V.P. HELUTA, V.P. KOVALCHUK, P.Ya. CHUMAK, 2016

Materials and methods

In the autumn of 2015, powdery mildew samples on *Chelidonium majus* and *Macleaya microcarpa*, which contained not only mycelium, conidia and conidiophores, but also fruiting bodies, were collected in Kyiv and Kyiv Region. At the same time, on *M. cordata* only anamorphic stage of this fungus was found. The studied materials are listed below, following the characteristics of *E. macleayae* anamorph and teleomorph. The specimens are stored in the National Herbarium of M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine (KW). The fungus was studied and photographed under a light microscope «Primo Star» (Carl Zeiss, Germany) with the camera «Canon A 300» and the software «AxioVision 4.7». Only herbarium specimens were used. The mycelium, conidiophores and conidia removed from the surface of infected leaves by a transparent adhesive tape. To restore shape and size, a piece of tape with these fungus structures was put in a droplet of 40 % lactic acid solution on a microscope slide (sticky side up), covered with a cover glass, gently heated to boiling point, then examined under the light microscope. Chasmothecia were prepared and studied in a drop of distilled water. Digital data were treated statistically when $n \geq 30$ for each character.

Results and discussion

As noted by R. Cook and U. Braun (2012), *E. macleayae* is characterized by very small fruiting bodies with long appendages and large ascospores. Morphologically, Ukrainian materials are almost identical to Slovak specimens of this fungus, which have recently been reported by Pastirčáková et al. (2016). Our samples are also close to the specimens of *E. macleayae* described from China (Zheng, Chen, 1981) although having slightly larger chasmothecia and smaller asci and ascospores. Below are description of the holomorph of the fungus and corresponding illustrations (Figure).

Erysiphe macleayae R.Y. Zheng & G.Q. Chen, Sydowia 34: 290. 1981

Mycelium at first greyish, very thin, not conspicuous, mostly on the upper side of the leaf, on the underside almost absent, then forming circular to irregular white patches, later confluent, also on stems and infructescences. *Hyphae* branched, septate, hyaline, thin-walled. *Hyphal appressoria* two times lobed to nipple-shaped, solitary or opposite doubled. *Conidiophores* erect, 80–145 μm , mainly 3- or 4-cell, foot-cells some

flexuous, 20–30 \times 6–8 μm , producing conidia singly, Pseudoidium type. Conidia elongated ellipsoid, almost cylindrical or cylindrical, hyaline, without fibrosin bodies, 32–53 \times 8.5–16 μm , length to width ratio 2.2–4.8, with the mesh surface. *Chasmothecia* mostly gregarious or of a continuous layer on the upper side of the leaf, less often scattered on the lower side of the leaf, petioles and sometimes stalks (on *C. majus*), or mainly on the lower side of the leaf in diffuse groups (on *M. microcarpa*), hemispherical, depressed below, 80–109 μm diam. *Peridium* black, shiny in reflected light, *peridial cells* not very distinct, irregularly polygonal. *Appendages* numerous, basal, mycelium-like, mainly simple, often twisted, long, up to 700 μm , brown or light brown, paler towards the hyaline apex. *Asci* 2–5(–9) per chasmothecium, ellipsoid, ovoid, mainly stipitate, (2–)3–5(–7)-spored, 44–63 \times 32–49 μm . *Ascospores* very variable in form and size, from short-ellipsoid to elongated ellipsoid, frequently ovate, oblong-ovate, often asymmetric, recurved, slightly constricted, up to foot-like, with granular contents, sometimes with large oil drop, 21–32 \times 11–16 μm .

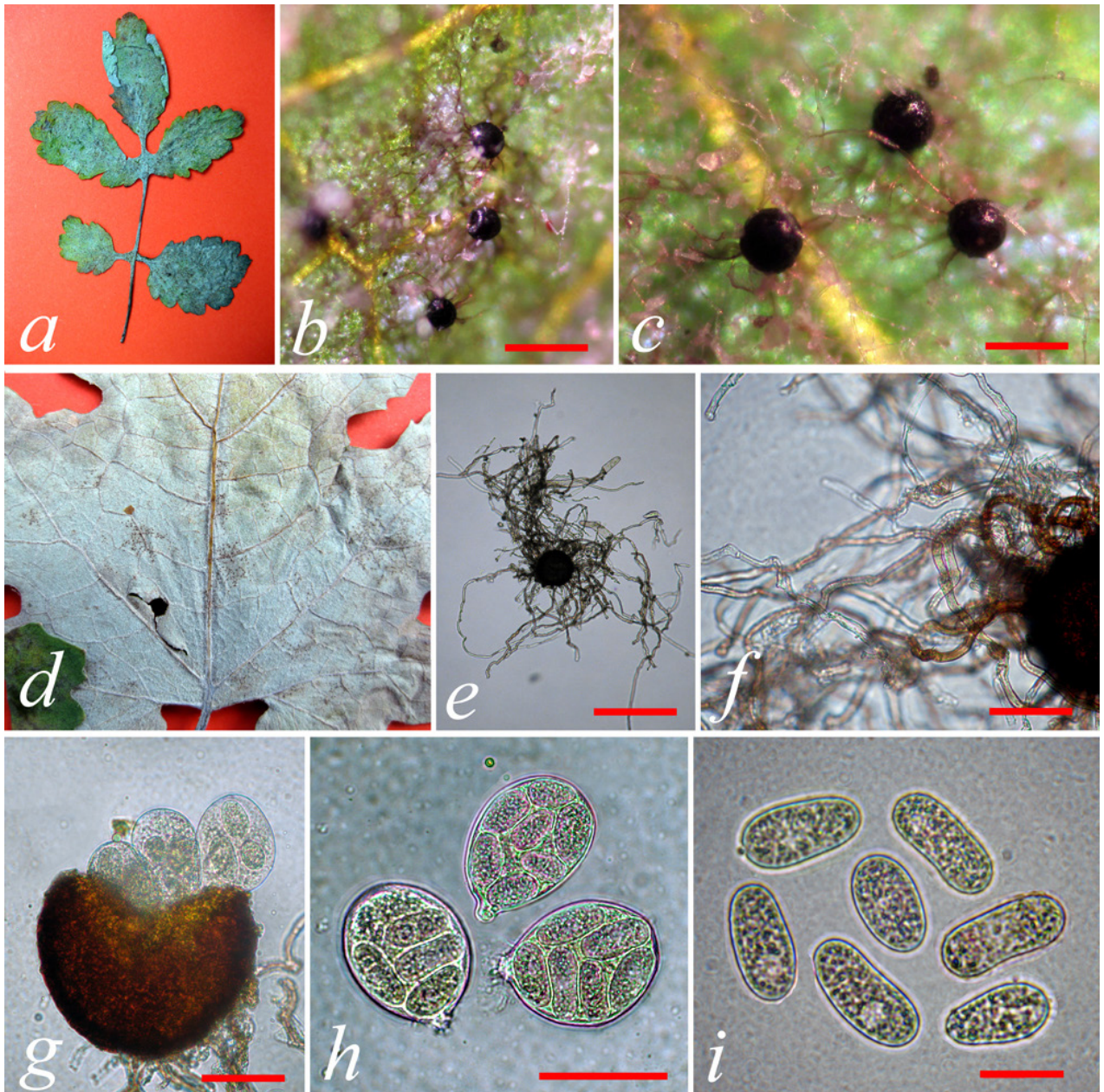
Specimens examined

On *Chelidonium majus* – Kyiv, centre, O.V. Fomin Botanical Garden, 02.10.2015, V.P. Kovalchuk (KW 60953F); Kyiv Region, Boryspil District, village Hlyboke, 03.10.2015, V.P. Kovalchuk (KW 60954F; Figure, a–c).

On *Macleaya cordata* – Kyiv, centre, O.V. Fomin Botanical Garden, 02.10.2015, V.P. Kovalchuk (anamorph; KW 70033).

On *Macleaya microcarpa* – Kyiv, M.M. Hryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, 04.09.2015, S.L. Mosyakin (anamorph; KW 60956); *ibid.*, 18.09.2015, S.L. Mosyakin (KW 60957); *ibid.*, 08.10.2015, V.P. Kovalchuk, P.Ya. Chumak (KW 60959; Figure, d–i).

In 2015, we made a comparative study of *E. macleayae* on *C. majus* and *M. cordata*. As a result, it was determined that dynamics of the affection of these hosts was somewhat different. Thus, on the former host the mycelium of the fungus appears much earlier than on the latter. Symptoms of powdery mildew lesions were observed on *C. majus* in early July, while on *M. cordata* only in early September. First, the fungus infected mostly the upper side of leaves of *C. majus*, then in the period of seed formation it spread to the stem. Fruit bodies formed in early September on both sides of the lower, older leaves of plants. They first appeared on leaflets,



Erysiphe macleayae on *Chelidonium majus* (a–c) and *Macleaya microcarpa* (d–i): a, d – infected leaves of host plants; b, c, e – chasmothecia (b, c – in reflected light); f – appendages; g – cracked chasmothecium with outgoing asci; h – 4-, 6- and 7-spored asci; i – ascospores (bars: b, e – 200 μ m, c – 100 μ m, f–h – 50 μ m, i – 20 μ m)

located closer to the base of the petioles and much less on the base of leafstalks. Typically, on the upper leaflets fruiting bodies are missing. On *M. cordata*, the fungus first developed mainly on the upper side of the leaves of the lower tier, then also on the flowering part of the stem. Chasmothecia were not formed. In addition, a slight difference in the shape of conidia of the fungus on these hosts was noticed. Thus, the ratio of length to

width for *C. majus* averaged 2.5, whereas for *M. cordata* 2.2. However, these indicators fit well within the scope of this feature variation (2.2–4.8) shown previously for Ukrainian material (Heluta, Kravchuk, 2015).

There were some differences in the formation of fruiting bodies on *C. majus* and *M. microcarpa*. On the former host, they developed mainly on the upper side of the leaf as a continuous layer (Figure, a), while on the

latter mainly on the lower side, in the form of diffuse spots (Figure, *d*).

The authors can not reliably explain why *E. macleayae*, which for many years developed only anamorphic stage in Europe, with one exception on *Meconopsis cambrica* (L.) Vig., began to form fruiting bodies. We have already noted similar cases for other powdery mildews. For example, the anamorph of East Asian *E. arcuata* U. Braun, V.P. Heluta & S. Takam. was recorded by one of the authors of this article in 1977 (Heluta, 1989). However, the fungus began intensively to form fruiting bodies, simultaneously in different parts of Europe, only in 2005 (Braun et al., 2006). We can propose two hypotheses concerning the cause of the development of *E. macleayae* teleomorph. Presumably formation of fruiting bodies of this fungus was provoked by the extremely hot summer in 2015. If this assumption is correct, then obviously in cooler seasons the fungus will again develop exclusively anamorph. Another possible explanation is that a new biotype of *E. macleayae* has migrated from South Asia into Ukraine and subsequently formed complete chasmothecia through the sexual process with the indigenous European populations of the fungus. In this case, fruiting bodies in the future will be observed annually.

Acknowledgements

Authors are grateful to Prof. Sergey Mosyakin for kindly providing leaves of *M. cordata* infected with powdery mildew. We also thank Dr. Vera Hayova for help with the English and anonymous reviewers for valuable comments on the manuscript.

REFERENCES

- Ale-Agha N., Boyle H., Braun U., Butin H., Jage H., Kummer V., Shin H.D. Taxonomy, host range and distribution of some powdery mildew fungi (*Erysiphales*), *Schlechtendalia*, 2008, **17**: 39–54.
- Amano K. *Host range and geographical distribution of the powdery mildew fungi*, Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1986, 741 p.
- Blumer S. *Echte Mehltauipilze (Erysiphaceae). Ein Bestimmungsbuch für die in Europa vorkommenden Arten*, Jena: VEB Gustav Fisher, 1967, 436 S.
- Braun U., Cook R.T.A. Taxonomic manual of the *Erysiphales* (powdery mildews), *CBS Biodiversity Series*, 2012(11): 1–707.
- Braun U., Takamatsu S., Heluta V., Limkaisang S., Divarangkoon R., Cook R., Boyle H. Phylogeny and taxonomy of powdery mildew fungi of *Erysiphe* sect. *Uncinula* on *Carpinus* species, *Mycological Progress*, 2006, **5**(3): 139–153.

- Dynowska M., Fiedorowicz G., Kubiak D. Contributions to the distribution of *Erysiphales* in Poland, *Acta Mycologica*, 1999, **34**: 79–88.
- Grigaliunaite V. *Muchnistoro-syanye gryby Litvy*, Vilnius: Mokslas, 1990, 88 pp. [Григалиюнайте Б. Мучнисторосяные грибы Литвы. — Вильнюс: Мокслас, 1990. — 88 с.].
- Heluta V.P., *Muchnistoro-syanye gryby*, Kiev: Naukova Dumka, 1989, 256 pp. [Гелюта В.П. Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы. — Киев: Наук. думка, 1989. — 256 с.].
- Heluta V.P., Kravchuk O.O., *Ukr. Bot. J.*, 2015, **72**(1): 39–45. doi.org/10.15407/ukrbotj72.01.039 [Гелюта В.П., Кравчук О.О. Перші знахідки в Україні нового інвазійного гриба *Erysiphe macleayae* (*Erysiphales*) // *Укр. ботан. журн.* — 2015. — **72**(1). — С. 39–45].
- Jankovics T. First report of powdery mildew (*Oidium* sp.) on great celandine (*Chelidonium majus*), *Plant Pathology*, 2007, **56**, p. 353.
- Jankovics T., Bai Y., Kovács G.M., Bardin M., Nicot P.C., Toyoda H., Matsuda Y., Niks R.E., Kiss L. *Oidium neolycopersici*: intraspecific variability inferred from amplified fragment length polymorphism analysis and relationship with closely related powdery mildew fungi infecting various plant species, *Phytopathology*, 2008, **98**(5): 529–540.
- Jiang W., Liu Sh., An B., Wang L., Li Y., Takamatsu S., Braun U. Chasmothecia of *Erysiphe macleayae* on *Chelidonium majus* confirm species identification, *Mycoscience*, 2015, **56**(2): 132–135. doi: 10.1016/j.myc.2014.04.008
- Park M.J., Cho S.E., Piatek M., Shin H.D. First report of powdery mildew caused by *Erysiphe macleayae* on *Macleaya microcarpa* in Poland, *Plant Dis.*, 2012, **96**(9): 1376.
- Pastirčáková K., Jankovics T., Komáromi J., Pintye A., Pastirčák M. Genetic diversity and host range of powdery mildews on Papaveraceae, *Mycol. Progress*, 2016, **15**: 36. doi: 10.1007/s11557-016-1178-8
- Pastirčáková K., Pastirčák M. A powdery mildew (*Pseudoidium* sp.) found on *Chelidonium majus* in the Czech Republic and Slovakia, *Czech Mycology*, 2013, **65**(1): 125–132.
- Schmidt A., Scholler M. Studies in *Erysiphales* anamorphs (4): species on *Hydrangeaceae* and *Papaveraceae*, *Mycotaxon*, 2011, **115**: 287–301.
- Zheng R., Chen G. The genus *Erysiphe* in China, *Sydowia*, 1981, **34**: 214–327.

Recommended by
V.P. Hayova

Submitted 23.11.2015

Гелюта В.П.¹, Ковальчук В.П.², Чумак П.Я.² **Перші знахідки в Україні інвазійного гриба *Erysiphe macleayae* (*Erysiphales*) на стадії телеоморфи.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(3): 268—272.

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

²Ботанічний сад імені акад. О.В. Фомина, Київський національний університет імені Тараса Шевченка вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна

Повідомляється, що в 2015 р. інвазійний борошнисторосяний гриб *Erysiphe macleayae* (*Erysiphales*, *Ascomycota*), який раніше був відомий в Україні лише на стадії анаморфи на *Chelidonium majus* і *Macleaya microcarpa* (*Papaveraceae*), почав утворювати тут повноцінні плодові тіла. За морфологічними ознаками вони близькі до хазмотеціїв зразків із Словаччини. Українські матеріали також доволі близькі до зразків *E. macleayae*, описаних з Китаю, однак мають трохи більші за розміром хазмотеції, які містять дещо менші сумки та сумкоспори. Телеоморфу цього гриба знайдено в трьох локалітетах у м. Києві та Київській обл. Ще на одному виді, *Macleaya cordata*, реєструвалася лише анаморфа *E. macleayae*. Досліджені зразки передані до Національного гербарію Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КН). Автори припускають, що утворення плодових тіл *E. macleayae*, можливо, спричинене надзвичайно спекотним літом 2015 р. Однак не виключено, що в Україну з Південно-Східної Азії мігрував новий біотип цього гриба, який може з європейською популяцією *E. macleayae* вступати в статевий процес й утворювати повноцінні хазмотеції.

Ключові слова: Європа, інвазія, борошнисторосяні гриби, хазмотецій, *Pseudoidium*, *Chelidonium*, *Macleaya*, *Papaveraceae*.

Гелюта В.П.¹, Ковальчук В.П.², Чумак П.Я.² **Первые находки в Украине инвазионного гриба *Erysiphe macleayae* (*Erysiphales*) на стадии телеоморфы.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(3): 268—272.

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

²Ботанический сад имени акад. А.В. Фомина, Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко ул. Симона Петлюры, 1, г. Киев, 01032, Украина

Сообщается, что в 2015 г. инвазионный мучнисторосяной гриб *Erysiphe macleayae* (*Erysiphales*, *Ascomycota*), ранее известный в Украине только на стадии анаморфы на *Chelidonium majus* и *Macleaya microcarpa* (*Papaveraceae*), начал образовывать здесь полноценные плодовые тела. По морфологическим признакам они практически идентичны хазмотециям образцов из Словакии. Украинские материалы также довольно близки к образцам *E. macleayae*, описанным из Китая, однако имеют несколько крупнее хазмотеции, слегка более мелкие сумки и сумкоспори. Телеоморфа этого гриба найдена в трёх локалітетах в г. Киеве и Киевской обл. Еще на одном виде, *Macleaya cordata*, регистрировалась только анаморфа *E. macleayae*. Исследованные образцы переданы в Национальный гербарий Института ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины (КН). Авторы допускают, что образование плодовых тел *E. macleayae*, возможно, вызвано чрезвычайно жарким летом 2015 г. Однако не исключено, что в Украину из Юго-Восточной Азии мигрировал новый биотип этого гриба, который может с европейской популяцией *E. macleayae* вступать в половой процесс и образовывать полноценные хазмотеции.

Ключевые слова: Европа, инвазия, мучнисторосяные грибы, хазмотеций, *Pseudoidium*, *Chelidonium*, *Macleaya*, *Papaveraceae*.

NEW FOR UKRAINE LICHEN-FORMING AND LICHENICOLOUS FUNGI FROM GORGANY NATURE RESERVE

Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V., Gromakova A.B. **New for Ukraine lichen-forming and lichenicolous fungi from Gorgany Nature Reserve.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 273–276.

Abstract. Six new for Ukraine species of lichen-forming (*Caloplaca borreri*, *Micarea viridiatra*, *Micarea viridileprosa*, *Porina guentheri*, *Schismatomma cretaceum*, *Xylographa vitiligo*) and three species of lichenicolous fungi (*Didymocyrtis pseudeverniae*, *Milospilum lacoizquetae*, *Psammia stipitata*) from Gorgany Nature Reserve are reported. The materials were collected within the area of primeval spruce forests on bark of *Acer pseudoplatanus*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Pinus cembra*, as well as on sandstone outcrops, wood and different lichens. The descriptions, localities, ecological and distribution data for these species are provided.

Key words: Carpathians, primeval coniferous forests, bark, sandstone

Introduction

Gorgany Nature Reserve located in south-west part of Ivano-Frankivsk Region covers 5344 ha in the Dovbushanski Gorgany Mountains. The forest with *Picea abies* (L.) H. Karst is a predominant type of vegetation which occupies 84 % of its area (Klimuk et al., 2006). These are the most valuable areas of primeval coniferous forests in Ukraine. Special features of these *Picea* forests are admixtures of *Acer pseudoplatanus* L., *Abies alba* Mill., *Fagus sylvatica* L., and *Pinus cembra* L. Moreover, the sandstone outcrops cover some slopes in different parts of the reserve. Several mountain belts, variety of forests types and substrates provide the preconditions for a high diversity of lichen-forming and lichenicolous fungi. Unfortunately, sparse information about lichen-forming and lichenicolous fungi included in «The Chronicle of Nature» of the Reserve has not been published before. The first information about nine new for Ukraine lichenized and lichenicolous fungi collected in Gorgany Nature Reserve is provided in this paper.

Materials and methods

The materials were collected during special expedition in Gorgany Nature Reserve in May 2015 by the authors of the paper. All specimens were examined using standard microscope techniques and deposited

in the Lichenological Herbarium of Kherson State University (*KHER*). A list of species is given below. The lichenicolous fungi are marked by asterisk «*».

Results

Caloplaca borreri J.R. Laundon

Thallus of small leprose portions without areoles, yellow-brownish, soredia 40–50 µm diam., K+ purple. Apothecia unknown.

SUBSTRATE. On bark at the base of an old *Acer pseudoplatanus* tree.

SPECIMEN EXAMINED. Ukraine. Ivano-Frankivsk Region, Nadvirna District, Gorgany Nature Reserve, sq. 10, plot 1, 48°47507'N 024°30680'E, alt. 995 m, 5 May 2015, A. Khodosovtsev, V. Darmostuk, A. Gromakova (*KHER* 9084).

Previously known only from four locations in England (Laundon, 2005). It is for the first time reported for Eastern Europe.

**Didymocyrtis pseudeverniae* (Etayo & Diederich) Ertz & Diederich

Conidiomata immersed in thallus of *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, 130–170 µm diam., conidia hyaline, ellipsoid, sometimes irregularly shaped, (14–)16–22(–26) × 6–9 µm.

SUBSTRATE. On *Pseudevernia furfuracea*, on *Picea abies*.

SPECIMEN EXAMINED. Ukraine. Ivano-Frankivsk Region, Nadvirna District, Gorgany Nature

Reserve, near cordon, 48°48517'N 024°28504'E, alt. 810 m, 5 May 2015, A. Khodosovtsev, V. Darmostuk, A. Gromakova (*KHER* 9085).

This lichenicolous fungus was hitherto found in Czech Republic (Brackel, 2009), Germany (Brackel, 2014), Great Britain (Hawksworth, 2003), Lithuania (Motiejūnaitė et al., 2011), and Spain (Etayo, Diederich, 1996).

Micarea viridiatra Coppins

Thallus crustose, often with granular areoles, 60–120 µm diam, greenish. Apothecia 0.15–0.3 mm diam., convex, greenish, hymenium and hypothecium blue-green, ascospores hyaline, 0–1 septate, (10–) 12–17 (–19) × (3.5)–4–5 µm.

SUBSTRATE. On wood.

SPECIMEN EXAMINED. Ukraine. Ivano-Frankivsk Region, Nadvirna District, Gorgany Nature Reserve, Dzhurdzhinets stream, 48°48384'N 024°27692'E, alt. 815 m, 2 May 2015, A. Khodosovtsev, V. Darmostuk, A. Gromakova (*KHER* 8884).

In Europe it is known from Great Britain and Norway (Smith et al., 2009).

Micarea viridileprosa Coppins & Van den Boom

Thallus crustose, wide-spread, diffuse, bright green, composed of discrete, bright greenish goniocysts. Goniocysts 12–18 µm diam., photobiont micareoid cells 4–7 µm diam. Apothecia in Ukrainian material absent. Thallus C+ red, K–, KC+ red, Pd–.

SUBSTRATE. On bark of *Picea abies*.

SPECIMEN EXAMINED. Ukraine. Ivano-Frankivsk Region, Nadvirna District, Gorgany Nature Reserve, sq. 10, plot 1, 48°47507'N 024°30680'E, alt. 995 m, 5 May 2015, A. Khodosovtsev, V. Darmostuk, A. Gromakova (*KHER* 8898).

It is rather common species in the following European countries: Belgium, Great Britain, France, Germany, Italy, the Netherlands, Portugal, Switzerland (Boom & Coppins, 2001), Czech Republic (Malicek et al., 2014), Norway (Tønberg, Johnsen, 2011), Poland (Czarnota, 2007), Russia (Urbanavichus, 2010), and Sweden (Thor, 2009). It is also recorded from Tasmania (Smith et al., 2009).

**Milospium lacoizquetae* Etayo & Diederich

Conidiomata sporodochia, (30–)50–100(–120) µm wide, flattened, brownish; conidia aseptate, sometimes irregularly folded and lobate (fine visible in K), dark brown, 7–14(–16) × 6–10(–12) µm.

SUBSTRATE. On squamules on epiphytic *Cladonia* sp., on *Picea abies*.

SPECIMEN EXAMINED. Ukraine. Ivano-Frankivsk Region, Nadvirna District, Gorgany Nature Reserve, sq. 11, near cordon 15 locality, 48°47446'N 024°30808'E, alt. 995 m, 5 May 2015, A. Khodosovtsev, V. Darmostuk, A. Gromakova (*KHER* 8970).

This lichenicolous fungus is known from a few localities in Austria (Hafellner et al., 2004), Czech Republic (Kocourkova et al., 2005), France (Etayo, Diederich, 1996), Germany (Brackel, 2006), Poland (Schiefelbein et al., 2012), and Spain (Etayo, 2002).

Porina guentheri (Flot.) Zahlbr.

Thallus continuous, dull green-brown. Perithecia black, 0.3–0.7 mm diam., involucrellum purple-brown. Ascospores (6–)7(–9)-septate, (28–)32–45(49) × (4.5)5–6–5 µm.

SUBSTRATE. On shaded sandstone.

SPECIMEN EXAMINED. Ukraine. Ivano-Frankivsk Region, Nadvirna District, Gorgany Nature Reserve, sq. 11, near beech trees numbers 265–266, 48°48703'N 024°28640'E, alt. 880 m, 1 May 2015, A. Khodosovtsev, V. Darmostuk, A. Gromakova (*KHER* 8637).

It is known locally from Europe, Asia, North America, South Africa and Australia (Tasmania) (Smith et al., 2009).

**Psammia stipitata* D. Hawksw.

Colonies discrete, composed of hyaline to pale brown torulose hyphae mainly 3–4 µm wide. *Conidiophores* arising in small groups, straight, unbranched, smooth-walled, septate, 20–50 × 4–5 µm. *Conidiogenous cells* monRegionic, integrated, terminal, cylindrical. *Conidia* acrogenous, multiseptate, palmate to cartwheel-like, brown in mass, comprising about 50 arms, overall 50–80 µm diam; individual arms straight or slightly curved, 3–7 euseptate, often attenuated at the apex, subhyaline to pale brown, smooth or irregularly sparsely rugose, 25–50 × 3–3.5(–4.5) µm.

SUBSTRATE. On green algae and *Lecanora* sp. on wood.

SPECIMEN EXAMINED. Ukraine. Ivano-Frankivsk Region, Nadvirna District, Gorgany Nature Reserve, sq. 11, 48°46411'N 024°31678'E, alt. 1400 m, 5 May 2015, A. Khodosovtsev, V. Darmostuk, A. Gromakova (*KHER* 9086).

It was hitherto known from France (Coste, 2012), England (Earland-Bennet, Hawksworth, 1999),

the Netherlands (van den Boom, 2009) and Spain (Navarro-Rosinés et al., 1994).

***Schismatomma cretaceum* (Hue) J.R. Laundon**

Thallus crustose, whitish, sorediate. Soralia delimited to irregular, convex, chalk-white. Apothecia and pycnidia unknown. Thallus C–, K+ yellowish, KC–, Pd–.

SUBSTRATE. On dry side of old *Acer psedoplatanus*.

SPECIMEN EXAMINED. Ukraine. Ivano-Frankivsk Region, Nadvirna District, Gorgany Nature Reserve, sq. 10, plot 1, 48°47507'N 024°30680'E, alt. 995 m, 5 May 2015, A. Khodosovtsev, V. Darmostuk, A. Gromakova (KHER 9087).

This rare lichen-forming fungus was found so far in a few localities in Western Europe (Great Britain) (Smith et al., 2009).

***Xylographa vitiligo* (Ach.) J.R. Laundon**

Thallus immersed, pale greyish, soralia present, discrete, 0.2–1 × 0.18–0.42 mm, flat, dark grey to cream; soredia 20–30 µm diam, with brown pigment which is K–. Soralia C–, K+ yellow, Pd+ orange. Apothecia in Ukrainian material not found.

SUBSTRATE. On coniferous wood.

SPECIMEN EXAMINED. Ukraine. Ivano-Frankivsk Region, Nadvirna District, Gorgany Nature Reserve, sq. 10, alt. 1085 m, 48°46865'N 024°30973'E, 5 May 2015, A. Khodosovtsev, V. Darmostuk, A. Gromakova (KHER 9089).

It is known from Europe, Asia, Macaronesia, North America, Africa, and subantarctic islands (Smith et al., 2009).

Acknowledgement

We are thankful to M.B. Shpilchak (Ivano-Frankivsk, Ukraine) for help during expedition in Gorgany Nature Reserve and to V.P. Heluta (Kyiv, Ukraine) for his assistance in communication with the reserve administration; to S.Ya. Kondratyuk and S.L. Mosyakin (Kyiv, Ukraine) for valuable comments and linguistic corrections. The fieldwork study was supported by Toyota Center Kherson «Auto-Plaza» and Mr. V. Borzhkov (Kherson, Ukraine).

REFERENCES

Brackel W. von. Weitere Funde von flechtenbewohnenden Pilzen in Bayern – Beitrag zu einer Checkliste IV, *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft*, 2009, **11**: 5–55.

Brackel W. von. Kommentierter Katalog der flechtenbewohnenden Pilze Bayerns, *Biblioth. Lichenol.*, 2014, **109**: 1–476.

Brackel W. von., Kocourková J. *Endococcus karlstadtensis* sp. nov. und weitere Funde von flechtenbewohnenden Pilzen in Bayern – Beitrag zu einer Checkliste II, *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft*, 2006, **76**: 5–32.

Boom P.P.G. van den, Coppins B.J. *Micarea viridileprosa* sp. nov., an overlooked lichen species from Western Europe, *Lichenologist*, 2001, **33**: 87–91.

Boom P.P.G. van den. Diversity of lichens and lichenicolous fungi in a primeval heathland and adjacent managed forest in southern Netherlands (Groote Heide and 't Leenderbos), *Öster. Z. Pilzk.*, 2009, **18**: 25–45.

Coste C. Inventaire raisonné des lichens et des champignons lichénicoles de la forêt domaniale de Grésigne (Tarn, France), *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse.*, 2012, **148**: 3–12.

Czarnota P. The lichen genus *Micarea* (Lecanorales, Ascomycotina) in Poland, *Polish botanical studies*, 2007, **23**: 1–199.

Earland-Bennet P.M., Hawksworth D.L. Observations on the genus *Psammia*, including the description of two new algalicolous and lichenicolous species, *Lichenologist*, 1999, **31**(6): 579–586.

Etayo J., Diederich P. Lichenicolous fungi from the Western Pyrenees, France and Spain II. More Deuteromycetes, *Mycotaxon*, 1996, **60**: 415–428.

Etayo J. Catálogo de líquenes y hongos líquenícolas del Parque Natural de Bértiz (Navarra, España), *Bull. Soc. Linn. Provence*, 2002, **53**: 155–170.

Hafellner J., Kocourková J., Obermayer W. Records of lichenicolous fungi from the northern Schladminger Tauern (Eastern Alps, Austria, Styria), *Herzogia*, 2004, **17**: 59–66.

Hawksworth D. The lichenicolous fungi of Great Britain and Ireland: an overview and annotated checklist, *Lichenologist*, 2003, **35**(3): 191–232.

Klimuk Yu.V., Miskevych U.D., Yakushenko D.M., Chorney I.I., Budzhak V.V., Nyporko S.O., Shpilchak M.B., Chernavsky M.V., Tokaryuk A.I., Oleksiv T.M., Tymchuk Ya.Ya., Solomakha V.A., Solomakha T.D., Mayor R.V. Nature reserve «Gorgany». *Plant World. Nature reserve territories of Ukraine. Plant World. Iss. 6.*, Kyiv: Phytosociocentre, 2006, 400 pp. [Клімук Ю.В., Міскевич У.Д., Якушенко Д.М., Буджак В.В., Нипорко С.О., Шпільчак М.Б., Чернавський М.В., Токарюк А.І., Олексів Т.М., Тимчук Я.Я., Соломаха В.А., Соломаха Т.Д., Майор Р.В. Природний заповідник «Горгани». Природно-заповідні території України. Рослинний світ. Випуск VI, К.: Фітосоціоцентр, 2006, 400 с.]

Kocourková J., Boom P.P.G. van den. Lichenicolous fungi from the Czech Republic II. *Arthrorhaphis arctoparmeliae* spec. nov. and some new records for the country, *Herzogia*, 2005, **18**: 23–35.

Laundon J.R. The publication and typification of Sir James Edward Smith's lichens in English Botany, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2005, **147**(4): 483–499.

- Malíček J., Palice Z., Vondrák J. New lichen records and rediscoveries from the Czech Republic and Slovakia, *Herzogia*, 2014, **27**(2): 257–284.
- Motiejūnaitė J., Brackel W. von, Stončius D., Preikša Ž. Contribution to the Lithuanian flora of lichens and allied fungi, III, *Botanica Lithuanica*, 2011, **17**(1): 39–46.
- Navarro-Rosinés P., Boqueras M., Llimona X. Primer catalog dels fongs liquenicoles de Catalunya i zones proximes (NE de la Peninsula Iberica), *Bulletino Sociedad Catalana Micologia*, 1994, **16–17**: 165–204.
- Schiefelbein U., Czarnota P., Thüs H., Kukwa M. The lichen biota of the Drawieński National Park (NW Poland, Western Pomerania), *Folia Cryptog. Estonica*, 2012, **49**: 59–71.
- Smith C.W., Aptroot B.J., Coppins B.J., Flecher A., Gilbert O.L., James P.W., Wolseley P.A. The Lichens of Great Britain and Ireland. *Nat. Hist. Mus. Publ.*, 2009, 1046 pp.
- Thor G. *Micarea viridileprosa* och *M. botryoides* I Sverige, *Lavbulletinen*, 2009, **2**: 60–64.
- Tønsberg T., Johnson J. *Micarea viridileprosa* new to Norway, *Graphis Scripta*, 2011, **23**: 30.
- Urbanavichus G. *A checklist of the lichen flora of Russia*. St. Petersburg: Nauka, 2010, 194 pp. [Урбанавичус Г. *Список видов лишенофлоры России*. СПб.: Наука, 2010, 194 с.]

Recommended by
V.P. Hayova

Submitted 03.11.2015

Ходосовцев О.Є.¹, Дармостук В.В.¹, Громакова А.Б.².
Нові для України види лишайників та ліхенофілних грибів з природного заповідника «Горгани». — Укр. ботан. журн. — 2016. — **73**(3): 273–276.

¹Херсонський державний університет
вул. Університетська, 27, м. Херсон, 73000, Україна

²Харківський національний університет імені
В.Н. Каразіна
пл. Свободи, 4, м. Харків, 61022, Україна

В статті наведено опис, місцезнаходження, екологічні особливості та загальне поширення нових для України шести видів лишайників (*Caloplaca borneri*, *Micarea viridiatra*, *Micarea viridileprosa*, *Porina guentheri*, *Schismatomma cretaceum*, *Xylographa vitiligo*) та трьох видів ліхенофілних грибів (*Didymocyrtis pseudeverniae*, *Milosium lacoizquetae*, *Psammia stipitata*), знайдених на території природного заповідника «Горгани».

Ключові слова: Карпати, хвойні праліси, кора, пісковики

Ходосовцев А.Е.¹, Дармостук В.В.¹, Громакова А.Б.².
Новые для Украины виды лишайников и лихенофильных грибов из природного заповедника «Горганы». — Укр. ботан. журн. — 2016. — **73**(3): 273–276.

¹Херсонский государственный университет
ул. Университетская, 27, г. Херсон, 73000, Украина

²Харьковский национальный университет имени
В.Н. Каразина
пл. Свободы, 4, г. Харьков, 61022, Украина

В статье приведены описание, местонахождения, экологические особенности и общее распространение новых для Украины шести видов лишайников (*Caloplaca borneri*, *Micarea viridiatra*, *Micarea viridileprosa*, *Porina guentheri*, *Schismatomma cretaceum*, *Xylographa vitiligo*) и трех видов лихенофильных грибов (*Didymocyrtis pseudeverniae*, *Milosium lacoizquetae*, *Psammia stipitata*), найденных на территории природного заповедника «Горганы».

Ключевые слова: Карпаты, хвойные пралеса, кора, песчаники



doi: 10.15407/ukrbotj73.03.277

Н.П. ВЕДЕНИЧОВА, І.В. КОСАКІВСЬКА

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

ЕНДОГЕННІ ЦИТОКІНИНИ ВОДНОЇ ПАПОРОТІ *SALVINIA NATANS* (*SALVINIACEAE*)

Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. **Endogenous cytokinins of the water fern *Salvinia natans* (*Salviniaceae*).** Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 277–282.

Abstract. Endogenous cytokinins in organs of heterosporous annual hydrophyte fern *Salvinia natans* were studied for the first time. The main phytohormone isoforms were detected by HPLC: *trans*- and *cis*-zeatin, zeatin riboside, zeatin-O-glucoside, isopentenyladenosine and isopentenyladenine. The highest total active free cytokinins content was detected in floating fronds at the beginning of sporophyte development (stage of intensive growth). Conjugated form of zeatin appeared in organs at the reproductive stage of fern development, when the growth stopped. High cytokinins level was determined in sporocarps where intensive formation and maturation of spores took place. Changes in cytokinins spectrum and content in *S. natans* organs correspond to the fern development stages and indirectly indicate the phytohormone participation in growth and reproductive processes regulation. Cytokinins distribution between floating and submerged fronds gave evidence of functional non-equivalence of these organs and more significant role of floating fronds in phytohormone production.

Key words: *Salvinia natans*, fern, cytokinins, ontogenesis, growth, development

Вступ

Важливим компонентом гормонального комплексу рослини є цитокініни – фітогормони, які відіграють суттєву регуляторну роль у процесах росту і розвитку органів. Вони стимулюють утворення й активність меристем пагонів, формують атрагуючу здатність тканин, гальмують старіння листків, інгібують ріст і галуження кореня, а також беруть участь у регуляції проростання насіння та відповідях рослини на стреси (Kieber, Schaller, 2014; Vanková, 2014; Vedenicheva, Kosakivska, 2016). Значна увага дослідників зосереджена на вивченні молекулярних механізмів дії цитокінінів. Ідентифіковано ферменти, задіяні в їхньому біосинтезі та метаболізмі, мембранні рецептори, гени первинної відповіді й основні елементи сигнальної трансдукції (Hwang et al., 2012). Значно менше відомостей накопичено щодо розповсюдження та функціонування цитокінінів у біологічному світі. Секвенування геномів представників різних класів рослин дало можливість простежити походження та розвиток системи сигналіngu цитокінінів (Frébert et al., 2011; Spíchal, 2012). Проте накопиченої інформації ще замало для певних висновків стосовно формування регуляторних функцій цих фітогормонів у

© Н.П. ВЕДЕНИЧОВА, І.В. КОСАКІВСЬКА, 2016

рослинному царстві. Вочевидь, бракує даних щодо їхньої наявності у представників рослин різного систематичного положення, дослідження динаміки протягом життєвого циклу, локалізації у вегетативних і генеративних органах, зіставлення цих відомостей зі швидкістю і напрямком ростових процесів. Найменш дослідженою групою рослин у цьому плані є судинні спорові. Ми отримали результати, які свідчать про специфічність регуляторної дії цитокінінів в онтогенезі *Equiselum arvense* L. (Vedenicheva, Sytnik, 2013). Водночас до надзвичайно цікавої, еволюційно стародавньої та малодослідженої групи рослин належать папоротеподібні.

Переважна більшість розробок у цій царині спрямована на вивчення дії екзогенних цитокінінів на ріст папоротей у культурі. Зокрема, встановлено, що кінетин не впливав на ріст протонеми *Mohria caffrorum* (L.) Desv., проте значною мірою нівелював інгібіторний ефект на нього АБК (Chia, Raghavan, 1982). Цитокініни були необхідним компонентом культурального середовища під час мікроклонального розмноження декоративної папороті *Rumohra adiantiformis* (G. Forst.) Ching, де вони потрібні для розвитку кореневища (Chen, Read, 1983). Водночас бензиладенін, котрий подовжує життя багатьох зрізаних рослин, скорочував його у

папороті *Lycopodium cernuum* L. (Paull, Chantrachit, 2001). Субнанолярні концентрації БАП, кінетину й ізопентеніладеніну змінювали швидкість росту, поділу, розтягування та диференціації клітин *Ceratopteris richardii* Brongn. (Spiro et al., 2004). Внесення цитокініну разом з іншими фітогормонами в культуральне середовище сприяло регенерації спорофіту *Asplenium nidus* L., тоді як гаметофіт розвивався без додавання регуляторів росту (Menéndez et al., 2011). Під час культивування папороті *Osmunda regalis* L. морфологія та сексуальний розвиток гаметофітів залежали від концентрації кінетину (Greer et al., 2012).

Ендогенні цитокініни, зокрема ізопентеніладенозин, уперше виявлено в листках *Dryopteris crassirhizoma* Nakai (Yamane et al., 1983). За допомогою біотесту у водних папоротей *Azolla filiculoides* Lam. визначено активність, яка відповідала зеатину, зеатинрибозиду, дигідрозеатину, ізопентеніладеніну й ізопентеніладенозину, а в *Salvinia molesta* D.S. Mitch. – лише першим трьом цитокінінам (Stirk, Van Staden, 2003). У *Marsilea drummondii* A. Br. встановлено вміст зеатину, зеатинрибозиду й ізопентеніладеніну (Pilate et al., 1989).

Наведені дані свідчать про наявність цитокінінів у папоротей, а також про вплив цих гормонів на їхній розвиток у культурі *in vitro*. Практично не досліджено розподіл цитокінінів у різних органах, їхню динаміку протягом життєвого циклу, без чого неможливо скласти цілісну картину щодо особливостей функціонування цитокінінів у папоротей, їхньої регуляторної ролі в ростових процесах цих рослин.

Метою нашої роботи було вивчення вмісту різних форм цитокінінів у вегетативних і генеративних органах різноспорової однорічної водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. на різних етапах онтогенезу.

Об'єкти та методи дослідження

Рослини *Salvinia natans* збирали влітку в штучних водоймах Деснянського р-ну м. Києва (вул. М. Закревського, Троєщина-1), починаючи з червня, з інтервалом приблизно місяць. Виокремлювали занурені (підводні) та плаваючі (надводні) ваї, а на завершальному етапі розвитку спорофіту – спорокарпії. Вміст цитокінінів в органах *S. natans* досліджували на таких стадіях: перша – інтенсивного росту спорофіту (червень), друга – стаціонарно-

го росту спорофіту (липень), третя – формування спорокарпіїв (серпень).

Для виділення й очищення цитокінінів рослини гомогенізували у 80 %-му етиловому спирті. Після триразової етанольної екстракції впродовж 24 год спирт випаровували, а водний залишок фракціонували з водонасиченим бутанолом за рН 8, відтак додатково очищували за допомогою іонообмінної хроматографії на колонці зі смолою Dowex 50Wx8 (H⁺-форма, елюція аміаком) і тонкошарової хроматографії на пластинах Silufol UV-254 (Kavalier, Чехія) у системі розчинників ізопропанол : аміак : вода (10 : 1 : 1 за об'ємом). Як маркери використовували стандартні розчини *транс*- і *цис*-зеатину, зеатинрибозиду, ізопентеніладеніну, ізопентеніладенозину та зеатин-О-глюкозиду (Sigma, США). Детальніше методику виділення й очищення цитокінінів описано раніше (Musatenko et al., 2003). Остаточний аналіз якісного та кількісного вмісту цитокінінів здійснювали методом високоефективної рідинної хроматографії на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G 1315 B (США), колонка Eclipse XDB-C 18 2,1 × 150 мм, розмір частинок 5 μм. Елюцію проводили в системі розчинників метанол : вода (37 : 63 за об'ємом). Аналізували й обробляли хроматографи за допомогою програмного забезпечення Chem Station, версія В.03.01 у режимі on line.

Досліди проводили у дворазовому біологічному та триразовому аналітичному повторах. Результати опрацьовували статистично ($P \leq 0,05$) з використанням програми Microsoft Excel 2003.

Результати досліджень та їх обговорення

Salvinia natans – водоплаваюча папороть, спорофіт якої складається зі стебла та прикріплених до нього листків (вай) двох морфологічних типів (рис. 1).

Плаваючі ваї мають форму овальних пластинок до 1,5 см завдовжки і до 0,8 см завширшки, розташовані попарно, на одній рослині міститься зазвичай 6–12 пар. Занурені ваї розсічені на 9–14 ниткоподібних сегментів до 3,5 см завдовжки, густо вкритих волосками. Коріння відсутнє. Середній розмір рослини – 5–9 см. Плаваючі ваї вкриті гідрофобними волосками, які відштовхують воду та надають *S. natans* плавучості. Анатомічна будова папороті і функції видозмінених вай описані академіком М.Г. Холодним (Kholodny, 1924), який дійшов висновку, що занурені ваї, хоч і здатні до асиміляції в молодому віці, однак, старіючи, втра-

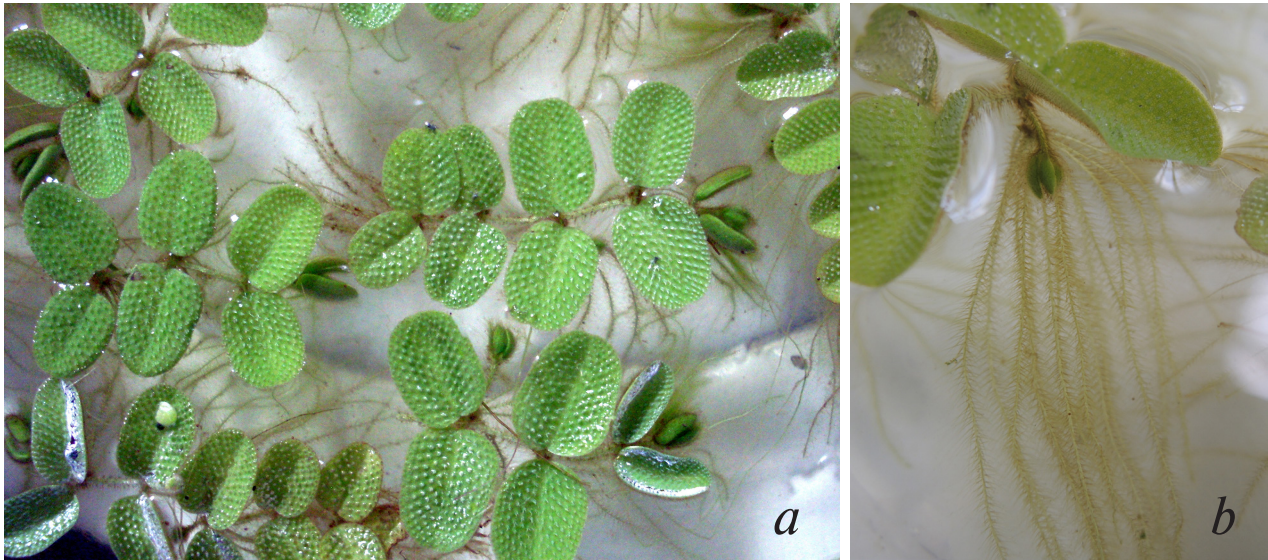


Рис. 1. Спорофіти водної папороті *Salvinia natans* (a – плаваючі ваї, b – занурені ваї)
 Fig 1. Sporophytes of the water fern *Salvinia natans* (a – floating fronds, b – submerged fronds)

чають цю властивість, їхнє головне призначення – поглинати воду та мінеральні речовини. В життєвому циклі *S. natans* переважає однорічний спорофіт, що наприкінці вегетації утворює спорокарпії зі спорангіями, всередині яких дозрівають спори. Спорокарпії восени падають на дно, де й зимують. Навесні спорангії, в яких проростають спори й утворюється чоловічий і жіночий гаметофіти, вивільнюються та спливають на поверхню водойми, де відбувається формування нового спорофіту (Vabenko et al., 2015; Shcherbatiuk et al., 2015).

У ваях і спорангіях *S. natans* на різних стадіях розвитку знайдено основні цитокініни, наявність яких характерна для більшості рослин – зеатин (*транс*- і *цис*-форми), зеатинрибозид, зеатин-О-глюкозид, ізопентеніладенозин та ізопентеніладенін (рисунки 2, 3).

Найширший спектр і найвищий рівень ендогенних цитокінінів виявлено в плаваючих ваях на початковій стадії розвитку *S. natans* (у червні), коли відбувається інтенсивний ріст і на спорофіті є багато молодих бічних пагонів, які в подальшому можуть відокремлюватися та формувати нові рослини (рис. 2, a). У занурених ваях зафіксовано лише *транс*- і *цис*-зеатин, причому рівень першого був удвічі меншим порівняно з надводними ваями, тоді як вміст другого переважував (рис. 2, b). Наявність у надводних ваях ізопентенільних форм цитокінінів, які є первинними продуктами біосинтезу

вказаних гормонів (Kamada-Nobusada, Sakakibara, 2009), засвідчує, що саме в цих органах на даному етапі розвитку *S. natans* відбувається інтенсивний синтез цитокінінів, необхідних для регуляції активних ростових процесів. Окрім того, в червні у плаваючих ваях, які характеризувалися значною швидкістю росту, виявлено найвищий сумарний вміст цитокінінів. Це цілком узгоджується з відомостями щодо значних рівнів цитокінінів у тканинах із високим мітотичним індексом, що швидко ростуть (Schaller et al., 2014). Наявність у занурених ваях у великій кількості малоактивного *цис*-зеатину, який, можливо, є продуктом деактивації *транс*-зеатину (Murai, 2014), вказує на те, що ці органи, найімовірніше, виступають акцептором цитокінінів, синтезованих у надводних ваях.

Отже, розподіл цитокінінів між плаваючими та зануреними ваями свідчить про функціональну нерівнозначність останніх. Можна припустити, що надводні ваї виконують першочергову роль у продукуванні цитокінінів і забезпеченні ростових процесів. Разом із відомостями про особливості анатомічної будови (Shcherbatiuk et al., 2015) отримані нами результати слугують непрямим доказом того, що занурені ваї не є коренями, оскільки саме корені більшості видів рослин – основний сайт синтезу цитокінінів і донор цих гормонів для всієї рослини (Kieber, Schaller, 2014).

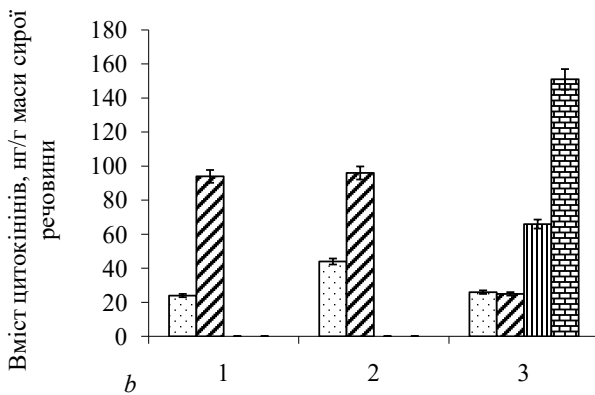
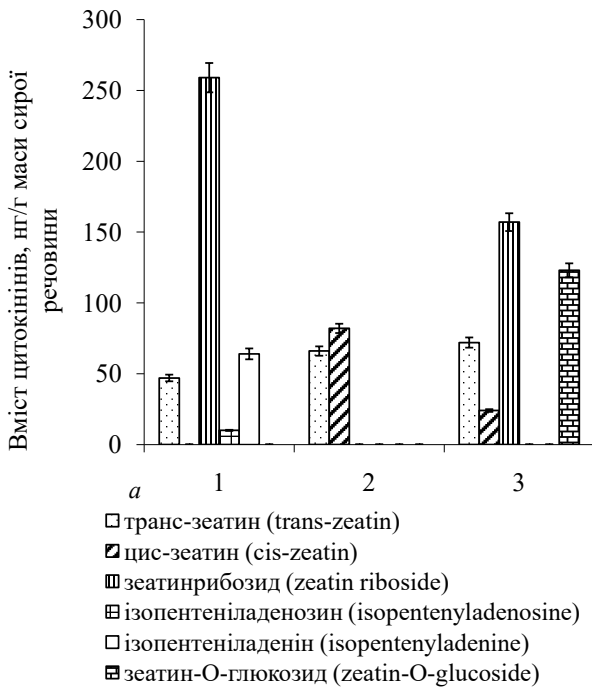


Рис. 2. Вміст цитокінінів у плаваючих (а) і занурених (б) ваях *Salvinia natans* на різних стадіях розвитку спорофіту: 1 – інтенсивного росту, 2 – стаціонарного росту, 3 – репродуктивного розвитку.

Fig. 2. Cytokinin content in underwater (a) and floating (b) fronds of *Salvinia natans* at different stages of sporophyte development: 1 – intensive growth, 2 – stationary growth, 3 – reproductive development.

Друга стадія розвитку *S. natans* характеризувалася зменшенням інтенсивності ростових процесів. При цьому і в надводних, і в підводних ваях виявлено вміст лише *транс*- і *цис*-зеатину, який був відповідно в 1,5 і 2 рази вищим від показників попередньої стадії. Зникнення інших форм цитокінінів і зростання рівня *цис*-зеатину свідчать про зміни в метаболізмі цих гормонів, спрямовані на спад їхнього біосинтезу та посилення деактивації.

Перехід до третьої стадії репродуктивного розвитку папороті супроводжується зниженням вмісту *цис*-зеатину в надводних і підводних ваях і появою в них зеатин-О-глюкозиду у високій концентрації (рис. 2). Останній вважається запасною формою цитокінінів, оскільки не сприймається рецепторами цитокінінів і за необхідності легко розщеплюється β -глюкозидазою до активних форм (Spíchal et al., 2004). Така перебудова в цитокініновому статусі може пояснюватися формуванням спорокарпіїв зі спорангіями та спорами. Як відомо з досліджень на вищих рослинах, утворення репродуктивних органів супроводжується значним підвищенням вмісту цитокінінів (Bartrina et al., 2011). Не виключено, що в *S. natans* потреба у великих кількостях цитокінінів для утворення спорангіїв задовольняється за рахунок вивільнення їх із резервних глюкозидних форм. Окрім того, на цьому етапі знову з'являється зеатинрибозид, концентрація якого в надводних ваях удвічі вища, ніж у підводних (рис. 2). Про домінування рибозидів зеатину та дигідрозеатину серед інших цитокінінів у кореневищах і пагонах *Psilotum nudum* (L.) Beauvois у період спорогенезу повідомлялося раніше (Abul et al., 2010). У вищих рослин, найвірогідніше, початкові стадії закладання та розвитку насіння контролюються цитокінінами, які значною мірою надходять від материнської рослини у вигляді транспортної форми цитокінінів – зеатинрибозиду (Vedenicheva, Musatenko, 2008). Можливо, подібний механізм здійснений і в *S. natans*, про що свідчить високий рівень зеатинрибозиду в надводних ваях, на яких формуються спорокарпії.

Значний вміст зеатинрибозиду (на порядок вищий за інші форми цитокінінів) притаманний і самим спорокарпіїв (рис. 3). На репродуктивній стадії розвитку рослини вегетативна маса спорофіту починала відмирати. Отже, малоймовірно, що вона могла слугувати джерелом фітогормонів для репродуктивних органів. Враховуючи доволі високий сумарний вміст цитокінінів і наявність ізопентеніладеніну в спорокарпіїв (рис. 3), можна

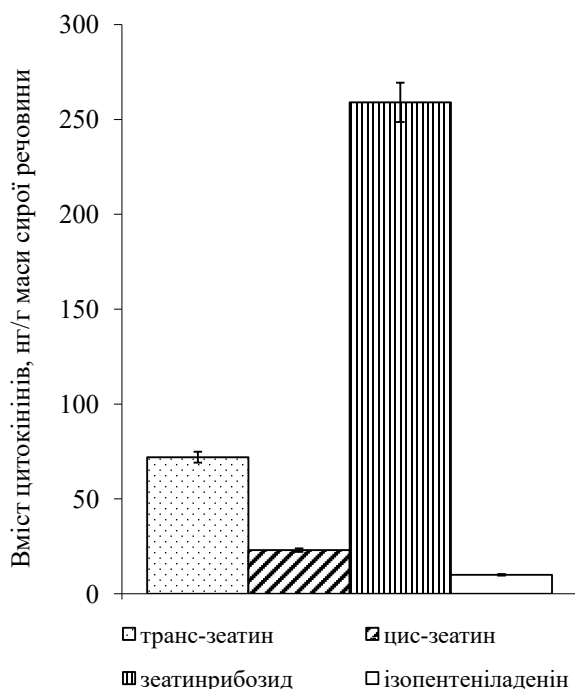


Рис. 3. Вміст цитокінінів у спорокарпях *Salvinia natans*
 Fig. 3. Cytokinins content in sporocarps of *Salvinia natans*

припустити, що тканини цих органів і, можливо, спори здатні самостійно продукувати необхідні для регуляції їхнього розвитку цитокініни, як це відбувається в насінні вищих рослин (Rijavec, Dermastia, 2010; Matsuo et al., 2012).

Висновки

Уперше методом високоефективної рідинної хроматографії ідентифіковані основні ізоформи цитокінінів зеатин (*транс*- і *цис*-форми), зеатинрибозид, зеатин-О-глюкозид, ізопентеніладенозин та ізопентеніладенін в органах різноспорової однорічної папороті-гідрофіта *Salvinia natans* (L.) All. Найвищий сумарний вміст активних вільних форм цитокінінів на стадії інтенсивного вегетативного росту зафіксовано у плаваючих ваях. Динаміка змін спектра та вмісту цитокінінів в органах *S. natans* відповідає стадіям розвитку папороті, а їхній розподіл між плаваючими та зануреними ваями засвідчив функціональну нерівнозначність цих органів і першочергову роль у продукуванні фітогормону плаваючих вай.

Подяки

Автори висловлюють щирі подяку канд. біол. наук М.М. Щербатюку за надані фотознімки.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Abul Y., Menéndez V., Gómez-Campo C., Revilla M.A., Lafont F. Occurrence of plant growth regulators in *Psilotum nudum*, *J. Plant Physiology*, 2010, **167**(14): 1211–1213.
- Babenko L.M., Sheyko O.A., Kosakivska I.V., Vedenichova N.P., Nehretskiy V.A., Vasheka O.V. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Ser. Biology*, 2015, **1**(34): 80–103. [Бабенко Л.М., Шейко О.А., Косаківська І.В., Веденичова Н.П., Негрецький В.А., Вашека О.В. Структурно-функціональні особливості папоротеподібних (*Polypodiophyta*) // *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія.* – 2015. – **1**(34). – С. 80–103].
- Bartrina I., Otto E., Strnad M., Werner T., Schmülling T. Cytokinin regulates the activity of reproductive meristems, flower organ size, ovule formation, and thus seed yield in *Arabidopsis thaliana*, *The Plant Cell*, 2011, **23**: 69–80.
- Chen S.Y., Read P.E. Micropropagation of leatherleaf fern (*Rumohra adiantiformis*), *Proc. Fla. State Hort.*, 1983, **96**: 266–269.
- Chia S.-G.E., Raghavan V. Abscisic acid effect on spore germination and protonemal growth in the fern, *Mohria caffrorum*, *New Phytol.*, 1982, **92**: 31–37.
- Frébort I., Kowalska M., Hluska T., Frébortová J., Galuszka P. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation, *J. Exp. Bot.*, 2011, **62**(8): 2431–2452.
- Greer G.K., Dietrich M.A., De Vol J.A., Rebert A. The effects of exogenous cytokinin on the morphology and gender expression of *Osmunda regalis* gametophytes, *Am. Fern J.*, 2012, **102**(1): 32–46.
- Hwang I., Sheen J., Müller B. Cytokinin signaling networks, *Annual Review of Plant Biology*, 2012, **63**: 353–380.
- Kamada-Nobusada T., Sakakibara H. Molecular basis for cytokinin biosynthesis, *Phytochemistry*, 2009, **70**(4): 444–449.
- Kieber J.J., Schaller G.E. Cytokinins, *The Arabidopsis Book*, 2014, 11:e0168. doi:10.1199/tab.0168.
- Kholodny N.G. *J. Russ. Bot. Soc.*, 1924, **7**: 153–160. [Холодный Н.Г. О метаморфозе пластид в волосках подводных листьев у *Salvinia natans* // *Журн. Русск. бот. об-ва.* – 1924. – № 7. – С. 153–160].
- Matsuo S., Kikuchi K., Fukuda M., Honda I., Imanishi S. Roles and regulation of cytokinins in tomato fruit development, *J. Exp. Bot.*, 2012, **63**: 5569–5579.
- Menéndez V., Abul Y., Bohanec B., Lafont F., Fernández H. The effect of exogenous and endogenous phytohormones on the *in vitro* development of gametophyte and sporophyte in *Asplenium nidus* L., *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, **33**(6): 2493–2500.
- Murai N. Review: Plant growth hormone cytokinins control the crop seed yield, *Am. J. Plant Sci.*, 2014, **5**: 2178–2187.
- Musatenko L., Vedenicheva N., Vasyuk V., Generelova V., Martyn G., Sytnik K. Phytohormones in seedlings of maize hybrids differing in their tolerance to high temperatures, *Russian J. Plant Physiol.*, 2003, **50**(4): 499–504.
- Paul R.E., Chantrachit T. Benzyladenine and the vase life of tropical ornamentals, *Postharvest Biology and Technology*, 2001, **21**(3): 303–310.

- Pilate G., Sossountzov L., Miginiac E. Hormone levels and apical dominance in the aquatic fern *Marsilea drummondii* A. Br., *Plant Physiol.*, 1989, **90**: 907–912.
- Rijavec T., Dermastia M. Cytokinins and their function in developing seeds, *Acta Chimica Slovenica*, 2010, **57**(3): 617–629.
- Schaller G.E., Street I.H., Kieber J.J. Cytokinin and the cell cycle, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2014, **21**: 7–15.
- Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M., Sheyko O.A., Kosakivska I.V. *Modern Phytomorphology*, 2015, **7**: 129–133. [Шербатюк М.М., Бабенко Л.М., Шейко О.А., Косаківська І.В. Мікроструктура поверхні органів водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. // *Modern Phytomorphology*. – 2015. – № 7. – С. 129–133].
- Spíchal L. Cytokinins – recent news and views of evolutionally old molecules, *Funct. Plant Biol.*, 2012, **39**(4): 267–284.
- Spíchal L., Raková N.Y., Riefler M., Mizuno T., Romanov G.A., Strnad M., Schmülling T. Two cytokinin receptors of *Arabidopsis thaliana*, CRE1/AHK4 and AHK3, differ in their ligand specificity in a bacterial assay, *Plant and Cell Physiology*, 2004, **45**: 1299–1305.
- Spiro M.D., Torabi B., Cornell C.N. Cytokinins induce photomorphogenic development in dark-grown gametophytes of *Ceratopteris richardii*, *Plant Cell Physiol.*, 2004, **45**(9): 1252–1260.
- Stirk W.A., Van Staden J. Occurrence of cytokinin-like compounds in two aquatic ferns and their exudates, *Environment and Experimental Botany*, 2003, **49**(1): 77–85.
- Vanková R. Cytokinin regulation of plant growth and stress responses. In: *Phytohormones: A window to metabolism, signaling and biotechnological applications*. Eds L.-S.P. Tran, S. Pal, New York; Heidelberg; Dordrecht; London: Springer Science + Business Media, 2014, pp. 55–80.
- Vedenicheva N.P., Musatenko L.I. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Ser. Biology*, 2008, **3**(15): 15–23. [Веденичева Н.П., Мусатенко Л.І. Участь цитокінінів у формуванні репродуктивних органів рослин з різним типом росту // *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*. – 2008. – **3**(15). – С. 15–23].
- Vedenicheva N.P., Sytnik K.M. *Reports of NAS of Ukraine*, 2013, **11**: 150–156. [Веденичева Н.П., Ситник К.М. Локалізація і динаміка цитокінінів у різних частинах рослин *Equisetum arvense* L. // *Доп. НАН України*. – 2013. – № 11. – С. 150–156].
- Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. *Plant Physiology and Genetics*, 2016, **4**(1): 3–15. [Веденичева Н.П., Косаківська І.В. Новітні аспекти дослідження цитокінінів: еволюція та взаємодія з іншими фітогормонами // *Физиология растений и генетика*. – 2016. – **48**(1). – С. 3–15].
- Yamane H., Watanabe M., Satoh Y., Takahashi N., Iwatsuki K. Identification of cytokinins in two species of Pteridophyte sporophytes, *Plant and Cell Physiology*, 1983, **24**(6): 1027–1031.
- Веденичева Н.П., Косаківська І.В. **Ендogenous цитокініни водної папороті *Salvinia natans* (Salviniaceae)**. – Укр. ботан. журн. – 2016. – **73**(3): 277–282.
- Институт ботаники імені М.Г. Холодного НАН України вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
- Уперше досліджено ендogenous цитокініни в органах різноспорової однорічної папороті гідрофіта *Salvinia natans*. Методом високоефективної рідинної хроматографії ідентифіковано основні ізоформи фітогормону: зеатин (*транс*- і *цис*-форми), зеатинрибозид, зеатин-О-глюкозид, ізопентеніладенозин та ізопентеніладенін. Найвищий сумарний вміст активних вільних форм цитокінінів на початку розвитку спорофіту (стадія інтенсивного росту) зафіксовано у плаваючих ваях. Кон'югована форма зеатину з'являлася в органах на репродуктивній стадії розвитку після припинення росту папороті. Високий вміст цитокінінів притаманний спорокарпіям, у котрих активно формувались і дозрівали спори. Динаміка змін у спектрі та вмісті цитокінінів в органах *S. natans* відповідає стадіям розвитку папороті й опосередковано вказує на участь фітогормону в регуляції ростових і репродуктивних процесів. Розподіл цитокінінів між плаваючими та зануреними ваями засвідчив функціональну нерівнозначність цих органів і першочергову роль у продукуванні фітогормону плаваючих вай.
- Ключові слова:** *Salvinia natans*, цитокініни, онтогенез, ріст, розвиток.
- Веденичева Н.П., Косаковская И.В. **Эндogenous цитокініни водного папоротника *Salvinia natans* (Salviniaceae)**. – Укр. ботан. журн. – 2016. – **73**(3): 277–282.
- Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина
- Впервые изучены эндogenous цитокініни в органах разноспорового однолетнего папоротника-гидрофита *Salvinia natans*. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии идентифицированы основные изоформы фитогормона: зеатин (*транс*- и *цис*-формы), зеатинрибозид, зеатин-О-глюкозид, изопентениладенозин и изопентениладенин. Наиболее высокое суммарное содержание активных свободных форм цитокінінов в начале развития спорофита (стадия интенсивного роста) зафиксировано в надводных ваях. Конъюгированная форма зеатина появлялась в органах на репродуктивной стадии развития папоротника, когда рост прекращался. Высокий уровень цитокінінов определялся в спорокарпиях, где активно формировались и созревали споры. Динамика изменений в спектре и содержании цитокінінов в органах *S. natans* соответствует стадиям развития папоротника и косвенно указывает на участие фитогормона в регуляции ростовых и репродуктивных процессов. Распределение цитокінінов между плавающими и погруженными ваями свидетельствует о функциональной неравнозначности этих органов и первостепенной роли плавающих вай в продуцировании фитогормона.
- Ключевые слова:** *Salvinia natans*, цитокініни, онтогенез, рост, развитие.

ДИНАМІКА ЗМІН ІНТЕНСИВНОСТІ ДИХАННЯ ЛИСТКІВ *GALANTHUS NIVALIS* (*AMARYLLIDACEAE*) ЗА РІЗНИХ ЗНАЧЕНЬ НИЗЬКОЇ ТЕМПЕРАТУРИ І ВОЛОГОСТІ ПОВІТРЯ

Fediuk O.M., Polishchuk O.V., Bilyavska N.O. **Dynamics of changes in the intensity of respiration of *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) leaves under different values of low temperature and humidity.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 283–289.

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

Abstract. The results of the evaluation of the quantitative characteristics of respiration in the leaves of *Galanthus nivalis* exposed to low temperatures and changing humidity are presented. Leaves at the stages of the growing season and during flowering were used. The intensity of oxygen uptake was determined by the polarographic method using the Clark electrode. It was established that the intensity of the total respiration (V_t) directly correlates with changes in humidity (correlation coefficient of 0.80) that might indicate a need of *G. nivalis* plants in the high level of relative humidity. The lower air temperatures caused the increase in the fraction of cyanide-resistant respiration in the total respiration. The revealed patterns are likely associated with the plant need in involving additional energy costs for activating their metabolic processes during adaptation to low temperatures.

Key words: air humidity, *Galanthus nivalis*, hypothermia, respiration, potassium cyanide

Вступ

Рослини в природних умовах зростання зазнають впливу різноманітних мінливих факторів зовнішнього середовища, які можуть сприйматися як стресори за неадекватної сили їхньої дії. Для виживання рослини використовують різноманітні захисні механізми, модифікуючи реакції метаболізму, що дає їм змогу пристосовуватися до мінливих впливів середовища існування. Відомо, що несприятливі чинники докільля тією чи іншою мірою пригнічують дихальний метаболізм мітохондрій, знижуючи його ефективність через часткове пригнічення окиснювального фосфорилування (Stupnikova et al., 2006; Shugaev et al., 2008; Genegozova et al., 2009) та негативно позначаючись на рості проростків (Schmitt, Dizengremel, 1989; Lergince et al., 2000).

Вивчення адаптивних можливостей рослин і їхньої стійкості до несприятливих впливів навколишнього середовища є однією з центральних проблем біохімії та фізіології рослин. Особливо актуальними в цьому напрямку залишаються дослідження, спрямовані на з'ясування механізмів адаптації рослинних об'єктів до низьких температур.

© О.М. ФЕДЮК, О.В. ПОЛІЩУК, Н.О. БІЛЯВСЬКА, 2016

Дихання – це поетапний компартментований процес. Перші етапи дихання відбуваються в цитоплазмі, а основний продукт гліколізу (піруват) дифундує у спеціалізовані дихальні органели, мітохондрії, де зазнає окиснювального декарбоксілювання в циклі трикарбонових кислот. У реакціях циклу утворюються сполуки з високим відновним потенціалом – піридиннуклеотиди НАДН і ФАДН₂. На вирішальному етапі відновлювальні еквіваленти окиснюються з утворенням енергії в електрон-транспортному ланцюзі (ЕТЛ), локалізованому у внутрішній мембрані мітохондрій. Основний ЕТЛ складається з чотирьох трансмембранних білкових мультиферментних комплексів, двох невеликих за молекулярною масою лабільних компонентів (убіхінону та цитохрому c), що виконують функцію переносників електронів між комплексами, і АТФ-синтази. Перенесення пари електронів за основним цитохромним шляхом від НАДН до кисню з подальшим синтезом трьох молекул АТФ є універсальним для рослин (Golovko, 1999) та інгібується ціанідами.

Необхідно зазначити, що здебільшого дослідники вивчають механізми адаптації рослин до дії якогось одного несприятливого чинника, тоді як рідше трапляються роботи, присвячені з'ясуванню

комбінованого впливу факторів різної природи на рослини (Kolupaev, Karpets, 2010; Atkinson, Urwin, 2012; Visser et al., 2016). У природних умовах несприятливі чинники діють на рослини зазвичай одночасно, а відповідні реакції на їхній спільний вплив, зокрема низьких температур і вологості, можуть помітно відрізнятися від ефектів, спричинених кожним із факторів доквілля. Дослідженню ролі дихання в адаптації морозостійких сільськогосподарських рослин до впливу низьких температур і вологості середовища присвячено декілька наукових праць (Schmitt, Dizengremel, 1989; Leprince et al., 2000; Taylor et al., 2000). Однак розробок, спрямованих на вивчення механізмів їхньої сумісної дії на дихання дикорослих рослин, ми не знайшли, проте вони мають важливе значення, особливо з огляду на вивчення впливу змін клімату та охорони видів, що зникають. Одним із таких видів, занесених до «Червоної книги України», є *Galanthus nivalis* L. Нашими попередніми дослідженнями на листках *G. nivalis* виявлено вплив факторів навколишнього середовища на структуру мітохондрій (Fediuk, Bilyavska, 2015), основною функцією яких є дихання. Тому метою цієї роботи є кількісна оцінка дихання рослин ефемероїдного типу *G. nivalis*, які розвиваються за умов низьких температур і мінливої вологості.

Об'єкти та методи досліджень

Умови росту і схема експерименту. В експерименті використовували рослини *G. nivalis*, які розвивалися в природних умовах у відкритому ґрунті на ділянках лісництв Рівненської області. З ґрунту вилучали рослини п'ятого року вегетації, в яких передбачалася поява квітки навесні того ж року. Відібрані рослини висаджували на ділянки Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України у відкритий ґрунт, де вони перебували до часу проведення експерименту.

У дослідженні використовували листки, зрізані з рослин у період від 5 лютого до 16 березня, тобто на етапах вегетації, до та під час цвітіння. Кількісні показники дихання листків оцінювали за інтенсивністю поглинання кисню в листках у періоди до та під час цвітіння рослини.

Дані цілодобових вимірювань температури та вологості атмосферного повітря отримували з сайту gr5.ua зі станції Kyiv (Ukraine) з індексом Всесвітньої метеорологічної організації (WMO ID) 33345, яка розташована на території аеропорту

«Київ» (Жуляни, 50°24' пн. ш., 30°34' сх. д., висота 166 м). Ці відомості вибірково порівнювали з даними нашої експериментальної ділянки і не виявили значних відмінностей, що уможливило використання цих показників.

Вимірювання тканинного дихання листків. У день проведення експерименту з рослин *G. nivalis* зрізали листки і протягом 5 хв доправляли їх у приміщення лабораторії.

Інтенсивність поглинання листками кисню визначали амперометричним методом із застосуванням полярографа з електродом конструкції Кларка. За 30 хв до початку вимірювань з метою стабілізації роботи електрода його витримували за робочої напруги 0,60–0,65 В у дистильованій воді. Після цього попередньо нарізані фрагменти листкових пластинок завдовжки 2–3 мм і завширшки 1 мм загальною масою 70 мг вносили в комірку об'ємом 4 мл з ізотонічним розчином, рН 5,2. Інтенсивність поглинання кисню вимірювали протягом 10–15 хв за температури зовнішнього середовища +26 °С.

Загальну інтенсивність поглинання кисню (V_l) визначали без додавання інгібіторів. Інтенсивність ціанідрезистентного дихання ($V_{\text{кcn}}$) вимірювали після додавання в реакційне середовище KCN. Діючи концентрацію KCN (10 мМ) добирали експериментально.

Статистична обробка даних. У кожній групі показників, наведених у статті, враховано не менше восьми біологічних повторів вимірювань загальної інтенсивності дихання та не менше трьох повторів визначення частки ціанідрезистентного дихання, що дало змогу досягти високого рівня відтворюваності фактичних параметрів за рахунок зменшення похибки вибірки.

Інтенсивність дихання визначали за коефіцієнтом лінійної регресії на лінійних ділянках кривої змін концентрації кисню у полярографічній комірці. У регресії враховано ≥ 1000 точок, часовий проміжок ≥ 2 хв, $R^2 \geq 0,95$.

Для оцінки можливого впливу температури та вологості на інтенсивність дихання та частку ціанідрезистентного дихання з'ясували коефіцієнти кореляції цих величин. Враховували середнє значення температури за останню добу (від 14.00 до 14.00) для кожного експериментального дня та середнє цих значень для кожної групи даних. Кореляцію вважали достовірною, коли $\alpha = 0,05$.

Зміни температури, вологості повітряного середовища та показників тканинного дихання в період весняної вегетації *Galanthus nivalis*

Changes in temperature, air humidity, and tissue respiration parameters under spring vegetation period of *Galanthus nivalis*

Показники	Групи вимірів					
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
	Період					
	5–11 лютого	12–18 лютого	19–25 лютого	26 лютого – 6 березня	7–12 березня	13–16 березня
Температура, °C	–3,7	–3,6	2,2	3,1	8,5	4,9
Відносна вологість повітря, %	76	59	88	72	49	74
Інтенсивність дихання, мкмоль/(г·год)	9,11 ± 0,46	7,68 ± 0,24	12,30 ± 1,20	11,91 ± 0,99	8,04 ± 0,70	10,91 ± 0,70
Частка ціанідрезистентного дихання, %	20,34 ± 3,84	39,64 ± 3,30	24,30 ± 2,70	27,85 ± 1,58	19,40 ± 1,46	21,87 ± 6,93

Результати досліджень та їх обговорення

Для оцінки впливу температури та вологості середовища на інтенсивність дихання листків рослин *G. nivalis* проводили вимірювання протягом 40 днів вегетації. Температура повітря при цьому змінювалася від –3,7 до +8,5 °C, а відносна вологість – від 49 до 88 % (таблиця).

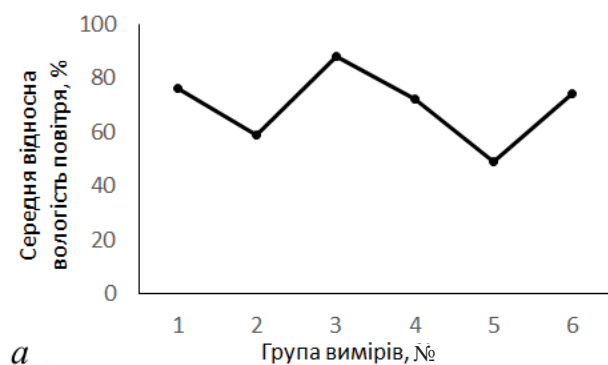
Інтенсивність дихання за цей період становила в середньому 9,78±0,35 мкмоль O₂/(г·год). Частка ціанідрезистентного дихання в середньому дорівнювала 21,55±2,57 %, що є невисоким значенням для альтернативного шляху дихання. Для кореляційного аналізу з метою виявлення можливих зв'язків між значеннями сумарної інтенсивності дихання, частки ціанідрезистентного дихання та змінами температури і вологості повітря всю сукупність вимірів поділили на 6 часових проміжків – 6 груп вимірів (див. таблицю).

Максимальна інтенсивність дихання 12,297±0,993 мкмоль O₂/(г·год) спостерігалась у групі № 3 за найвищої відносної вологості за весь період експерименту (88 %). Значення температури при цьому було середнім (2,2 °C). Найнижчу інтенсивність дихання – 7,68±0,24 мкмоль O₂/(г·год) – фіксували безпосередньо перед цим (група № 2) за вологості 59 % і температури –3,6 °C. З цих даних неможливо дійти висновку про те, який фактор більше впливав на інтенсивність дихання – вологість чи температура повітря, адже обидва вони значно змінювались в однаковому напрямку. Можлива залежність інтенсивності дихання від вологості повітря підтверджується коефіцієнтом кореляції (0,80), що є показником високої прямої кореляції і достовірний, коли $\alpha = 0,05$.

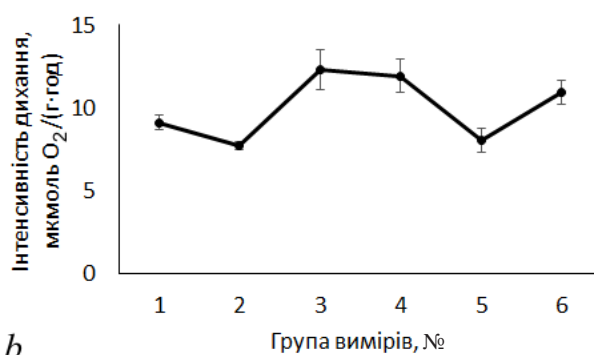
Найбільше та найменше значення частки ціанідрезистентного дихання (групи № 2 і № 5, відповідно) спостерігались за найменших показників інтенсивності дихання та вологості повітря; ці групи суттєво відрізнялися за значенням температури повітря (–3,63 і +8,5 °C, відповідно). Таким чином, імовірно, що низька температура у групі № 2 спричинила зростання частки ціанідрезистентного дихання. Кореляція між значеннями температури повітря та часткою ціанідрезистентного дихання становила –0,54, що є показником середньої зворотної кореляції та може вважатися достовірним лише для $\alpha = 0,1$.

Графіки, які відображають зміни в часі вологості, інтенсивності дихання, температури та частки ціанідрезистентного дихання, наведено на рисунку (*a, b, c, d* відповідно). Спостерігається подібність у динаміці змін вологості (*a*) та змін інтенсивності дихання (*b*), тоді як графік змін температури (*c*) відображає тенденцію до зростання з часом, а графік змін частки ціанідрезистентного дихання (*d*) – тенденцію до зниження з часом.

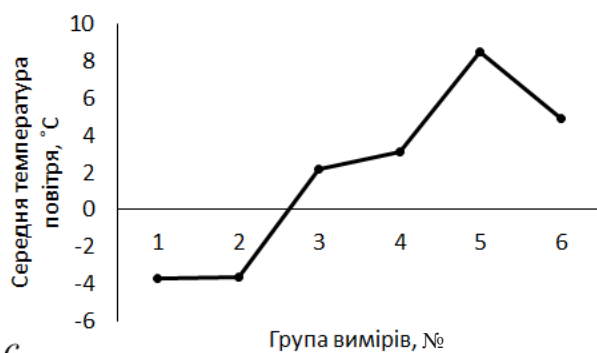
Протягом весняного періоду вегетації рослини в природних умовах зазнають впливу значних коливань температур і вологості навколишнього середовища. Дослідження добової та сезонної динаміки фізіологічних процесів у рослин показали, що дія абіотичних факторів може зумовлювати функціональні зміни в листках, незважаючи на відсутність зовнішньо виражених ознак пошкодження. Відомо, що на дихання рослин можуть впливати різноманітні фактори середовища. Серед них провідними абіотичними чинниками є температура та вологість атмосферного повітря (Mazei et al., 2009). Зниження температури повітря (нижче



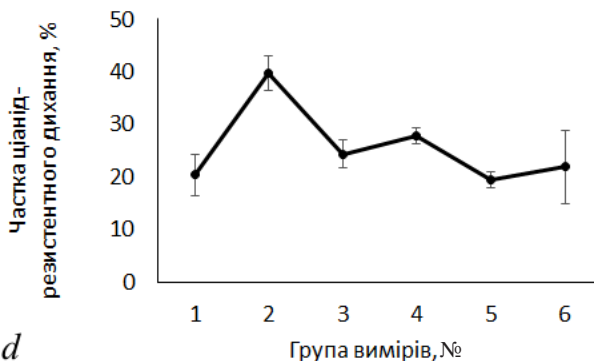
a



b



c



d

Зміни вологості (a), інтенсивності дихання (b), температури (c) та частки ціанідрезистентного дихання (d), залежно від інтервалу вимірювання. Групи вимірів відображають різні часові проміжки (див. таблицю)

Humidity (a), respiration intensity (b), temperature (c), and cyanide-resistant respiration fraction (d) changes as a function of observation time period

0 °C) призводить до окиснювального стресу, що негативно позначається на обміні речовин, кінетиці окремих ферментативних реакцій тропічних і субтропічних рослин, зумовлюючи припинення їхнього дихання та відмирання (Lukatkin, 2005). Проте морозостійкі види трав'яних рослин протягом еволюції набули здатності зберігати нормальну або мінливу інтенсивність дихання та активність життєвих процесів навіть за мінусових температур середовища. Це підтверджено численними результатами досліджень, в яких об'єктами експериментів були пшениця, жито, ячмінь (Radyuk et al., 2010; Grabelnykh et al., 2011; Kolupaev et al., 2015). На зв'язок між температурою, вологістю середовища та інтенсивністю дихання рослин вказують такі факти: після впливу низьких температур відбуваються структурні зміни в кореневій меристемі, які зумовлюють уповільнення поглинання речовин (Lazareva et al., 2008); пошкодження листків спричинює зниження інтенсивності фотосинтезу (Venzhik et al., 2012; Smashevskii, 2014) й активності деяких ферментів

(Lukatkin, 2003), тоді як за низької відносної вологості середовища уповільнюється ріст рослин (Belozergova, Novikova, 2010). Неоднозначними залишаються погляди дослідників на механізми адаптивних реакцій морозостійких рослин щодо впливу температури та вологості довкілля. Це пов'язано з тим, що на дію цих абіотичних факторів морозостійкі рослини в природних умовах можуть реагувати по-різному.

У наших дослідженнях зосереджено увагу на вивченні взаємозв'язку між температурою, вологістю повітря й інтенсивністю загального та ціанідрезистентного дихання листків *G. nivalis* на різних етапах вегетації. Завдяки дослідженням цитохромного шляху дихання, а також оксидаз, які виконують термінальну роль, розкрито не тільки наявність у рослинних клітинах ціанідрезистентного (альтернативного) транспорту електронів, а й можливість активування його регуляторних функцій у разі впливу несприятливих абіотичних факторів (Garmash, 2010; Borovik et al., 2013). Оскільки ціанідрезистентний шлях транспортування елек-

тронів активується після насичення або часткового блокування цитохромоксидазного механізму, оцінка частки ціанідрезистентного дихання від інтенсивності загального дихання після дії ціаніду може бути дещо завищеною, однак уможливорює припущення про зміни ємності альтернативного шляху дихання.

Інтенсивність дихання листків *G. nivalis* у середньому становила $9,78 \pm 0,35$ мкмоль O_2 /(г·год), що свідчить про рівень дихання, притаманний листкам широкого кола рослин (Lambers et al., 1983; Azcón-Bieto et al., 1987). Частка ціанідрезистентного дихання ($21,55 \pm 2,57$ %) є невисокою, адже для листків деяких видів рослин характерні показники 50 % і вище (Lambers et al., 1983; Azcón-Bieto et al., 1987). Разом з тим у нашій роботі цей показник варіював у широких межах – від 19 до 40 %, що може свідчити про важливу пристосувальну роль альтернативного шляху дихання у метаболізмі листків *G. nivalis*. Коефіцієнт кореляції альтернативного шляху дихання з температурою повітря на рівні – 0,54 може свідчити про необхідність його активації у процесі пристосування до низьких значень температури.

Слід зазначити, що коефіцієнт кореляції сумарної інтенсивності дихання з температурою повітря становив 0,22, це є низьким значенням і підтверджує слабкий зв'язок загального дихання з температурою навколишнього середовища. Можна припустити, що збільшення інтенсивності альтернативного дихання за низьких температур пов'язане з необхідністю енергетично та пластично забезпечити мінімальний рівень метаболізму на тлі зменшення інтенсивності всіх хімічних реакцій в організмі зі зниженням температури.

Ми плануємо здійснити низку дослідів, метою яких буде подальше вивчення механізмів дихання листків *G. nivalis* у період весняної вегетації та впливу на них інгібітора ціанідрезистентного дихання саліцилгидроксамової кислоти.

Висновки

Таким чином, у результаті наших досліджень виявлено, що в період весняної вегетації інтенсивність дихання листків *G. nivalis* залежить від вологості та температури середовища. Показано, що інтенсивність загального дихання (V_t) прямо корелює зі змінами вологості повітря (коефіцієнт кореляції 0,80) і вказує на потребу рослин *G. nivalis* у високому рівні відносної вологості (72–88 %). Зростання

частки ціанідрезистентного дихання в загальному диханні листків *G. nivalis* корелює зі зниженою температурою повітря (коефіцієнт кореляції – 0,53). Виявлені закономірності, ймовірно, пов'язані з необхідністю залучення рослиною додаткових витрат енергії на активування метаболічних процесів у ході адаптації до низьких температур.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Atkinson N.J., Urwin P.E. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field, *J. Exp. Bot.*, 2012, **63**(10): 3523–3543.
- Azcón-Bieto J., Murillo J., Penuelas J. Cyanide-resistant respiration in photosynthetic organs of freshwater aquatic plants, *Plant Physiol.*, 1987, **84**(3): 701–706.
- Belozeroва А.А., Новикова П.Н. *Усп. совр. естествознания*, 2010, **7**: 18–19. [Белозерова А.А., Новикова П.Н. Влияние дефицита влаги на изменчивость количественных признаков яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // *Успехи совр. естествознания*. – 2010. – Вып. 7. – С. 18–19].
- Borovik O.A., Grabelnykh O.I., Koroleva N.A., Pobezhimova T.P., Voinikov V.K. *J. Stress Physiol. Biochem.*, 2013, **9**(4): 115–121. [Боровик О.А., Грабельных О.И., Королева Н.А., Побежимова Т.П., Войников В.К. Связь между активностью альтернативного пути дыхания, содержанием сахаров и морозостойкостью озимой пшеницы // *J. Stress Physiol. Biochem.* – 2013. – **9**(4). – С. 115–121].
- Fediuk O.M., Bilyavska N.O. *Visn. Kharkiv. natsion. ahrarn. univ-tu*, 2015, **2**(35): 58–63. [Федюк О.М., Білявська Н.О. Ультраструктурні зміни мітохондрій листків *Galanthus nivalis* L. при вегетації за умов гіпотермії // *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту*. – 2015. – **2**(35). – С. 58–63].
- Garmash E.V. *Izvestiia Komi nauchnogo tcentra UrO RAN*, 2010, **3**: 26–31. [Гармаш Е.В. Альтернативный путь дыхания в растениях: регуляция и функции // *Известия Коми науч. центра УрО РАН*. – 2010. – Вып. 3. – С. 26–31].
- Generozova I.P., Maevskaya S.N., Shugaev A.G. *Fiziol. rasteniy*, 2009, **56**(1): 45–52. [Генерозова И.П., Маевская С.Н., Шугаев А.Г. Ингибирование метаболической активности митохондрий в этиолированных проростках гороха, подвергнутых водному стрессу // *Физиол. растений*. – 2009. – **56**(1). – С. 45–52].
- Golovko T.K. *Dykhanye rasteniy (fyzjologicheskye aspekty)*, St.Petersburg: Nauka, 1999, 204 pp. [Головко Т.К. *Дыхание растений (физиологические аспекты)*. – СПб.: Наука, 1999. – 204 с.].
- Grabelnykh O.I., Pobezhimova T.P., Korzun A.M., Voznenko S.A., Koroleva N.A., Pavlovskaja N.S., Borovik O.A., Voinikov V.K. *J. Stress Physiol. Biochem.*, 2011, **7**(4): 447–456. [Грабельных О.И., Побежимова Т.П., Корзун А.М., Возненко С.А., Королева Н.А., Павловская Н.С., Боровик О.А., Войников В.К. Участие цианидрезистентного дыхания в термогенерации и антиокислительной защите клетки в проростках

- ках озимой пшеницы при холодовом воздействии // *J. Stress Physiol. Biochem.* – 2011. – 7(4). – С. 447–456].
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. *Formyrovanye adaptivnykh reaktsiy rasteniy na deystviye abyotycheskykh stressorov*, Kyiv: Osnova, 2010, 351 pp. [Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. *Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров.* – Киев: Основа, 2010. – 351 с.].
- Kolupaev Yu.E., Riabchun N.I., Vainer A.A., Iastreb T.O., Oboznyi A.I. *Fiziol. rasteniy*, 2015, **62**(4): 533–541. [Колупаев Ю.Е., Рябчун Н.И., Вайнер А.А., Ястреб Т.О., Обозный А.И. Активность антиоксидантных ферментов и содержание осмолитов в проростках озимых злаков при закаливании и криострессе // *Физиол. растений.* – 2015. – **62**(4). – С. 533–541].
- Lambers H., Day D.A., Azcón-Bieto J. Cyanide-resistant respiration in roots and leaves. Measurements with intact tissues and isolated mitochondria, *Plant Physiol.*, 1983, **58**(2): 148–154.
- Lazareva E.M., Chentsov Yu.S., Smirnova E.A. *Tsitologiya*, 2008, **50**(7): 597–613. [Лазарева Е.М., Ченцов Ю.С., Смирнова Е.А. Влияние низкой температуры на системы микротрубочек в клетках корневой меристемы ярового и озимого сортов пшеницы *Triticum aestivum* L. // *Цитология.* – 2008. – **50**(7). – С. 597–613].
- Leprince O., Harren F.J.M., Buitink J., Alberda M., Hoekstra F.A. Metabolic disfunction and unabated respiration precede the loss of membrane integrity during dehydration of germinating radicles, *Plant Physiol.*, 2000, **122**(2): 597–608.
- Lukatkin A.S. *Fiziol. rasteniy*, 2003, **50**(2): 271–274. [Лукаткин А.С. Вклад окислительного стресса в развитие холодового повреждения в листьях теплолюбивых растений. Повреждение клеточных мембран при охлаждении теплолюбивых растений // *Физиол. растений.* – 2003. – **50**(2). – С. 271–274].
- Lukatkin A.S. *Fiziol. rasteniy*, 2005, **52**(4): 608–613. [Лукаткин А.С. Инициация и развитие холодового повреждения в листьях теплолюбивых растений // *Физиол. растений.* – 2005. – **52**(4). – С. 608–613].
- Mazei N.G., Shilenkov A.V., Vial Yu.A. *Izv. Penz. gos. pedagog. univ. im. V.G. Belinsky*, 2009, **18**: 36–38. [Мазей Н.Г., Шиленков А.В., Вяль Ю.А. Влияние низких температур на дыхание прорастающих семян гречихи // *Иzv. Пензенского гос. пед. ун-та им. В.Г. Беллинского.* – 2009. – Вып. 18. – С. 36–38].
- Radyuk M.S., Domanskaya I.N., Shcherbakov R.A., Shalygo N.V. *Izv. NAN Belarusi*, 2010, **4**: 75–79. [Радюк М.С., Доманская И.Н., Щербаков Р.А., Шалыго Н.В. Влияние низкотемпературного стресса на содержание дегидринов и шаперона БТШ70 в зеленых проростках ячменя (*Hordeum vulgare*) // *Иzv. NAN Беларусу.* – 2010. – Вып. 4. – С. 75–79].
- Schmitt N., Dizengremel P. Effect of osmotic stress on mitochondria isolated from etiolated mung bean and sorghum seedlings, *Plant Physiol. Biochem.*, 1989, **27**(1): 17–26.
- Shugaev A.G., Generozova I.P., Shugaeva N.A., Vyskrebentseva E.I. *Fiziol. rasteniy*, 2008, **55**(3): 374–380. [Шугаев А.Г., Генерозова И.П., Шугаева Н.А., Выскребенцева Э.И. Метаболическая активность митохондрий растений в гипертонических растворах сахарозы // *Физиол. растений.* – 2008. – **55**(3). – С. 374–380].
- Smashevskii N.D. *Astrakhanskii vestnik ekologicheskogo obrazovaniia*, 2014, **2**(28): 165–180. [Смашевский Н.Д. Экология фотосинтеза // *Астрахан. вестник экол. образования.* – 2014. – **2**(28). – С. 165–180].
- Stupnikova I., Benamar A., Tolleter D., Grellet J., Borovskii G., Dorne A.-J. Macherel D. Pea seed mitochondria are endowed with a remarkable tolerance to extreme physiological temperatures, *Plant Physiol.*, 2006, **140**(1): 326–335.
- Taylor N.L., Day D.A., Millar A.H. Environmental stress causes oxidative damage to plant mitochondria leading to inhibition of glycine decarboxylase, *J. Biol. Chem.*, 2002, **277**(45): 42 663–42 668.
- Venzhik Yu.V., Titov A.F., Talanova V.V., Miroslovov E.A., Koteeva N.K. *Tsitologiya*, 2012, **54**(12): 916–924. [Венжик Ю.В., Титов А.Ф., Таланова В.В., Мирославов Е.А., Котеева Н.К. Структурно-функциональная реорганизация фотосинтетического аппарата растений пшеницы при холодовой адаптации // *Цитология.* – 2012. – **54**(12). – С. 916–924].
- Visser E.J.W., Zhang Q., Gruyter De F., Martens S., Huber H. Shade affects responses to drought and flooding – acclimation to multiple stresses in bittersweet (*Solanum dulcamara* L.), *Plant Biol.*, 2016, **18**(S1): 112–119.

Рекомендує до друку

Надійшла 26.01.2016

І.В. Косаківська

Федюк О.М., Поліщук О.В., Білявська Н.О. Динаміка змін інтенсивності дихання листків *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae) за різних значень низької температури і вологості повітря. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(3): 283—289.

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

Наведено результати оцінки кількісних характеристик дихання листків *Galanthus nivalis*, що зазнали впливу низьких температур і мінливої вологості повітря. У дослідженні використовували листки рослин на етапах вегетації до та під час цвітіння. Інтенсивність поглинання кисню визначали полярографічним методом за допомогою електрода Кларка. Встановлено, що інтенсивність загального дихання (V_t) прямо корелює зі змінами вологості повітря (коефіцієнт кореляції 0,80) і вказує на потребу рослин *G. nivalis* у високому рівні відносної вологості. Зниження температури повітря зумовлює зростання частки ціанідрезистентного дихання в загальному диханні. Виявлені закономірності, ймовірно, пов'язані з необхідністю залучення рослиною додаткових витрат енергії на активування метаболічних процесів у ході адаптації до низьких температур.

Ключові слова: *Galanthus nivalis*, вологість повітря, гіпотермія, дихання, ціанід калію.

Федюк О.М., Полищук А.В., Белявская Н.А. Динамика измененной интенсивности дыхания листьев *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae) при различных значениях низкой температуры и влажности воздуха. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(3): 283—289.

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

Приведены результаты оценки количественных характеристик дыхания листьев *Galanthus nivalis*, подвергшихся воздействию низких температур и меняющейся влажности воздуха. В исследовании использовали листья растений на этапах вегетации до и во время цветения. Интенсивность поглощения кислорода определяли полярографическим методом с помощью электрода конструкции Кларка. Установлено, что интенсивность общего дыхания (V_t) прямо коррелирует с изменениями влажности воздуха (коэффициент корреляции 0,80) и это указывает на потребность растений *G. nivalis* в высоком уровне относительной влажности. Снижение температуры воздуха вызывает рост доли цианидрезистентного дыхания в общем дыхании листьев. Выявленные закономерности, вероятно, связаны с необходимостью привлечения растением дополнительных затрат энергии на активирование метаболических процессов в ходе адаптации к низким температурам.

Ключевые слова: *Galanthus nivalis*, влажность воздуха, гипотермия, дыхание, цианид калия.

КОФАКТОРНА ТА СТРУКТУРНА РОЛЬ CO_2 У ХЛОРОПЛАСТАХ

Semenikhin A.V., Vodka M.V., Polishchuk O.V. **Cofactor and structural role of CO_2 in chloroplasts.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 290–397.

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

Abstract. The rate of photochemical reactions in chloroplasts of higher plants depends on the presence of inorganic carbon (C_i) – carbon dioxide and/or anions of carbonic acid in the medium. This relationship is known as the «bicarbonate effect» studied at the level of the intact leaf, isolated thylakoids, photosystems and reaction centers (RC) and is associated with the presence in the photosystem II (PSII) of tightly bound HCO_3^- . The total amount of bound inorganic carbon is about 1 micromoles per mg of chlorophyll, but only one or two tightly bound to the RC molecules control PSII activity. The thylakoid membranes of chloroplasts also contain less tightly bound pool of bicarbonate (with a concentration close to the concentration of chlorophyll), which can be removed without significant consequences for the activity of PSII. The review summarizes data on the cofactor role of the tightly bound inorganic carbon, the removal of which completely inhibits the photochemical reactions in chloroplasts. It is assumed that weakly bound bicarbonate is involved in the proton transport and the regulation of phosphorylation. Interconversion of the C_i forms occurs in chloroplasts with participation of several carbonic anhydrases (CA). The suppression of their activity leads to a slowing of photochemical reactions and causes significant changes in the ultrastructural organization of the thylakoid membranes. These data indicate a structural role of C_i in the chloroplasts.

Key words: carbon dioxide, bicarbonate, chloroplast, thylakoid membrane, photosynthesis, ultrastructure, carbonic anhydrase

Вступ

Кисневий фотосинтез у ціанобактеріях, водоростях і вищих рослинах сприяє відновленню атмосферного CO_2 до рівня багатих на енергію вуглеводів. Необхідні для цього електрони утворюються в нециклічному, світло-залежному процесі під час окиснення води, яка розкладається на молекулярний кисень (O_2) і протони. Ця реакція каталізується у водокислювальному комплексі (ВОК) фотосистеми II (ФСІІ) тетра-марганцево-кальцієвим кластером (Mn_4CaO_5), з'єднаним пента-μ-оксо-містками (Yano et al., 2006). Первинний акт фотосинтетичної фіксації атмосферного вуглецю та біосинтезу органічної речовини здійснюється в реакції карбоксилювання, що каталізується рибулозо-1,5-бісфосфат карбоксилазою (РБФК), єдиним субстратом якої тут виступає CO_2 (Kiriziy et al., 2014). Процес відбувається в так званій темновій фазі фотосинтезу, тобто не залежить від освітлення. Разом з тим рівень CO_2 контролює і «світлової» фази фотосинтезу, беручи участь у регуляції фотосинтетичного електронного транспорту. Припускається, що зниження рН у люмені тилакоїдів на

світлі може відігравати ключову роль у зміщенні рівноваги $\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CO}_2$ та забезпеченні РБФК субстратом карбоксилювання. Ці процеси залежать від активності карбоангідраз (КА), декілька форм яких знайдені в хлоропластах (Ignatova et al., 2006; Semenikhin, Zolotareva, 2015). Ще з праць Н.А. Проніної (Pronina, Semenenko, 1991) та Дж. Равена (Raven, 1997), активність тилакоїдних КА, задіяних у конвертації бікарбонату в CO_2 з використанням протонів, що утворюються під час фоторозкладу води, розглядається як механізм регуляторного зв'язку первинних процесів фотосинтезу й асиміляції вуглецю у циклі Кальвіна. Останніми роками отримано нові факти, які свідчать на користь цієї концепції (Shevela et al., 2014).

Низька концентрація вуглекислоти в атмосфері є одним із глобальних, постійно діючих факторів, що обмежують фотосинтетичну продуктивність рослин. Проте завдяки формуванню складних регуляторних механізмів рослини здатні адаптуватися до цього чинника та підвищувати ефективність утилізації CO_2 шляхом його концентрування в клітинах і центрах карбоксилювання. В цьому огляді наведено відомості щодо регуляторної ролі форм

неорганічного вуглецю у функціонуванні фотосинтетичного апарату рослини.

Мембранозв'язаний бікарбонат як кофактор фотосинтетичного електронного транспорту

Залежність швидкості перенесення електронів від наявності в середовищі вуглекислого газу – бікарбонатний ефект – виявлено ще в 1958 р. О. Варбургом і Г. Кріпалу (Warburg et al., 1958). Бікарбонатним ефектом називають інгібування активності ФСII у реакції фотоокиснення води в разі вилучення з реакційного середовища CO_2 і бікарбонату та відновлення швидкості фотосинтетичного виділення кисню після додавання бікарбонату. Цей ефект детально вивчений А. Стемлером і С. Говінджі (Stemler, Govindjee, 1973, 1974; Shevela et al., 2012) на рівні інтактних листків, ізольованих тилакоїдів, фотосистем і реакційних центрів. Навіть в ізольованих фрагментах фотосинтезуючих мембран, не здатних до фотосинтетичної асиміляції CO_2 , видалення C_n із середовища спричинює уповільнення електронного транспорту, який відновлюється з додаванням бікарбонату (Stemler, Govindjee, 1973; Blubaugh, Govindjee, 1988; Klimov et al., 1997; Stemler, 2002). Завдяки багатьом дослідженням (Van Rensen, 2002; Sedoud et al., 2011; Shevela et al., 2012) встановлено, що інгібування перенесення електронів у фотосистемі II з видаленням CO_2 із цілих клітин зелених рослин або з суспензії хлоропластів відбувається на ділянці між первинним і вторинним пластохіноновими акцепторами електрона (Q_A і Q_B) (рисунок). Вилучення бікарбонату з реакційного середовища досягалося тривалим продуванням суспензії хлоропластів інертним газом, повітрям, що не містить CO_2 , або ж інкубацією мембран за наявності форміату або інших іонів – антагоністів бікарбонату. Виявлений ефект подібний до дії відомих гербіцидів – інгібіторів перенесення електрона у фотосистемі 2 – діурону й атразину (Stemler, Govindjee, 1974). Відновлення електронного транспорту з додаванням бікарбонату до хлоропластів, звільнених від CO_2 , було високоспецифічним, тобто характерним тільки для бікарбонату: жодні інші аніони не зумовлювали подібного ефекту (Klimov, Baranov, 2001). Загальна кількість зв'язаного з тилакоїдною мембраною бікарбонату становить близько 1 мкмоль/ мг хл, і тільки одна (або дві) міцно зв'язані з реакційним центром молекули контролюють активність ФСII, тоді як пул слабше зв'язаного бікарбонату (з концентрацією,

близькою до концентрації хлорофілу) можна видалити без помітних наслідків для активності ФСII. Припускається, що функціональна роль пулу слабозв'язаного з тилакоїдами бікарбонату полягає у забезпеченні перенесення протонів від центрів їх утворення у ФСII до АТФ-синтази (Podorvanov et al., 2005; Onoyko et al., 2010; Zolotareva, 2010; Semenikhin, Zolotarova, 2014).

Центри міцного зв'язування бікарбонату: акцепторний бік ФСII

О. Варбург, на відміну від загальноприйнятої думки, вважав, що CO_2 , а не вода, є джерелом кисню у процесі фотосинтезу (Warburg et al., 1958). Тому на початковому етапі досліджень бікарбонатний ефект пов'язували з донорним боком ФСII. Згодом було охарактеризовано центри зв'язування бікарбонату на акцепторному боці ФСII і визначено їхню функціональну роль. Показано (Van Rensen, 2002), що після видалення CO_2 з суспензії тилакоїдів перша кінетична фаза кривої індукції флуоресценції хлорофілу пришвидшується, як і з додаванням гербіцидів, які блокують перенесення електронів на акцепторній стороні ФСII. Після додавання бікарбонату характеристики кривої флуоресценції відновлювалися. Висновок про те, що міцно зв'язаний бікарбонат контролює перенесення електронів на акцепторному боці ФСII, підтверджений у серії експериментів із використанням препаратів ФСII з модифікованими окремими амінокислотами, або ж ФСII, ізольованих з мутантних рослин, стійких до гербіцидів, які витісняють Q_B , (Van Rensen, 2002; Shevela et al., 2012). Вимірювання кінетики спаду флуоресценції Chl-a у субмілісекундному та мілісекундному часових діапазонах після активації електронного транспорту одиничним спалахом допомогло визначити місце зв'язування бікарбонату – на акцепторній ділянці ФСII між Q_A і Q_B (Shevela et al., 2012) (рис.1). На підставі того, що в тилакоїдах, позбавлених CO_2 , спад флуоресценції значно прискорювався після другого або третього спалаху, зроблено висновок, що за наявності форміату (і, отже, за відсутності бікарбонату) пригнічується приєднання протонів до аніона Q_B^{2-} , протонування якого відбувається після другого, а не першого спалаху (Van Rensen, 2002).

В. Вермаас і А. Резерфорд (Vermaas, Rutherford, 1984) показали: з додаванням форміату до тилакоїдів амплітуда ЕПР сигналу $g = 1,82$, що належить до залізо-семіхінонового комплексу $Q_A\text{-Fe}^{2+}$, збіль-

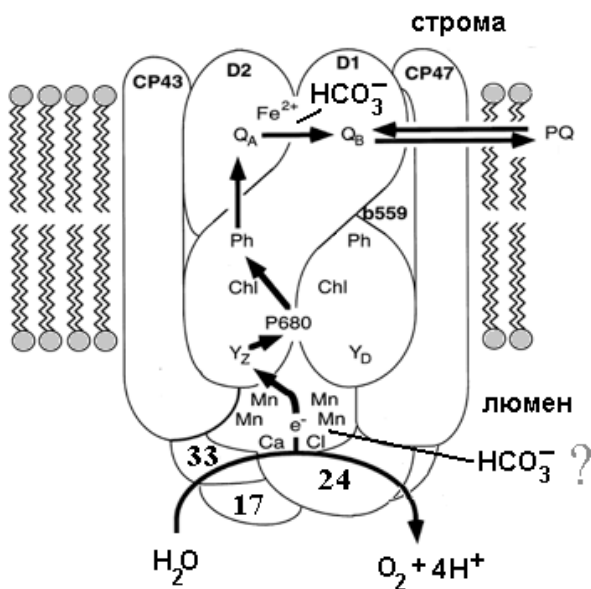


Схема будови фотосистеми II із зазначенням місць можливої локалізації зв'язаного бікарбонату. P680 – димер хлорофілу, первинний донор електронів; Ph – феофітин; Q_A – зв'язаний пластохінон, первинний хіноновий акцептор; Q_B – вторинний хіноновий акцептор; D1 і D2, b559 – білки реакційного центру; 33, 17 і 24 – зовнішні білки, що окиснюють воду Mn-вмісного комплексу з молекулярною масою 33, 17 і 24 кДа, відповідно; CP43, CP47 – антенні хлорофілвмісні білки ФСII молекулярною масою 43 і 47, відповідно.

Scheme of the structure of photosystem II indicating the possible location sites of linked bicarbonate. P680 – chlorophyll dimer, the primary electron donor; Ph – pheophytin; Q_A – bound plastoquinone, primary quinone acceptor; Q_B – secondary quinone acceptor; D1 and D2, b559 – reaction center proteins; 33, 17 and 24 – foreign proteins that oxidize water, Mn-containing complex with a molecular weight of 33, 17 and 24 kDa, respectively; CP43, CP47 – antenna proteins containing chlorophyll of FSII with molecular weights of 43 and 47, respectively.

шується вдсятеро. Ефект заміщення бікарбонату на формиат детально охарактеризовано за допомогою ЕПР-спектрів комплексу Q_A -Fe- Q_B з видаленням і додаванням бікарбонату (Bowden et al., 1991; Hermes et al., 2011). За наявності формиату істотно змінювалися параметри месбауерівських спектрів негемового Fe, які поверталися до первісного стану після додавання бікарбонату. Це підтверджує ключову роль Fe у зв'язуванні формиату, що заміщує бікарбонат (Semin et al., 1990). Методом інфрачервоної Фур'є-спектроскопії з використанням ^{13}C -міченого бікарбонату встановлено, що HCO_3^- є бідентантним лігандом негемового заліза (Shevela

et al., 2012). Визначаючи вплив низки карбоксилатних аніонів на характеристики ЕПР-сигналів, пов'язаних із негемовим залізом, В. Петролеас зі співавторами (Petrouleas et al., 1994) показали, що гліколат, гліоксилат й оксалат конкурують за зв'язування з залізом з NO, формиатом і бікарбонатом. Аніони різною мірою знижували швидкість перенесення електронів від Q_A до Q_B , яку оцінювали за швидкістю релаксації флуоресценції хлорофілу ізольованих хлоропластів у субмікромілісекундному та мілісекундному діапазонах після одиночного спалаху. Гліколат виявився найсильнішим інгібітором електронного транспорту у ФСII, гліоксалат – меншою мірою, а оксалат слабо інгібував перенесення електронів на цій ділянці. Таким чином, з'ясувалося, що багато аніонів здатні грати роль дисоціюючих лігандів негемового заліза на акцепторному боці ФСII.

Останнім часом також показано, що безпосереднім місцем зв'язування (лігандування) іонів у фотосистемі 2 можна вважати катіони двовалентного заліза, що функціонує між акцепторами електрона Q_A і Q_B (рис. 1). Іони Fe^{2+} пов'язані з реакційним центром фотосистеми 2, і їхня роль полягає у сприянні перенесення електрона від відновленого в результаті фотохімічної реакції Q_A до Q_B . Оскільки іони HCO_3^- , які зв'язуються Fe^{2+} , легко вступають у реакції обміну з іонами H^+ , необхідними для протонування двічі відновленого Q_B (Hermes et al., 2011; Müh et al., 2012), то передбачається, що їхня роль полягає в забезпеченні такого протонування.

Центри зв'язування бікарбонату: донорний бік ФСII

Сьогодні локалізація міцно зв'язаного бікарбонату та його функціонально важлива кофакторна роль на акцепторному боці ФСII не викликають сумніву. Предметом гострої дискусії залишається участь бікарбонату в реакціях, пов'язаних із системою фотоокиснення води, і його роль у забезпеченні перенесення електронів на донорних ділянках фотосистеми II. Низка фактів свідчить про залежність процесу фотосинтетичного розкладання води від рівня CO_2 . Водночас, на відміну від центрів міцного зв'язування HCO_3^- на акцепторній ділянці ФСII, зв'язування бікарбонату на донорному боці поблизу реакційних центрів водоокиснювального комплексу не може бути занадто міцним, оскільки, як вважають С. Коройдов і співавтори (Koroidov et al., 2014), це виключає можливість регулювання ак-

тивності комплексу в разі варіювання концентрації C_n .

Передбачувану роль бікарбонату як невід'ємного кофактора ВОК перевірено в дослідах щодо його впливу на кінетику та вихід світлоіндукованого формування функціонального марганцевого ядра у ВОК, звільненого від Mn^{2+} , Ca^{2+} і Cl^- . Знайдено два сайти зв'язування бікарбонату, які стимулювали фотоактивацію, прискорюючи формування та пригнічуючи розпад функціонального комплексу відповідно. Сайт із високою спорідненістю до бікарбонату ($K_D \leq 10$ мкМ) стимулював швидкість відновлення центрів виділення O_2^- і зменшував час, необхідний для формування першого інтермедіату ВОК. Ця стимуляція посилює зв'язування першого катіона Mn^{2+} і відбувається тільки за концентрації Mn^{2+} на рівні або нижче стехіометричних вимог до окиснення води (≤ 4 Мн/ФСІІ) та зникає в разі співвідношення Мн/ФСІІ, вищого за 4. Відсутність ефекту від доданого бікарбонату на кінетику фотоактивації за насичених концентрацій Mn^{2+} і Ca^{2+} може пояснюватися наявністю в атмосфері бікарбонату, розчиненого в середовищі (приблизно 4 мкМ, рН = 6,0), що достатньо для фотоактивації. Другий сайт бікарбонату також стимулює швидкість утворення ВОК, але має значно нижчу спорідненість ($K_D \approx 1$ мМ) і стає доступним для спостереження тільки за низьких концентрацій Ca^{2+} . Причиною стимулювання в цьому випадку, очевидно, є утворення комплексів із вільним Ca^{2+} , що знижує його активність у конкуренції з Mn^{2+} під час формування ВОК. Бікарбонат жодним чином не впливав на кальцієвий сайт, відповідальний за лімітувальну темнову стадію фотоактивації зв'язування Ca^{2+} з ВОК (Baranov et al., 2000).

Передбачається, що на донорному боці ФСІІ з участю бікарбонату існують спеціальні шляхи або канали для спрямування протонів до протонного каналу АТФ-синтази від розщеплення води у Mn_4CaO_5 кластері (Koroidov et al., 2014).

Роль слабозв'язаного бікарбонату в транспорті протонів у тилакоїдних мембранах

На відміну від міцнозв'язаного бікарбонату, функціональну роль пулу слабозв'язаного HCO_3^- вивчено недостатньо. За гіпотезою, запропонованою А. Віларео зі співавторами (Vilarejo et al., 2002), форми C_n взаємно конвертуються з участю тилакоїдної КА, при цьому іони бікарбонату акцептують протони, що вивільнюються під час фотоокиснен-

ня води. Якщо інтенсивність освітлення раптово зростає, швидкість вивільнення протонів також збільшується, що може призводити до значних локальних знижень рН і, як наслідок – ушкодження водоокиснювального комплексу та навіть деструкції марганцевого кластера з вивільненням Мн у водну фазу. Роль КА полягає у пришвидшенні видалення протонів від центрів фоторозкладу води на донорному боці ФСІІ, запобігаючи кислотній денатурації ВОК. CO_2 , який утворився внаслідок цієї реакції, може використовуватися в циклі Кальвіна.

Результати серії експериментів зі стимулювання світлозалежного протонного транспорту та фотофосфорилування екзогенним бікарбонатом свідчать на користь участі пулу слабозв'язаного C_n в енергізації тилакоїдних мембран і формуванні шляхів транслокації протонів від світлозалежних протонних pomp до АТФ-синтази (Podorvanov et al., 2005; Onoyko et al., 2010; Zolotareva et al., 2013; Koroidov et al., 2014). Важливо було з'ясувати, як змінилася функціональна активність тилакоїдів після тривалої інкубації в атмосфері інертного газу і за наявності інгібіторів КА. Виконані виміри показали, що швидкість перенесення електронів від води до метилвіологена, а також величина трансмембранного градієнта протонів у препаратах, інкубованих за наявності ЕА і АА в атмосфері азоту, практично не відрізнялися від таких у контрольних хлоропластів (Podorvanov et al., 2005). Однак пригнічення КА активності продуванням інертним газом негативно впливає на світлозалежне поглинання протонів. Тривала інкубація листків рослин *Arabidopsis* Heunh. в атмосфері інертного газу призводить, як показали досліди О. Цабарі та ін. (Tsabari et al., 2015), до значних ультраструктурних змін системи тилакоїдних мембран, пов'язаних із видаленням розчинених CO_2 і O_2 . Це узгоджується з результатами наших досліджень щодо впливу рівня КА активності на структуру тилакоїдів (Vodka et al., 2013a, b; Semenikhin et al., 2014). Оскільки розмір пулу мембранозв'язаного бікарбонату великий (Stamler, 1977; Baranov et al., 2000) і приблизно відповідає молярному вмісту хлорофілу, зміна кількості або співвідношення форм вугільної кислоти, наявної у зв'язаному стані в мембранах тилакоїдів, може спричинювати структурні зміни мембранної системи хлоропласта.

Внесок зв'язаного бікарбонату в протонну ємність тилакоїдів оцінювався за аналізом впливу інгібіторів карбоангідрази на криві кислотно-основ-

Коефіцієнт проникності для CO₂ в плоских ліпідних бішарах

The coefficient of permeability to CO₂ in flat lipid bilayers

Модель	CO ₂ провідність см · с ⁻¹	Посилання
Планарний ліпідний бішар, що складається з 1:1 яєчний лецитин : холестерин, 22–24 °С	3,5±0,4 · 10 ⁻³	Gutknecht et al., 1977
Планарний ліпідний бішар, що складається з (I) чистого дифітаноїл-фосфатидилхоліну, (II) холестерину: дифітаноїл-фосфатидилхоліну: яєчного сфінгомеліну у співвідношенні 3 : 2 : 1 та (III) суміші ліпідів	≥3,2±1,6 · 10 ⁻²	Missner et al., 2008

Примітка. Потік C_n через плаский мембранний бішар вимірювався при відомій різниці концентрації CO₂ через мембрану (Gutknecht et al. 1997; Missner et al., 2008). З обох боків мембрани додавалася карбоангідраза для мінімізації градієнтів CO₂ у водному дифузійному шарі на примембранних межах з кожного боку.

ного титрування хлоропластів у діапазоні рН 4–9 (Podorvanov et al., 2005, 2006). Припускається, що вуглекислота в мембрані накопичується у формі CO₂, і це узгоджується з даними про підвищену розчинність у ліпідній фазі порівняно з водними розчинами (Raven, Beardall, 2015). За оцінками А. Місснера і співавторів (Missner et al., 2008), загальна розчинність CO₂ у гідрофобному середовищі перевищує розчинність інших газів (у 10 разів більше, ніж O₂, у 17, ніж N₂, і в 25, ніж H₂). Хоча поглинання CO₂ ліпідною фазою є доволі швидким, швидкість його виходу в повітря низька.

Завдяки кращій розчинності в ліпідному шарі негідратована молекула CO₂ легко переміщується в мембрані (таблиця). Карбоангідрази хлоропластів можуть сприяти швидшому досягненню рівноваги форм C_n у внутрішніх шарах мембран, які не перемішуються. Якщо концентрація CO₂ у ліпідному шарі мембрани вища, ніж у навколишньому водному середовищі, то, вочевидь, саме мембранний пул CO₂ може бути джерелом субстрату для активного центру КА. В цьому випадку участь вуглекислоти в процесах зв'язування та перенесення протонів може забезпечуватися існуванням множинних форм КА, локалізованих як поблизу H⁺-генераторів і H⁺-транслокаторів, так і вздовж усього шляху перенесення протонів.

Можна також припустити, що вуглекислота в мембрані частково представлена формою електронейтральної вугільної кислоти, яка у водних розчинах, як відомо, не існує і розпадається відразу в момент утворення. Чи існують молекули H₂CO₃ у гідрофобній фазі біологічних мембран, невідомо. Однак H₂CO₃ стабільна у вакуумі, її поліморфні форми виявлені в разі заморожування CO₂ і H₂O за криогенних температур (Loerting et al., 2000).

Під час обробки листків та ізольованих хлоропластів іонами важких металів, що супроводжува-

лося пригніченням карбоангідразної активності (Semenikhin et al., 2014) без суттєвого впливу на фотохімічну активність (Vodka et al., 2013a, b), спостерігалось порушення структури тилакоїдних мембран. За наявності йонів міді та цинку достовірно зареєстроване розширення тилакоїдів і міжтилакоїдних проміжків. Зміна розмірів тилакоїдів гран в оброблених Me²⁺ листках за незначної варіації їхнього фізіологічного стану (з вимірів індукції флуоресценції хлорофілу) може пояснюватися втратою мембранозв'язаного бікарбонату та накопиченням його в люменальному просторі тилакоїдів. Раніше висловлювалося припущення, що КА тилакоїдів і пул зв'язаного бікарбонату задіяні в акумуляції протонів і перенесенні їх від протонгенеруючих помп до АТФ-синтази (Onouko et al., 2010). Очевидно, що у зв'язуванні та перенесенні протонів можуть брати участь лише аніонні форми вугільної кислоти (HCO₃⁻, CO₃²⁻), швидкість утворення яких залежить від активності КА (Zolotareva, 2010). Інгібування КА, як показали результати наших робіт (Vodka et al., 2013a, b), спричинює зниження вмісту мембранозв'язаного бікарбонату та структурні зміни мембранної системи хлоропласта.

Іншим доказом участі мембранозв'язаного C_n у підтриманні ультраструктури тилакоїдів можна вважати результати наших дослідів щодо впливу кислотних дощів на листки гороху (Polishchuk et al., 2016). Після двох діб обробки імітованим кислотним дощем (ІКД) з рН 2,5 активність карбоангідрази тилакоїдів, ізольованих з оброблених ІКД листків, значно знижувалася. Методом трансмісійної електронної мікроскопії зареєстровано зміни в будові гран, неоднорідність упаковки тилакоїдів у гранах, збільшення поперечних розмірів тилакоїдів і розширення внутрішньотилакоїдного простору порівняно з контролем. Усе це дає підстави для припущення, що хлоропластна карбоангідраза

бере участь у підтриманні гранальної структури тилакоїдів. Можливим наслідком її інактивації, що призводить до порушення бікарбонат-вуглекислотної рівноваги під впливом ІКД, є структурні порушення мембранної системи фотосинтетичного апарату та інгібування фотохімічної активності хлоропластів.

Таким чином, сукупність накопичених експериментальних даних свідчить про структурну роль CO_2 у хлоропластах. Функціональне значення структурних перебудов мембранної системи тилакоїдів, залежно від вмісту та співвідношення форм вугільної кислоти, поки що невідоме, але є підстави вважати, що ці параметри пов'язані із транспортуванням протонів і забезпеченням функціонального зв'язку процесів фотосинтетичної трансформації енергії.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Baranov S.V., Ananyev G.M., Klimov V.V., Dismukes G.C. Bicarbonate accelerates assembly of the inorganic core of the water-oxidizing complex in manganese-depleted Photosystem II: A proposed biogeochemical role for atmospheric carbon dioxide in oxygenic photosynthesis, *Biochemistry*, 2000, **39**(29): 6060–6065.
- Blubaugh D.J., Govindjee S. The molecular mechanism of the bicarbonate effect at the plastoquinone reductase site of photosynthesis, *Photosynth. Res.*, 1988, **19**(1–2): 85–128.
- Bowden S.J., Hallahan B.J., Ruffle S.V., Evans M.C.W., Nugent J. H.A. Preparation and characterization of Photosystem II core particles with and without bound bicarbonate, *Biochim. Biophys. Acta*, 1991, **1060**(1): 89–96.
- Fabre N., Reiter I.M., Becuwe-Linka N., Genty B., Rumeau D. Characterization and expression analysis of genes encoding alpha and beta carbonic anhydrases in Arabidopsis, *Plant Cell Environ.*, 2007, **30**: 617–629.
- Friso G., Giacomelli L., Ytterberg A.J., Peltier J.B., Rudella A., Sun Q., van Wijk K.J. In depth analysis of the thylakoid membrane proteome of *Arabidopsis thaliana* chloroplasts: new proteins, new functions, and a plastid proteome database, *Plant Cell*, 2004, **16**: 478–499.
- Gutknecht J., Bisson M.A., Tosteson F.C. Diffusion of carbon dioxide through lipid bilayer membranes: effects of carbonic anhydrase, bicarbonate, and unstirred layers, *J. Gen. Physiol.*, 1977, **69**(6): 779–794.
- Hermes S., Bremm O., Garczarek F., Derrien V., Liebisch P., Loja P., Sebban P., Gerwert K., Haumann M. A time-resolved iron-specific X-ray absorption experiment yields no evidence for an $\text{Fe}^{2+} \rightarrow \text{Fe}^{3+}$ transition during $\text{Q}_A \rightarrow \text{Q}_B$ electron transfer in the photosynthetic reaction center, *Biochemistry*, 2006, **45**: 353–359.
- Hienerwadel R., Berthomieu C. Bicarbonate binding to the non-heme iron of Photosystem II investigated by Fourier transform infrared difference spectroscopy and ^{13}C -labeled bicarbonate, *Biochemistry*, 1995, **34**(50): 16288–16297.
- Kiriziy D.A., Stasik O.O., Pryadkina G.A., Shadchina T.M. *Assimilyatsiya CO_2 i mekhanizmy ee regulyatsii*, Kyiv: Logos, 2014, vol. 2, 478 pp. [Киризиy Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. *Ассимиляция CO_2 и механизмы ее регуляции*. – К.: Логос, 2014, Т. 2. – 478 с.].
- Klimov V.V., Hulsebosch R.J., Allakhverdiev S.I., Wincencjusz H., van Gorkom H.J., Hoff A.J. Bicarbonate may be required for ligation of manganese in the oxygen-evolving complex of Photosystem II, *Biochemistry*, 1997, **36**(57): 16277–16281.
- Klimov V.V., Baranov S.V. Bicarbonate requirement for the water-oxidizing complex of photosystem II, *Biochim. Biophys. Acta*, 2001, **1508**(2): 187–196.
- Koroidov S., Shevela D., Shutova T., Samuelsson G., Messenger J. Mobile hydrogen carbonate acts as proton acceptor in photosynthetic water oxidation, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2014, **111**(17): 6299–6304.
- Loerting T., Tautermann C.S., Kroemer R.T., Kohl I., Hallbrucker A., Mayer E., Liedl K.R. On the surprising kinetic stability of carbonic acid (H_2CO_3), *Angew. Chem. Int. Ed.*, 2000, **39**(5): 891–894.
- Müh F., Glockner C., Hellmich J., Zouni A. Light-induced quinone reduction in photosystem II, *Biochim. Biophys. Acta*, 2012, **1817**: 44–65.
- Missner A., Kügler P., Saparov S.M., Sommer K., Mathai J.C., Zeidel M.L. Carbon dioxide transport through membranes, *J. Biol. Chem.*, 2008, **282**: 25340–25347.
- Onoyko E.B., Zolotareva E.K., Polishchuk A.V. *Dop. NAN Ukrainy*, 2010, **10**: 160–165. [Онойко Е.Б., Золотарева Е.К., Полищук А.В. Стимулирование фотофосфорилирования в изолированных хлоропластах шпината экзогенным бикарбонатом: роль карбоангидразы // *Доп. НАН України*. – 2010. – **10**. – С. 160–165].
- Petrouleas V., Deligiannakis Y., Diner B.A. Binding of carboxylate anions at the non-heme Fe(II) of PSII. Competition with bicarbonate and effects on the Q_A/Q_B electron transfer rate, *Biochim. Biophys. Acta*, 1994, **1188**(3): 271–277.
- Podorvanov V.V., Chernoshtan A.A., Zolotareva E.K. *Fiziologiya, Biokhimiya kulturnykh rasteniy*, 2005, **37**(4): 326–332. [Подорванов В.В., Черноштан А.А., Золотарева Е.К. Роль бикарбоната в светозависимом поглощении протонов изолированными хлоропластами // *Физиол., Биохим. культур. растений*. – 2005. – **37**(4). – С. 326–332].
- Podorvanov V.V., Chomoshtan A.A., Konovalyuk V.D. *Dop. NAN Ukrainy*, 2006, **9**: 186–191. [Подорванов В.В., Черноштан А.А., Коновалюк В.Д. Буферная емкость изолированных тилакоидов хлоропластов гороха // *Доп. НАН України*. – 2006. – **9**. – С. 186–191].
- Polishchuk A.V., Vodka M.V., Belyavskaya N.A., Khomochkin A.P., Zolotareva E.K. *Tsitologiya*, 2016, **58**(1): 52–59. [Полищук А.В., Водка М.В., Белявская Н.А., Хомочкин А.П., Золотарева Е.К. Влияние кислотных дождей на ультраструктуру и функциональные характеристики фотосинтетического аппарата листьев гороха // *Цитология*. – 2016. – **58**(1). – С. 52–59].

- Pronina N.A., Semenenko V.E. *Algologia*, 1991, **1**: 80–92. [Пронина Н.А., Семененко В.Е. Молекулярная и клеточная организация CO₂-концентрирующих механизмов в фотоавтотрофных клетках микроводорослей // *Альгология*. – 1991. – **1**. – С. 80–92].
- Raven J.A. CO₂-Concentrating Mechanism: A Direct Role for Thylakoid Lumen Acidification?, *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**(2): 147–154.
- Raven J.A., Beardall J. The ins and outs of CO₂, *J. Exp. Bot.*, 2015, **67**(1): 1–13
- Sedoud A., Kastner L., Cox N., El-Alaoui S., Kirilovsky D., Rutherford A.W. Effects of formate binding on the quinone-iron electron acceptor complex of photosystem II, *Biochim. Biophys. Acta*, 2011, **1807**: 216–226.
- Semenikhin A.V., Polishchuk A.V., Podorvanov V.V. *Visnik Kharkiv. natsion. ahrarn. un-tu*. Ser. Bioloziya, 2013, **3**(30): 23–31. [Семенихин А.В., Полищук А.В., Подорванов В.В. Влияние ионов тяжелых металлов на активность карбоангидразы хлоропластов гороха // *Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту*. Сер. Біологія. – 2013. – **3**(30). – С. 23–31].
- Semenikhin, A.V., Zolotarova, O.K. *Dop. NAN Ukrainy*, 2014, **6**: 151–155. [Семеніхін А.В., Золотарьова О.К. Ідентифікація карбоангідразної активності, асоційованої з білками комплексами фотосинтетичних мембран хлоропластів шпинату // *Доп. НАН України*. – 2014. – **6**. – С. 151–155].
- Semenikhin A.V., Zolotareva E.K. Carbonic anhydrase activity of integral-functional complexes of thylakoid membranes of spinach chloroplasts, *Ukr. Biochem. J.*, 2015, **87**(3): 47–56.
- Semin B.K., Loviagina E.R., Aleksandrov A.Y., Kurov Y.N., Novakova A.A. Effect of formate on Mössbauer parameters of the non-heme iron of PSII particles of cyanobacteria, *FEBS Lett.*, 1990, **400**(2): 184–186.
- Shevela D., Eaton-Rye J.J., Shen J.R., Govindjee Photosystem II and the unique role of bicarbonate: a historical perspective, *Biochim. Biophys. Acta*, 2012, **1817**(8): 1134–1151.
- Shutova T., Kenneweg H., Buchta J., Nikitina J., Terentyev V., Chernyshov S., Andersson B., Allakhverdiev S.I., Klimov V.V., Dau H., Junge W., Samuelsson G. The photosystem II-associated Cah3 in *Chlamydomonas* enhances the O₂ evolution rate by proton removal, *EMBO J*, 2008, **27**(5): 782–791.
- Stemler A., Govindjee S. Bicarbonate ion as a critical factor in photosynthetic oxygen evolution, *Plant Physiol.*, 1973, **52**(1): 119–123.
- Stemler A., Govindjee S. Bicarbonate stimulation of oxygen evolution, ferricyanide reduction and photoinactivation using isolated chloroplasts, *Plant Cell Physiol.*, 1974, **15**(2): 533–544.
- Stemler A.J. The bicarbonate effect, oxygen evolution, and the shadow of Otto Warburg, *Photosynth. Res.*, 2002, **73**(1–3): 177–183.
- Stemler A. The binding of bicarbonate ions to washed chloroplast grana, *Biochim. Biophys. Acta*, 1977, **460**(3): 511–522.
- Ulas G., Olack G., Brudvig G.W. Evidence against Bicarbonate Bound in the O₂-Evolving Complex of Photosystem II, *Biochemistry*, 2008, **47**(10): 3073–3075.
- Van Rensen J.J.S. Role of bicarbonate in Photosystem II, *Photosynth. Res.*, 2002, **73**(2): 185–192.
- Van Rensen J.J., Tonk W.J.M., Bruijn S.M. Involvement of bicarbonate in the protonation of the secondary quinone electron acceptor of photosystem II via the non-haem iron of the quinone iron acceptor complex, *FEBS Lett.*, 1988, **226**(2): 347–351.
- Vermaas W.F.J., Rutherford A.W. EPR measurements on the effect of bicarbonate and triazine resistance on the acceptor side of Photosystem II, *FEBS Lett.*, 1984, **175**(3): 243–248.
- Vilarejo A., Shutova T., Moskvina O., Forssün M., Klimov V.V., Samuelsson G. Photosystem II – Associated Carbonic Anhydrase Regulates the Efficiency of Photo-synthetic Oxygen Evolution, *EMBO J*, 2002, **21**(4): 1930–1938.
- Vodka M.V., Polishchuk A.V., Belyavskaya N.A., Zolotareva E.K. *Visn. Kharkiv. natsion. agrarn. un-tu*. Ser. Biologiya, 2013, **3**(30): 46–55. [Водка М.В., Полищук А.В., Белявская Н.А., Золотарева Е.К. Воздействие тяжелых металлов, ингибиторов карбоангидразы, на мембранную систему хлоропластов листьев гороха // *Вісник Харків. нац. аграрн. ун-ту*. Сер. Біологія. – 2013. – **3**(30). – С. 46–55].
- Vodka M.V., Polishchuk O.V., Bilyavska N.O., Zolotarova O.K. *Dop. NAN Ukrainy*, 2013, **10**: 152–158. [Водка М.В., Полищук О.В., Білявська Н.О., Золотарьова О.К. Реакція фотосинтетичного апарату шпинату на дію важких металів, інгібіторів карбоангідрازی // *Доп. НАН України*. – 2013. – **10**. – С. 152–158].
- Warburg O.W., Krippahl G.Z. Hill-Reaktionen, *Z. Naturforsch.*, 1958, **13b**(8): 509–514.
- Yano J., Kern J., Sauer K., Latimer M.J., Pushkar Y., Biesiadka J., Loll B., Saenger W, Messinger J., Zouni A., Yachandra V.K. Where water is oxidized to dioxygen: Structure of the photosynthetic Mn4Ca cluster, *Science*, 2006, **314**(5800): 821–825.
- Yruela I., Allakhverdiev S.I., Ibarra J.V., Klimov V.V. Bicarbonate binding to the water-oxidizing complex in the photosystem II. A Fourier transform infrared spectroscopy study, *FEBS Lett.*, 1998, **425**(3): 396–400.
- Zharmukhamedov S.K., Shirshikova G.N., Maevskaya Z.V., Antropova T.M., Klimov V.V. *Fiziol. rast.*, 2007, **54**(3): 342–349. [Жармухамедов С.К., Ширшикова Г.Н., Маевская З.В., Антропова Т.М., Климов В.В. Бикарбонат защищает водоокисляющий комплекс фотосистемы II от термоинактивации в интактных клетках *Chlamydomonas reinhardtii* // *Физиол. раст.* – 2007. – **54**(3). – С. 342–349].
- Zolotareva E.K. *Fiziologiya, Biokhimiya kulturnykh rasteniy*, 2010, **42**(1): 37–50. [Золотарева Е.К. Протонная регуляция процессов фотосинтетической трансформации энергии // *Физиол., Биохим. культур. растений*. – 2010. – **42**(1). – С. 37–50].
- Zolotareva E.K., Polishchuk O.V., Semenikhin A.V., Onoiko E.B. The Contribution of Light-Dependent Bicarbonate Uptake in Thylakoid Membrane Energization. In: *Photosynthesis Research for Food, Fuel and the Future*, Springer Berlin Heidelberg, 2013, pp. 197–201.

Рекомендує до друку
О.К. Золотарьова

Надійшла 28.12.2015

Семеніхін А.В., Водка М.В., Поліщук О. В. **Кофакторна та структурна роль CO_2 у хлоропластах.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(3): 290—297.

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

Швидкість фотохімічних реакцій у хлоропластах вищих рослин залежить від наявності в середовищі неорганічного вуглецю — вуглекислого газу та/або аніонів вугільної кислоти. Ця залежність, відома як «бікарбонатний ефект», досліджена на рівні інтактних листків, ізольованих тилакоїдів, фотосистем і реакційних центрів і пов'язана з наявністю у фотосистемі II міцно зв'язаного HCO_3^- . Загальна кількість зв'язаного бікарбонату становить близько 1 мкмоль на мг хлорофілу, але тільки одна—дві міцно зв'язані з реакційним центром молекули контролюють активність ФСII. У тилакоїдних мембранах хлоропластів є також пул слабше зв'язаного бікарбонату (з концентрацією, близькою до концентрації хлорофілу), який можна видалити без помітних наслідків для активності ФСII. Узагальнено відомості про кофакторну роль міцнозв'язаного бікарбонату, вилучення якого цілковито інгібує фотохімічні реакції у хлоропластах. Передбачається, що слабозв'язаний бікарбонат бере участь у протонному транспорті та регуляції фотофосфорилування. Взаємна трансформація форм C_n відбувається в хлоропласті з участю кількох карбоангідраз. Пригнічення їхньої активності призводить до сповільнення фотохімічних реакцій і зумовлює помітні зміни ультраструктурної організації системи тилакоїдних мембран. Наведені дані свідчать про структурну роль C_n у хлоропластах.

Ключові слова: діоксид вуглецю, бікарбонат, хлоропласти, тилакоїдні мембрани, фотосинтез, ультраструктура, карбоангідраза.

Семенихин А.В., Водка М.В., Полищук А.В.

Кофакторная и структурная роль CO_2 в хлоропластах. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(3): 290—297.

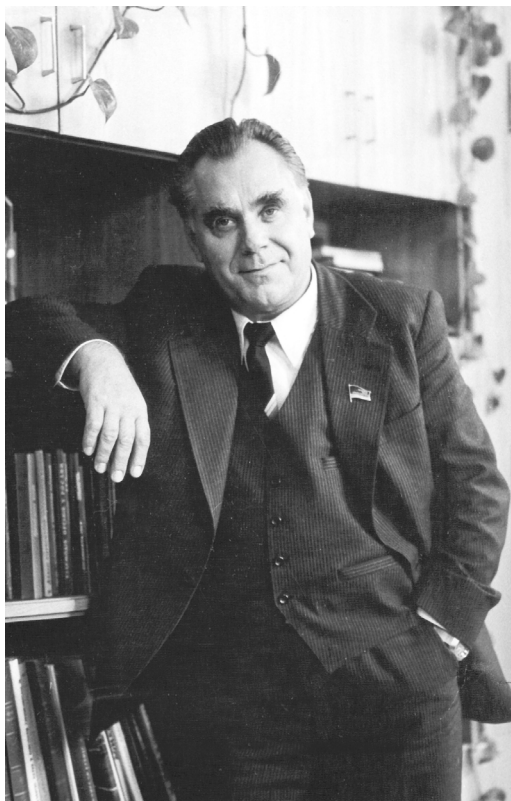
Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины
ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина

Скорость фотохимических реакций в хлоропластах высших растений зависит от наличия в среде неорганического углерода — углекислого газа и/или анионов угольной кислоты. Эта зависимость, известная как «бикарбонатный эффект», исследована на уровне интактных листьев, изолированных тилакоидов, фотосистем и реакционных центров и связана с присутствием в фотосистеме II прочно связанного HCO_3^- . Общее количество связанного бикарбоната составляет около 1 мкмоль на мг хлорофилла, но только одна—две прочно связанные с реакционным центром молекулы контролируют активность ФСII. В тилакоидных мембранах хлоропластов присутствует также пул менее прочно связанного бикарбоната (с концентрацией, близкой к концентрации хлорофилла), который может быть удален без заметных последствий для активности ФСII. Обобщены сведения о кофакторной роли прочно связанного бикарбоната, удаление которого полностью ингибирует фотохимические реакции в хлоропластах. Предполагается, что слабосвязанный бикарбонат участвует в протонном транспорте и регуляции фотофосфорилирования. Взаимная трансформация форм C_n происходит в хлоропластах с участием нескольких карбоангидраз. Подавление их активности приводит к замедлению фотохимических реакций и вызывает заметные изменения ультраструктурной организации системы тилакоидных мембран. Приведенные данные свидетельствуют о структурной роли C_n в хлоропластах.

Ключевые слова: диоксид углерода, бикарбонат, хлоропласт, тилакоидные мембраны, фотосинтез, ультраструктура, карбоангидраза.



**К.М. СИТНИК – ДИРЕКТОР ІНСТИТУТУ БОТАНІКИ НАН УКРАЇНИ
(1970–2003)**



Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного Національної академії наук України – широко відомий у світі науковий центр, дослідження якого охоплюють практично всі сучасні напрямки вивчення рослин.

Історія Інституту бере початок з вересня 1921 р. – від створення Ботанічного кабінету та Гербарію Всеукраїнської академії наук (ВУАН). Ці дві установи, об'єднавшись, і започаткували Інститут ботаніки, який ще в далекі 20-ті роки ХХ століття залучив до співпраці провідні ботанічні сили, розробив програму розв'язання нагальних проблем теоретичної та прикладної ботаніки, забезпечив

створення експериментальних лабораторій для вивчення різних аспектів фізіології рослин, організував експедиційні обстеження флори та рослинності різних природних зон України.

У результаті всіх цих починань Інститут з перших років свого існування посів позицію лідера з фітобіології, став центром ботанічної думки в Україні. Цьому сприяло і те, що установу від часу її заснування очолювали видатні вчені-фітобіологи – ботаніки, цитологи, генетики та селекціонери рослин. Серед них – академіки О.В. Фомін, М.М. Гришко, А.П. Сапегін, Д.К. Зеров, членкореспонденти Академії наук України Я.С. Модилевський, А.М. Окснер, професор Г.І. Білик.

У вересні 1970 року до цієї зіркової плеяди директорів Інституту долучився член-кореспондент, а згодом – академік АН України Костянтин Меркурійович Ситник. Він був першим фізіологом рослин, відомим дослідником проблем фізіології та біохімії процесів росту і розвитку рослин, який очолив Інститут ботаніки. На той час Костянтину Меркурійовичу виповнилося 44 роки, однак він уже набув величезного досвіду організатора науки в АН України, оскільки паралельно з дослідженнями після закінчення аспірантури, успішного захисту кандидатської дисертації почав працювати в Науково-організаційному відділі Президії Академії. Спершу – науковим співробітником-консультантом (1953–1956), згодом – заступником головного вченого секретаря (1957–1960), начальником Науково-організаційного відділу (1962–1966), головним ученим секретарем Президії АН УРСР (1966–1970). Отже, це було не тільки кар'єрне зростання, а насамперед набуття великого досвіду організаційної роботи в академічній науковій установі, підготовка до майбутньої діяльності директора Інституту ботаніки. Зазначу лише, що талант К.М. Ситника як організатора науки був визнаний не тільки його призначенням на посаду директора

Інституту, а й обранням віце-президентом Академії наук УРСР (1974–1988).

Костянтина Меркурійовича як директора Інституту ботаніки колектив сприйняв схвально. Організаційна робота у Президії АН УРСР не завадила К.М. Ситнику вести наукові розробки у відділі фізіології, його часто бачили на засіданнях Ученої ради Інституту, наукових семінарах. Отже, колектив вважав К.М. Ситника «своїм», представником наукової громади Інституту в керівному органі Академії — її Президії. Водночас усі чекали, якою буде наукова політика нового директора, які напрямки досліджень стануть провідними, як вирішуватимуться кадрові питання тощо. Безперечно, як фізіолог рослин, дослідник проблем росту та взаємодії органів рослин, К.М. Ситник вважав одним із пріоритетних напрямків вивчення механізмів росту і розвитку рослин. У цьому номері «Українського ботанічного журналу», присвяченому ювілею почесного директора Інституту ботаніки, академіка К.М. Ситника, вміщена окрема стаття, де висвітлюються його наукові здобутки в галузі фізіології росту, діяльність у ролі директора Інституту.

Звичайно, Костянтин Меркурійович, як досвідчений організатор наукового процесу, від перших кроків очільника Інституту ботаніки склав дослідницьку та кадрову програму, в якій знайшли своє місце як класичні, так і сучасні дослідження об'єктів рослинного світу, були визначені реперні точки щодо підготовки кадрового резерву, особливо кадрів вищої кваліфікації — докторів наук. У програмі отримали відображення й особистісні якості К.М. Ситника — різнобічні інтереси, глибокі знання біології рослин, бажання комплексно охопити широке коло проблем, що, власне, визначило масштаб науково-дослідних робіт. Проте головне завдання Костянтин Меркурійович поставив поза програмою, насамперед перед собою — сформуванню в суспільстві, в різних його прошарках, від широкої громадськості до урядовців, розуміння ботаніки як науки всеохопної, до певної міри космічної, ставлення до рослин як до біологічних об'єктів, що забезпечують усі аспекти існування людства на планеті Земля.

Він пропагував планетарну роль рослин і знання ботаніки, що їх вивчає, на всіх рівнях: у наукових і популярних статтях, у різних ЗМІ, під час особистих зустрічей із науковцями інших спеціальностей, у виступах і лекціях перед студентами. Кос-

тянтин Меркурійович заохочував співробітників Інституту, які активно популяризували відомості про корисні і шкідливі рослини та гриби. Саме в ті роки, коли К.М. Ситник підтримував видання науково-популярної літератури про світ рослин і грибів, з'явилися друком такі запитані і нині книги, як «Бережіть рідкісні рослини», «Квіти дванадцяти місяців», «Зелений розмай», «У світі рослин», «По сторінках «Червоної книги УРСР», (Заверуха, 1970, 1974, 1980, 1986; Заверуха, Ратушний, 1978; Заверуха, Перевозченко, 1994); «Їстівні та отруйні гриби України» (Зерова, 1970); «Гриби їстівні, умовно-їстівні, неїстівні, отруйні» (Зерова, Єлін, Коз'яков, 1970), «Їстівні та отруйні гриби Карпатських лісів» (Зерова, Вассер, 1972); «Гриби в природі та житті людини», «Грибы (путеводитель по выставке)» (Дудка, Вассер, 1980, 1982); «Степові рослини» (Протопопова, Панова, 1983); «Трав'янисті рослини» (Морозюк, Протопопова, 1986); «Весняні рослини» (Панова, Протопопова, 1987); «Рослини-мандрівники» (Протопопова, 1989); «Съедобные и ядовитые грибы Карпат» (Вассер, 1990) та ін. К.М. Ситник також узяв участь у цій творчій роботі з популяризації знань про рослинний світ. Разом із журналісткою В.С. Галузинською він опублікував «Ботанические тетради» — філософські роздуми про природу, рослини і ставлення до них людини (Сытник, Галузинская, 1986). Книга стала справжнім бестселером.

Наполегливість і переконаність академіка К.М. Ситника перемогли: за десятиліття, що промайнуло від 1970 р., ставлення окремої людини до світу рослин помітно змінилося. Хоча, на жаль, економіка пострадянського суспільства диктує свої правила — природоохоронних законів часто не дотримують: вирубують праліси та старовікові ліси, масово знищуються на продаж рідкісні весняні первоцвіти. І все ж розпочату академіком К.М. Ситником шляхетну справу охорони рослин, піднесення ролі ботанічної науки нині рішуче підтримують численні громадські організації. Серед них — Всеукраїнська екологічна ліга, фундатором і першим президентом якої був Костянтин Меркурійович.

Стосовно втілення дослідницьких пунктів програми К.М. Ситника передусім варто відзначити, що жоден із запланованих його попередниками проєктів не залишився без пильної уваги директора. Мені, як мікологіві, найближчим був проєкт «Визначник грибів України» (в п'яти томах і семи

книгах). Протягом дев'яти років Костянтин Меркурійович здійснював нагляд за його втіленням, що був у видавничих планах Інституту ще за часів академіка Д.К. Зерова. Постійна увага академіка К.М. Ситника до підготовки чергових томів «Визначника» сприяла тому, що в 1979 році ми завершили друк цього фундаментального багатотомного видання у видавництві «Наукова думка». У 1983 р. за порадою Костянтина Меркурійовича «Визначник грибів України» був висунутий на здобуття Державної премії України в галузі науки і техніки і авторський колектив отримав цю високу нагороду.

Водночас К.М. Ситник приділяв чільну увагу численним пунктам дослідницької програми Інституту, які відповідали сучасним вимогам біологічної науки і часто пропонувалися особисто директором. Тільки такий учений, як Костянтин Меркурійович, котрий ніколи не відокремлював біологію від екології, рослину – від середовища, міг після чорнобильської катастрофи запропонувати проект трьох союзних республік – України, Білорусі та Молдови з охорони найважливіших ботанічних об'єктів, відомих на територіях цих, тепер уже незалежних держав. К.М. Ситник відчув глибиною свого інтелекту, що настав час активної охорони ключових територій із численними локалітетами рідкісних видів рослин, які першими можуть зникнути внаслідок серйозних техногенних аварій. Колективна монографія українських, білоруських і молдавських ботаніків, присвячена таким територіям, стала зразком практичної роботи з охорони та збереження генофонду рідкісних рослин в умовах радіаційного забруднення. З іншого боку, суто теоретичним був ініційований К.М. Ситником пункт дослідницької програми Інституту щодо систематики та філогенії роду *Achillea*. На початку 1980-х Костянтин Меркурійович, завжди відкритий інноваціям у науці, відчув потребу переходу від класичних морфологічних методів дослідження таксонів рослин, їхньої диференціації, шляхів еволюції, філогенетичних зв'язків до їх поєднання з молекулярно-біологічними підходами до всіх цих показників, що характеризують види і гіатуси між ними. На пропозицію директора було створено тимчасовий творчий колектив, до якого ввійшли представники різних поколінь дослідників: М.В. Клоков, О.Ф. Андрощук, Л.І. Крицька, Т.С. Лебедева, С.М. Зиман, В.Д. Савицький, А.П. Ільїнська та Г.П. Кашеваров. Очолив групу Костянтин Меркурійович. Як науковий керівник групи К.М. Ситник

поставив перед дослідниками завдання з'ясувати ступінь спорідненості між видами роду *Achillea* на основі філогенетичної систематики з використанням молекулярно-біологічних методів для розшифрування первинної структури ДНК.

Дослідження, здійснене із залученням цитогенетичних, каріологічних, анатомічних, біохімічних (білкові спектри насіння та гомологія ДНК), біоморфологічних і палінологічних методів, допомогло виявити ознаки, які уможливають певні таксономічні дії у межах секцій роду *Achillea*. Так, частина жовтооквіткових видів роду, що раніше належали до секції *Filipendulinae*, на основі подібності білкового спектра виділені в нову секцію *Micrantha*. За сукупністю морфологічних ознак і характеристик білкових смуг виявлена значна подібність *A. micranthoides* до *A. nobilis*. Ці два види віднесені до секції *Nobilia*. Усього в роді *Achillea* було визнано п'ять секцій: *Filipendulinae*, *Micrantha*, *Ochroleuca*, *Nobilia*, *Millefolium*. Рід *Ptarmica* виділений із роду *Achillea* у самостійний. Ця комплексна робота, оформлена як колективна монографія «Тисячелистники» (1984), для свого часу була революційною. Використання геносистематики та великого набору інших ознак до такого складного з погляду видової диференціації, а отже, і філогенетичних зв'язків таксона (рід *Achillea*), довело перспективність молекулярно-біологічного методу для виокремлення видів за секціями в межах роду. Доведено доцільність подібних досліджень і для інших складних родових таксонів.

Обидва розглянуті вище приклади свідчать про рівноцінне ставлення К.М. Ситника до всіх проектів, що реалізовувались за дослідницькою програмою Інституту, незалежно від того, співробітники якого відділу були їхніми виконавцями. Притаманне Костянтину Меркурійовичу відчуття нового, значущості проекту для науки, для Інституту забезпечувало підтримку і навіть особисту участь директора в його виконанні.

Чимало зусиль доклав К.М. Ситник для збереження пам'яті українського вченого світового рівня, академіка М.Г. Холодного. За його ініціативою у 1971 р. Кабінет міністрів України присвоїв Інституту ім'я цього славетного біолога. До 100-річчя від дня народження М.Г. Холодного (22 червня 1982 р.) за безпосередньою участю К.М. Ситника як головного редактора у видавництві «Наукова думка» вийшли друком «Вибрані праці» академіка (російською мовою). До книги ввійшли, з-поміж

К.М. Ситник, Є.М. Лавренко,
А.М. Гродзинський, А.Л. Тахтаджян
(1970-ті роки)



інших, статті М.Г. Холодного «Мысли натуралиста о природе и человеке», «Чарльз Дарвин и учение о движениях растительного организма», «К.А. Тимирязев – борец за передовую науку», «В защиту учения о гормонах растений» і чимало інших. Завдяки цьому виданню сучасні біологи отримали можливість ознайомитись зі світоглядом ученого-натураліста, ботаніка, фізіолога, мікробіолога, яким був М.Г. Холодний. Мудра та далекоглядна людина, К.М. Ситник добре розумів важливість такого читання для молодих дослідників Інституту, які завжди були оточені увагою, а в разі потреби – і допомогою директора. Костянтин Меркурійович постійно підтримував ініціативу молодих науковців, створював сприятливі умови для їхніх досліджень. Познайомившись із молодим дослідником у роботі, оцінивши його, К.М. Ситник уже ніколи не випускав його з поля зору, радив, підтримував, знаходив час для консультацій. Найяскравішим взірцем творчої співпраці академіка К.М. Ситника з молодим дослідником були його стосунки з випускником біологічного факультету Київського державного університету імені Т.Г. Шевченка Ю.Ю. Глебою. Студента рекомендувала Костянтину Меркурійовичу доцент кафедри генетики університету Є.Л. Голинська, яка була науковим керівником дипломної роботи Ю.Ю. Глеби. К.М. Ситник переконався, що той насправді захоплений новими напрямками біологічної науки – клітинною біологією та генною інженерією. Директор зарахував його на роботу до Інституту, створив умови для підготовки і захисту кандидатської дисертації, організував лабораторію цитофізіології та конст-

руювання рослинної клітини під керівництвом Ю.Ю. Глеби. Молодий колектив на чолі з молодим завідувачем успішно вирішив завдання злиття рослинних протопластів, результати виконання якого відображені у монографіях Ю.Ю. Глеби і К.М. Ситника «Слияние протопластов и генетическое конструирование высших растений» (1982) та Gleba Yu.Yu., Sytnik K.M. «Protoplast Fusion. Genetic Engineering of higher plants» (1984). Ці роботи стали основою докторської дисертації Юрія Юрійовича. Незабаром Ю.Ю. Глеба був обраний членом-кореспондентом (1985), а згодом (1988) – академіком Національної академії наук України. Так учень за постійного сприяння і дбайливої підтримки Костянтина Меркурійовича наздогнав свого вчителя.

Ю.Ю. Глеба – не єдиний дослідник, якого на шляху до великої науки підтримував К.М. Ситник. У програмі Інституту, крім дослідницької частини, були чіткі плани з підготовки наукових кадрів вищої кваліфікації. У 1970–1980-х роках чимало співробітників Інституту почали працювати над докторськими дисертаціями. Їхні звіти заслуговували на Вченій раді, але ще важливішим було те, що директор регулярно спілкувався з докторантами, цікавився просуванням роботи над рукописом. Таке ставлення керівника Інституту до докторантів, безперечно, сприяло тому, що наприкінці 1970-х і впродовж 1980-х років докторські дисертації в Інституті захистили понад 30 науковців. З-поміж них – Т.Л. Андрієнко, Л.С. Балашов, Я.П. Дідух, Д.В. Дубина, В.С. Ткаченко, Ю.Р. Шелляг-Сосонко (тоді співробітники відділу геобота-



К.М. Ситник у колі учнів. Зліва направо: І.К. Комарницький, В.А. Сидоров, Ю.Ю. Глеба

ніки); Д.М. Доброчаєва (з відділу ботанічного музею); Б.В. Заверуха, С.М. Зиман, В.В. Протопопова, С.В. Сябряй, В.І. Чопик (співробітники відділу систематики та флористики судинних рослин); Н.А. Бісько, А.С. Бухало, С.П. Вассер, В.П. Гелюта, І.О. Дудка, Е.Ф. Соломко (з відділу мікології); З.І. Асаул-Ветрова, Н.В. Кондратьєва, Н.П. Мясюк, Г.М. Мордвінцева, П.М. Царенко (на той час співробітники відділу альгології); С.Я. Кондратюк (з відділу ліхенології та бріології); І.В. Косаківська, Л.І. Мусатенко, Р.Ф. Процько (відділ фізіології рослин, згодом – відділ фітогормонології); Н.О. Білявська, О.М. Недуха, А.Ф. Попова (співробітники відділу клітинної біології та анатомії).

Усі вони стали міцною основою Інституту ботаніки 1970–1990-х років. К.М. Ситник, який постійно сприяв формуванню цієї елітної когорти науковців, як умілий керівник академічного Інституту, дбав про подальше зростання та найефективніше використання наукового та організаційного потенціалу кожного. Чимало докторів наук, підготовлених в Інституті за цей період, К.М. Ситник висунув на посади заступників директора, завідувачів відділів і лабораторій, керівників тем науково-дослідних робіт. Величезний досвід кадрової роботи в Академії наук України, глибоке знання психології людини, вболівання за своїх колег з Інституту сприяли точній та об'єктивній оцінці можливостей і перспектив розвитку кожного, кому К.М. Ситник довіряв керівництво певним важливим напрямком ботанічної науки. Недарма і досі половину наукових відділів Інституту очолюють доктори, рекомендовані на цю роботу Костянтином Меркурійовичем.

Я маю честь належати до тих докторів наук, які виростили в Інституті ботаніки за талановитого і натхненного керівництва лідера ботанічної науки України К.М. Ситника. Костянтин Меркурійович відіграв велику роль у моїй науковій долі. Це він призначив мене, тоді кандидата наук, керівником лабораторії, а згодом – відділу мікології. Це він нещадно сварив мене за зволікання з поданням докторської дисертації. Це він запросив мене після захисту докторської статті його заступником з наукової роботи. Це він визначив мені річний випробувальний термін до того, як подати мою кандидатуру до Президії АН УРСР на посаду заступника директора Інституту. Це він повсякчас вимогливо і дбайливо вчив мене, як слід організовувати роботу заступника. Пам'ятаю його головний постулат: «За великої кількості питань, які треба вирішити, працювати над ними слід паралельно, а не послідовно, як це робите Ви». Вельмишановний Костянтин Меркурійовичу, я так і не навчилася працювати паралельно, але я щиро вдячна за науку, за натхненний взірць людського життя і служіння ботаніці, яким Ви є для поколінь фітобіологів 1970–1990-х років і наступних десятиліть.

Колектив Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України щиро вітає свого почесного директора, визначного фітобіолога, безмежно відданого ботанічній науці в її широкому розумінні, талановитого організатора науки, відомого українського політика та громадського діяча, принципову, оптимістично налаштовану, а головне – порядну людину академіка К.М. Ситника з 90-літтям!

І.О. ДУДКА



Вчена рада Інституту, 1976–1977. Перший ряд зліва: Т.С. Лебедева (вчений секретар), О.Г. Судьїна, Н.В. Кондратьєва, І.О.Дудка, В.К. М'якушко, Л.І. Мусатенко; другий ряд зліва: В.І. Чопик, М.В. Клоков, Г.І. Білик, Д.М. Доброчаєва, К.М. Ситник (директор Інституту), В.П. Баннікова, В.П. Советов (головний інженер), О.Т. Артюшенко, Ю.Р. Шеляг-Сосонко, М.І. Котов



На засіданні наукової ради з проблем ботаніки (1985 р.) вітають К.М. Ситника з одержанням Державної премії СРСР у галузі науки і техніки та обранням депутатом Верховної Ради УРСР. На фото (зліва направо) – сидять В.Д. Савицький (вчений секретар наукової ради), К.М. Ситник, Ю.М. Прокудін, стоять – Б.В. Заверуха, І.О. Дудка



Президент Національної академії наук України, академік Б.Є. Патон знайомиться з роботою відділів Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (1995 р.), поряд з Б.Є. Патоном – директор Інституту академік К.М. Ситник і завідувач відділу мікології І.О. Дудка



Академік НАН України, директор Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України К.М. Ситник і український космонавт Л.К. Каденюк під час обговорювання результатів фітобіологічних експериментів на космічному кораблі «Колумбія» (1998 р.)



Директор Інституту ботаніки К.М. Ситник у відділі мікології вітає з ювілеєм професора М.Я. Зерова (1997 р.)



3 червня 2016 року виповнюється 90 років видатному вченому-ботанику, фізіологу рослин, екологу, організатору науки та громадському діячеві, почесному директору Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, академіку НАН України Костянтину Меркурійовичу Ситнику.

Наукова діяльність К.М. Ситника розпочалася в Луганському педагогічному інституті імені Т.Г. Шевченка, де він був головою студентського наукового товариства. В 1950 р. вступив до аспірантури за спеціальністю «фізіологія рослин». У 1955 р. К.М. Ситнику було присвоєно науковий ступінь кандидата біологічних наук, а в 1960 р. він очолив відділ фізіології рослин Інституту ботаніки. В 1966 р. Костянтин Меркурійович захистив докторську дисертацію, за рік став професором і був обраний членом-кореспондентом, а в 1973 р. – академіком АН УРСР. Упродовж 1970–2003 років К.М. Ситник очолював Інститут ботаніки НАН України, від 2003-го він – його почесний директор.

Навчаючись в аспірантурі під керівництвом професора С.І. Лебедева, К.М. Ситник досліджував фізіологічні процеси росту рослин. У цей час у нього визначився і в подальшому набув розвитку цілісний підхід до проведення наукових досліджень. Серед учителів К.М. Ситника особливе місце належить фундатору науки про фітогормони, видатному вченому М.Г. Холодному, ім'я якого, за ініціативою Костянтина Меркурійовича, було присвоєно Інституту. Дослідження фізіології рос-

ту рослин, здійснювані М.Г. Холодним, з успіхом продовжувалися у працях відділу фізіології рослин, очолюваного К.М. Ситником.

Під керівництвом К.М. Ситника та за його безпосередньою участю від 1960-х років в Інституті послідовно розробляються питання фізіології та біохімії росту і розвитку рослин, вивчаються механізми корелятивних зв'язків між їхніми органами. Отримані результати узагальнені в колективній монографії «Взаємодія надземних і підземних органів рослин». Дослідження з фізіології окремих органів рослин, насамперед кореня, широко розгорнулися в Інституті ботаніки в 1970-ті роки. В центрі цих розробок були питання внутрішньої організації процесів життєдіяльності кореня, з'ясування, яким чином пов'язані в єдине ціле процеси поглинання мінеральних речовин і води, транспорту речовин, метаболізму і розвитку. За підсумком цієї роботи опубліковано монографію «Фізіологія кореня», в якій узагальнені результати досліджень, здійснених на молекулярному, клітинному і тканинному рівнях. Монографія була перекладена польською мовою, а її автори удостоєні премії імені М.Г. Холодного АН УРСР. Продовженням розробок стала монографія «Фізіологія листка», де розглянуті морфологічні, анатомічні та цитологічні особливості будови листка і фізіологія його функціонування.

У подальшому К.М. Ситник спрямовує експериментальну діяльність відділу на розробку ідей М.Г. Холодного щодо існування гормонального комплексу, склад і співвідношення компонентів якого чималою мірою визначають напрямки і швидкість процесів, що відбуваються в рослинних тканинах. У відділі формується колектив кваліфікованих фахівців у галузі вивчення ауксинів, гіберелінів, цитокінінів, абсцизової кислоти. Розпочинається комплексне дослідження фітогормональної регуляції росту цілісної рослини та її органів в онтогенезі та залежно від умов навколишнього середовища.

Фундаментальні наукові розробки К.М. Ситник завжди поєднував з вирішенням прикладних завдань. Протягом 1970–1980-х років у відділі вивчали вплив екзогенних регуляторів росту на продуктивність кукурудзи, тютюну та інших сільськогосподарських культур, можливість використання інгібіторів росту для зниження втрат цукру у цукрових буряків за тривалого зберігання.



К.М. Ситник з космонавтом А.Г. Ніколаєвим

У 1980-ті роки К.М. Ситник, залишаючись незмінним науковим куратором, передав керівництво відділом фізіології рослин Л.І. Мусатенко. У цей час відділ набув статусу одного з провідних центрів з вивчення фітогормонів. У травні 1988 р. відділ організував і провів II Всесоюзну наукову конференцію «Регулятори росту і розвитку рослин», в якій узяли участь близько 300 учених і спеціалістів із 58 установ АН СРСР, ВАСГНІЛ та вищих навчальних закладів. Доповіді співробітників відділу продемонстрували високий науковий рівень досліджень ендогенних фітогормонів, здійснюваних в Інституті ботаніки. То був період розквіту фітогормонології не тільки в Україні, а й в СРСР.

Від 1980-х років К.М. Ситник запроваджує у відділі вивчення гормональних механізмів зацвітання рослин. Були отримані численні дані про вміст і баланс гормонів під час індукції цвітіння у фотопе-

ріодично чутливих рослин, вплив екзогенних гормонів на зацвітання.

К.М. Ситнику належить заслуга організації в Академії наук України комплексних досліджень у галузі космічної біології рослин. Він наголошував на необхідності пошуку загальних закономірностей біологічної дії факторів космічного польоту на популяційному, організмовому, тканинному, клітинному та субклітинному рівнях, з'ясування тонких механізмів змін, які відбуваються в живих системах в умовах космічного польоту, створення теорії функціонування організмів у невагомості. Під його керівництвом і за його активної участі українські вчені підготували та опрацювали матеріали фітобіологічних експериментів на радянських штучних супутниках Землі, космічних кораблях «Союз», орбітальних станціях «Салют», а також під час першого в історії України польоту українського космонавта Л.К. Каденюка спільно з астронавтами США на кораблі «Колумбія» в 1997 р. Тоді було проаналізовано фітогормональний статус рослин в умовах космічного польоту.

Костянтин Меркурійович ініціював і організував в Інституті розвиток нового наукового напрямку – генетичної інженерії. В 1975 р. він заснував лабораторію цитофізіології та клітинної інженерії при відділі фізіології рослин, яка згодом трансформувалася у відділ. К.М. Ситник – один із авторів наукового відкриття, яким було експериментально встановлене невідоме раніше явище двобатьківського спадкування генних детермінант цитоплазми під час парасексуальної гібридизації соматичних клітин. Воно полягає в тому, що в клітинах,



Відділ фітогормонології. В центрі сидять К.М. Ситник та перший космонавт України Леонід Каденюк (1998 рік)

котрі утворюються внаслідок злиття протопластів, відбувається збереження та розмноження ДНК-вмісних органел (хлоропластів і мітохондрій) цитоплазми обох батьківських типів.

Величезний інтерес для К.М. Ситника завжди становило питання походження, виникнення та механізмів еволюційного розвитку гормональної системи в рослин. Від 1990-х років за його ініціативою у відділі здійснюються дослідження особливостей гормональної системи різноманітних у філогенетичному плані видів рослин. Гормональний комплекс і динаміка гормонів вивчалися у широкого кола представників тропічних морських водоростей під час експедицій ботаніків Інституту через Атлантичний та Індійський океани на науково-дослідному судні «Академік Вернадський». Досліджували також морські водорості Чорного моря – бурі, червоні, зелені та прісноводні з водою Київської області (харофіти). Гормональний статус грибів вивчали як у вищих культивованих базидіоміцетів – гливи, печериць, сїїтаке, так і в паразитних фітопатогенних грибів роду *Septoria*. Результати багаторічних експериментальних досліджень ретельно проаналізовані й узагальнені в теоретичній роботі «Evolutionary trends in phytohormonology» та в колективній монографії «Гормональний комплекс рослин і грибів».

Не залишилася поза увагою К.М. Ситника і сигнальна функція фітогормонів. За його ініціативою досліджено вплив стресових чинників на ріст рослин і їхній фітогормональний комплекс, встановлені закономірності відповіді гормональної системи на стресові фактори, виявлені специфічні та неспецифічні складові такої відповіді, показано можливість прискорення репараційних процесів і подолання наслідків стресу за допомогою обробки екзогенними гормонами, особливо цитокінінами.

Чільне місце в науковій діяльності К.М. Ситника посіли питання екології, охорони природи, формування екологічної культури. Під його безпосереднім керівництвом було підготовлено колективну монографію «Охрана важнейших объектов Украины, Белоруссии и Молдавии». Він увів у науковий обіг поняття «інвайронменталізм» і започаткував новий напрямок вивчення навколишнього середовища – інвайронментологію. Протягом багатьох років Костянтин Меркурійович очолював Національний комітет України з програми ЮНЕСКО «Людина і біосфера».

К.М. Ситник – автор понад 1000 наукових, науково-популярних, публіцистичних праць, опублі-



І.Д. Гуменюк, К.М. Ситник, Л.І. Мусатенко, Н.П. Веденичова (міжнародна конференція, Львів, 2004 р.)

кованих у численних вітчизняних і закордонних виданнях. Серед них 35 монографій, найвідоміші – «Физиолого-биохимические основы роста растений» (1966), «Людина і біосфера» (1971), «Физиология корня» (1972), «Физиология листа» (1978), «Слияние протопластов и генетическое конструирование высших растений» (1982), «Растительная клетка при изменении геофизических факторов» (1984), «Тысячелистники» (1984), «Клеточная инженерия растений» (1984), «Ботанические тетради» (1986), «Биосфера. Экология. Охрана природы» (1987), «Гормональный комплекс растений и грибов» (2003), «Володимир Вернадський і Академія» (2006).

Він підготував 20 докторів і 32 кандидати наук, які працюють не тільки в Україні, а й у багатьох країнах світу. З-поміж його учнів – академік НАН України Ю.Ю. Глеба, члени-кореспонденти НАН України Л.І. Мусатенко та В.А. Сидоров, академік Академії вищої школи України О.І. Терек.

За значні досягнення в науковій і науково-організаційній діяльності К.М. Ситник нагороджений орденами Трудового Червоного Прапора (1971), Жовтневої революції (1976), Леніна (1986), Князя Ярослава Мудрого (1998, 2004). Він лауреат Державних премій УРСР у галузі науки і техніки (1979, 1984), премії АН України імені М.Г. Холодного (1975).

Друзі, колеги, учні та послідовники, весь колектив Інституту ботаніки щиро вітають Костянтина Меркурійовича з поважним ювілеєм, зичать здоров'я, реалізації творчих задумів, щасливого довголіття в теплому родинному колі.

І.В. КОСАКІВСЬКА

ЭПОХА СЫТНИКА В УКРАИНСКОЙ БОТАНИКЕ

(юбилейное письмо-приветствие моему старейшему коллеге и другу
Константину Меркурьевичу Сытнику)



Дорогой Константин Меркурьевич! Мой старший товарищ и единомышленник. Мой старый надежный друг и советчик!

В день Вашего большого юбилея Вы получите много поздравлений, а еще больше — пожеланий — солидных, доброжелательно-успокоительных и высоко оценивающих Вас — Человека, Ученого и Гражданина.

Как высокоинтеллектуальный, мудрый и прагматичный реалист Вы примете их и сами оцените все сказанное и написанное о Вас... Да, прожито уже немало лет: целеустремленных, грустных, радостных и исключительно плодотворных. За плечами большая жизнь, своеобразная эпоха Сытника в мировой биологии и украинской ботанике. Как принято теперь говорить, интеллектуальная зона Вашего влияния действительно открыта, свободна и очень широка.

Ваш вклад в изучение биологии растительного начала биосферы огромен. Но особая заслуга Ваша — в развитии украинской ботаники. Заданный Вашей неумемностью как личности и талантом ученого поступательный тон развития и научные направления ботаники по-прежнему ощущаются не только в Украине, он резонирует и оказывает влияние на прогресс нашей старой и вечно нужной (поэтому молодой!) науки далеко за ее пределами.

Ваш приход, вернее вторжение, в ботаническую науку — своеобразный пример развития Вашей страны и нации. Приумножая классическое наследие украинских ученых-естествоиспытателей: Вернадского, Холодного, Зерова, Окснера, Клокова, Котова и многих других, Вы придали этой древней науке современное общебиологическое звучание. Как прирожденный лидер и организатор Вы возвысили Украинскую ботаническую школу, подняли ее на мировой уровень!

Я горжусь, что жизнь подарила мне радость общения и деятельности с Вами — человеком Разума, Дела и Таланта. Вот уже более полувека, как мы рука об руку идем по жизни. Вспоминаю наши многократные деловые встречи на международных научных и государственных форумах в Киеве, Донецке, Алма-Ате, Минске, Кишиневе, Ленинграде, в Чехословакии, Западной Германии, на Кубе, где наши выступления и дискуссии звучали в унисон. Наши совместные предложения всегда находили поддержку и одобрение у соотечественников и иностранных коллег. И в тяжелую черномыльскую годину мы тоже были рядом — совместно разрабатывали проекты по укрощению техногенной стихии.

Моя научная судьба связана с Вами, а следовательно, и с Институтом ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины (эти категории по значимости неразделимы) вот уже более полувека. Нам, нашим коллективам и правительствам приходилось разрабатывать и осуществлять много значимых для двух стран научных проектов (рациональное использование и охрана природных ресурсов бассейнов Днестра и Припяти, Полесья, трансграничные охраняемые территории, черномыльская проблема и т.д.). Вспоминаю тесное содружество украинских и белорусских ученых по долговременному изучению, рациональному использованию и охране бассейнов рек Припяти, Днестра и Днестра. Регулярные встречи, обсуждения, принятие решений... Вы, Константин Меркурьевич, с присущей Вам прагматичностью вставляете: «Слушай, Виктор Иванович, обсудим итоги, примем решения, разъедемся, а что будем иметь к следующей встрече президентов? Давай-ка подготовим книгу по этим проблемам». В итоге появилась фундаментальная монография «Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии и Молдавии».



Вспоминаю тревожные дни апреля—мая 1986 года: полыхает реактор, идет эвакуация населения, готовятся срочные проекты, в том числе и научно-исследовательские, по снижению последствий аварии. В тревоге обсуждаем возможную переброску вод Припяти по предполагаемому каналу в Днепр, минуя Чернобыль. И последнее разумное слово — за Вами: принимать такой проект нецелесообразно. Или еще. Буйствует весна, идет Первомайская демонстрация, различные праздничные мероприятия, полным ходом ведется весенний сев (партийные органы замалчивали опасность катастрофы). По модной в те годы перекличке городов через Москву, стоя на трибуне в Киеве и обращаясь к участникам демонстрации в Минске в моем лице, Вы, Константин Меркурьевич, возмущенно советуете: «Слушай, Парфенов, скажи там своим... какой там сев, какие празднества? Нужно срочно мыть город, убирать людей с улиц!» Вспоминается и смешное. Штаб по Чернобыльской аварии в Президиуме Академии наук Украины. Все озабочены, серьезны, сосредоточены. Только что вернулись с площадки АЭС. Конец рабочего дня. Председатель штаба академик В.И. Трефилов обсуждает прошедший тяжелый день, академик И.К. Походня, проверив радиацию в своем рабочем кабинете

те по новым радиометрическим приборам, привезенным нами из Беларуси, с места на место передвигает свой стол — ищет менее загрязненный угол, а академик К.М. Сытник, с присущим ему жизнеутверждающим юмором, рассказывает анекдоты о лысом колобке, катящемся из Чернобыля в Москву.

А наши незабываемые, насыщенные обсуждением важных научных проблем и простым времяпрепровождением, встречи на международных форумах в Париже, Берлине, на Кубе, по пути в Японию на экологический конгресс на судне «Академик Несмеянов» и др. Везде, где Вы присутствовали, мероприятие приобретало деловой, целенаправленный характер. Вспомните наши Ботанические съезды, объединяющие тысячи ботаников Советского Союза. Везде мы ждали основополагающие выступления Константина Меркурьевича. Думаю, что «ботаническая ось» Украина—Беларусь, главенствующую роль в которой играл академик Сытник, вносила существенный вклад в формирование ботанической политики и в Ленинграде (Санкт-Петербурге). Константин Меркурьевич! Не будет преувеличением, если скажу, что наши научные белорусско-украинские связи крепились под нашим с Вами влиянием — между Институтами ботаники Н.Г. Холодного и В.Ф. Купревича, между Украинской и Белорусской академиями наук, между нашими странами. В автографе одной из книг, подаренных Вами мне, есть такие слова, написанные в Вашей возвышенной, поэтической манере: «... С высоты прожитых лет, на высоте 11 тысяч метров, пролетая над Атлантикой, заявляю, что наша Дружба и совместная деятельность еще не достигли своего окончательного апогея...» Да, это так. В плотном трудовом графике нашей жизни многое задуманное все еще остается незавершенным. Однако отрадно сознавать, что новое поколение ученых — наши непосредственные и внучатые ученики — продолжают эту благородную миссию!

Дорогой Константин Меркурьевич! Спасибо Вам за Ваше бытие на Земле, за Вашу мудрость и доброжелательное участие как старшего коллеги и наставника. Доброго Вам здоровья и долгих лет жизни; ну, и, безусловно, успехов Вам, Вашим ученикам и коллегам.

Ваш почитатель,
Почетный директор Института
экспериментальной ботаники
имени В.Ф. Купревича НАН Беларуси

академик В.И. Парфенов

ВИДАТНИЙ БОТАНІК СУЧАСНОСТІ

До 80-річного ювілею Пітера Рейвена



13 червня 2016 року виповнюється 80 років Пітеру Рейвену (Peter Hamilton Raven), видатному американському ботанику, біологу, екологу, організатору науки, який зробив визначний внесок у розвиток біології та екології ХХ та початку ХХІ століть. Ботаніки України з радістю приєднуються до світової наукової спільноти з вітаннями на честь його славного ювілею.

Пітер Рейвен не потребує особливого представлення для тих, хто має хоча б базове уявлення про біологію, ботаніку, екологію, охорону довкілля. Його наукова, науково-організаційна та суспільна діяльність широко відома в світі. Видатний вечний-біолог сучасності, автор і ключовий співавтор сотень ґрунтовних наукових праць та численних науково-популярних робіт. Член Національної академії наук США (обраний у 1977 році), Американської академії мистецтв та наук (American Academy of Arts and Sciences) та інших академій і наукових товариств світу, у тому числі академій наук Австралії, Аргентини, Бразилії, Данії, Китаю, Індії, Італії, Мексики, Росії, Угорщини, України (іноземний член НАН України з 1994 року), Швеції та інших країн, член британського Королівського товариства та Папської академії наук. Протягом 12

років – національний секретар (Home Secretary) НАН США. Голова Комітету з досліджень славетного Національного географічного товариства (National Geographic Society). Тривалий час він також очолював Американську асоціацію розвитку науки (American Association for the Advancement of Science), наукове товариство Sigma Xi, Американський інститут біологічних наук (American Institute of Biological Sciences) та цілу низку інших провідних наукових організацій. Був членом Комітету радників з питань науки і техніки при Президенті США за часів адміністрації Білла Клінтона. Та головне – впродовж 39 років (з 1971 по 2010) – директор та президент Міссурійського ботанічного саду (м. Сент-Луїс, штат Міссурі, США), одного з провідних ботанічних наукових закладів світу. Не претендуючи на повноту викладу, окреслимо лише основні віхи життя та наукової творчості цієї непересічної людини, принаймні ті, що найбільш дотичні до науки про рослини і найбільш цікаві для української ботанічної спільноти*.

Пітер Гамільтон Рейвен народився 13 червня 1936 р. в американській родині, яка на той час мешкала у м. Шанхай (тодішня Китайська республіка). Ці роки в Китаї були буремними, з 1937 року почалася війна з Японією. З початком воєнних дій родина Рейвенів повернулася до Сполучених Штатів та оселилася у м. Сан-Франциско. Саме з Каліфорнією, її унікальною природою й дивовижною і різноманітною флорою були пов'язані для юного Пітера його перші кроки у ботанічній науці. У 1957 році він отримав диплом бакалавра в Каліфорнійському університеті Берклі. Дисертацію на здобуття наукового ступеня доктора філософії (PhD) Пітер Рейвен захистив у Каліфорнійському університеті у м. Лос-Анджелес у 1960 році. У фокусі досліджень автора були представники родини *Onagraceae*, які виявилися надзвичайно вдалими модельними об'єктами для вивчення загальних закономірностей еволюції та географії рослин. Внесок П. Рейвена (а згодом і аж дотепер – його учнів

* Ця стаття є скороченим та дещо зміненим варіантом статті у часописі "Вісник НАН України" (2016, №6, с. 95–101), де діяльність П. Рейвена висвітлена детальніше. Публікуємо також звернення П. Рейвена до українських колег (с. 312).

та інших членів наукового колективу) у систематику та біогеографію *Onagraceae* є незаперечним. На прикладі однієї родини дослідники зуміли розкрити й вирішити загальні еволюційні та таксономічні проблеми, які стосуються і багатьох інших груп рослин.

Після отримання наукового ступеня П. Рейвен виборов від Національного наукового фонду США можливість стажування у Британському природничому музеї у Лондоні протягом 1960–1961 років. Згодом він отримав посаду таксономіста та куратора у Ботанічному саду Ранчо Санта Ана у Каліфорнії (1961–1962), а у 1962 році перейшов на посаду спочатку асистента, а згодом доцента і професора у Стендфордському університеті, де й пропрацював до 1971 року.

Подальша діяльність П. Рейвена пов'язана переважно з Міссурійським ботанічним садом (<http://www.missouribotanicalgarden.org/>). У 1971 році молодий та амбітний ботанік став директором, а згодом і президентом цієї установи і обіймав цю посаду аж до 2010 року, коли він перейшов на свою нинішню посаду почесного президента та консультанта. Ставши директором, Пітер Рейвен з ентузіазмом взявся як за розбудову самої установи, так і за розвиток наукових досліджень у ній. На той час ботсад займав поважне і помітне місце серед ботанічних садів та арборетумів Америки, але не вважався одним з чільних ботанічних наукових центрів країни чи тим більше світу. На позиції дійсно провідної ботанічної наукової установи світу Міссурійський ботанічний сад вивів саме Пітер Рейвен разом зі своєю командою однодумців і колег.

Протягом майже 40 років на території саду створювалися нові рослинні експозиції, були збудовані першокласні дослідницькі комплекси з приміщеннями для гербарію та бібліотеки, найсучаснішим обладнанням, зручним інноваційним плануванням та оригінальною архітектурою. Гербарій ботсаду швидко зростає і став однією з найбільших і найцінніших гербарних колекцій світу: станом на кінець 2015 року він нараховував понад 6 600 000 зразків (у тому числі понад 6 мільйонів зразків судинних рослин та 563 000 зразків мохоподібних).

Паралельно з цим розвивалися масштабні наукові флористичні проекти, які охопили величезні території Земної кулі. Під керівництвом П. Рейвена розпочалися і дотепер успішно просуваються підготовка і видання капітальних томів «Флори Північної Америки» («Flora of North America north of



Пітер Рейвен на польовій екскурсії під час поїздки до Китаю. Peter Raven on a field trip in China.

Mexico»). Перші організаційні заходи за проектом розпочалися у 1982 році (<http://floganorthamerica.org/history>), а перший (вступний) том вийшов у 1993 році. За ініціативи та під керівництвом П. Рейвена було започатковано і в 2014 році успішно завершено англomовне видання «Флори Китаю» («Flora of China» – загалом 49 томів, близько 31 500 видів!), над яким працювали ботаніки Китаю, США, Канади, багатьох країн Європи та Азії тощо. «Флора Китаю» є одним з найулюбленіших проектів Пітера Рейвена, який віддав йому 25 років наукової, організаційної та редакторської праці. Є у цих проектах і певний внесок науковців Інституту ботаніки НАН України ім. М.Г. Холодного: автор цих рядків брав участь у обробках родин *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae* та *Polygonaceae* для «Флори Північної Америки», а для «Флори Китаю» – в опрацюваннях родин *Chenopodiaceae* та *Polygonaceae*; С.М. Зиман є співавтором обробки родини *Ranunculaceae* у «Флорі Китаю».

Серед інших світових флористичних проектів Міссурійського ботанічного саду, започаткованих

або впроваджених під керівництвом або за безпосередньої участі Пітера Рейвена, згадаємо численні флористичні проекти у країнах Латинської Америки, флористико-таксономічні дослідження на Мадагаскарі, у Південній Африці, Азії та інших регіонах світу. Звичайно ж, більшість з цих проектів впроваджувалися або продовжують впроваджуватися за широкої співпраці з ботаніками інших установ США та багатьох інших країн. Зараз науковці Міссурійського ботанічного саду є ключовими організаторами та виконавцями світового мережевого проекту Online Flora of the World, який, серед іншого, здійснюється на виконання одного з основних завдань Всесвітньої стратегії збереження рослин (Global Strategy for Plant Conservation: <https://www.cbd.int/gspc/>): створення онлайнової флори, що охоплює всі відомі таксони рослин. Результати більшості згаданих флористичних проектів вільно доступні в Інтернеті (<https://www.efloras.org> та ін.).

Пітер Рейвен збагнув роль цифрової інформації ще тоді, коли не лише Інтернет, але й електронні бази даних здавалися якоюсь не дуже потрібною екзотикою. Саме тому зараз сайти Міссурійського ботанічного саду є невичерпним джерелом унікальної ботанічної інформації для дослідників з усього світу. Колись локальна «ботсадівська» база даних Tropicos (<http://www.tropicos.org/>) зараз перетворилася на мережевий ботанічний ресурс всесвітнього значення. Пітер Рейвен активно сприяв роботам з дигіталізації гербарних колекцій та класичних публікацій з біорізноманіття. Він співпрацював з Фондом Ендрю Меллона (The Andrew W. Mellon Foundation), який підтримував всесвітні проекти з дигіталізації гербаріїв (Global Plants Initiative). До цих проектів долучилися й українські науковці з кількох провідних гербаріїв нашої країни. Зараз високоякісні цифрові зображення типових та інших унікальних гербарних зразків і асоційована з ними інформація інтегровані у потужний всесвітній ресурс JSTOR Global Plants (<https://plants.jstor.org/>), який, у свою чергу, інтегрований з Biodiversity Heritage Library (BHL: <http://www.biodiversitylibrary.org/>), іншими основними біологічними онлайновими ресурсами. Ще у 1995 році бібліотека Міссурійського ботанічного саду (яка тепер носить ім'я Пітера Рейвена) започаткувала роботи з дигіталізації ботанічних публікацій, що зрештою переросли у потужний онлайновий ресурс Botanicus (<http://www.botanicus.org/>), тепер також інтегрований з BHL.

Визначний внесок П. Рейвен зробив у розвиток біогеографії. Серед багатьох його публікацій, де розглянуті закономірності просторового розміщення рослин на Земній кулі, особливо слід відзначити статтю у співавторстві з Д. Аксельродом (P.H. Raven, D.I. Axelrod. 1974: *Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 39–637). По суті це повноцінна монографія, у якій з позицій історичної біогеографії та концепції тектоніки плит була зроблена масштабна спроба реконструювати історію й закономірності поширення усіх основних груп покритонасінних на Земній кулі.

Пітер Рейвен був серед перших ентузіастів та пропагандистів молекулярно-філогенетичних методів у систематиці рослин. Саме у журналі «Annals of the Missouri Botanical Garden» у 1993 році вийшла революційна серія статей, які заклали основи сучасної філогенетичної системи рослинного світу (а особливо покритонасінних), а у 1998 році там же з'явилася і перша версія системи Групи з філогенії покритонасінних (Angiosperm Phylogeny Group – APG), вже четверта версія якої опублікована зовсім нещодавно (APG IV, 2016).

За межами ботанічної спільноти П. Рейвен найбільш відомий як еколог та захисник довкілля. Ще у 1960-х роках Рейвен став самовідданим поборником збереження біорізноманіття в усіх кутках планети, відстоювачем ідеї сталого розвитку, справедливого та раціонального використання біоресурсів. Він використовує будь-яку можливість для того, аби донести свої екологічні ідеї до якнайширшого всесвітнього загалу. Наприклад, нещодавно П. Рейвен, як член Папської академії наук у Ватикані, виступив одним з провідних наукових консультантів при підготовці матеріалів для енцикліки Папи Римського Франциска *Laudato si'* (від 24 травня 2015 року), яка присвячена саме питанню збереження довкілля і до ідей якої прислухатимуться не лише світова спільнота Католицької церкви (понад один мільярд 200 мільйонів вірних), але й багато політичних та громадських діячів світу.

Пітер Рейвен є основним автором декількох підручників та навчальних посібників, які вже витримали по декілька видань і широко використовуються у вищих навчальних закладах по всьому світу. Слід особливо згадати надзвичайно вдалий підручник «Biology of Plants» (у співавторстві з Ray Evert та Susan Eichhorn), який вже витримав вісім видань (див. навчальні матеріали на сайті видав-

Пітер Г. Рейвен у
Міссурійському
ботанічному саду

Dr. Peter H. Raven,
Missouri Botanical
Garden



ництва: <http://bcs.whfreeman.com/raven8e/>). Цей підручник під назвою «Современная ботаника» у 1990 році було опубліковано у двох томах видавництвом «Мир» у Москві під редакцією академіка А.Л. Тахтаджяна. Ця книга й дотепер користується великою популярністю через свою ґрунтовність, доступність викладу, вдалий ілюстративний матеріал. Іншим значним успіхом П. Рейвена на ниві учбової літератури для вишів став підручник «Довкілля» («Environment», у співавторстві з David M. Hassenzehl та Linda R. Berg; зараз вийшло вже восьме видання), який розглядається як один з провідних сучасних навчальних ресурсів з екології. Успіху згаданих підручників сприяла активна викладацька робота П. Рейвена, яку він розпочав ще у свої ранні роки в Каліфорнії, а згодом активно співпрацював з багатьма університетами США та інших країн, у першу чергу з Університетом Вашингтона у Сент-Луїсі (Washington University in St. Louis) та двома іншими університетами цього міста (St. Louis University, University of Missouri—St. Louis). З 1973 року і дотепер П. Рейвен є Енгельманнівським професором ботаніки (George Engelmann Professor of Botany; з 2010 року – почесним професором) в Університеті Вашингтона.

Пітер Рейвен об'їздив хіба що не увесь світ, побував у багатьох країнах, де брав участь у різних

наукових зібраннях, виступав з доповідями та лекціями, зустрічався з науковцями, студентами, природоохоронцями, державними та громадськими діячами. І дотепер він часто подорожує, намагається побачити і зробити якомога більше, бо знає, що його слово вагоме, до нього прислуховуються і колеги-науковці, і учнівська молодь, і «сильні світу цього», ті, кого англійською мовою називають «decision-makers», відповідальними за прийняття тих рішень, що можуть бути доленосними для нашої зеленої планети і для майбутнього людства.

Лише перелік нагород, відзнак та почесних звань, які отримав Пітер Рейвен, займає декілька сторінок дрібним текстом. Тому згадаємо тут лише деякі, найважливіші. У 2001 р. Пітер Рейвен отримав з рук Президента США Національну наукову медаль (National Medal of Science), найвищу національну нагороду, що надається за видатні наукові досягнення. У 1999 році журнал «Time» надав йому звання «Герой планети» («Hero of the Planet») за його багаторічні зусилля з охорони довкілля та сприяння сталому розвитку людства.

У день ювілею українські ботаніки зичать нашому славному колезі міцного здоров'я, довгих і щасливих років, нових звершень на благо людства, для розвитку прекрасних і благородних наук про рослини і довкілля.

Peter Raven: To my Ukrainian colleagues

Dear colleagues and friends,

It is my pleasure to address you, my Ukrainian colleagues and friends, young and experienced, those who have just started their botanical career and those who have already done a lot for our wonderful, fascinating science. I am proud to be a Foreign Member of the National Academy of Sciences of Ukraine and feel myself linked through that membership to Ukrainian plant science and all of you who work for our common goals.

There are more links between the Ukrainian and American plant science than readily meet the eye. The Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, the leading plant science institution in your country, is named in honor of Mykola Kholodny (Nikolai Cholodny), whose name is forever linked to the name of Frits Went, the Dutch-born American botanist and former Director of the Missouri Botanical Garden. The names of these two researchers are united in the Kholodny–Went theory of plant tropisms (mostly known internationally as the «Cholodny–Went model») and concepts of hormonal regulation of plant growth. Our herbaria (*MO* and *KW*) contain numerous specimens received in exchange between our collections. The names of botanists of Ukraine or those associated with your country (Besser, Andrzejowsky, Turczaninow, Schmalhausen, Fomin, Lipsky, Oxner, Zerov, Klokov, Kotov, among many others) are forever linked to names of taxa of plants and fungi that they described, and they are well known to the international botanical community. Some Ukrainian botanists published their research results in our scientific journals and contributed to international projects, such as the *Flora of North America North of Mexico* and the *Flora of China*, the *Global Plants Initiative*, and some others. I visited your beautiful country several times and believe that plant science in Ukraine has a great deal in the past and has exceptional prospects for the future.

However, you are living in turbulent times, when your country is in transition, fighting for its better, free and sustainable future. There is a saying popularly known as the «Chinese curse» and attributed to

Пітер Рейвен: Моїм українським колегам

Шановні колеги і друзі,

Мені приємно звернутися до вас, моїх українських друзів та колег, юних та досвідчених, тих, хто тільки-но розпочав свою ботанічну кар'єру, і тих, хто вже багато зробив для нашої чудової, захоплюючої науки. Я пишаюся тим, що є іноземним членом Національної академії наук України і відчуваю себе через це пов'язаним з українською наукою про рослинний світ, з усіма вами, тими, хто працює для досягнення наших спільних цілей.

Між українською та американською наукою про рослини є більше зв'язків, ніж можна уявити на перший погляд. Інститут ботаніки Національної академії наук України, провідну ботанічну установу вашої країни, названо на честь Миколи Холодного, чиє ім'я назавжди пов'язане з ім'ям Фріца Вента, американського ботаніка голландського походження і колишнього директора Міссурійського ботанічного саду. Імена цих двох дослідників поєднані у назві теорії тропізмів рослин Холодного–Вента (у міжнародній науці переважно відомій як «модель Холодного–Вента») і концепції гормональної регуляції росту рослин. Наші гербарії (*MO* і *KW*) містять численні зразки, що отримані через обмін між нашими колекціями. Імена ботаніків України, або тих, які працювали у вашій країні (Бессер, Анджейовський, Турчанінов, Шмальгаузен, Фомін, Липський, Окснер, Зеров, Клоков, Котов та багато інших), назавжди пов'язані з назвами таксонів рослин і грибів, які вони описали; вони добре відомі міжнародній ботанічній спільноті. Деякі українські ботаніки публікували результати своїх досліджень в наших наукових журналах і брали участь у таких міжнародних проектах, як «Флора Північної Америки на північ від Мексики», «Флора Китаю», Глобальна ботанічна ініціатива та деяких інших. Я відвідав вашу прекрасну країну декілька разів і переконаний, що ботанічна наука в Україні має багато досягнень в минулому та прекрасні перспективи на майбутнє.

Проте, ви зараз живете в неспокійні часи, коли ваша країна знаходиться в перехідному періоді, у боротьбі за своє краще, вільне і стає майбутнє. Існує вислів, відомий як «китайське прокляття», який походить з якогось невизначеного (і, ймовірно, апокрифічного) стародавнього китайського джерела; цей вислів зазвичай перекладається як

some unspecified (and probably apocryphal) ancient Chinese source, which is usually translated into English as «May you live in interesting times» (or «...in times of transition»). In my opinion, it is not a curse at all. Living in interesting times definitely gives you some problems, but it also opens new opportunities. The world is becoming more open to your country as your country opens ever more widely to the world. It is my great hope, based on all that has been accomplished in Ukrainian science in the past, that you will use these new opportunities to help build with us and all the other countries of the world to a globalized modern science that flourishes across political borders and defies all of the differences that are used to separate people from one another.

I am a happy man. I have visited many countries, seen many amazing plants in many beautiful places, met many fantastic people, learned a lot from them, and tried to give them my experience and vision as well. Contemplating the beauty of the world around you, discovering something new in nature, trying to preserve these amazing living wonders for the future generations—what can be better in this life?

And I will conclude with the poetic words written by the famous Ukrainian botanist Myhaylo Klokov, known in Ukrainian poetry under his pen name Myhaylo Dolengo (translated into English by my colleague Sergei Mosyakin):

My travels brought me to far places,
Taiga and déserts... But my truth
Is still the same as in my youth:
Discovering new flower races.

New plants, new finds, a new idea...
I looked through that green-golden haze,
Finding my way through nature's maze
In Kazakhstan and in Crimea.

...With all your efforts, small or large,
You climb to somewhat higher levels,
Giving your work for people to judge.

...And have to start again your travels.
Ways up are harder... but perhaps
My long work hours serve me as steps.

With best wishes and affection for what you do and who you are,

Peter Raven

«Хай би ти жив у цікаві часи» (або «... в епоху змін»). На мій погляд, це взагалі-то ніяке не прокляття. Життя в цікаві часи, безумовно, створює певні проблеми, але разом з тим відкриває й нові можливості. Світ стає все більш відкритим для вашої країни по мірі того, як вона дедалі ширше відкривається світові. Я щиро сподіваюся, що, спираючись на всі попередні досягнення української науки, ви будете використовувати ці нові можливості аби сприяти, разом з нами і всіма іншими країнами світу, розбудові глобалізованої сучасної науки, яка бурхливо розвивається, не помічаючи політичні кордони і відкидаючи всі ті відмінності, які зазвичай розділяли людей.

Я щаслива людина. Я побував у багатьох країнах, бачив безліч дивовижних рослин у найпрекрасніших куточках світу, зустрічав багатьох чудових людей, багато чому від них навчився, а також і намагався передати їм свій досвід і бачення. Споглядати красу світу навколо нас, відкривати щось нове в природі, намагатися зберегти ці дивовижні чудеса життя для прийдешніх поколінь — що може бути кращим за це у житті людини?

Я завершую це звернення поетичними словами, написаними видатним українським ботаніком Михайлом Клоковим, відомим в українській поезії під псевдонімом Михайло Доленго (переклад англійською мовою мого колеги Сергія Мосякіна):

В тайзі блукав я і в пустині,
На різній бачив висоті
Полярну зірку. На меті
Мав те, що маю і донині.

Вглядався я в простори сині,
В зелені, в сиво-золоті,
Вивчав скарби рослинні ті
У Казахстані й на Волині.

Малий там чи великий труд,
Аби на спільну побудову.
Хай все людський оцінить суд,

І треба починати знову.
Углиб та вгору шлях один —
Щаблі напружених годин.

З найкращими побажаннями і з захопленням тим, що ви робите, і хто ви є,

Пітер Рейвен

ПЕТРО МИХАЙЛОВИЧ ЦАРЕНКО – ВИЗНАЧНИЙ УКРАЇНСЬКИЙ ФІКОЛОГ.

ДО 60-РІЧЧЯ ВІД ДНЯ НАРОДЖЕННЯ



12 липня 2016 року виповнюється 60 років від дня народження та 40 років наукової діяльності знаного у світі вченого в галузі систематики, флористики, екології, біогеографії, еволюції та біотехнології водоростей (особливо кокоїдних зелених), завідувача відділу фікології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, доктора біологічних наук, професора Петра Михайловича Царенка.

П.М. Царенко народився в мальовничому селі Смільчинці на Черкащині, вищу освіту здобув у Київському державному університеті імені Тараса Шевченка. Він є випускником кафедри нижчих рослин, яку в той час очолювала видатний альголог доктор біол. наук, професор Надія Прохорівна Масюк, а тому він також обрав водорості об'єктом своїх подальших досліджень. Після закінчення університету Петро Михайлович прийшов до відділу фікології (на той час – відділ спорових рослин) Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, з яким надалі було пов'язане його професійне та творче життя і де він пройшов усі сходинки своєї наукової кар'єри – від інженера до завідувача відділу, який П.М. Царенко очолює з 2002 р. На формування і розвиток Петра Михайловича як вченого значний вплив справили корифеї відділу, учні академіка О.В. Топачевського, яскраві представники Київської школи фікологів – Н.П. Масюк, Г.М. Паламар-Мордвінцева, Н.В. Кондратьєва, З.І. Асаул-Ветрова, Н.О. Мошкова та інші; тут відбулося його становлення як спеціаліста, звідси він здійснював свої наукові подорожі. У спецраді Інституту ботаніки П.М. Царенко захистив кандидатську (1984) та докторську (1996) дисертації. У 1990 р. ювіляром було опубліковано «Краткий определитель хлорококковых водоростей Украинской ССР» (1990), який і дотепер залишається настільною книгою багатьох альгологів-флористів.

Подальші наукові праці П.М. Царенка також пов'язані з вивченням кокоїдних зелених водорос-

тей в Україні та за її межами. І дотепер вивчає питання їхньої таксономії, морфології, екології, географії, еволюції та філогенії, бере участь у розробці новітніх підходів до вирішення задач альгосозології та альгофлористичного районування території України, приділяє велику увагу загальним питанням альгології, номенклатури та термінології. Окрім розв'язання фундаментальних наукових проблем, він також ініціює проведення робіт, пов'язаних з прикладними аспектами фікології, зокрема, й пошуком та введенням у культуру водоростей, які є цінними об'єктами для біотехнологічного використання, вивченням їхніх біологічних властивостей, розробкою методів культивування, формуванням колекції штамів, перспективних для промислового вирощування тощо. Він є керівником, куратором і невтормним колектором альготеки Інституту ботаніки (*KW-A*) та колекції живих культур водоростей (*IBASU-A*) – об'єктів Національного надбання України.

Петро Михайлович є автором та співавтором понад 340 ґрунтовних наукових праць. Серед них – фундаментальні зведення щодо водоростей Британських островів (*The Freshwater Algal Flora of the British Isles*, 2002), Ізраїлю (*Biodiversity of Cyanoprokaryotes and Algae of Continental Israel*, 2000), Монголії (2014) та чотиритомна колективна монографія «*Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography*» (2006–2014). Петро Михайлович є одним з провідних авторів розділу «Водорості» третього видання «Червоної книги України. Рослинний світ» (2009). Крім того – один з відповідальних редакторів серії «Флора водоростей України» та «*Algae of Ukraine...*», член редколегії журналів «Альгологія», «*International Journal of Algae*» та «Українського ботанічного журналу», організатор IV Міжнародної конференції «Актуальные проблемы современной альгологии» (2012), незмінний керівник секції альгології (фікології) Українського ботанічного товариства (з 1998 р.). Петро Михайлович успішно поєднує плідну наукову та науково-організаційну діяльність з педагогічною роботою, читає змістовні лекції студентам низки національних університетів України, керує бакалаврськими та магістерськими роботами; під його керівництвом успішно захищено п'ять кандидатських дисертацій.

Широ вітаємо Петра Михайловича зі знаменною ювілейною датою, зичимо подальших успіхів і звершень у науково-педагогічній діяльності та здійснення масштабних творчих задумів, а також доброго здоров'я, добробуту і щастя йому та його родині.

Редколегія «Українського ботанічного журналу», співробітники відділу фікології, колеги та друзі

СОДЕРЖАНИЕ

Сосудистые растения: систематика, география, флора

- Ильинская А.Ф. Спектры морфологических признаков *Brassicaceae* s. l.: плод, семя 219
Саеди Мехрварз С., Мохарами Е. Исследование анатомии некоторых видов рода *Cyperus* из северного Ирана .. 234

Геоботаника, экология, охрана растительного мира

- Хомяк И.В. Характеристика ассоциаций *Agrostio-Populetum tremulae* и *Epilobio-Salicetum capreae* класса *Epilobietea angustifolii* для Правобережного Полесья 239

Споровые растения и грибы

- Бойко М.Ф., Овсиенко В.М., Скребовская С.В. Молекулярно-генетические исследования мха *Aulacomnium arenopaludosum* 255
Дармостук В.В. Род *Cercidospora* (*Dothideales*) в Украине 262

Микологические находки

- Гелюта В.П., Ковальчук В.П., Чумак П.Я. Первые находки в Украине инвазионного гриба *Erysiphe macleayae* (*Erysiphales*) на стадии телеоморфы 268
Ходосовцев А.Е., Дармостук В.В., Громакова А.Б. Новые для Украины виды лишайников и лишенофильных грибов из природного заповедника «Горганы» 273

Физиология, анатомия, биохимия, клеточная и молекулярная биология растений

- Веденичева Н.П., Косаковская И.В. Эндогенные цитокинины водного папоротника *Salvinia natans* (*Salviniaceae*) 277
Федюк О.М., Полищук А.В., Белявская Н.А. Динамика изменений интенсивности дыхания листьев *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) при различных значениях низкой температуры и влажности воздуха 283
Семенихин А.В., Водка М.В., Полищук А.В. Кофакторная и структурная роль CO² в хлоропластах 290

Юбилейные даты

- Дудка И.О. К.М. Сытник – директор института ботаники НАН Украины (1970–2003) 298
Косаковская И.В. Константину Меркурьевичу Сытнику – 90! 303
Парфенов В.И. Эпоха Сытника в украинской ботанике (юбилейное письмо-приветствие моему старейшему коллеге и другу Константину Меркурьевичу Сытнику) 306
Мосякин С.Л. Выдающийся ботаник современности. К 80-летию юбилею Питэра Рэйвена 308
Петр Михайлович Царенко – выдающийся украинский фиколог. К 60-летию со дня рождения. 314

Український ботанічний журнал, т. 73, № 3, 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, № 3, 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 №7 від 24 травня 2016 р.)

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

Редактор *В.М. Романюк*
Комп'ютерна верстка *Д.С. Решетников*

Здано до друку 30.06.2016. 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