

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ



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

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL
An international journal for botany & mycology

2017 • 74 • 1



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

Статті друкуються українською, англійською та російською мовами

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

Publication languages: Ukrainian, English and Russian

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ EDITORIAL BOARD

Головний редактор – С.Л. МОСЯКІН

Editor-in-Chief – S.L. MOSYAKIN

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

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

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

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

Відповідальний секретар – М.Д. АЛЕЙНИКОВА

Editorial Assistant – M.D. ALEINIKOVA

РЕДАКЦІЙНА РАДА EDITORIAL COUNCIL

Голова – С.П. ВАСЦЕР

Head – S.P. WASSER

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

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

На першій сторінці обкладинки: *Myriostoma coliforme* (Dicks.) Corda

Фото Ф.П. Ткаченка

Front page: *Myriostoma coliforme* (Dicks.) Corda

Photo by F.P. Tkachenko

✉ Редакція «Українського ботанічного журналу»

☎ (044) 235-41-82

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

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

УКРАЇНСЬКИЙ 2017 • 74 • 1

БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

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

З М І С Т

Систематика, флористика, географія рослин

Федорончук М.М. Таксони *Rosaceae* флори України: положення в новій системі родини, побудованій за даними молекулярно-філогенетичного аналізу 3

Гриби і грибоподібні організми

Пасайлюк М.В. Бактерицидні властивості деяких макроміцетів 16

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

Байрак О.М., Шапаренко І.Є., Коротченко І.А. Еколого-ценотична диференціація рідкісних видів рослин зональних екосистем басейну річки Ворскли 26

Онищенко В.А. Валідизація назв деяких синтаксонів порядку *Fagetalia sylvaticae* з України. 35

Шерстюк М.Ю. Ценопопуляції *Ledum palustre* (*Ericaceae*) у лісових і лісоболотних фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся 37

Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р. Репродуктивна стратегія адвентивного моху *Campylopus introflexus* (*Leucobryaceae, Bryophyta*) на територіях гірничодобувних підприємств Львівщини 46

Червона книга України

Дубина Д.В., Еннан А.А., Вакаренко Л.П., Дзюба Т.П., Шихалєєва Г.М. Нова знахідка *Glycyrrhiza glabra* (*Fabaceae*) в Одеській області 56

Флористичні знахідки

Гузь Г.В., Тимошенко В.В. Перша в Україні знахідка *Sporobolus cryptandrus* (*Poaceae*) та нові для флори південного сходу України види з території "Трьохізбенського степу" 64

Мікологічні знахідки

Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П. Поширення в Україні *Endophyllum sempervivi* (*Pucciniales*) 71

Ткаченко Ф.П., Придюк М.П., Златова К.В. Нова знахідка рідкісного гриба *Myriostoma coliforme* (*Geastrales*) в Україні 76

Фізіологія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин

Блюма Д.А. Добова динаміка експресії гену PIP2-аквапорину в листках *Sium latifolium* (*Apiaceae*) за умов різного водного режиму 80

Поліщук О.В. Методи лабораторних і польових досліджень флуоресценції хлорофілу 86

Дослідники фітобіоти та мікобіоти України

Шевера М.В. Пал (Пауль) Китайбель (1757–1817) 94

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ 95

СОДЕРЖАНИЕ

Систематика, флористика, география растений

Федорончук Н.М. Таксоны *Rosaceae* флоры Украины: положение в новой системе семейства, построенной на основе данных молекулярно-филогенетического анализа 3

Грибы и грибообразные организмы

Пасайлюк М.В. Бактерицидные свойства некоторых макромицетов 16

Геоботаника, экология, охрана растительного мира

Байрак Е.Н., Шапаренко И.Е., Коротченко И.А. Эколого-ценотическая дифференциация редких видов растений зональных экосистем бассейна реки Ворскла 26

Онищенко В.А. Валидизация названий некоторых синтаксонов порядка *Fagetalia sylvaticae* из Украины 35

Шерстюк М.Ю. Ценопопуляции *Ledum palustre* (*Ericaceae*) в лесных и лесоболотных фитоценозах Новгород-Северского Полесья 37

Лобачевская О.В., Соханьчак Р.Р. Репродуктивная стратегия адвентивного мха *Campylopus introflexus* (*Leucobryaceae*, *Bryophyta*) на территориях горнодобывающих предприятий Львовской области 46

Красная книга Украины

Дубына Д.В., Эннан А.А., Вакаренко Л.П., Дзюба Т.П., Шихалеева Г.Н. Новая находка *Glycyrrhiza glabra* (*Fabaceae*) в Одесской области 56

Флористические находки

Гузь Г.В., Тимошенко В.В. Первая в Украине находка *Sporobolus cryptandrus* (*Poaceae*) и новые для флоры юго-востока Украины виды с территории "Трёхизбенской степи" 64

Микологические находки

Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П. Распространение в Украине *Endophyllum sempervivi* (*Pucciniales*) 71

Ткаченко Ф.П., Придюк Н.П., Златова К.В. Новая находка редкого гриба *Myriostoma coliforme* (*Geastrales*) в Украине 76

Физиология, биохимия, клеточная и молекулярная биология растений

Блюма Д.А. Суточная динамика экспрессии гена PIP2-аквапорина в листьях *Sium latifolium* (*Apiaceae*) в условиях различного водного режима 80

Полищук А.В. Методы лабораторных и полевых исследований флуоресценции хлорофилла. 86

Исследователи фитобіоти та мікобіоти України

Шевера М.В. Пал (Пауль) Китайбель (1757–1817) 94

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ 95



doi: 10.15407/ukrbotj74.01.003

Таксони *Rosaceae* флори України: положення в новій системі родини, побудованій за даними молекулярно-філогенетичного аналізу

Микола М. ФЕДОРОНЧУК

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

Fedoronchuk M.M. **Taxa of *Rosaceae* of the Ukrainian flora: position in a new system of the family according to molecular phylogenetic data.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 3–15.

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

Abstract. Various recent infrafamilial/suprageneric systems of *Rosaceae* are briefly analyzed. Special attention is given to classifications based on molecular data supported by phylogenetic studies of the family. Some modifications in the system of *Rosaceae* at generic level are proposed regarding the taxa represented in the flora of Ukraine; these amendments and additions are based on molecular phylogenetic evidence as well as available morphological data and taxonomic considerations. According to the proposed system, the family is represented in Ukraine by 54 genera (containing both native and most important cultivated species) belonging to three subfamilies, *Rosoideae*, *Dryadoideae* Sweet and *Amygdaloideae* Arnott (= *Spiraeoideae* C. Agardh; = *Pomoideae* Focke; = *Maloideae* Weber), and at least 14 tribes.

Keywords: *Rosaceae*, classification, system, taxon, morphology, molecular phylogeny, evolution, type, flora of Ukraine

За сучасними оцінками, родина *Rosaceae* Juss. включає від 90 до 120 родів і 3000–3500 видів, поширених переважно в помірних і субтропічних областях земної суші; значно менше – в тропіках і пустельних регіонах (Potter et al., 2007a; Phipps, 2014). За молекулярно-філогенетичними даними, *Rosaceae* є сестринською групою до інших родин порядку *Rosales* (Soltis et al., 2000; Potter, 2003; Judd, Olmstead, 2004; etc.).

Донедавна найбільш визнаною була система, побудована на типах плодів (Schulze-Menz, 1964), в якій родина поділялася на чотири підродини:

- *Spiraeoideae* C. Agardh: плід – шкіряста або суха листянка, чи збірна листянка, яка складається з вільних або більш-менш зрослих при основі плодолистків, що не розкриваються або розкриваються по шву й містять багато або небагато (до однієї) насінин;
- *Maloideae* Weber (= *Pomoideae* Focke): плід – так зване "яблуко", у якого повністю або частково зрослі листянки (багатогнізді плодолистки)

зростаються з внутрішньою стінкою порожнистої осі квітки (гіпантієм), яка пізніше стає м'ясистою;

- *Rosoideae*: плоди – однонасінні численні горішки, які вільно розміщені на майже незмінному або розрослому, м'ясистому й соковитому квітколожі, або плоди з 1–2 горішків, які знаходяться у відкритому чи замкнутому трав'янистому гіпантії або їх багато в майже замкнутому, з м'ясистими забарвленими стінками глечакоподібному гіпантії; іноді плоди збірні, з однонасінних кістянкоподібних горішків з соковитим зовнішнім покривом;
- *Prunoideae* Focke: плід – однонасінна, рідше 2-насінна кістянка з соковитим, рідше з сухим або слабком'ясистим й тоді ззовні опушеним оплоднем і кам'янистим ендокардом (першим внутрішнім покривом насінини).

У свою чергу підродини поділялися на триби і підтриби, кількість та обсяги яких значно варіювали залежно від різних підходів та поглядів авторів тих чи інших модифікацій цієї системи.

© М.М. ФЕДОРОНЧУК, 2017

Укр. бот. журн., 2017, 74(1)

Тривалий час така система родини була усталеною і визнавалася багатьма систематиками. Однак окремі групи таксонів (підродини, триби), виділені на основі морфологічних ознак, потребували доказової бази їхньої монофілетичності (тобто, наскільки вони є природними таксонами). Тому з часом відбулося багато змін щодо системи і приналежності тих чи інших родів до родини *Rosaceae* (Lawrence, 1951; Hutchinson, 1964; Cronquist, 1981; Morgan et al., 1994; Takhtajan, 1997; Evans, Campbell, 2002; Angiosperm Phylogeny Group, 2003; Potter, 2003; Oh, Potter, 2005; та ін.). Так, в системі J. Hutchinson (1964) з-поміж надродових таксонів визнаються лише триби, які в подальшому вже не групуються у підродини. Такого ж поділу родини на одні лише триби дотримується С. Kalkman (Kalkman, 2004), який пропонує визнати в межах *Rosaceae* лише дві підродини: *Rosoideae* (до якої могли би бути віднесені роди підродин *Rosoideae* і *Prunoideae* у класичному трактуванні) та *Amygdaloideae* Arnott (класичні підродини *Maloideae* і *Spiraeoideae*). Для діагнозу цих таксонів С. Kalkman використав багато ознак вегетативної та репродуктивної морфології, каріології, екології, фітохімії тощо. У системі А.Л. Тактаджяна (Takhtajan, 1997), в якій він уже врахував результати перших молекулярно-філогенетичних досліджень (Morgan et al., 1994), визнається 12 підродин. Зокрема, було розширено діагнози підродин *Amygdaloideae* та *Maloideae*, а підродини *Rosoideae* та *Spiraeoideae* розділені на підродини меншого об'єму.

Результати філогенетичних досліджень, які базуються на молекулярному аналізі, підтвердили правомірність виділення окремих клад, які більш-менш відповідають визнанам раніше підродинам і трибам родини *Rosaceae*. Так, D.R. Morgan зі співавторами (Morgan et al., 1994) на основі філогенетичного аналізу нуклеотидних послідовностей *rbcL* отримав дані, що підтверджують монофілетичність підродин *Rosoideae*, *Prunoideae* та *Maloideae*, тоді як підродина *Spiraeoideae* виявилася парафілетичною. У ході цих досліджень було встановлено, що для таксономії *Rosaceae* окрім ознак морфології плода важливе діагностичне значення мають також каріологічні дані. На думку деяких авторів (Sax, 1933; Evans et al., 2000; Evans, Campbell, 2002), дані щодо хромосомних чисел можуть свідчити про гібридогенне походження окремих таксонів *Rosaceae*, а також про філогенію *Maleae*, базальною групою яких

могли бути «спірейні» (Sterling, 1966; Gladkova, 1972).

У 2007 р. вийшла друком колективна праця (Potter et al., 2007a), у якій дослідники спробували узагальнити накопичені результати молекулярно-філогенетичних досліджень родини *Rosaceae*, проведені в наукових закладах Північної Америки та Європи протягом останніх років. Були порівняні результати молекулярно-філогенетичних і морфологічних досліджень з метою визначення, наскільки та як само вони узгоджуються. Крім того, автори на основі вивчення послідовностей хлоропластних і ядерних геномів додатково вивчили філогенетичні зв'язки (відносини) між представниками 88 родів *Rosaceae*. Отримані результати дослідники використали для з'ясування еволюції морфологічних ознак, зокрема плода, й розробки нової філогенетичної класифікації на рівні підродин і триб. Як і в попередніх публікаціях (Potter, 2003; Potter et al., 2002, 2007b), результати молекулярно-філогенетичного аналізу підтвердили правомірність виділення окремих таксономічних груп та їхню монофілетичність, хоча об'єми деяких з них суттєво відрізняються від традиційних (класичних).

Дослідники дійшли висновку про доцільність виділення в межах родини *Rosaceae* трьох підродин: *Rosoideae*, *Dryadoideae* Sweet (за авторами – *Dryadoideae* Juel) та *Spiraeoideae* й 11 триб, три з яких вони розділили на підтриби. Деякі роди автори не включили до складу конкретних триб, а віднесли їх лише до підродин. Всі роди, які раніше включалися до підродин *Amygdaloideae* і *Maloideae*, дослідники віднесли до підродини *Spiraeoideae*. Ними визнаються також три надтриби: одна в підродині *Rosoideae*, дві – в *Spiraeoideae*. Для кожного з таксонів надродового рангу, з урахуванням правил Кодексу номенклатури, наведені наукові назви (проте в деяких випадках невірно).

Новий варіант системи родини *Rosaceae*, який запропонували D. Potter зі співавторами (Potter et al., 2007a), нині знаходить все більшу підтримку серед дослідників філогенії родини *Rosaceae* (Campbell et al., 2007; Li et al., 2012; Ertter, 2014; та ін.). Слід відмітити, що нова система *Rosaceae* хоч і набуває популярності, проте на сьогодні ще не є повністю розробленою. У цій системі, побудованій на основі молекулярно-філогенетичного аналізу, ще остаточно не з'ясоване місце окремих родів, які попередньо були віднесені до таксонів

вищого рангу – надтриб чи підродин (*Filipendula* Mill., *Rosa* L., *Rubus* L. та ін.). Деякі роди, зокрема *Potentilla* L. (до якого включені також *Horkelia* Cham. & Schtdl., *Horkeliella* (Rydb.) Rydb., *Ivesia* Torr. & A. Gray, *Purpusia* Brandegees, *Stellariopsis* (Baill.) Rydb.), чи *Prunus* L. (до якого увійшли *Prunus* s. str., *Amygdalus* L., *Armeniaca* Juss., *Cerasus* Mill., *Laurocerasus* Tourn. ex Duhamel, *Maddenia* Hook. f. & Thomson, *Padus* Mill., *Pygeum* Gaertn.), надмірно збільшені в об'ємі. Є неточності також у назвах деяких таксонів та їхніх авторів. Зокрема, назва підродини *Spiraeoideae* C. Agardh (1825) в системі D. Potter et al. (2007a) повинна бути замінена на *Amygdaloideae* Arnott (1832), яка є "nomen conservandum". Аналогічно триба *Pyreae* Baill. (1869), до складу якої в ранзі підтриби *Pyrinae* Dumort. включені роди підродини *Maloideae*, також повинна бути замінена на назву *Maleae* Small. (1933), оскільки назва родини *Malaceae* Small (1903) є законсервованою, тоді як назва родини *Pyraceae* Vest (1818) не законсервована. Частково ці питання вже враховані іншими авторами обробки родини розових (Ertter, 2014; та ін.).

Отже, положення родів *Rosaceae* флори України в новій системі родини, побудовані на основі молекулярно-філогенетичних досліджень (Potter et al., 2007a) з деякими змінами і доповненнями, можуть бути представлені у наведеному нижче описі. Сюди включені роди як аборигенних, так й інтродукованих рослин (позначені зірочкою), які культивуються в садах і парках Криму та материкової частини України.

Familia ROSACEAE Juss. 1789, Gen. Pl. 334, nom. conserv.

Typus: *Rosa* L.

Subfamilia 1. Rosoideae

Typus: familiae typus.

Tribus 1. Ulmarieae Lam. & DC. 1806, Syn. Pl. Gall.: 338 («*Ulmariae*»).

Typus: *Ulmaria* Moench.

1. *Filipendula* Mill. 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4, vol. 1 [sine pag.]; Adans. 1763, Fam. 2: 295. – *Ulmaria* Moench, 1794, Meth. Pl.: 663. – Лабазник.

Typus: *F. vulgaris* L.

Близько 15–18 видів, поширених в помірній Голарктиці; в Україні – чотири види.

Tribus 2. Rubeae Dumort. 1829, Anal. Fam. Pl.: 39.

Typus: *Rubus* L.

2. **Rubus** L. 1753, Sp. Pl. 1: 492; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 218. – Ожина, малина.

Typus (lectotypus): *R. fruticosus* L., nom. ambig. (= *R. plicatus* Weihe & Ness).

Від 300 до 600 видів, поширених майже в усіх позатропічних і частково тропічних областях Земної кулі. В Україні близько 50 видів, декілька з яких культивуються.

Tribus 3. Colurieae Rydb. 1908, in N.L. Britton et al., N. Amer. Fl., 22: 240.

Typus: *Coluria* R. Br.

3. **Geum** L. 1753, Sp. Pl. 1: 500; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 220. – Гравілат.

Typus (lectotypus): *G. urbanum* L.

Близько 60 видів, поширених майже в усіх позатропічних і частково тропічних областях Земної кулі. В Україні – сім видів, один з яких культивується (*G. coccineum* Sibth. & Sm.).

4. **Waldsteinia** Willd. 1799, Schr. Ges. Naturf. Freunde Berlin, N. F. 2: 105. – Вальдштейнія.

Typus: *W. geoides* Willd.

Від шести до семи видів, поширених у помірних і теплопомірних районах Голарктики; в Україні – один вид.

Tribus 4. Roseae

Typus: familiae typus.

5. **Rosa** L. 1753, Sp. Pl. 1: 491; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 217. – Шипшина.

Typus (lectotypus): *R. × centifolia* L.

Від 300 до 500 видів, поширених у помірно теплих і субтропічних областях Північної півкулі. В Україні близько 70 видів, деякі з яких культивуються.

Tribus 5. Potentilleae Sweet, 1825, Brit. Fl. Gard. 2: 124.

Typus: *Potentilla* L.

6. **Potentilla** L. 1753, Sp. Pl. 1: 495; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 219. – *Duchesnea* Smith, 1711, Trans. Linn. Soc. London 10: 372. – Перстач.

Typus (lectotypus): *P. reptans* L.

Від 400 до 420 видів, поширених переважно в Голарктиці, а також у горах Палеотропісу та Неотропісу, один вид – в Південній Австралії та Новій Зеландії. В Україні близько 45 видів, декілька з них культивуються й дичавіють.

Раніше вважалося, що рід *Duchesnea* відрізняється від *Potentilla* наявністю бокових стовчиків квітки. Але за новими даними (Soják, 2005), для *Duchesnea* і видів типової секції роду *Potentilla* характерні кінцеві стовпчики. Тому нині не має достатніх підстав виділяти *Duchesnea* як окремий рід.

7. **Sibbaldianthe** Juz. 1941, Фл. СССР, 10: 615, 229. – *Potentilla* L. subg. *Schistophyllidium* Juz. ex Fedorov, 1958, Фл. Армении 3: 87. – *Schistophyllidium*

(Juz. ex Fedorov) Ikonn. 1977, Опред. раст. Бадахшана: 210. — Сібальдієквіт.

Турус: *S. adpressa* (Bunge) Juz.

Рід нараховує 7 видів, виділених з *Potentilla*. В Україні представлений *S. orientalis* (Soják) Mosyakin & Shiyani (Mosyakin, Shiyani, 2017).

8. *Drymocallis* Fourr. ex Rydb. 1908, N. Amer. Fl. 22: 367. — *Drymocallis* Fourr. 1868, Ann. Soc. Linn. Lyon, 2 sér. 16: 371, nom. nud. — *Potentilla* L. subg. *Closterostyles* (Torr. & A. Gray) Juz. 1941, Фл. СССР, 10: 93. — Дрімоналіс.

Турус: *D. rubricaulis* Fourr. ex Rydb.

Від 25 до 30 видів, поширених у помірній зоні Євразії та Північної Америки. В Україні (Гірський Крим) представлений *D. geoides* (M. Bieb.) Soják (= *Potentilla geoides* M. Bieb.). Ще один вид, який наводився для Буковини та територій, що межують з Румунією, — *D. rupestris* (L.) Soják (*Potentilla rupestris* L.) документально не підтверджений.

Рід *Drymocallis* — сегрегатний, але достатньо відмежований від *Potentilla*, від якого відрізняється наявністю базальних стовпчиків квітки, що підтверджується також результатами молекулярно-філогенетичних досліджень (Kurto, Eriksson, 2003; Potter et al., 2007a; Dobes, Paule, 2010; Ertter, 2014; etc.).

9. **Dasiphora* Raf. 1840, Autik. Bot.: 167. — *Pentaphylloides* Duh. 1755, Traité Arbres Arbust. 2: 99, nom. illeg. — *Potentilla* L. subg. *Dasiphora* (Raf.) G. Panigrahi & B.K. Dikshit, 1987, Bull. Bot. India, 27, 1–4: 179. — Курильський чай.

Турус: *D. fruticosa* (L.) Rydb. (= *Potentilla fruticosa* L.).

Близько 12 видів, поширених в Євразії та Північній Америці, з яких чотири види культивуються в Україні.

10. *Fragaria* L. 1753, Sp. Pl. 1: 494; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 218. — Суниця.

Турус: *F. vesca* L.

Близько 25 видів і підвидів, поширених в помірній і субтропічній Голарктиці, а також в горах Палеотропісу (крім Африки) і Ненотропісу. В Україні — шість видів, декілька з яких культивуються.

11. *Comarum* L. 1753, Sp. Pl. 1: 502; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 220. — Вовче тіло.

Турус: *C. palustre* L.

Монотипний рід, представлений дуже поліморфним євразійським видом *C. palustre*, в межах якого іноді виділяють ще кілька таксонів, нерідко навіть видового рангу.

12. *Alchemilla* L. 1753, Sp. Pl. 1: 123; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 58. — Приворотень.

Турус (lectotypus): *A. vulgaris* L. emend. Fröhner

Від 800 до 1000 видів (апоміктичних рас), поширених в областях помірного й холодного клімату Євразії, Північної Америки, а також в горах тропіків (Африка). В Україні (включаючи Крим) — близько 55 видів.

13. *Aphanes* L. 1753, Sp. Pl. 1: 123; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 59. — *Alchemilla* L. sect. *Aphanes* (L.) DC. 1825, Prodr. 2: 590. — *Alchemilla* subg. *Aphanes* (L.) Focke, 1894, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 3: 43. — Миршавиця.

Турус (lectotypus): *A. arvensis* L.

Понад 20 видів, поширених на півдні Євразії, заході Північної Африки, в Північній Америці, як занесені — в Південній Америці, Австралії, на островах Тихого океану. В Україні — один вид (*A. arvensis* L.).

Нові дані, отримані в результаті молекулярно-філогенетичних досліджень (Gehrke et al., 2008), дають підстави розглядати рід *Aphanes* разом із близьким до нього південно-американським родом *Lachemilla* (Focke) Rydb. ширше, у складі роду *Alchemilla*, до якого його раніше нерідко включали (як секція чи підрід).

Трибу 6. *Agrimoniaeae* Lam. & DC., 1806, Syn. Pl. Fl. Gall.: 333 («*Agrimoniaeae*»). — *Rosaceae* Juss. tribus *Sanguisorbeae* DC. 1825, Prodr. 2: 588.

Турус: *Agrimonia* L.

14. *Agrimonia* 1753, Sp. Pl. 1: 448; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 206. — Парило.

Турус: *A. eupatoria* L.

Понад 20 видів, поширених переважно в Голарктиці, Південній Азії, Центральній та Південній Америці, Південній Африці. В Україні — три види.

15. *Aremonia* Neck. ex Nestl. 1816, Monogr. Potent.: 17, nom. conserv.; DC. 1925, Prodr. 2: 588. — Аремонія.

Турус: *A. agrimonoides* (L.) DC.

Монотипний рід.

16. *Poterium* L. 1753, Sp. Pl. 1: 594; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 430. — Чорноголовник.

Турус: *P. sanguisorba* L.

Близько 13 видів, поширених переважно в Середземномор'ї, Південній Європі, Західній і Центральній Азії, як занесені — в Північній та Південній Америці, Австралії. В Україні — два види.

17. *Sanguisorba* L. 1753, Sp. Pl. 1: 116; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 53. — Родовик.

Турус: *S. officinalis* L.

Близько 20 видів, поширених у помірній зоні Голарктики, переважно в Східній Азії. В Україні — один вид (*S. officinalis* L.).

Sanguisorba officinalis — морфологічно й каріологічно варіабельний таксон, у межах якого нерідко виділяють ряд різновидів і навіть видів.

Subfamilia 2. Dryadoideae Sweet, 1830, Brit. Fl. Gard., ser. 2, 1: 43 ("*Dryadeae*").

Типус: *Dryas* L.

Tribus 1(7) Dryadeae Lam. & DC. 1806, Syn. Pl. Fl. Gall.: 334.

Типус: subfamiliae typus.

1(18). *Dryas* L. 1753, Sp. Pl. 1: 501; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 220. — Дриада.

Типус (lectotypus): *D. octopetala* L.

Близько 15 видів, поширених в арктичних, бореальних і альпійських регіонах Євразії та Північної Америки. В Україні — один вид (*D. octopetala* L.), занесений до Червоної книги України (2009).

Subfamilia 3. Amygdaloideae Arnott, 1832, Botany: 107. — *Rosaceae* subfam. *Spiraeoideae* C. Agardh, 1825, Cl. Pl.: 20, nom. illeg.

Типус: *Amygdalus* L.

Назва підродини *Amygdaloideae* Arnott (1832) є пріоритетною відносно назви *Spiraeoideae* Agardh (1825), яку використали D. Potter зі співавторами (Potter et al., 2007a), оскільки назва родини *Amygdalaceae* Margius (1820) є законсервованою.

Tribus 1(8). Neillieae Maxim. 1879, Acta Horti Petropol. 6: 164, 216.

Типус: *Neillia* D. Don

1(19). **Physocarpus* (Camb.) Raf. 1838, New. Fl. 3: 73 ("*Physocarpa*"). — *Physocarpus* (Camb.) Maxim. 1879, Acta Horti Petrop. 6: 109, comb. superfl. — Пухироплідник.

Типус: *P. opulifolius* (L.) Maxim.

Північноамерикансько-далекосхідний рід, який налічує близько 10 видів. В Україні представлений здичавілим *P. opulifolius* (L.) Maxim. (= *Spiraea opulifolia* L.). Ще кілька видів культивуються в ботанічних садах країни (*P. bracteatus* (Rydb.) Rehd., *P. capitatus* (Push) Kuntze, *P. intermedia* (Rydb.) Schneid., *P. malvaceus* (Greene) Kuntze, *P. monogyne* (Torr.) Coult.).

2(20). **Neillia* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal.: 228. — *Stephanandra* Siebold et Zucc. 1843, Abh. Akad. Wiss. (München), 3: 739. — Нейлія.

Типус: *N. incisa* (Thunb.) S.H. Oh (= *Spiraea incisa* Thunb.; = *Stephanandra incisa* (Thunb.) Siebold & Zucc.; = *S. flexuosa* Siebold & Zucc. ex Zabel).

Східноазійський рід, що налічує 15–20 видів, з них в Україні широко культивується *N. tanakae* Franch. & Savat, який практично не дичавів.

Вид *N. tanakae* раніше для України наводився під назвою *Stephanandra tanakae* (Franch. & Savat) Franch. & Savat (Derevia..., 1986). Але, як показали результати молекулярно-філогенетичного аналізу (Oh, Potter, 2005; Oh, 2006), виділяти морфологічно близький до *Neillia* рід *Stephanandra* недоцільно.

Tribus 2(9). Amygdaleae DC., 1825, Prodr. 2: 529.

Типус: *Amygdalus* L.

У сучасних таксономічних опрацюваннях, що базуються на результатах молекулярно-філогенетичного аналізу, всі роди, які раніше включалися до складу підродини *Prunoideae* Focke (*Laurocerasus* Tourn. ex Duham., *Padus* Mill., *Cerasus* Mill., *Amygdalus* L., *Persica* Mill., *Armeniaca* Scop., *Prunus* L. s. str.), розглядаються в складі роду *Prunus* L., нерідко в ранзі секцій чи підродів (Bortiri et al., 2001, 2006; Lee, Wen, 2001; Shaw, Small, 2004; Potter et al., 2007a; Wen et al., 2008; Rahemi et al., 2012; Kurto et al., 2013; Shi et al., 2013; etc.). Однак таке широке трактування роду *Prunus*, незважаючи на об'єктивні дані, вносить певні незручності в практику, зокрема в садівництво. Тому ми дотримуємося класичного розуміння цих таксонів, але в синоніміці до них вказуємо сучасні альтернативні наукові назви (наведено жирним).

3(21). **Laurocerasus* Tourn. ex Duham. 1755, Traité Arbr. Arbust. 1: 345. — *Prunus* L. 1753, Sp. Pl.: 473, p. p. — *Prunus* L. subg. *Laurocerasus* (Tourn. ex Duham.) Rehd. 1927, Man. Cult. Trees Shrubs: 478. — *Padus* Mill. 1754, Gard. Dict. Abridg., ed. 4, 3, sine pag., p. p. — *Cerasus* Mill. sect. *Laurocerasus* (Tourn. ex Duham.) Ser. 1825, in DC. Prodr. 2: 540, p. p. — Лавровишня.

Типус: *L. officinalis* (L.) M. Roem.

Близько 65 видів, поширених у субтропічних і тропічних, частково в помірно теплих областях Євразії, Америки, Африки та Австралії. В Україні — два види, що культивуються в садах і парках: *L. officinalis* (Закарпаття, південь Причорномор'я) та *L. lusitanica* (L.) M. Roem. (Крим).

4(22). *Padus* Mill. 1754, Card. Dict. Abridg., ed. 4, vol. 3, sine pag., s. str. — *Prunus* L. 1753, Sp. Pl. 1: 473, p. p. — *Prunus* L. subg. *Padus* (Mill.) Peterm., 1846, Deutschl. Fl.: 159. — *Prunus* subg. *Padus* (Mill.) Focke, 1894, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 3: 54, comb. superfl. — Черемха.

Типус (lectotypus): *P. avium* Mill.

Близько 20 видів, поширених у помірно теплих областях Євразії та Північної Америки. В Україні — вісім видів, з яких один дикорослий (*P. avium*), три культивуються й дичавіють (*P. maackii* (Rupr.) Kom., *P. virginiana* (L.) Mill., *P. serotina* (Ehrh.) Borkh.), чотири відомі лише в культурі (*P. asiatica* Kom., *P. grayana* Maxim., *P. pennsylvanica* L., *P. serrulata* Lindl.).

5(23). *Cerasus* Mill. 1754, Gard. Dict. Abridg., ed. 4, 1, sine pag. — *Prunus* L. 1753, Sp. Pl.: 473, p. p. — *Prunus* L. subg. *Cerasus* (Mill.) Peterm. 1849, Deutschl. Fl.: 159. — *Prunus* subg. *Cerasus* (Mill.) A. Gray, 1856, Manual (Gray), ed. 2: 112. p. p., comb. superfl. — *Prunus* L. subg. *Cerasus* (Mill.) Focke, 1888, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3: 54. p. p., comb. superfl. — *Prunus* L. subg. *Cerasus* (Mill.) Koehne, 1912, Sarg. Pl. Wils. 1: 226, p. p., comb. superfl. — Вишня, черешня.

Типус: *C. vulgaris* Mill.

Близько 90 видів, поширених у помірно теплих і субтропічних областях Євразії та Північної Америки. В Україні – два дикорослих види (*C. avium* (L.) Moench, *C. fruticosa* Pall.) і один, що культивується й дичавіє (*C. vulgaris* Mill.); ще ряд видів вирощується в ботанічних садах, і не виходять за межі культури.

6(24). *Microcerasus* (Spach) M. Roem. 1847, Fam. Nat. Syn. Monogr. 3: 93. – *Cerasus* Mill. subg. *Microcerasus* Spach, 1843, Ann. Sci. Nat. (Paris), ser. 2, 19: 125. – *Prunus* L. subg. *Microcerasus* (Spach) Koehne, 1893, Deutsche Dendrol.: 302, 313. – Дрібновишня.

Типус: *M. prostrata* Labill. (= *Cerasus prostrata* (Labill.) Ser.).

Близько 25 видів, поширених у Південно-Східній Азії та Північній Америці, частково в Середній та Малій Азії, на Кавказі та в Ірані; в Україні три види: широко культивовані *M. tomentosa* (Thunb.) Erem. & Yushev, відомий під назвою *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall. (вишня войлочна) і культивовані *M. glandulosa* (Thunb.) M. Roem (= *Cerasus glandulosa* (Thunb.) Loisel; = *C. japonica* (Thunb.) Loisel) та *M. besseyi* (Bailey) Mezhenkyi (*Prunus besseyi* Bailey; = *P. pumila* L. var. *besseyi* (Bailey) Wauh; = *Cerasus besseyi* (Bailey) Sokolov), останній з яких нерідко дичавіє й трапляється вздовж залізничних колій.

Правомірність виділення роду *Microcerasus*, види якого раніше включали до складу *Cerasus*, підтверджується новими даними, отриманими на основі вивчення послідовностей ядерних геномів (Yazbek, Oh, 2013), за якими *Microcerasus* займає відокремлене положення серед інших родів *Maloideae* (*Prunoideae*) і знаходиться між групою *Chamaemygdalus* Spach (= *Amygdalus* s. l.) і *Prunus* s. str.

7(25) *Padellus* Vassilcz. 1973, Новости сист. высш. раст. 10: 185. – *Cerasus* Mill. sect. *Mahaleb* M. Roem. 1846, Syn. Monogr. 1: 79, nom. nud.; id. *Cerasus* Mill. sect. *Mahaleb* M. Roem., 1847. Fam. Nat. Monogr. 3: 79. – *Prunus* L. subg. *Cerasus* (Mill.) A. Gray sect. *Mahaleb* Koehne, 1893, Deutschl. Dendrol.: 305. – *Cerasus* subg. *Padellus* (Vass.) Buzunova, 2001, Фл. Вост. Евр. (Fl. Eur. Orient.), 10: 599. – Паделлюс (магалебка).

Типус: *P. mahaleb* (L.) Vass.

Близько 10 видів, поширених в Середній Європі, Середземномор'ї, на Кавказі, в Ірані, Малій та Середній Азії, на Далекому Сході та в Північній Америці. В Україні – два чужорідні види: *P. mahaleb* (дикорослий, широко культивується) та *P. pensylvanica* (L. fil.) Erem. & Yushev, який зрідка культивується й дичавіє.

Рід *Padellus* є морфологічно добре окресленим таксоном, близьким до родів *Padus* Mill. і *Cerasus* Mill., з достатньо складним систематичним положенням. З часу описання К. Ліннеєм типового виду *Prunus magaleb* L. систематики відносили цей таксон (на правах секції,

підсекції чи серій) до різних родів триби *Amygdaleae* – *Prunus* L., *Cerasus*, *Druparia* Clairv., *Padus* Mill. Від найближчого роду *Padus* відрізняється формою листкової пластинки (від широкояйцеподібної до майже округлої, тупа на верхівці, тоді як у видів *Padus* листки видовжені, на верхівці загострені), зарубчастими з країв листками (у *Padus* листки з країв пилчасті, гостропилчасті або навіть остистопилчасті), а також відрізняється за екологічними особливостями та числом хромосом; від видів роду *Cerasus* – гроноподібним суцвіттям та зарубчастими листками. Проведені молекулярно-філогенетичні дослідження показали відокремленість *Prunus magaleb*. Так, за послідовностями нуклеотидної та рибосомальної ДНК (Lee, Wen, 2001) *P. magaleb* знаходиться між видами родів *Padus* і *Laurocerasus*. Подібні результати, які базуються на молекулярному аналізі, були отримані й іншими дослідниками (Bortiri et al., 2001, 2006; Shaw, Small, 2004; Shi et al., 2013; Vafadar et al., 2014), що свідчить на користь надання *P. mahaleb*, відомого у вітчизняній літературі як *Cerasus mahaleb* (L.) Mill., родового рангу.

8(26). *Amygdalus* L. 1753, Sp. Pl. 1: 472, s. str.; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 212, s. str. – *Prunus* L. subg. *Amygdalus* (L.) Focke, 1888, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3(3): 53. – Мигдаль.

Типус (lectotypus): *A. communis* L.

Близько 40 видів, поширених у теплих областях Євразії та Північної Америки. В Україні – один дикорослий (*A. nana* L.), ще близько п'яти видів культивуються в ботанічних садах і парках.

Результати молекулярно-філогенетичних досліджень показали, що зі складу *Amygdalus* s. str. слід буде виключити *A. nana* та споріднені з ним види (*A. mira* Koehne, *A. davidiana* (Carriere) Franch., *A. triloba* (Lindl.) Ricker) (Vafadar et al., 2014), а також ще декілька інших видів (див. нижче примітку до роду *Persica*).

9(27). **Persica* Mill. 1754, Gard. Dict. Abridg., ed. 4, 3, sine pag. – *Amygdalus* L. 1753, Sp. Pl. 1: 472, s. str. – *Amygdalus* L. subg. *Persica* L. sect. *Persicae* T.T. Yu & L.T. Lu, 1985, Acta Phytotax. Sin. 23(3): 209. – *Amygdalus* subg. *Persica* sect. *Mirae* T.T. Yu & L.T. Lu, 1985, Acta Phytotax. Sin. 23(3): 209. – *Prunus* L. subg. *Prunus* sect. *Persicae* (T.T. Yu & L.T. Lu) S.L. Zhou, 2013, J. Integr. Plant Biol., 55(11): 1075. – *Prunus* subg. *Prunus* sect. *Persica* (L.) S.L. Zhou & X. Quan, 2011, J. Syst. Evol. 49(2): 138, nom. invalid. – Персик.

Типус (lectotypus): *P. vulgaris* Mill.

До 10 видів, поширених в Китаї, два з них широко культивуються в помірно теплих і субтропічних областях; в Україні вирощується *P. vulgaris*.

Можливо, за результатами новітніх досліджень до цього роду додатково слід буде включити декілька інших видів, які морфологічно дуже подібні до типових представників роду *Amygdalus*.

10(28). **Armeniaca* Scop. 1754, Meth. Pl.: 15. (Mar.). — *Armeniaca* Mill. 1754, Gard. Dict. Abrigid., ed. 4, 1, sine pag. — *Prunus* L. subg. *Armeniaca* (Scop.) Nakai, 1915, Fl. Sylv. Kor. 5: 38. — *Prunus* subg. *Prunus* sect. *Armeniaca* (Scop.) K. Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. Helv. 1: 205. — *Prunus* sect. *Armeniaca* (Mill.) Benth. & Hook. f., 1865, Gen. Pl. 1: 610, comb. inval. — Абрикос.

Typus (lectotypus): *A. vulgaris* Lam.

Близько 10 видів, поширених у помірно теплих і субтропічних областях Азії, з яких один вид (*A. vulgaris*) широко культивується в Європі (у тому числі в Україні), Америці, Африці. В ботанічних садах країни культивуються також інші види: *A. mandshurica* (Maxim.) Skwartz., *A. mume* Sieb., *A. sibirica* (L.) Lam.

11(29). *Prunus* L. 1753, Sp. Pl. 1: 473, s. str.; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 213, s. str. — Слива, терен.

Typus (lectotypus): *P. domestica* L.

Близько 40 видів (*Prunus* s. str.), поширених у помірно теплих областях Євразії, Північної Америки та Північної Африки. В Україні — чотири види: *P. spinosa* L. s. l. (incl. *P. stepposa* Kotov, *P. moldavica* Kotov), *P. insititia* L., *P. domestica* L. (з декількома підвидами) та *P. cerasifera* Ehrh., більшість з яких широко культивується. В ботанічних садах зрідка у культурі інші види.

Tribus 3(10). Exochordeae Schulze-Menz ex Reveal, 2010, J. Bot. Res. Inst. Texas 4: 215.

Typus: *Exochorda* Lindl.

12(30). **Exochorda* Lindl. 1858, Gard. Chron. 1858: 925. — Екзохорда.

Typus: *E. grandiflora* Lindl.

Близько сьоми видів, поширених в Середній та Східній Азії, більшість з яких вирощується в ботанічних садах України.

13(31). **Prinsepia* Royle, 1839, Ill. Bot. Himal. Mount.: 206, tab. 38. — Принсепія.

Typus: *P. utilis* Royle.

Чотири види, поширених в Східній Азії й Гімалаях, з яких два (*P. sinensis* (Oliv.) Oliv. ex Bean і *P. uniflora* Botal.) культивуються в Україні.

Tribus 4(11). Kerrieae Focke, 1888, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 24[III, 3]: 12, 27.

Typus: *Kerria* DC.

14(32). **Rhodotypos* Siebold & Zucc. 1841, Fl. Jap. 1: 185, tab. 99. — Розовик.

Typus: *R. kerriodes* Siebold & Zucc. (= *R. scandens* (Thunb.) Makino).

Монотипний рід, у природі поширений в Японії, Східному й Центральному Китаї; в культурі — в багатьох країнах світу, а також в Україні.

15(33). **Kerria* DC. 1818, Trans. Linn. Soc. (London), 12: 156. — Керрія.

Typus: *K. japonica* (L.) DC.

Монотипний рід, батьківщиною якого є Китай; у культурі відомий в багатьох позатропічних і тропічних країнах світу, а також в Україні.

Tribus 5(12). Sorbarieae Rydb. 1908, in N.L. Britton et al., N. Amer. Fl. 22: 239, 256.

Typus: *Sorbaria* (Ser. ex DC.) A. Braun

16(34). **Sorbaria* (Ser. ex DC.) A. Braun, 1860, in Aschers. Fl. Branderburg 1: 177. — Горобинник.

Typus: *S. sorbifolia* (L.) A. Braun

Близько 10 видів, поширених в Азії; з них деякі культивуються в Європі та Північній Америці. В Україні — один вид (*S. sorbifolia*), що широко культивується; ще п'ять інших відомі лише в ботанічних садах.

Tribus 6(13). Spiraeae DC. 1825, Prodr. 2: 541. ("Spiraeaceae").

Typus: *Spiraea* L.

17(35). *Spiraea* L. 1753, Sp. Pl. 1: 489; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 216. — Таволга.

Typus: *S. salicifolia* L.

Від 100 до 120 видів, поширених у помірних і субтропічних областях Північної півкулі. В Україні — сім дикорослих, а також понад 60 видів, які культивуються (більшість з них — в ботанічних садах).

18(36). **Sibiraea* Maxim. 1879, Acta Horti Petrop. 6: 213. — Сибірка.

Typus: *S. laevigata* (L.) Maxim.

Близько чотирьох видів, поширених у Південній Азії та Європі (західна частина Балканського п-ова). В Україні — один вид (*S. laevigata*), що культивується.

19(37). **Holodiscus* (K. Koch) Maxim. 1879, Труды Импер. Ботан. Сада, 6: 253, nom. conserv. — Холодіскус.

Typus: *H. discolor* (Pursh) Maxim.

Близько п'яти видів, поширених у Північній, Центральній і Південній Америці; в Україні — один вид (*H. discolor*), що культивується переважно в ботанічних садах.

За даними молекулярних досліджень (Potter et al., 2007b), рід *Holodiscus* є сегрегатним до роду *Spiraea*.

20(38). *Aruncus* L. 1758, Opera Var., 259. — Таволжник.

Typus: *A. dioicus* (Walter) Fernald (= *A. vulgaris* Raf., nom. invalid.).

Монотипний рід, широко представлений поліморфним видом *A. dioicus*, що поширений у помірній та субтропічній Голарктиці, в межах його іноді виділяють до десяти таксонів (різновидів і навіть видів).

Tribus 7(14). Maleae Small, 1933, Man. S.F.Fl.: 632. — *Rosaceae* Juss. tribus *Pyreae* Baill. 1869, Hist.

Pl. 1: 475, nom. illeg.; Potter et al. 2007, Pl. Syst. Evol. 266: 39, nom. illeg.

Типус: *Malus* Mill.

На сьогодні існують проблеми щодо з'ясування філогенії триби *Maleae*, які зумовлені, перш за все, недостатністю дивергенції між окремими родами, а також наявністю ретикулярної еволюції, яка властива для цієї групи таксонів (Campbell et al., 1995, 2007). Види в родах легко схрещуються як між собою, так і з видами інших родів триби, що вносить значні труднощі в питаннях систематики й філогенії цих таксонів.

Одним із таких критичних родів є *Sorbus* L. s. l. Це поліфилетичний таксон, у складі якого виділяються окремі групи видів, яким деякі автори надають ранг секцій, підродів чи навіть родів (Robertson et al., 1991): *Sorbus* L. s. str. (листки непарно-пірчасті; гінецей з 3–5 плодолистків; зав'язь напівнижня), *Aria* (Pers.) J. Jacq. (incl. *Micromeles* Decaisne) (листки прості, суцільні; гінецей з 2(3) плодолистків; зав'язь напівнижня), *Cormus* Spach (листки непарно-пірчасті; гінецей з 5 плодолистків; зав'язь нижня), *Torminalis* Medik. (листки прості, лопатеві або розсічені; гінецей з 2 плодолистків; зав'язь нижня), *Chamaemespilus* Medik. (листки прості, суцільні, зубчасті з країв). Проте багато таксономістів дотримуються широкого трактування роду, в якому вищеназвані таксони (*Aria*, *Cormus*, *Torminalis*, *Chamaemespilus*) визнаються в ранзі секцій чи підродів роду *Sorbus* (Gabrielian, 1978; Phipps et al., 1990; Aldasoro et al., 2004; etc.), посилаючись на те, що між цими родами відсутній бар'єр схрещування: вони легко гібридизують як між собою (*Sorbus* × *Aria*, *Sorbus* × *Torminalis*, *Sorbus* × *Chamaemespilus*, *Torminalis* × *Aria*), так і з іншими родами триби *Maleae*, утворюючи такі нотороди: × *Amelasorbus* Rehd. (*Sorbus* × *Amelanchier*), × *Crataegosorbus* Makino (*Sorbus* × *Crataegus*), × *Sorbaronia* C.K. Schneid. (*Sorbus* × *Aronia*), × *Sorbocotoneaster* Pojark. (*Sorbus* × *Cotoneaster*), *Sorbopyrus* C.K. Schneid. (*Sorbus* × *Pyrus*), *Torminalus* Holub (*Torminalis* × *Malus*).

Проведені дослідження нуклеотидних послідовностей ядерної та рибосомальної ДНК (Campbell et al., 2007; Li et al., 2012; та ін.) підтвердили монофілетичність цих груп і доцільність розглядати їх у ранзі окремих родів. У запропонованій обробці ми схилиємося до цієї пропозиції, але в родовій синоніміці вказуємо також альтернативні назви.

21(39). *Sorbus* L. 1753, Sp. Pl. 1: 477, s. str.; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 213, s. str. — Горобина.

Типус (lectotypus): *S. aucuparia* L. (typus cons. prop.).

Близько 70 видів, поширених в Євразії, Північній Африці, на островах Атлантичного океану та інтродукованих у Новій Зеландії. В Україні — три види (*S. aucuparia* L. (з двома підвидами: *S. aucuparia* subsp. *sorbus*; *S. aucuparia* subsp. *glabrata* (Wimm. & Grab.) Cajand.), *S. hybrida* L., *S. roopiana* Bordz. (= *S. dualis* Zinserl.).

22(40). *Torminalis* Medik. 1789, Philos. Bot. 1: 155; 134. — *Pyrus* L. sect. *Torminaria* DC. 1825, Prodr. 2: 636. — *Sorbus* L. sect. *Torminaria* (DC.) Dumort., 1827,

Fl. Belg.: 93. — *Pyrus* subg. *Torminaria* (DC.) Rchb. 1828–29, Consp. Regni Veget. 1: 168. — *Torminaria* Opiz, 1839, Oekon. Neuigk. Verh. 58: 522. — *Torminaria* (DC.) M. Roem. 1847, Fam. Nat. Syn. Monogr. 3: 130. — *Sorbus* subg. *Torminaria* (DC.) K. Koch, 1853, Hort. Dendrol.: 178. — Бепека.

Типус: *T. clusii* M. Roem. ex K.R. Robertson & Phipps, 1991, Syst. Bot. 16: 390 (= *Sorbus torminalis* (L.) Crantz.; *Crataegus torminalis* L.).

Три види, що поширені в Північно-Західній Африці, Південній і Центральній Європі та в Західній Азії. В Україні — один вид (*T. clusii*).

23(41). *Aria* (Pers.) Host, 1831, Fl. Austriac. 2: 7–8. — *Sorbus* L. subg. *Aria* Pers. 1806, Syn. Pl., 2(1): 39.

Типус: *A. nivea* Host (= *Sorbus aria* (L.) Crantz).

Близько 40 видів, поширених у Північній Африці, Європі та Азії. В Україні — чотири види: *A. nivea* (наводиться за літературними даними для високогір'я Карпат, а також часто культивується в садах і парках), *A. umbellata* (Desf.) Mezhenkyj (= *Sorbus umbellata* Desf.; = *S. turcica* Zinserl.; = *S. taurica* Zinserl.; = *S. graeca* (Lodd. ex Spach) Lodd. ex Schauer; = *S. stankovii* Juz.), який зростає в дикому стані в Криму, *A. intermedia* (Ehrh.) Schur (= *Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers.), що культивується, а також *Aria tauricola* (Zaik.) Fedoronchuk, comb. nov. (basionymum: *Sorbus tauricola* Zaik. 1985, Новости системат. высш. раст. 22: 137) (Гірський Крим).

Aria intermedia — вид гібридогенного походження, імовірними батьківськими видами якого є *Torminalis clusii* (= *Sorbus torminalis*) і *Aria nivea* (= *Sorbus aria*), що дало підставу виділити цей таксон як нотовид × *Tormariosorbus intermedia* (Ehrh.) Mezhenkyj. Міжродовим гібридом, імовірно, є також *Aria tauricola* (Zaik.) Fedoronchuk, виділений як нотовид × *Tormaria tauricola* (Zaik.) Mezhenkyj, батьківськими видами якого могли бути *Aria umbellata* і *Torminalis clusii*.

У літературі для Карпат (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) наводиться *Sorbus austriaca* (Beck) Prain (1908, Index Kew. Suppl. 3: 168), який є синонімом *Aria austriaca* (Beck) Fedoronchuk, comb. nov. (= *Aria mougeotii* (Soy.-Will. & Godr.) Fourt. var. *austriaca* Beck, 1892, Fl. Nieder-Osterreich 2(1): 714). Видовий статус сумнівний. За J.J. Aldasoro зі співавторами (Aldasoro et al., 2004) вважається синонімом *Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers. (у нашому трактуванні *Aria intermedia* (Ehrh.) Schur).

24(42). *Cormus* Spach, 1834, Hist. Nat. Vég. Phan. 2: 94. — *Sorbus* L. sect. *Cormus* (Spach) Boiss. 1872, Fl. Or. 2: 657. — Кормус.

Типус: *C. domestica* (L.) Spach (= *Sorbus domestica* L.).

Монотипний рід, значно відокремлений від інших сегрегатних родів, виділених з *Sorbus* s. l.

25(43). **Eriobotrya* Lindl. 1821, Trans. Linn. Soc. (London), 13: 96, 102. — Ериоботрія, японська мушмула.

Typus: *E. japonica* (Thunb.) Lindl.

Близько 10 видів, поширених у Південній та Південно-Східній Азії, один із яких (*E. japonica*) широко культивується в багатьох, переважно субтропічних країнах, а також в Україні.

26(44). **Aronia* Medik. 1789, Philos. Bot. 1: 140, 155, nom. conserv. — Аронія.

Typus: *A. arbutifolia* (L.) Pers.

Оліготипний рід, що нараховує близько п'яти видів, з яких два є природними: *A. melanocarpa* (Michx.) Ell., *A. arbutifolia* (L.) Pers. (східна частина Північної Америки), інші — виникли в культурі. В Україні — один вид, що культивується й дичавіє (*A. melanocarpa* (Michx.) Ell.).

Рід *Aronia* іноді включають у морфологічно близький до нього *Photinia* (Robertson et al., 1991). Але від останнього рослини *Aronia* відрізняються наявністю темних залозок по центральній жилці листкової пластинки, що характерно також для інших родів *Maleae*. Відокремленість родів *Aronia* і *Photinia* підтверджується результатами молекулярних досліджень, в яких за даними хлоропластних і ядерних сиквенсів, отриманих С.С. Campbell зі співавторами (Campbell et al., 2007), не було виявлено близької спорідненості між видами *Aronia arbutifolia* (L.) Persoon і *Photinia villosa* (Thunb.) DC. У той же час монофілія роду *Aronia* підтверджена даними молекулярного аналізу (Li et al., 2012). Види роду *Aronia* характеризуються наявністю апоміксису та легкою здатністю до гібридизації, зокрема і з видами інших родів (*Sorbus*), в результаті чого було описано ноторід \times *Sorbaronia* С.К. Schneid. (*Sorbus aucuparia* L. \times *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott). В Україні із видів \times *Sorbaronia* культивується \times *S. fallax* (С.К. Schneid.) С.К. Schneid. (батьківськими видами якого є *Sorbus aucuparia* і *Aronia melanocarpa*), а також недавно описаний \times *S. kovalevii* Mezhenyskyi (*Aronia melanocarpa* \times *Sorbus sambucifolia* (Cham. & Schlecht.) M. Roem.).

У садах і парках зрідка культивуються також інші гібриди, одним із батьківських видів яких є *A. melanocarpa*: *A. \times prunifolia* (Marschall) Rehder, а також дуже морфологічно подібний до останнього — *A. \times floribunda* (Lindl.) Spach. Гібридне походження має *A. \times mitschurinii* А.К. Skvortsov & Maitul., виведений (!) у розсаднику І.В. Мічуріна та описаний за культивованим у Головному ботанічному саду (м. Москва) екземпляром (за протогомом: "Mosqua, Hortus botanicus principalis culta"). За М.М. Цвельовим (Tzelev, 2001), цей гібридогенний вид відрізняється від *A. melanocarpa* густо опушеним суцвіттям, більшими та менш блискучими плодами, що довго не опадають. М.М. Цвельов наводить для *A. \times mitschurinii* обширний, євросибірський ареал (Скандинавія, Східна Європа, Західний та Східний Сибір, Далекий Схід), що малоймовірно, оскільки вид не зміг би за такої короткої час (після його виведення в розсаднику) реально зайняти таку велику територію.

27(45). *Cotoneaster* Medik. 1789, Philos. Bot. 1: 154. — Кизильник.

Typus: *C. integerrimus* Medik.

Від 175 до 400 видів, поширених у позатропічних областях Євразії й Північної Африки, з центром різноманіття в Гімалаях і Південно-Західному Китаї. В Україні — п'ять видів, з них один (*C. lucidus* Schlecht.) широко культивується й дичавіє. В ботанічних садах вирощується ще багато інших видів, які не виходять за межі культури.

Для видів роду *Cotoneaster*, як і для багатьох інших родів *Maleae*, характерний значний поліморфізм, зумовлений насамперед високою здатністю до гібридизації (зокрема і з видами інших родів: *Cotoneaster* \times *Sorbus*, *Cotoneaster* \times *Pyracantha*) та наявністю апоміксису (близько 90% видів). Особливо варіюють розміри, форма листків і їхнє опушення (на стерильних і плодovих пагонах), опушення та морфологія квіток і суцвіття, форма плодів. Багато видів є тетраплоїдами. Тривалий час рід *Cotoneaster* вважався близьким до роду *Crataegus* L., а за особливостями квітки й плода — до родів *Heteromeles* M. Roem. і *Pyracantha* M. Roem., від яких відрізняється відсутністю шипів і зубчиків по краях листків. Нові молекулярно-філогенетичні дослідження підтвердили відокремленість родів *Cotoneaster* і *Crataegus* (Campbell et al., 1995, 2007; Evans, Campbell, 2002). У роботі D. Potter зі співавторами (Potter et al., 2007a) *Cotoneaster* разом з родами *Chamaemeles* Lindl. і *Malus* Mill. об'єднані в одну кладу.

За величиною квіток і характером розкриття пелюсток рід поділяють на дві секції (або підроди): sect. *Cotoneaster* (subg. *Cotoneaster*) і sect. *Chaenopetalum* Koehne (subg. *Chaenopetalum* (Koehne) G. Klotz), монофілетичність яких підтверджується результатами молекулярно-філогенетичного аналізу (Li et al., 2012).

28(46). *Pyracantha* M. Roem. 1847, Fam. Nat. Syn. Monogr. 3: 104, 219. — Піраканта.

Typus: *P. coccinea* M. Roem.

Від восьми до дев'яти видів, поширених у субтропіках Середземномор'я та Східної Азії, з яких лише один вид (*P. coccinea*) заходить у помірно теплу зону Європи (зокрема в Крим). У ботанічних садах країни культивуються також *P. crenato-serrata* (Hanse) Rehd. і *P. crenulata* (D. Don) M. Roem.

Раніше рід *Pyracantha* включали до роду *Cotoneaster*, від якого він, однак, добре відрізняється наявністю колючок, дрібнозубчастими з країв листками та п'ятьма плодолистками. За даними молекулярно-філогенетичного аналізу, рід *Pyracantha* є поліфілетичним таксоном, у якому азійські види не формують однієї класи з південно-європейсько-іранським *P. coccinea* (Li et al., 2012). Види роду характеризуються легкою здатністю до гібридизації з видами інших родів *Maleae* (*Pyracantha* \times *Osteomeles*, *Pyracantha* \times *Cotoneaster*).

29(47). *Malus* Mill. 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4, vol. 2. — Яблуня.

Typus: *M. sylvestris* Mill.

Від 25 до 55 видів, поширених у помірно теплих і субтропічних областях Північної півкулі. В Україні – шість видів (з двома підвидами), з яких чотири широко культивуються. У ботанічних садах зрідка культивуються ще багато інших видів.

Нерідко види роду *Malus* гібридизують з видами інших родів *Maleae* (відомі такі міжродові гібриди, як: *Cydonia* × *Malus*, *Malus* × *Sorbus*).

30(48). *Pyrus* L. 1753, Sp. Pl. 1: 479, s. str.; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 214, s. str. – Груша.

Типус: *P. communis* L.

Від 25 до 70 видів, поширених в Євразії та Північно-Західній Африці (переважно в гірських районах). В Україні – шість видів, з яких два дикорослих – *P. eleagrifolia* Pall., *P. salviifolia* DC. (обидва зростають в Криму) та чотири широко культивуються й дичавіють: *P. ussuriensis* Maxim., *P. pyrastrer* (L.) Burgsd., *P. communis* L., *P. nivalis* Jacq. У ботанічних садах і дендропарках зрідка культивуються також інші види: *P. betulifolia* Bunge, *P. boissieriana* Buhse, *P. bretschneideri* Rehd., *P. bucharica* Litv., *P. calleryana* Decne., *P. canescens* Spach, *P. caucasica* Fed., *P. georgica* Kuthath., *P. grossheimii* Fed., *P. lindleyi* Rehd., *P. pashia* Hamilt., *P. regelii* Rehd., *P. salicifolia* Pall., *P. serotina* Rehd., *P. tadshikistanica* Zaprjagaeva.

31(49). **Chaenomeles* Lindl. 1821, Trans. Linn. Soc. (London), 13: 97. – Айвочка, хеномелес.

Типус: *C. japonica* (Thunb.) Lindl. ex Spach

Від чотирьох до шести видів, поширених у природі виключно в Східній Азії, з яких два види (*C. speciosa* (Sweet) Nakai та *C. japonica* (Thunb.) Lindl. ex Spach.) найчастіше культивуються в помірних широтах багатьох країнах світу Північної півкулі, зокрема і в Україні.

32(50). **Cydonia* Mill. 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4, vol. 1. – Айва.

Типус: *C. oblonga* Mill.

Монотипний рід з азійським ареалом, який в Україні трапляється виключно в культурі.

За даними нуклеотидних послідовностей ДНК рибосом (Li et al., 2012), рід *Cydonia* разом із близьким до нього монотипним родом *Pseudocydonia* С.К. Schneid. (в кожному з п'яти гнізд зав'язі якого також міститься велика кількість насінневих зачатків) формують кладу, сестринську до роду *Cotoneaster* Medik. (pp = 59%).

33(51). **Photinia* Lindl. 1820, Bot. Reg. 6: tab. 491, nom. conserv.; id. 1821, Trans. Linn. Soc. (London), 13: 103. – Фотінія.

Типус: *P. serrulata* Lindl.

Південно-східноазійсько-північноамериканський рід, що нараховує 40–60 видів, з яких в Україні (Крим) як декоративна рослина широко культивується лише *P. serrulata* Lindl. У ботанічних садах країни зрідка вирощуються також *P. villosa* (Thunb.) DC., *P. bracteatus* (Rydb.) Rehd., *P. intermedia* (Rydb.) Schneid., *P. malvaceus* (Greene) Kuntze, *P. monogyna* (Torr.) Coult., *P. opulifolia* (L.) Maxim.

За морфологією рід *Photinia* дуже близький до роду *Aronia* Medik., але за результатами молекулярно-фі-

логенетичних досліджень (Li et al., 2012), ці роди є сегрегативними й досить відокремленими.

34(52). *Crataegus* L. 1753, Sp. Pl. 1: 475; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 213. – Глід.

Типус: *C. oxyacantha* L., nom. rej. (= *C. rhipidophylla* Gand.).

Від 200 до 1500 видів, поширених у теплих і субтропічних областях Північної півкулі, переважно в Північній Америці. В Україні в природному стані – близько 33 видів. Крім того багато видів, особливо північноамериканського походження, культивуються, частина з них дичавіє.

Серед триби *Maleae*, як і в самій родині *Rosaceae*, рід *Crataegus* є одним із найбільш великих за об'ємом і таксономічно проблемних. Для видів роду характерна значна мінливість, що зумовлено легкою здатністю вільно схрещуватися між собою, і широко поширений в роді апоміксис, який закріплює в потомстві набуті морфологічні відміни. Все це створює значні труднощі при ідентифікації видів. Нині ще не існує усталеної системи роду, залишаються не вирішеними багато питань номенклатури, систематики й географії видів. Одна з головних проблем роду – це об'єм виду, який приймають різні автори, про що свідчить велика розбіжність у кількості видів роду в різних монографічних зведеннях. На сьогодні найбільш відомою є система роду *Crataegus* канадських дослідників (Phipps et al., 1990), але в ній основна увага надається північноамериканським видам. Широко вживана у вітчизняній літературі система роду, наведена А.І. Поярковою для "Флори СССР" (Pojarkova, 1939), є також застарілою й вимагає перегляду та уточнень.

35(53). *Mespilus* L. 1753, Sp. Pl. 1: 478; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 214. – Мушмула.

Типус: *M. germanica* L.

Монотипний рід, характерний для Південної Європи, південної та південно-східної частин Малої Азії, Ірану (півн.), Кавказу та Середньої Азії. В культурі відомий в помірно теплих і субтропічних областях Євразії, а також у Північній Америці, де частково натуралізувався.

Для Північної Америки (штат Арканзас) наводиться ще один вид роду – *M. canescens* Phipps. Однак, за новими молекулярно-філогенетичними даними (Lo et al., 2007), це гібридогенний триплоїдний вид – × *Crataemespilus canescens* (Phipps) Phipps, який виник у результаті міжродового схрещування *Mespilus* і *Crataegus*.

Рід *Mespilus* є сестринським до роду *Crataegus*, що підтверджується даними молекулярно-філогенетичного аналізу (Campbell et al., 2007; Lo et al., 2007; Potter et al., 2007a; Li et al., 2012).

36(54). **Amelanchier* Medik. 1789, Philos. Bot. 1: 135, 155. – Ірга.

Типус: *A. ovalis* Medik.

Від 20 до 25 видів, поширених у країнах Середземномор'я (на сході до Кавказу і Малої Азії), у горах Середньої Європи, в Південно-Західній і Східній Азії та в Північній Америці (більша частина видів). В Укра-

їні в дикому стані відомий лише один вид – *A. ovalis* (у Криму), ще три види широко культивуються та нерідко дичавіють (*A. lamarkii* F.-G. Schroeder, *A. spicata* (Lam.) K. Koch, *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt. ex M.J. Roemer). Крім того, в ботанічних садах і дендропарках країни зрідка культивуються також інші види ірги: *A. asiatica* (Siebold & Zucc.) Endl., *A. laevis* Wieg., *A. oligocarpa* Roem., *A. sanguinea* (Pursh) DC., *A. utahensis* Koehne.

Широко поширені в роді апоміксис, поліплоїдія та гібридизація спричинюють значні труднощі при ідентифікації видів *Amelanchier*. Рослини роду виділяються серед інших триби *Maleae* цілим комплексом морфологічних ознак (гроноподібне суцвіття, дуже вузькі пелюстки квіток, розділені неповною перегородкою на дві половинки гнізда плодолистків). За даними молекулярно-філогенетичного аналізу (Campbell et al., 1995; Campbell et al., 2007), рід *Amelanchier* є монофілетичним, близько спорідненим з південно-східноазійськими родами *Peraphyllum* Nuttall ex Torrey & A. Gray і *Malacomeles* (Decaisne) Engl. (Південно-Східна Азія).

Подяки

Автор висловлює щиру подяку чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну за консультації та цінні поради з номенклатурних питань.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Aldasoro J.J., Aedo C., Garmendia F.M., Hoz F.P., Navarro C. Revision of *Sorbus* subgenera *Aria* and *Torminaria* (*Rosaceae-Maloideae*). *Syst. Bot. Monogr.*, 2004, 69: 1–148.
- Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2003, 141: 399–436.
- Atlas florae Europaeae. Distributions of vascular plants in Europe. 16. *Rosaceae* (*Cydonia* to *Prunus*, excl. *Sorbus*). Eds A. Kurto, A.N. Sennikov, R. Lampinen, Helsinki, 2013, 168 pp.
- Bortiri E., Oh S.-H., Jiang J., Baggett S., Granger A., Weeks C., Buckingham M., Potter D., Parfitt D.E. Phylogeny and systematics of *Prunus* (*Rosaceae*) as determined by sequence analysis of ITS and the chloroplast *trnL-trnF* spacer DNA. *Syst. Bot.*, 2001, 26(4): 797–807.
- Bortiri E., Heuvel B.V., Potter D. Phylogenetic analysis of morphology in *Prunus* reveals extensive homoplasy. *Pl. Syst. Evol.*, 2006, 259: 53–71.
- Campbell C.S., Baldwin B.G., Donoghue M.J., Wojciechowski M.F. A phylogeny of the genera of *Maloideae* (*Rosaceae*): Evidence from Internal Transcribed Spacers of nuclear ribosomal DNA sequences and congruence with morphology. *Amer. J. Bot.*, 1995, 82: 903–918.
- Campbell C.S., Evans R.C., Morgan D.R., Dickinson T.A., Arsenault M.P. Phylogeny of subtribe *Pyrinae* (formerly the *Maloideae*, *Rosaceae*): Limited resolution of a complex evolutionary history. *Pl. Syst. Evol.*, 2007, 266: 119–145.

- Cronquist A. *An integrated system of classification of flowering plants*, New York: Columbia Univ. Press, 1981, 1262 pp.
- Cuatrecasas J. *Flora Neotropica Monograph No. 2, Brunelliaceae*, Connecticut: Hafner, Darien, 1970, 189 pp.
- Derevia i kustarniki, kultiviruemye v Ukrainkoi SSR. Pokrytosemennye*. Ed. N.A. Kokhno, Kiev: Naukova Dumka, 1986, 720 pp. [Дерева и кустарники, культивируемые в Украинской ССР. Покрытосеменные: Справочное пособ. Под общ. ред. Н.А. Кохно, Киев: Наук. думка, 1986, 720 с.]
- Dobes C., Paule J. A comprehensive chloroplast DNA-based phylogeny of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*): Implications for its geographic origin, phylogeography and generic circumscription. *Molec. Phylog. Evol.*, 2010, 56: 156–175.
- Ertert B. Generic realignments in tribe *Potentilleae* and revision of *Dryocallis* (*Rosoideae*, *Rosaceae*) in North America. *J. Bot. Res. Inst. Texas*, 2007, 1(1): 31–46.
- Ertert B. *Dryocallis*. In: *Flora of North America North of Mexico*, New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 2014, vol. 9, pp. 280–295.
- Evans R.C., Alice L.A., Campbell C.S., Kellogg E.A., Dickinson T.A. The granulebound starch synthase (GBSSI) gene in the *Rosaceae*: multiple loci and phylogenetic utility. *Molec. Phylog. Evol.*, 2000, 17: 388–400.
- Evans R.C., Campbell C.S. The origin of the apple subfamily *Maloideae* (*Rosaceae*) is clarified by DNA sequence data from duplicated GBSSI genes. *Amer. J. Bot.*, 2002, 89: 1478–1484.
- Gehrke B., Brachler C., Romoleroux K., Lundberg M., Heubl G., Eriksson T. Molecular phylogenetics of *Alchemilla*, *Aphanes* and *Lachemilla* (*Rosaceae*) inferred from plastid and nuclear intron and spacer DNA sequences with comments on generic classification. *Molec. Phylog. Evol.*, 2008, 47: 1030–1044.
- Gabrielian E.Z. *The genus Sorbus L. in Eastern Asia and the Himalayas*, Yerevan: Armenian Acad. Sci., 1978, 257 pp.
- Gladkova V.N. *Bot. Zhurn.*, 1972, 57(1): 42–49. [Гладкова В.Н. О происхождении подсемейства *Maloideae*. *Бот. журн.*, 1972, 57(1): 42–49].
- Hutchinson J. *The genera of flowering plants, vol. 1, Dicotyledons*, Oxford: Clarendon Press, 1964, 245 pp.
- Judd W.S., Olmstead R.G. A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships. *Amer. J. Bot.*, 2004, 91: 1627–1644.
- Kalkman C. *Rosaceae*. In: *The families and genera of vascular plants, vol. 6, Flowering plants – Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales*. Ed. K. Kubitzki, Berlin: Springer, 2004, pp. 343–386.
- Kurtto A., Eriksson T. Atlas florae Europaeae notes 15. Generic delimitation and nomenclatural adjustments in *Potentilleae* (*Rosaceae*). *Ann. Bot. Fennici*, 2003, 40: 135–141.
- Lawrence G.H.M. *Taxonomy of vascular plants*, New York: Macmillan, 1951, 823 pp.
- Lee S., Wen J. A phylogenetic analysis of *Prunus* and the *Amygdaloideae* (*Rosaceae*) using ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Amer. J. Bot.*, 2001, 88: 150–160.

- Li Q.-Y., Guo W., Liao W.-B., Macklin J.A., Li J.-H. Generic limits of *Pyrinae*: Insights from nuclear ribosomal DNA sequences. *Bot. Stud.*, 2012, 53: 151–164.
- Lo E.Y.Y., Stefanovic S., Dickinson T.A. Molecular reappraisal of relationships between *Crataegus* and *Mespilus* (*Rosaceae*, *Pyreae*) – two genera or one? *Syst. Bot.*, 2007, 32: 596–616.
- Morgan D.R., Soltis D.E., Robertson K.R. Systematic and evolutionary implications of *rbcL* sequence variation in *Rosaceae*. *Amer. J. Bot.*, 1994, 81: 890–903.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999, xxiii + 346 pp.
- Mosyakin S., Shiyani N. The genus *Sibbaldianthe* (*Rosaceae*): a nomenclatural overview and new combinations. *Phytotaxa*, 2017, 296(2): 101–117.
- Oh S.H. *Neillia* includes *Stephanandra*. *Novon*, 2006, 16: 91–95.
- Oh S., Potter D. Molecular phylogenetic systematics and biogeography of tribe *Neillieae* (*Rosaceae*) using DNA sequences of cpDNA, rDNA, and LEAFY. *Amer. J. Bot.*, 2005, 92: 179–192.
- Phipps J.B. *Rosaceae Jussieu. Rose Family*. In: *Flora of North America North of Mexico*, New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 2014, vol. 9, pp. 18–20.
- Phipps J.B., Robertson K., Smith P.G., Rohrer J.R. A checklist of the subfamily *Maloideae* (*Rosaceae*). *Canad. J. Bot.*, 1990, 68: 2209–2269.
- Pojarkova A.I. *Crataegus*. In: *Flora SSSR*, Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1939, vol. 9, pp. 416–468. [Пояркова А.И. Род Боярышник – *Crataegus* L. / *Флора СССР*, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, т. 9, с. 416–468].
- Potter D. Molecular phylogenetic studies in *Rosaceae*. In: *Plant genome: Biodiversity and evolution, vol. 1, part A: Phanerogams*. Eds A.K. Sharma, A. Sharma, New Hampshire: Sci. Publ., Inc. Enfield, 2003, pp. 319–351.
- Potter D., Gao F., Bortiri P.E., Oh S., Baggett S. Phylogenetic relationships in *Rosaceae* inferred from chloroplast *matK* and *trnL-trnF* nucleotide sequence data. *Pl. Syst. Evol.*, 2002, 231: 77–89.
- Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., Kerr M., Robertson K.R., Arsenault M., Dickinson T.A., Campbell C.S. Phylogeny and classification of *Rosaceae*. *Pl. Syst. Evol.*, 2007a, 266: 5–43.
- Potter D., Still S.M., Greben T., Ballian D., Božić G., Franji J., Kraigher H. Phylogenetic relationships in tribe *Spiraeae* (*Rosaceae*) inferred from nucleotide sequence data. *Pl. Syst. Evol.*, 2007b, 266: 105–118.
- Rahemi A., Fatahi R., Ebadi A., Taghavi T., Hassani D., Gradziel T., Foltá K., Chaparro J. Genetic diversity of some wild almonds and related *Prunus* species revealed by SSR and EST-SSR molecular markers. *Pl. Syst. Evol.*, 2012, 298: 173–192.
- Robertson K.R., Phipps J.B., Rohrer J.R., Smith P.G. A synopsis of genera in *Maloideae* (*Rosaceae*). *Syst. Bot.*, 1991, 16: 376–394.
- Sax K. The origin of the *Pomoideae*. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1933, 30: 147–150.
- Schulze-Menz G.K. *Rosaceae*. In: *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien II. 12th ed.* Ed. H. Melchior, Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1964, pp. 209–218.
- Shaw J., Small R.L. Addressing the "Hardest puzzle in American Pomology" Phylogeny of *Prunus* sect. *Prunocerasus* (*Rosaceae*) based on seven noncoding chloroplast DNA regions. *Amer. J. Bot.*, 2004, 91(6): 985–996.
- Shi S., Li J., Sun J., Yu J., Zhou S. Phylogeny and classification of *Prunus sensu lato* (*Rosaceae*). *J. Integr. Plant Biol.*, 2013, 55(11): 1069–1079.
- Soják J. *Potentilla* L. s.l. (*Rosaceae*) in Flora Europae Orientalis (Notes on *Potentilla* XVIII). *Candollea*, 2005, 60(1): 59–78.
- Soltis D.E., Soltis P.S., Chase M.W., Mort M.E., Albach D.C., Zanis M., Savolainen V., Hahn W.H., Hoot S.B., Fay M.F., Axtell M., Swensen S.M., Prince L.M., Kress W.J., Nixon K.C., Farris J.S. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2000, 133: 381–461.
- Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. VII. *Pomoideae: Chaenomeles, Cydonia, Docynia*. *Amer. J. Bot.*, 1966, 53: 225–231.
- Takhtajan A. *Diversity and classification of flowering plants*, New York: Columbia Univ. Press, 1997, 663 pp.
- Tsvelev N.N. *Aronia* Medik. In: *Flora Vostochnoi Evropy (Flora Europae Orientalis)*, Ed. N.N. Tsvelev, St. Petersburg: Mir i Semiya, 2001, vol. 10, pp. 555–556. [Цвелёв Н.Н. *Aronia* Medik. / *Флора Восточной Европы*. Ред. Н.Н. Цвелёв, СПб.: Мир и семья, 2001, т. 10, с. 555–556].
- Vafadar M., Kazempour Osaloo S., Attar F. Molecular phylogeny of the genus *Amygdalus* (*Rosaceae*) based on nrDNA ITS and cpDNA *trnS-trnG* sequences. *Turk. J. Bot.*, 2014, 38: 439–452.
- Wen J., Scott T., Berggren S.T., Lee C.-H., Ickert-Bond S., Yi T.-Sh., Yoo K.-O., Xie L., Shaw J., Potter D. Phylogenetic inferences in *Prunus* (*Rosaceae*) using chloroplast *ndhF* and nuclear ribosomal ITS sequences. *J. Syst. Evol.*, 2008, 46(3): 322–332.
- Yazbek M., Oh S.H. Peaches and almonds: phylogeny of *Prunus* subg. *Amygdalus* (*Rosaceae*) based on DNA sequences and morphology. *Pl. Syst. Evol.*, 2013, 299: 1403–1418.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 09.08.2016

Федорончук М.М. Таксони *Rosaceae* флори України: положення в новій системі родини, побудованій за даними молекулярно-філогенетичного аналізу. Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 3–15.

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

Коротко проаналізовано різні варіанти системи *Rosaceae*. Особлива увага приділена класифікаціям, побудованим на основі молекулярно-філогенетичного аналізу, які нині знаходять все більшу підтримку серед дослідників філогенії родини. Запропоновано новий варіант системи *Rosaceae* флори України на родовому рівні, який базується на результатах досліджень, отриманих на основі узагальнень даних молекулярно-філогенетичного аналізу. У складі флори України родина *Rosaceae* нараховує 52 роди (аборигенних і культивованих), які за новою системою входять до складу трьох підродин: *Rosoideae*, *Dryadoideae* Sweet і *Amygdaloideae* Arnott (= *Spiraeoideae* C. Agardh, = *Pomoideae* Focke, = *Maloideae* Weber) і 14 триб.

Ключові слова: *Rosaceae*, класифікація, система, таксон, морфологія, молекулярна філогенія, еволюція, тип, флора України

Федорончук Н.М. Таксоны *Rosaceae* флоры Украины: положение в новой системе семейства, построенной на основе данных молекулярно-филогенетического анализа. Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 3–15.

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

Кратко проанализированы разные варианты системы *Rosaceae*. Особенное внимание уделено классификациям, построенным на основании результатов молекулярно-филогенетического анализа, которые сейчас находят все большую поддержку среди исследователей филогении семейства. Предложен новый вариант системы *Rosaceae* флоры Украины на родовом уровне, который базируется на результатах исследований, полученных на основании обобщения данных молекулярно-филогенетического анализа. В составе флоры Украины семейство *Rosaceae* насчитывает 52 рода (аборигенных и культивируемых), которые по новой системе входят в состав трех подсемейств: *Rosoideae*, *Dryadoideae* Sweet и *Amygdaloideae* Arnott (= *Spiraeoideae* C. Agardh, = *Pomoideae* Focke, = *Maloideae* Weber) и 14 триб.

Ключевые слова: *Rosaceae*, классификация, система, таксон, морфология, молекулярная филогения, эволюция, тип, флора Украины



doi: 10.15407/ukrbotj74.01.016

Бактерицидні властивості деяких макроміцетів

Марія В. ПАСАЙЛЮК

Національний природний парк "Гуцульщина"
вул. Дружби, 84, м. Косів, Івано-Франківська обл. 78600, Україна
masha.pasajlyuk@yandex.ru

Pasaylyuk M.V. **Bactericidal properties of selected macrofungi.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 16–25.

Hutsulshchyna National Nature Park
84, Druzhby Str., Kosiv, Ivano-Frankivsk Region 78600, Ukraine

Abstract. Bactericidal activity of alcohol tinctures and water extracts of fruit bodies of mushroom species was investigated. It was established that bactericidal activity was species-specific and not dependent on trophic group, nutritional value, taxonomic position etc. The highest rates of growth inhibition of test cultures were demonstrated by extracts of *Boletus regius*, *Cantharellus cibarius*, *Catathelasma imperiale*, *Laetiporus sulphureus*, *Mycena leptocephala*, *Polyporus umbellatus*, *Russula rosea* and tinctures of *M. leptocephala*. Antibacterial properties of aqueous and alcoholic infusions of the same fungal species varied in their inhibitory effect; the water extract were largely more efficient.

Keywords: macrofungi, mushroom therapy, aqueous extract, alcohol tincture, trophic group

Вступ

Гриби є джерелом не тільки повноцінного білка, але й біологічно активних речовин (Aizenberg et al., 2008; Diakov et al., 2010; Ivanova et al., 2010; Babitskaya et al., 2012; Kudryavets, Lomberg, 2014; Kozarski et al., 2014; Suprun et al., 2014; Bisko et al., 2015). Впродовж останніх десятиріч вчені приділяють значну увагу природним органічним сполукам, оскільки вони не мають різноманітних побічних ефектів на організм (Marchenko et al., 2008). Набуває популярності фунгітерапія, тобто використання зібраних у природі плодових тіл грибів з метою лікування. Тому вивчення антимікробних властивостей макроміцетів є своєчасним і необхідним на даному етапі розвитку біотехнології та фармації (Dzyhun et al., 2011).

Крім вивчення фармацевтичних особливостей грибів, дослідження їхніх бактерицидних властивостей є необхідним для з'ясування питань відтворення їх у природі, що виникають при рекультивациї видів грибів, занесених до Червоної книги України (Chervona knyha..., 2009), на території національного природного парку (НПП) "Гуцульщина" (Petrichuk et al., 2014).

Мета роботи – провести скринінг макроміцетів різних еколого-трофічних груп для встановлення бактерицидних властивостей їхніх водних настоїв та спиртових настоянок. Як тест-культури використовували культури лабораторії екологічного моніторингу НПП "Гуцульщина": *Micrococcus luteus* ATCC 10240, *Escherichia coli* X-Blue, *Bacillus subtilis* ATCC 6633. Ці бактерії є модельними для різних досліджень та при тестуванні, зокрема антибіотиків (<http://www.himedialabs.com/TD/Antibiotic%20HiVeg%20Assay%20Media.pdf>, <http://www.himedialabs.com/TD/MV418.pdf>). *Escherichia coli* є природним мешканцем товстого кишківника багатьох ссавців, в т. ч. і людини; *M. luteus* виділяють зі шкіри ссавців, ротової порожнини та дихальних шляхів (Woodward, Kell, 1991), тому культури цих бактерій є типовими при проведенні досліджень, спрямованих на встановлення бактерицидних властивостей біологічних рідин (Sadovnikov et al., 2009).

Матеріали та методи

Для порівняльного аналізу ми використали 20 видів грибів, неушкоджені молоді карпофори яких були зібрані впродовж червня–жовтня 2015 р. на території НПП "Гуцульщина". У екземплярів видів грибів, що занесені до Червоної книги України (Chervona knyha..., 2009), для аналізу вилучали

© М.В. ПАСАЙЛЮК, 2017

тільки фрагменти плодових тіл. В експерименті використані плодові тіла грибів, наведених у табл. 1.

Обліковою одиницею служив зразок із плодового тіла гриба, зібраного в природних умовах.

Макроміцети різних еколого-трофічних груп (мікоризоутворюючі, гумусові сапротрофи, ксилотрофи) (Zavodovskii, 2011) відбирали з неоднаковою консистенцією плодових тіл (тверді, м'ясисті) та різним впливом на організм людини за умови їх уживання (істинні, неістинні, отруйні) (Yansen, 2004).

Зразки ідентифікували, використовуючи вітчизняні й зарубіжні визначники, атласи (Zerova et al., 1972, 1979; Garnweidner, 1994; Hawksworth et al., 1995; Kibby, 2009; Chervona knyha..., 2009). Сучасні назви грибів узгоджено з номенклатурною базою даних Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>). Після ідентифікації зразки зібраних екземплярів висушували при температурі 38–45 °С для запобігання процесам ферментативного розкладу та псування.

Висушені впродовж двох діб при 38–45 °С плодові тіла макроміцетів подрібнювали до 0,3–0,5 мм і готували настої та настоянки з розрахунку 12 г сухої маси грибів на 1 л готового продукту. Для цього використовували дистильовану воду та 38%-ний етиловий спирт і настоювали протягом 1–2 тижнів у темному, прохолодному місці, щоденно перемішуючи. Отримані настої та настоянки відстоювали впродовж двох діб при температурі до 10 °С для одержання прозорої рідини з наступним фільтруванням декантацією та центрифугуванням при 1000 g.

Стандартизацію настоянок проводили за органолептичними ознаками (настоянки були прозорими, зберігали запах грибів, який мала вихідна сировина) та зберігали в добре закупорених склянках у місці, захищеному від прямих сонячних променів, за температури 15 °С (Kuka et al., 2014; Pasaylyuk, 2015).

Бактерії вирощували на м'ясо-пептонному агарі (МПА) у чашках Петрі за температури 37 °С.

Антибактеріальні властивості вивчали за диск-дифузійним методом на чашках із МПА. Аліквоту суспензій *E. coli*, *B. subtilis*, або *M. luteus* (5·10⁴ КУО/мл) об'ємом 0,1 мл засівали газоном на тверде поживне середовище. Зверху на газоні розміщували паперові диски діаметром 6 мм на відстані 25–30 мм один від одного і не менше, ніж 2 мм від краю чашки. Диски попередньо просочували

настоями або настоянками макроміцетів, дистильованою водою, 38%-ним етиловим спиртом та інкубували в термостаті за температури 30 °С. На 1-, 2-, 4-, 5-у добу вимірювали діаметр зони затримки росту тест-мікроорганізму навколо дисків. Досліди проводили у чотирьох повторностях. Дані обробляли статистично, використовуючи t-критерій Стьюдента.

Результати та обговорення

Результати досліджень показали стійку антимікробну активність гумусових сапротрофів до всіх тест-культур водних настоїв *Cantharellus cibarius* та *Polyporus umbellatus*, причому їхні спиртові настоянки не мали такого ефекту (табл. 2).

Найефективніші бактерицидні властивості серед досліджуваних гумусових сапротрофів характерні для водних настоїв і спиртових настоянок гриба *Mycena leptcephala*. Практично всі настої і настоянки (крім настоянок *Mutinus caninus* і *Russula rosea*) виявляли антибактеріальний ефект щодо *B. subtilis*.

Cantharellus cibarius здавна застосовуються у фунгітерапії, завдяки наявності у плодових тілах хітинманози – речовини, що блокує роботу нервової системи більшості глистів-паразитів людини (аскарид, волосоголовців, гостриків), розчиняє кутикулу члеників і яєць стьожкових черв'яків, а тому активно застосовується з метою дегельмінтазації (Dugler et al., 2014; Kuka et al., 2014). Найкраще зберігається хітинманоза в 35–38%-них спиртових настоянках. Крім хітинманози, позитивні для людини властивості виявляє траметонолінова кислота (згубно діє на вірус гепатиту) та ергостерол (активує ферменти печінки, запобігаючи її жировому переродженню) (Kuka et al., 2014).

Усі перелічені речовини добре розчиняються у спирті, однак їхня антибактеріальна активність незначна. Так, бактерицидний ефект спиртова настоянка *C. cibarius* виявила лише до культури *B. subtilis* і нетривалий (1 доба) – до культури *M. luteus*. Відносно грамнегативної бактерії (*E. coli* в наших дослідженнях) жодного ефекту не спостерігалось. Це можна пояснити тим, що зовнішня мембрана грамнегативних бактерій не пропускає молекули з великою молекулярною масою, що можна розглядати як фактор неспецифічної резистентності бактерій стосовно деяких антимікробних препаратів (Grytsay, Varbanets, 2011).

Таблиця 1. Характеристика відібраних для експерименту макроміцетів

Table 1. Characteristics of selected for the experiment macrofungi

Порядок	Вид	Екологічна група	Консистенція плодового тіла	Харчові якості	Властивості	Відомі біологічно активні речовини*	Література
Agaricales	<i>Amanita rubescens</i> Pers.	M	м'ясиста	уї	антиоксидантні, антимікробні	кислоти: галова, бензойна, фумарова, лимонна	Kouassi et al., 2016; Kosani, 2013
	<i>Catathelasma imperiale</i> (Quél.) Singer	M	м'ясиста	ї	антиоксидантні, цитотоксичні	ароматичні речовини; стероли	Moliszewska, 2014; Yang et al., 2003
	<i>Mycena leptcephala</i> (Pers.) Gillet	C	м'ясиста	нї	протигрибкові	поліацетилени, терпеноїди, метоксиакрилати	Vahidi et al., 2004
Boletales	<i>Boletus edulis</i> Bull.	M	м'ясиста	ї	протипухлинні, імуномодуляторні протигрибкові, антибактеріальні; превентивні щодо гіпертонії, гіперхолестеринемії, атеросклерозу, раку	полісахариди; фенольні компоненти: галова кислота, катехін, кавова кислота, епікатехін, рутин, β-каротин, лікопін	Wang et al., 2014; Kuka, Cakste, 2011
	<i>Boletus regius</i> Krombh.	M	м'ясиста	ї	антиоксидантні	кислоти: бензолова, корична, лимонна; токофероли	Leala, 2013
	<i>Leccinum scabrum</i> (Bull.) Gray	M	м'ясиста	ї	антиоксидантні, афродизіак	всі незамінні для людей амінокислоти; вітаміни B ₁ , C, D, E, PP, макро- і мікроелементи (зокрема Zn)	Hall, 2003; Falandysz, 2007
	<i>Strobilomyces strobilaceus</i> (Scop.) Berk.	M	м'ясиста	ї	протиалергійні, кровоспинні (після хірургічних втручань)	інгібітори протеаз	Strugała et al., 2011
Cantharellales	<i>Cantharellus cibarius</i> Fr.	C	м'ясиста	ї	антигельмінтні, антиоксидантні, антиканцерогенні, гепатопротекторні	хітинманоза; траметонолінова кислота; вітамін P, сесквітерпенові лактони	Dugler et al., 2014; Kuka et al., 2014; Pasaylyuk, 2015
Phallales	<i>Anthurus archeri</i> (Berk.) E. Fisch.	C	м'ясиста	нї	антиоксидантні	каротиноїди; мікроелементи (K, Ca, Mg); олігосольфіди, фенол, індол, п-крезол	Czygan, Grunsfelder, 1975; Stijve, 1997; Johnson, Jürgens, 2010
	<i>Mutinus caninus</i> (Huds.) Fr.	C	м'ясиста	нї	антиоксидантні	вітаміни	Dutta et al., 2012

Порядок	Вид	Екологічна група	Консистенція плодового тіла	Харчові якості	Властивості	Відомі біологічно активні речовини*	Література
<i>Polyporales</i>	<i>Antrodia ramentacea</i> (Berk. & Broome) Donk	<i>K</i>	тверда	ні	–	–	–
	<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.	<i>K</i>	тверда	ні	протипухлинні, кровоспинні	екзополісахариди; β-глюкани, гетерополісахариди, пептоглокани	Chen et al, 2008; Patel, Goyal, 2012; Poedinok, 2015; Solomko, 2011
	<i>Grifola frondosa</i> (Dicks.) Gray	<i>K</i>	м'ясиста	ї	протипухлинні, антиоксидантні	біологічно активна Gf-1-фракція та D-фракція; грифолани, сульфатовані полісахариди (S-GAP-P)	Giovannini, 2006; Patel, Goyal, 2012; Wasser, 2002
	<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.) Murrill	<i>K</i>	тверда	ї	антиоксидантні, ліпофільні (розщеплення жирів)	пектинові речовини, полісахариди; поліненасичені жирні кислоти, α-, γ- і δ-токоферолі	Dzyhun et al., 2011; Bashirova et al., 2014
	<i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.) P. Karst.	<i>K</i>	тверда	ні	антиоксидантні, антимікробні	тритерпени; бетуліни (інгібітори ПОЛ)	Alresly et al., 2016; Zjawiony, 2004
	<i>Polyporus umbellatus</i> (Pers.) Fr.	<i>C</i>	м'ясиста	ї	лікування нирок, цитотоксична активність, антилейкемічні властивості	вітаміни, мікроелементи, ергостерол, полісахариди, екдистерони (аналоги поліпорустерону A-G)	Zhang et al., 2011; Zjawiony, 2004
<i>Russulales</i>	<i>Hericium alpestre</i> Pers.	<i>K</i>	м'ясиста	ї	–	–	–
	<i>Hericium coralloides</i> (Scop.) Pers.	<i>K</i>	м'ясиста	ї	протипухлинні, антиоксидантні, нематоцидні, при лікуванні хвороби Альцгеймера	полісахариди; ерінацин E, ліноленова, олеїнова, пальмітинова кислоти	Wang, 2001
	<i>Russula rosea</i> Pers.	<i>M</i>	м'ясиста	уї	роль месенджерів, використовують як аглютиніни	лектини	Ivanova et al., 2010
	<i>Russula turci</i> Bres.	<i>M</i>	м'ясиста	ї			

C – гумусові сапротрофи, *K* – ксилотрофи, *M* – мікоризоутворюючі гриби; *ї* – їстівні, *ні* – неїстівні, *уї* – умовно їстівні, *отр* – отруйні;

* не вказані хітин та меланін, які є типовими компонентами клітинної оболонки грибів та виявляють біологічну активність.

Таблиця 2. Бактерицидна активність водних настоїв і спиртових настоянок макроміцетів щодо тест-культур, $n = 4$, $M \pm m$, $P \leq 0,05$ Table 2. Bactericidal activity of aqueous extracts and alcohol tinctures of macrofungi against test cultures, $n = 4$, $M \pm m$, $P \leq 0.05$

Трофічна приналежність	Екстрагент	Вид	Тест-культура								
			<i>Escherichia coli</i> X-Blue			<i>Micrococcus luteus</i> ATCC 10240			<i>Bacillus subtilis</i> ATCC 6683		
			Доба експерименту								
			1	2	4	1	2	4	1	2	5
			Зона затримки росту, мм								
гумусові сапротрофи	вода	<i>Cantharellus cibarius</i>	1±0,2	1±0,1	0	5±1,2	5±1,2	5±1,1	3±1,1	3±1,2	3±1,1
	спирт	<i>C. cibarius</i>	0	0	0	5±1,2	0	0	2±0,2	2±0,2	*
	вода	<i>Mycena leptcephala</i>	8±1,8	0	0	5±1,2	5±1,2	5±1,1	2±0,2	2±0,2	2±0,2
	спирт	<i>M. leptcephala</i>	2±0,3	1±0,1	0	8±0,4	8±1,3	8±1,1	2±0,2	2±0,2	2±0,2
	вода	<i>Polyporus umbellatus</i>	2±0,2	2±0,2	0	6±1,3	6±1,2	6±1,1	1±0,1	1±0,1	1±0,1
	спирт	<i>P. umbellatus</i>	1±0,2	1±0,1	0	0	0	0	1±0,1	1±0,1	1±0,1
	вода	<i>Mutinus caninus</i>	2±0,1	2±0,3	2±0,1	0	0	0	1±0,1	1±0,1	1±0,1
	спирт	<i>M. caninus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	вода	<i>Anthurus archeri</i>	0	0	0	0	0	0	3±0,4	3±0,2	3±0,2
спирт	<i>A. archeri</i>	0	0	0	0	0	0	2±0,2	1±0,1	*	
мікоризоутворюючі гриби	вода	<i>Boletus edulis</i>	1±0,1	1±0,1	1±0,1	1±0,1	1±0,2	1±0,2	2±0,2	2±0,1	2±0,2
	спирт	<i>B. edulis</i>	1±0,1	0	0	0	0	0	1±0,1	1±0,2	*
	вода	<i>Catathelasma imperiale</i>	2±0,3	1±0,1	*	6±1,3	6±1,2	6±1,1	3±0,4	3±0,2	3±0,2
	спирт	<i>C. imperiale</i>	1±0,2	0	0	1±0,1	1±0,1	0	2±0,2	2±0,1	1±0,1
	вода	<i>Leccinum scabrum</i>	3±0,4	3±0,2	*	3±0,3	3±0,3	*	1±0,1	1±0,2	1±0,1
	спирт	<i>L. scabrum</i>	0	0	0	3±0,2	3±0,2	3±0,2	2±0,2	2±0,2	2±0,2
	вода	<i>Amanita rubescens</i>	0	0	*	0	0	0	3±0,4	3±0,4	3±0,3
	спирт	<i>A. rubescens</i>	1±0,1	0	0	2±0,1	2±0,2	2±0,3	1±0,1	1±0,1	1±0,1
	вода	<i>Russula rosea</i>	4±1,1	4±1,1	4 ±1,1	5±1,1	5±1,1	5±1,1	1±0,1	1±0,1	1±0,2
	спирт	<i>R. rosea</i>	3±0,4	3±0,3	3 ±0,2	3±0,3	3±0,1	3±0,3	0	0	*
	вода	<i>R. turci</i>	0	0	0	0	0	0	1±0,1	1±0,1	*
	спирт	<i>R. turci</i>	1±0,1	0	0	1±0,1	1±0,1	0	3±0,4	3±0,3	3±0,2
	вода	<i>Boletus regius</i>	4±1,2	4±1,1	4±1,3	0	0	0	3±0,4	3±0,3	3±0,3
	спирт	<i>B. regius</i>	1±0,2	1±0,1	0	1±0,1	1±0,1	0	3±0,3	3±0,2	3±0,2
вода	<i>Strobilomyces strobilaceus</i>	3±0,4	0	0	3±0,4	3±0,2	0	2±0,2	1±0,1	*	
спирт	<i>S. strobilaceus</i>	2±0,2	0	0	1±0,1	1±0,1	0	2±0,1	2±0,2	*	

Трофічна приналежність	Екстрагент	Вид	Тест-культура								
			<i>Escherichia coli</i> X-Blue			<i>Micrococcus luteus</i> ATCC 10240			<i>Bacillus subtilis</i> ATCC 6683		
			Доба експерименту								
			1	2	4	1	2	4	1	2	5
			Зона затримки росту, мм								
ксилотрофи	вода	<i>Hericum coralloides</i>	1±0,1	0	0	1±0,2	1±0,1	1±0,2	3±0,2	3±0,3	3±0,1
	спирт	<i>H. coralloides</i>	0	0	0	0	0	0	3±0,2	3±0,4	*
	вода	<i>Grifola frondosa</i>	0	0	0	3±0,2	2±0,2	*	2±0,1	1±0,1	*
	спирт	<i>G. frondosa</i>	2±0,2	0	0	3±0,3	2±0,3	1±0,2	1±0,1	1±0,1	*
	вода	<i>Laetiporus sulphureus</i>	1±0,1	1±0,1	*	5±1,1	5±1,1	5±1,1	5±1,1	5±1,1	5±1,1
	спирт	<i>L. sulphureus</i>	1±0,1	1±0,1	*	0	0	0	3±0,3	3±0,4	3±0,2
	вода	<i>Piptoporus betulinus</i>	4±1,0	4±1,1	*	0	0	0	1±0,1	1±0,1	1±0,1
	спирт	<i>P. betulinus</i>	0	0	0	0	0	0	1±0,1	1±0,1	1±0,1
	вода	<i>Fomes fomentarius</i>	3±0,4	3±0,2	0	2±0,1	2±0,2	2±0,3	1±0,1	1±0,1	1±0,1
	спирт	<i>F. fomentarius</i>	1±0,2	0	0	1±0,1	1±0,1	0	3±0,4	3±0,3	3±0,3
	вода	<i>Hericum alpestre</i>	1±0,1	1±0,1	0	0	0	0	2±0,2	2±0,2	2±0,3
	спирт	<i>H. alpestre</i>	1±0,1	0	0	0	0	0	3±0,2	*	*
	вода	<i>Antrodia ramantaceae</i>	0	0	0	1±0,1	1±0,1	1±0,1	2±0,1	2±0,1	2±0,3
	спирт	<i>A. ramantaceae</i>	1±0,1	0	0	0	0	0	2±0,1	2±0,2	*
Контроль	вода		0	0	*	0	0	*	0	0	*
	спирт		0	0	*	0	0	*	0	0	*

* стимуляція росту.

І навпаки, водні екстракти *C. cibarius* активні відносно всіх тест-культур. З водорозчинних у *C. cibarius* наявні вітамін Р, сесквітерпенові лактони та інші антибіотичні речовини (Pasaylyuk, 2015), завдяки яким *C. cibarius* затримують ріст туберкульозної палички (Dugler et al., 2014), і, можливо, ріст тест-культур (табл. 2).

У народній медицині здавна відомі лікарські властивості *Polyporus umbellatus* (табл. 1). Ми встановили антимікробний ефект водних настоїв цього гриба щодо усіх тест-культур (табл. 2), спиртових настоянок — до *E. coli* та *B. subtilis* (але не *M. luteus*). Таким чином, прослідковується вибірковість дії настоянок і настоїв *P. umbellatus* щодо тест-культур.

Бактерицидна активність інших гумусових сапротрофів була незначною, або відсутньою. Можливо, це пов'язано як із низькою концентрацією діючих речовин у готових настоянках/настоях, так і з відсутністю антимікробних властивостей у відібраних плодових тілах.

Дослідження властивостей водних настоїв і спиртових настоянок мікоризоутворюючих макроміцетів дали змогу встановити, що найбільш активними у антимікробному відношенні були водні настої *Boletus edulis*, *B. regius*, *Catathelasma imperiale*, *Leccinum scabrum*, *Russula rosea* тощо (табл. 2).

Таким чином, у плодових тілах цих їстівних мікоризоутворюючих грибів є речовини, здатні пригнічувати ріст умовно патогенних мікроорганізмів.

Внаслідок проведеного нами аналізу антимікробних властивостей макроміцетів виявлено відмінності в бактерицидному ефекті різних видів грибів одного роду. Так, *B. edulis* виявляв відносно слабкі протимікробні властивості щодо всіх тест-культур, тоді як діаметр затримки росту за дії водних настоїв *B. regius* перевищував на 1–3 мм такі *B. edulis*, хоча настої були ефективними лише стосовно бацил. Теж саме спостерігається і для представників роду *Russula* Pers. Для водних настоїв *R. rosea* встановлений бактерицидний ефект, тоді як настої *R. turci* — неефективні стосовно досліджуваних мікроорганізмів (табл. 2). Таким чином, наявність антибактеріального ефекту — властивість видоспецифічна, і не є загальною рисою навіть у межах одного роду.

Проте, вплив біологічно активних речовин макроміцетів, що вже використовуються у фунгітерапії й по-різному впливають на експериментальні моделі, не завжди може бути антимікробним (Ivanova et al., 2010).

Неочікуваним є той факт, що між спиртовими настоянками та водними настоями макроміцетів ми спостерігали значну різницю у їхніх антибактеріальних проявах, причому ефективнішими були водні настої. Однак, якщо провести аналогію із рослинним світом та існуючими нині антибіотиками, діаметри затримки росту тест-культур із використаних в експерименті настоїв і настоянок макроміцетів є незначними (максимально 8 мм проти 21–28 мм при тестуванні антибіотиків (<http://www.bioxim.com.ua/chemical/disk1.htm>)).

Досліджуючи бактерицидну активність водних настоїв та спиртових настоянок грибів-ксилотрофів, можна відмітити, що в межах цієї еколого-трофічної групи різниця у протидії росту тест-культур простежується для грибів з різною консистенцією плодових тіл: для тих, що характеризуються твердими плодовими тілами, бактерицидна активність настоїв дещо вища (*F. fomentarius*, *L. sulphureus*, *P. betulinus*), ніж для тих, що мають м'ясисті плодові тіла (*G. frondosa*, *H. alpestre*, *H. coralloides*) (табл. 2).

Серед досліджуваних ксилотрофів найбільш перспективним з огляду на антибіотикотерапію виявився *Laetiporus sulphureus*. Як відомо, плодові тіла саме цього гриба застосовують для підвищення неспецифічної резистентності організму як протипухлинний, радіопротекторний та противірусний засіб (Dzyhun et al., 2011).

Висновки

На основі наших досліджень встановлено, що бактерицидні властивості водних настоїв і спиртових настоянок макроміцетів *Amanita rubescens*, *Anthurus archeri*, *Antrodia ramantaceae*, *Boletus edulis*, *B. regius*, *Cantharellus cibarius*, *Catathelasma imperiale*, *Fomes fomentarius*, *Grifola frondosa*, *Hericium alpestre*, *H. coralloides*, *Laetiporus sulphureus*, *Leccinum scabrum*, *Mutinus caninus*, *Mycena leptocephala*, *Piptoporus betulinus*, *Polyporus umbellatus*, *Russula rosea*, *R. turci*, *Strobilomyces strobilaceus* є видоспецифічними і не залежать від трофічної приналежності грибів, їхньої харчової цінності, таксономічного положення тощо.

Найвищі показники затримки росту тест-культур продемонстрували настої *Boletus regius*, *Cantharellus cibarius*, *Catathelasma imperiale*, *Laetiporus sulphureus*, *Mycena leptocephala*, *Polyporus umbellatus*, *Russula rosea* та настоянка *Mycena leptocephala*.

Бактерицидні властивості водних настоїв і спиртових настоянок грибів одного виду відрізнялися за інгібуєчим ефектом, причому, вищі показники характерні для водних настоїв. Виявлено, що грибам, які вже традиційно застосовуються у фунгітерапії, властивий бактерицидний ефект щодо тест-культур.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Alresly Z., Lindequist U., Lalk M., Porzel A., Arnold N., Wessjohann L.A. Bioactive triterpenes from the fungus *Piptoporus betulinus*. *Rec. Nat. Prod.*, 2016, 10(1): 103–108.
- Ayzenberg V.L., Borisenko A.V., Zakharchenko V.A., Kurchenko I.N., Kapichon A.P., Burbank A.F., Konovalova V.V. In: *Sovremennaya mikologiya v Rossii: mat. 2-go Sezda mikologov Rossii (Modern Mycology in Russia. Proceedings of the 2nd Congr. of the Russian mycologists)*, Moscow: Nats. akad. mykol., 2008, vol. 2, 321 pp. [Айзенберг В.Л., Борисенко А.В., Захарченко В.Л., Курченко И.Н., Капичон А.П., Бурбан А.Ф., Коновалова В.В. Отбор липолитически активных культур микромицетов с новыми свойствами / Современная микология в России: мат. 2-го Съезда микологов России, М.: Нац. акад. микол., 2008, т. 2, 321 с.].
- Babitskaya V.G., Shcherba V.V., Puchkova T.A., Bisko N.A. In: *Biologicheskie osobennosti lekarstvennykh makromitsvetov v kulture: Sb. nauch. trudov*. Ed. S.P. Wasser, Kiev: Altpress, 2012, vol. 2, pp. 76–344. [Бабицкая В.Г., Щерба В.В., Пучкова Т.А., Бисько Н.А. Биологические активные соединения съедобных и лекарственных грибов / Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре: Сб. науч. тр. Ред. С.П. Вассер, Киев: Альтпресс, 2012, т. 2, с. 76–344].
- Bashirova R.M., Shpirnaya I.A., Galkin E.G., Ibragimov R.I., Tsvetkov V.O. *Vestnik Bashkirskogo un-ta*, 2014, 19(4): 1219–1222. [Баширова Р.М., Шпирная И.А., Галкин Е.Г., Ибрагимов Р.И., Цветков В.О. Липофильные биологически активные вещества трутовика *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill. *Вестн. Башкир. ун-та*, 2014, 19(4): 1219–1222].
- Bisko N.A., Lomberg M.L., Mikhailova O.B., Mitropolskaya N.Yu. In: *Sovremennaya mykologiya v Rossii: materialy III Mezhdunar. Mikol. foruma*, Moscow: Nats. Akad. Mikol., 2015, vol. 4, pp. 101–103. [Бисько Н.А., Ломберг М.Л., Михайлова О.Б., Митропольская Н.Ю. Коллекция культур шляпочных грибов (ИБК) / Современная микология в России: мат. III Междунар. микол. форума (Москва, 14–15 апреля 2015 г.), М.: Нац. акад. микол., 2015, т. 4, с. 101–103].
- Chen W., Zhao Z., Chen S.-F., Li Y.-Q. Optimization for the production of exopolysaccharide from *Fomes fomentarius* in submerged culture and its antitumor effect in vitro. *Bioresour. Technol.*, 2008, 99: 3187–3194.
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, 912 с.].
- Czygan F.C., Grunsfelder M. Carotenoids of the porterlincoln-series in *Anthurus archeri*. *Z. Naturforsch.*, 1975, 30: 297.
- Diakov M.Yu., Kamzolkina O.V., Shtaer O.V., Bisko N.A., Poedinok N.L., Mikhailova O.B. *Immunopatol., allergol., infektol.*, 2010, 1: 248. [Дьяков М.Ю., Камзолкина О.В., Штаер О.В., Бисько Н.А., Поединок Н.Л., Михайлова О.Б. Описание морфологических и антимикробных свойств у представителей некоторых видов базидиомицетов, выделенных из природной среды. *Иммунопатол., аллергол., инфектол.*, 2010, 1: 248].
- Diakov M.Yu., Kamzolkina O.V., Shtaer O.V., Bisko N.A., Poedinok N.L., Mikhailova O.B. *Mikol. i fitopatol.*, 2010, 44(3): 225–239. [Дьяков М.Ю., Камзолкина О.В., Штаер О.В., Бисько Н.А., Поединок Н.Л., Михайлова О.Б. Морфологические признаки природных штаммов некоторых видов базидиомицетов и биологический анализ антимикробной активности в условиях глубинного культивирования. *Микол. и фитопатол.*, 2010, 44(3): 225–239].
- Dugler B., Gonus A., Gucin F. Antimicrobial activity of the macrofungus *Cantharellus cibarius*. *Pakistan J. Biol. Sci.*, 2014, 7(9): 1535–1539.
- Dutta A.K., Chakraborty N., Pradhan P., Acharya K. *Phallales of West Bengal, India. II. Phallaceae: Phallus and Mutinus. Researcher*, 2012, 4(8): 21–25.
- Dzyhun L.P., Kudrinetska A.B., Duhan O.M. *Visnyk Natsionalnoho un-tu Lvivska politekhnika*, 2011, 70: 156–160. [Дзигун Л.П., Кудринетська А.В., Дуган О.М. Антимікробні властивості ксилотрофного базидіомицету *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill. *Вісн. нац. ун-ту "Львівська політехніка"*, 2011, 70: 156–160].
- Dzyhun L.P. *Naukovi visti NTUU KPI*, 2011, 3: 40–49. [Дзигун Л.П. Лікарський ксилотрофний базидіомицет *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill – перспективний об'єкт біотехнології. *Наук. вісн. НТУУ "КПІ"*, 2011, 3: 40–49].
- Falandysz J., Kunito T., Kubota R. Selected elements in Brown Birch Scaber Stalk *Leccinum scabrum*. *J. Environ. Sci. and Health.*, Pt A, 2007, 42: 2081–2088.
- Garnweidner E. *Mushrooms and Toadstools of Britain and Europe*, London: Harper Collins Publ., 1994, 255 pp.
- Giovannini I.S. *Cultivated basidiomycetes as a source of new products: In vitro cultivation development, – selection of strains resistant to Trichoderma viride, – search for new active compounds, – factors influencing plasticity in Grifola frondosa*: Thèse présentée ... Université de Neuchâtel, 2006, 210 pp.
- Grytsay R.V., Varbanets L.D. *Biotekhnolohiya*, 2011, 4(1): 41–59. [Грицай Р.В., Варбанець Л.Д. Ліпополісахариди грамнегативних бактерій: структурні особливості, біосинтез, застосування в біотехнології. *Біотехнологія*, 2011, 4(1): 41–59].
- Hall I.R., Stephenson S., Buchanan P., Wang Y., Cole A.L. *Edible and Poisonous Mushrooms of the World*, Portland: Timber Press, 2003, 371 pp.
- Hawksworth D.L. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*, 8th ed. Oxon, Wallingford: CAB International, 1995, 616 pp.

- Ivanova T.S., Bisko N.A., Barshtein V.Yu., Krupoderova T.A. *Problemy kharchuvannya*, 2010, 1–2: 42–47. [Иванова Т.С., Бисько Н.А., Барштейн В.Ю., Круподьорова Т.А. Биологично активні речовини грибів відділу *Basidiomycota*. *Пробл. харчування*, 2010, 1–2: 42–47].
- Johnson S.D., Jürgens A. Convergent evolution of carrion and faecal scent mimicry in fly-pollinated angiosperm flowers and a stinkhorn fungus. *South Afr. J. Bot.*, 2010, 76(4): 796–807.
- Kibby G. *Atlas gribov: Opredelitel vidov*, St. Petersburg: Amphora, 2009, 269 pp. [Кибби Дж. *Атлас грибов: Определитель видов*, СПб.: Амфора, 2009, 269 с.].
- Kosani M., Rankovic B.M., Dasic M. Antioxidant and antimicrobial properties of mushrooms. *Bulg. J. Agricult. Sci.*, 2013, 19(5): 1040–1046.
- Kouassi K.A., Kouadio E.J., Hubert K.K., Edmond D.A., Patrice K.L. Phenolic compounds, organic acid and antioxidant activity of *Lactarius subsericatus*, *Cantharellus platyphyllus* and *Amanita rubescens*, three edible ectomycorrhizal mushrooms from center of Côte d'Ivoire Eurasian. *J. Anal. Chem.*, 2016, 11(3): 127–139.
- Kozarski M.S., Klaus A.S., Nikšić M.P., Griensven L.J., Vrvic M.M., Jakovljević D.M. Polysaccharides of higher fungi: biological role, structure and antioxidative activity. *Hem. Ind.*, 2014, 68(3): 305–320.
- Kudryavets Ye., Lomberg M. In: *Naukovi zdobutky molodi – vyirishennyu problem kharchuvannya lyudstva u XXI stolitti: prohrama i materialy 80 mizhnar. nauk. konf. molodykh uchenykh, aspirantiv i studentiv*, Kyiv: NUKhT, 2014, part 1, pp. 620–622. [Кудрявещь Е., Ломберг М. Антимікробна активність вищих базидіальних грибів / *Наукові здобутки молоді – вирішенню проблем харчування людства у XXI столітті: програма і матеріали 80 міжнар. наук. конф. молодих учених, аспірантів і студентів (Київ, 10–11 квітня 2014 р.)*, Київ: НУХТ, 2014, ч. 1, с. 620–622].
- Kuka M., Cakste I., Galoburda R., Sabovics M. Chemical Composition of Latvian Wild Mushroom *Cantharellus cibarius*. In: *Proceed. of the 9th Baltic Conf. on Food Science and Technology, FOODBALT 2014*, Jelgata, Latvia, pp. 248–252.
- Kuka M., Cakste I. Bioactive compounds in Latvian wild edible mushroom *Boletus edulis*. In: *Proceed. of the 6th Baltic Conf. on Food Science and Technology, FOODBALT 2011*, Jelgata, Latvia, pp. 116–120.
- Leala A.R., Barrosa L., Barreira J., Martins A., Ferreira I. Antioxidant and bioactive compounds of two wild edible mushrooms from Northeast of Portugal: *Boletus porosporus* and *Boletus regius*. In: *1st Symp. on Medicinal Chemistry of University of Minho*, Braga Campus de Gualtar, 2013, p. 5.
- Marchenko M.M., Shmarakov I.A., Pasaylyuk M.V. *Voprosy pitaniya*, 2008, 77(6): 4–8. [Марченко М.М., Шмарак І.А., Пасайлюк М.В. Зависимость противоопухолевой резистентности крыс от обеспеченности их витамином А. *Вопр. питания*, 2008, 77(3): 4–8].
- Moliszewska E. Mushroom flavor. *Folia Biologica et Oecologica*, 2014, 10: 80–88.
- Pasaylyuk M.V. Bioloichno aktyvni rechovyny hrybiv. In: *Litopys pryrody*. Ed. Yu.P. Stefurak, Kosiv, 2015, vol. 12, pp. 200–212. [Пасайлюк М.В. Біологічно активні речовини грибів / *Літопис природи*. Відп. ред. Ю.П. Стефурак, Косів, 2015, т. 12, с. 200–212].
- Patel S., Goyal A. Recent developments in mushrooms as anti-cancer therapeutics: a review. *3Biotech*, 2012, 2: 1–15.
- Poedinok N.L. *Biotehnologicheskie osnovy intensyfikatsii kultivirovaniya sedobnykh i lekarstvennykh makromitsetov s pomoshchyu sveta nizkoy intensivnosti*: Dr. Sci. Diss. Abstract, Kiev, 38 pp. [Поєдинок Н.Л. *Биотехнологические основы интенсификации культивирования съедобных и лекарственных макромицетов с помощью света низкой интенсивности*: автореф. дис. ... д-ра биол. наук, Киев, 2015, 38 с.].
- Petrychuk Yu.V., Pasaylyuk M.V., Sukhomlyn M.M. In: *Roslynniy svit u Chervoniy knyzi Ukrainy: vprovadzheniya Hlobalnoi stratehii zberezhennya roslin: mat. III Mizhnar. nauk. konf.*, Lviv, 2014, pp. 231–234. [Петричук Ю.В., Пасайлюк М.В., Сухомлин М.М. Збереження рідкісних видів грибів. Технологія *re situ* / *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: мат. III Міжнарод. наук. конф. (Львів, 4–7 червня 2014 р.)*, Львів, 2014, с. 231–234].
- Sadovnikov N.V., Pridybaylo N.D., Vereshchak N.A., Zaslono A.S. *Obschie i spetsialnye metody issledovaniya krovi ptits promyshlennykh krossov*, Ekaterinburg; St. Petersburg: Uralskaya GSKhA, NPP AVIVAK, 2009, 85 pp. [Садовников Н.В., Придыбайло Н.Д.; Верещак Н.А., Заслонов А.С. *Общие и специальные методы исследования крови птиц промышленных кроссов*, Екатеринбург; СПб.: Урал. ГСХА, НПП АВИВАК, 2009, 85 с.].
- Solomko E.F. Pishchevaya tsennost i lekarstvennye svoystva kultiviruemykh bazidialnykh makromitsetov. In: *Biologicheskie osobennosti lekarstvennykh makromitsetov v culture: Sbornik nauch. trudov (Biological features of medicinal macromycetes in the culture: Digest of scientific works in two volumes)*. Ed. S.P. Wasser, Kiev: Alterpress, 2011, vol. 1, pp. 5–82. [Соломко Э.Ф. Пищевая ценность и лекарственные свойства культивируемых базидиальных макромицетов / *Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре: Сб. науч. трудов*. Под ред. С.П. Вассера, Киев: Альтерпресс, 2011, т. 1, с. 5–82].
- Stijve T. Close encounters with *Clathrus ruber*, the latticed stinkhorn. *Austral. Mycol. Newsletter*, 1997, 16: 11–15.
- Strugała P., Bieniek K., Sobczyk K., Rutkowska-Nowacka P., Grzywnowicz K. Can you become an allergy-man during a mushrooming? In: *Youth and Progress of Biology: Abstracts of the VII Int. sci. conf. of students and postgraduate students (Молодь і поступ біології: зб. тез VII Міжнар. наук. конф. студентів і аспірантів (Львів, 5–8 квітня 2011 р.)*, Lviv, 2011, p. 412. .
- Suprun S.M., Donchenko H.V., Parhomenko Yu.M., Kharkevich E.S., Kurchenko I.N., Aretinskaya T.B., Stepanenko S.P., Kravchenko O.A. *Factory eksperimentalnoi evolyutsii orhanizmv*, 2014, 15: 242–246. [Супрун С.М., Донченко Г.В., Пархоменко Ю.М., Харкевич Е.С., Курченко І.Н., Аретинська Т.Б., Степаненко С.П.,

- Кравченко О.А. Лечебно-профилактические свойства цинксодержащей витаминно-протеиновой добавки. *Факторы эксперим. эвол. организмов*, 2014, 15: 242–246].
- Vahidi H., Kobarfard F., Namjoyan F. Effect of cultivation conditions on growth and antifungal activity of *Mycena leptocephala*. *Afr. J. Biotech.*, 2004, 3(11): 606–609.
- Wang D., Sun S.Q., Wu W.Z., Yang S.L., Tan J.M. Characterization of a water-soluble polysaccharide from *Boletus edulis* and its antitumor and immunomodulatory activities on renal cancer in mice. *Carbohydrate Polymers*, 2014, 105(25): 127–134.
- Wang J.C., Hu S.H., Su C.H., Lee T.M. Antitumor and immunogen handing activities of polysaccharide from culture broth of *Hericium* spp. Kaohsiung. *J. Med. Sci.*, 2001, 17: 461.
- Wasser S.P. Medicinal mushrooms as a source of antitumor and immunomodulating polysaccharides. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2002, 60: 258–274.
- Woodward A., Kell D. On the relationship between the non-linear dielectric properties and respiratory activity of the obligately aerobic bacterium *Micrococcus luteus*. *Bioelectrochem. and Bioenerget.*, 1991, 26: 423–439.
- Yang S.P., Xu J., Yue J.M. Sterols from the fungus *Catathelasma imperiale*. *Chinese J. Chem.*, 2003, 21(10): 1390–1394.
- Yansen P. *Vse o gribakh*, SZKEO: Kristall, 2004, 161 pp. [Янсен П. *Все о грибах*, СЗКЭО: Кристалл, 2004, 161 с.].
- Zavodovskiy P.G. *Afilloforoidnye griby Vodlozerya*, Petrozavodsk: Petrozavod. gos. un-t, 2011, 68 pp. [Заводовский П.Г. *Афиллофоридные грибы Водлозерья*, Петрозаводск: Петрозавод. гос. ун-т, 2011, 68 с.].
- Zerova M.Ya., Radzievskiy G.G., Shevchenko S.V. *Vyznachnyk hrybiv Ukrainy. Bazydiomitsety. Knyha 1. Ekzobazydialni, Afilloforalni, Kantarelalni (Handbook of the Fungi of Ukraine. Basidiomycetes. Book 1. Exobasidiales, Aphyllophorales, Cantharellales)*, Kyiv: Naukova Dumka, 1972, vol. 5, 240 pp. [Зерова М.Я., Радзівський Г.Г., Шевченко С.В. *Визначник грибів України. Базидіоміцети. Кн. 1. Екзобазидіальні, Афілофоральні, Кантарелальні*, Київ: Наук. думка, 1972, т. 5, 240 с.].
- Zerova M.Ya., Sosin P.Ye., Rozhenko G.L. *Vyznachnyk hrybiv Ukrainy. Bazydiomitsety. Knyha 2. Boletalni, strobilomitsetalni, trikholomatalni, entolomatalni, rusulalni, agarikalni, gasteromitsety (Handbook of the Fungi of Ukraine. Basidiomycetes. Book 2. Boletales, Strobilomycetales, Tricholomatales, Entolomatales, Russulales, Agaricales, Gasteromycetes)*, Kyiv: Naukova Dumka, 1979, 565 pp. [Зерова М.Я., Сосін П.Є., Роженко Г.Л. *Визначник грибів України. Базидіоміцети. Кн. 2. Болетальні, стробіломіцетальні, трихоломатальні, ентоломатальні, русуляльні, агарикальні, гастероміцети*, Київ: Наук. думка, 1979, 565 с.].
- Zhang G., Zeng X., Li C., Li J., Huang Y., Han L., Wei J.A., Huang H. Inhibition of urinary bladder carcinogenesis by aqueous extract of sclerotia of *Polyporus umbellatus* fries and polyporus polysaccharide. *Amer. J. Chin. Med.*, 2011, 39(1): 135–144.
- Zjawiony J.K. Biologically active compounds from *Aphyllophorales (Polypore) fungi*. *J. Nat. Prod.*, 2004, 67: 300–310.
- Рекомендує до друку
В.П. Гайова
- Надійшла 30.06.2016
- Пасайлюк М.В. **Бактерицидні властивості деяких макроміцетів**. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(1): 16–25.
- Національний природний парк "Гуцульщина"
вул. Дружби, 84, м. Косів, Івано-Франківська обл.
78600, Україна
- Встановлено, що бактерицидні властивості спиртових настоянок і водних настоїв плодових тіл макроміцетів є видоспецифічними, не залежать від трофічної приналежності грибів, їхньої харчової цінності, таксономічного положення. Найвищі показники затримки росту тест-культур продемонстрували настої *Boletus regius*, *Cantharellus cibarius*, *Catathelasma imperiale*, *Laetiporus sulphureus*, *Mycena leptocephala*, *Polyporus umbellatus*, *Russula rosea* і настоянка *M. leptocephala*. Бактерицидні властивості водних настоїв і спиртових настоянок грибів одного виду відрізнялися за ступенем інгібуючої дії, причому водні настої виявилися ефективнішими.
- Ключові слова:** макроміцети, фунгітерапія, водні настої, спиртові настоянки, трофічна приналежність
- Пасайлюк М.В. **Бактерицидные свойства некоторых макроміцетов**. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(1): 16–25.
- Национальный природный парк "Гуцульщина"
ул. Дружбы, 84, г. Косов, Ивано-Франковская обл.,
78600, Украина
- Установлено, что бактерицидные свойства спиртовых настоек и водных настоев плодовых тел макроміцетов являются видоспецифическими, не зависят от трофической принадлежности грибов, их пищевой ценности, таксономического положения. Самые высокие показатели задержки роста тест-культур продемонстрировали настои *Boletus regius*, *Cantharellus cibarius*, *Catathelasma imperiale*, *Laetiporus sulphureus*, *Mycena leptocephala*, *Polyporus umbellatus*, *Russula rosea* и настойка *M. leptocephala*. Бактерицидные свойства водных настоев и спиртовых настоек грибов одного вида отличались степенью ингибирующего действия, причем более эффективными оказались водные настои.
- Ключевые слова:** макроміцети, фунгітерапія, водные настои, спиртовые настойки, трофическая принадлежность



Еколого-ценотична диференціація рідкісних видів рослин зональних екосистем басейну річки Ворскли

Олена М. БАЙРАК¹, Інна Є. ШАПАРЕНКО², Ірина А. КОРОТЧЕНКО³

¹Державна екологічна академія післядипломної освіти та управління Міністерства екології та природних ресурсів України
вул. Митрополита Василя Липківського, 35, корп. 2, Київ 03035, Україна
elena-bayrak@mail.ru

²Полтавський національний педагогічний університет ім. В.Г. Короленка
вул. Остроградського, 2, Полтава 36004, Україна
inna.schaparenko@yandex.ua

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

Bayrak O.M.¹, Shaparenko I.Ye.², Korotchenko I.A.³ **The ecological-cenotic differentiation of rare plant species in zonal ecosystems of the Vorskla River basin.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 26–34.

¹State Environmental Academy of Postgraduate Education and Management
35, Metropolitan Bishop Vasyl Lypkivskiy Str., build. 2, Kyiv 03035, Ukraine

²V. Korolenko Poltava National Pedagogical University
2, Ostrogradskiy Str., Poltava 36004, Ukraine

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

Abstract. The ecological-cenotic characteristics of rare species of plants in deciduous forests (56 species) and meadow steppes (78 species) in the Vorskla River basin are provided. The forest species belong to 5 associations, 4 unions of *Carpino-Fagetea* class, the steppe ones – to 18 associations, 5 unions of *Festuco-Brometea* class. It is detected that most of the rare species grow in cenoses of unions *Scillo sibericae-Quercion roboris* (26 species, as. *Stellario holostea-Aceretum platanoidis*) and *Carpinion betuli* (22 species, as. *Galeobdolon lutei-Carpinetum*), which are characterized by optimal edaphic conditions. Zoologically the most valuable among steppe cenoses are associations of unions *Festucion valesiacaе* (40 species) and *Fragario viridis-Trifolion montani* (37 species), which are located in xerophytic ecotopes with high carbonate percentage. Among rare plants of *Astragalo-Stipion* union, a significant part of the species on their range borders has been noticed (12 from 32 species). The indicators of edaphic and climate factors of phytocenoses were also analyzed. Limiting factors for distribution of the rare forest and steppe plant species are reported.

Keywords: rare species, environmental factors, zonal ecosystems, synphytoindication, Vorskla River basin

Вступ

В умовах антропогенної трансформації та фрагментації рослинного покриву України науково обґрунтованим є використання басейнового підходу для забезпечення цілісності охорони природних екосистем у національній та регіональній екомережах як осередків біорізноманітності та рідкісних видів.

Територія басейну р. Ворскла (далі – БВ), яка є лівою притокою Дніпра, розташована у Лісостеповій зоні, її північна частина – у межах

Середньоросійської височини та її відрогів, центральна – Полтавської рівнини, південна – Придніпровської низовини. Площа БВ становить 14700 км², зокрема в Україні – 12590 км² (у межах Сумської, Харківської та Полтавської обл.), у Російській Федерації – 2001 км² (Белгородська обл.). У південно-східній частині БВ проходить межа із Степовою зоною. Розораність території БВ складає 76%. Зональні екосистеми займають найменші площі: широколистяні ліси (ШЛ) – до 1,5%, залишки лучних степів (ЛСт) на схилах балок і річкових долин – до 1% площі природної рослинності. Впродовж останніх 25 років у приворсклянських

© О.М. БАЙРАК, І.Є. ШАПАРЕНКО, І.А. КОРОТЧЕНКО, 2017

лісах і степах було виявлено чимало рідкісних видів рослин у межах Полтавської (Vajrak, Stetsjuk, 2005), Сумської (Zarovidni skarby..., 2001) та Белгородської (Krasnaya knyga..., 2004) областей.

Нами складено список рідкісних рослин зональних екосистем БВ на основі оригінальних досліджень, літературних і гербарних даних, який включає 134 види (56 видів ШЛ, 78 – ЛСт). До рідкісних видів віднесено рослини, які мають різний охоронний статус: з Червоного списку МСОП (2013) – 3 види, Європейського Червоного списку (2011) – 20, Додатку II Конвенції СІТЕС – 10, Додатку I Бернської конвенції – 4, Червоної книги РФ – 12, Червоної книги України – 31, до списку рідкісних видів Белгородської обл. – 55 видів (36 степових, 19 – лісових), Харківської – 57 (40/16), Сумської – 46 (26/20) та Полтавської – 65 (43/22) видів (Vajrak, Shaparenko, 2014).

Для з'ясування причин рідкісності лісових і степових рослин важливим є вивчення їхніх еколого-ценотичних особливостей. Це в свою чергу дає змогу врахувати весь спектр екологічних чинників для встановлення закономірностей поширення рідкісних видів, з'ясувати показники екологічних амплітуд та оптимальні умови їхнього існування з метою забезпечення подальшої охорони.

Тому завданням дослідження було з'ясувати особливості еколого-ценотичної диференціації рідкісних видів рослин зональних екосистем на території басейну р. Ворскла.

Матеріали та методи

В основу роботи покладені матеріали польових досліджень, проведених авторами впродовж 2008–2014 рр. на території БВ у різних частинах її течії (Белгородська обл. Російської Федерації, Сумська та Полтавська обл. України). Фітоценотична характеристика рослинних угруповань, в яких ростуть рідкісні види, здійснена на основі 326 повних геоботанічних описів. Для побудови синтаксономічної схеми рослинності застосовано пакет програм FICEN 2 (Kosman et al., 1991; Sirenko, 1996). Для ідентифікації виділених синтаксонів використовували роботи українських фітоценологів (Korotchenko, Didukh, 1997; Vajrak, 1998a; Solomakha, 2008; Onyshchenko, 2009). Номенклатура синтаксонів лісової рослинності наводиться за роботою В.А. Онищенко (Onyshchenko, 2009), а степової рослинності за роботою І.А. Коротченко й Я.П. Дідуха (Korotchenko, Didukh, 1997) зі

змінами. Аналіз екологічних умов місцезростань раритетних видів проводили методом синфітоіндикації із застосуванням уніфікованих фітоіндикаційних шкал (Didukh, Plyuta, 1994; Didukh, 2011). Розрахунок бальних показників провідних екологічних факторів здійснювали за допомогою програми ECODID на основі виконаних геоботанічних описів. Усього проаналізовано дев'ять екологічних факторів: кислотність ґрунту (*Rc*), сольовий режим (*Sl*), вміст азоту в ґрунті (*Nt*), вміст карбонатів (*Ca*), вологість ґрунту (*Hd*), терморежим (*Tm*), континентальність (*Kn*), омбро- (*Om*) та кріорежими (*Cr*). Назви видів рослин подано за таксономічним зведенням (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Результати та обговорення

Досліджені рідкісні види широколистяних лісів БВ ростуть у п'яти асоціаціях, які належать до чотирьох союзів порядку *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski 1928 класу *Carpino-Fagetea* Passarge et G. Hofmann 1968.

Найбільш поширеними на досліджуваній території є угруповання союзу *Scillo sibericae-Quercion roboris* Onyshchenko 2009, які включають типові для Лівобережного Лісостепу кленово-липово-дубові ліси. Саме у складі двох асоціацій цих угруповань виявлено найбільшу кількість раритетних видів. Провідну позицію за кількістю рідкісних видів рослин займає асоціація *Stellario holosteae-Aceretum platanoidis* Vajrak 1996 em Onyshchenko et Sidenko 2002 – 26 видів, які є типовими представниками неморального ядра, зокрема *Actaea spicata* L., *Allium ursinum* L., *Campanula persicifolia* L., *Corydalis marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Hepatica nobilis* Schreb., *Lactuca quercina* L., *Vinca minor* L. та ін. Ці ж види притаманні й субасоціації *Stellario holosteae-Aceretum platanoidis caricetosum pilosae* Onyshchenko 2009. Значно менше рідкісних видів (3) відмічено у складі угруповань асоціації *Tulipo quercetorum-Quercetum roboris* Onyshchenko 2009: *Dentaria quinquefolia* M. Bieb., *Scilla siberica* Haw., *Tulipa quercetorum* Klokov & Zoz.

Друге місце за чисельністю (22 види) раритетна фракція має в ценозах асоціації *Galeobdolon lutei-Carpinetum* Shevchuk et al. 1996 em Onyshchenko et Sidenko 2002 (союз *Carpinion betuli* Issler 1931). Ці угруповання репрезентують грабово-дубові ліси, що спорадично поширені в регіоні досліджень, на

Таблиця 1. Синфітоіндикаційні показники екологічних факторів місцезростань рідкісних видів рослин лісових екосистем басейну р. Ворскла

Table 1. Synphytoindication indices of ecological factors for habitats of rare plants in forest ecosystems of the Vorskla River basin

Союз	Кількість видів	Екологічні фактори / їхні амплітуди в балах								
		<i>Rc</i>	<i>Sl</i>	<i>Nt</i>	<i>Ca</i>	<i>Hd</i>	<i>Tm</i>	<i>Kn</i>	<i>Om</i>	<i>Cr</i>
<i>Scillo sibericae-Quercion roboris</i>	27	7,7–8,6	6,3–6,7	5,8–7,1	5,3–7,3	11,3–12,2	8,6–9,4	7,8–9,0	7,6–8,3	7,6–9,0
<i>Alno-Ulmion</i>	7	7,9–8,4	6,4–6,6	6,5–7,2	6,3–6,5	11,9–12,2	8,5–9,0	8,0–8,7	7,9–8,1	8,1–8,8
<i>Carpinion betuli</i>	22	7,9–8,4	6,4–6,6	6,3–7,0	5,8–6,4	11,8–12,1	8,6–9,1	7,9–8,3	7,8–8,1	8,2–9,0
<i>Quercu roboris-Tilion cordatae</i>	9	7,9–8,5	6,4–6,6	6,2–7,0	6,1–7,4	11,2–11,7	8,6–9,4	7,8–9,0	7,6–8,2	7,7–9,0

незначних площах, оскільки співдомінантом у них є центрально-європейський вид *Carpinus betulus* L., який по долині р. Ворскла має південно-східну межу свого ареалу (Ivaschin et al., 1988). Згідно з оригінальними даними у складі цієї асоціації відмічено такі рідкісні види: *Cerasus avium* (L.) Moench, *Carpinus betulus*, *Convallaria majalis* L., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Dentaria bulbifera* L., *D. quinquefolia*, *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Scilla siberica*, *Tulipa quercetorum*, *Corydalis cava* (L.) Schweigg. & Korte, *Scrophularia vernalis* L., *Vinca minor*.

Значно меншу кількість рідкісних видів рослин (9 видів) виявлено в угрупованнях асоціації *Aegonycho-Quercetum robori* Bajrak 1996 (союз *Quercu roboris-Tilion cordatae* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015), які мають обмежене поширення у лісах південної та середньої частини БВ. Такі види, як *Aconitum nemorosum* M. Vieb. ex Rechb., *Aegonychon purpureocaeruleum* (L.) Holub, є діагностичними для даної асоціації, деякі інші трапляються в складі інших синтаксонів (зокрема, *Fritillaria ruthenica*, *Campanula persicifolia* та ін.).

У ценозах союзу *Alno-Ulmion* Вг.-ВІ. et Тх. 1943, до якого належать перезволожені широколистяні ліси, відмічено 7 рідкісних видів в угрупованнях однієї асоціації *Ficario-Ulmetum minoris* Knapp 1942 em. J. Matuszkiewicz 1976: *Allium ursinum*, *Convallaria majalis*, *Corydalis marschalliana*, *Dentaria bulbifera*, *D. quinquefolia*, *Scilla siberica* та *Listera ovata* (L.) R. Вг.

Аналіз показників едафічних і кліматичних факторів дозволяє встановити особливості поширення рідкісних видів рослин у зональних лісах на території БВ. За даними фітоіндикації встановлено екологічні фактори широколистяних лісів, у ценозах яких ростуть рідкісні види рослин (табл. 1).

Найбільшою амплітудою (2 бала) відрізняється вміст карбонатів, який має максимальні показники на верхівках схилів правого корінного берега. Цей показник (*Ca* – 5,3–7,3) є дещо вищим порів-

няно із даними для території Лівобережного Придніпров'я (*Ca* – 5,2–6,6 бала) (Вайрак, 1998b). Значні амплітуди вмісту азоту (*Nt* – 1,5 бала) і кислотності (*Rc* – 0,9 бала) обумовлені як природними, так і антропогенними чинниками.

Найчастіше їхній підвищений вміст у ґрунті є наслідком антропогенного впливу (рубки, випас, посилена рекреація), що викликає збіднення флористичного складу угруповань та випадання типового ядра неморальних видів, зокрема й рідкісних.

Більш сталим едафічним показником для широколистянолісових ценозів регіону досліджень є вологість (амплітуда 11,2–12,2 бала) та трофність ґрунтів (6,3–6,7 бала). Останній фактор має найменшу амплітуду і є лімітуючим для поширення широколистянолісових екосистем у межах Лівобережного Лісостепу України, зокрема на території БВ.

Серед кліматичних факторів більшою амплітудою відрізняються морозність (*Cr* – 1,5 бала) та континентальність (*Kn* – 1,2) клімату, дещо меншою – терморезим (*Tm* – 0,9) і омброрезим (*Om* – 0,7 бала).

Варіювання значень провідних показників едафічного режиму визначає синтаксономічні межі (для флористичної класифікації) і загалом ценотичний ряд для рідкісних видів регіону. Саме тому градієнти всіх факторів угруповань асоціації *Stellario holosteaе-Aceretum platanoidis*, що наближені до загальних для широколистяних лісів регіону досліджень (найбільші амплітуди усіх факторів), обумовлюють, з одного боку, її найбільше поширення на території БВ, з іншого, – наявність у ній майже 50% рідкісних видів рослин.

Значно менші амплітуди едафічних і кліматичних факторів характерні для асоціації *Galeobdolone lutei-Carpinetum*, вони обумовлюють локальне поширення її угруповань (здебільшого середня течія Ворскли) і високу концентрацію реліктових та погранично-ареальних видів рослин. В умовах

Таблиця 2. Синфітоіндикаційні показники екологічних факторів місцезростань рідкісних видів рослин степових екосистем басейну р. Ворскла

Table 2. Synphytoindication indices of ecological factors for habitats of rare plants in steppe ecosystems of the Vorskla River basin

Союз	Кількість видів	Екологічні фактори / їхні амплітуди в балах								
		<i>Rc</i>	<i>Sl</i>	<i>Nt</i>	<i>Ca</i>	<i>Hd</i>	<i>Tm</i>	<i>Kn</i>	<i>Om</i>	<i>Cr</i>
<i>Astragalo-Stipion</i>	32	8,5–9,1	8,0–8,8	4,1–5,2	8,6–9,6	7,3–8,9	8,6–9,4	9,2–10,7	6,4–7,3	7,6–8,3
<i>Fragario viridis-Trifolion montani</i>	37	7,8–9,1	7,2–8,7	4,6–5,5	6,9–9,3	7,9–10,3	8,0–9,2	7,9–9,8	6,1–7,9	6,3–8,7
<i>Festucion valesiacae</i>	40	7,9–8,9	7,2–8,8	3,5–5,3	8,4–9,7	7,1–9,5	7,8–9,4	8,4–10,9	6,2–7,5	7,4–8,4
<i>Artemisio marschalliani-Elytrigion intermediae</i>	11	8,3–8,9	7,6–8,2	4,6–5,3	8,7–9,4	8,5–9,6	8,7–9,1	9,1–9,6	7,1–7,5	7,6–8,3
<i>Artemisio-Kochion prostratae</i>	15	8,5–9,1	8,4–9,0	4,4–5,0	9,0–9,4	7,2–8,1	8,6–9,2	9,5–10,4	5,9–6,9	7,5–8,5

малих амплітуд провідних екологічних факторів при найвищих показниках вологості ґрунту (11,9–12,2 бала) ростуть рідкісні види у складі асоціації *Ficario-Ulmetum minoris*.

Вузька ценотична приуроченість (ростуть в угрупованнях однієї асоціації) характерна для восьми лісових рідкісних видів (*Actaea spicata*, *Aconitum nemorosum*, *Aegonychon purpureocaeruleum*, *Corydalis cava*, *Hepatica nobilis*, *Scrophularia vernalis*, *Lactuca quercina*, *Paris quadrifolia* L.). Провідними факторами, які зумовлюють їхнє поширення, є вологість і карбонатність ґрунту. Вісім видів ростуть у складі угруповань двох асоціацій (*Allium ursinum*, *Corydalis marschalliana*, *Campanula persicifolia*, *C. trachelium* L., *Cystopteris fragilis*, *Cerasus avium*, *Epipactis helleborine* та *Tulipa quercetorum*). *Vinca minor* є домінантом у трьох асоціаціях, *Dentaria bulbifera* та *D. quinquefolia* – у чотирьох. Ценотична варіабельність рідкісного виду прямопропорційно корелює зі значеннями амплітуди показників едафічних факторів: чим ширша амплітуда – тим більший ценотичний ряд. Так, *Scilla siberica* є домінантом весняних синузій у всіх чотирьох асоціаціях, *Convallaria majalis* – асектатором усіх асоціацій.

Отримані дані фітоіндикації едафічних факторів пояснюють обмежене поширення деяких лісових видів. Зокрема, *Aconitum nemorosum* росте за умов мінімальної для широколистяних лісів вологості (11,2 бала) при підвищеній карбонатності (7,0), тому надає перевагу узліссям у верхній частині схилів. Більш посушливі умови (*Hd* – 11,3–11,7 бала), на відміну від більшості неморальних видів, є оптимальними для середземноморського виду *Aegonychon purpureocaeruleum*. *Actaea spicata* зростає за умов високої вологості (12 балів) при низькій карбонатності (5,4 бала). Єдине місцезнаходження *Scrophularia vernalis* виявлено в умовах високої вологості (*Hd* – 12,2 бала) при максимальних зна-

ченнях для асоціації *Galeobdolo lutei-Carpinetum* інших едафічних факторів, зокрема *Ca* – 6,4; *Nt* – 6,7; *Rc* – 8,3 бала.

Аналізуючи поширення рідкісних видів у пониззі Ворскли, середній та верхній течії, ми встановили, що 45% рідкісних видів є спільними для всіх частин території. Проте є низка видів, які ростуть лише в певній частині регіону дослідження. Тільки в північній частині БВ (територія РФ) відмічено чотири види (*Hepatica nobilis*, *Stellaria nemorum* L., *Adenophora lilifolia* (L.) Ledeb. ex A. DC., *Festuca altissima* All.). У центральній частині (середня течія) єдине місцезнаходження мають п'ять видів: *Digitalis grandiflora* Mill., *Campanula cervicaria* L., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *Scrophularia vernalis* та *Securigera elegans* (Pančić) Lassen. Виключно в пониззі Ворскли відмічено місцезнаходження *Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem.

Зональні лучні степи території БВ репрезентують ценози, які об'єднує клас *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tüxen ex Soó 1947. Рідкісні степові види виявлені у складі 18 асоціацій 5 союзів.

Основним лімітуючим фактором поширення степових фітоценозів по відношенню до лісових є дефіцит вологи. Серед природної рослинності БВ степові ценози займають найменші площі, що обумовлено особливостями екологічного режиму, який є сприятливим нині для розвитку степової рослинності лише на схилах балок та річкових долин. Показники екологічних факторів місцезростань рідкісних степових видів БВ наведено в табл. 2.

Провідними факторами, які зумовлюють поширення рідкісних степових видів рослин, є едафічні, які обумовлюють ценотичну та флористичну диференціацію степових ценозів досліджуваної території, зокрема вологість (*Hd* – 7,3–10,3 бала) та вміст карбонатів (*Ca* – 7,0–9,7) у ґрунті. Порівня-

но із степами Лівобережного Придніпров'я досліджені степи характеризуються більшим градієнтом вологості (у межах ЛП *Hd* – 7,2–9,6) та підвищеним вмістом карбонатів у ґрунті (у межах ЛП *Ca* – 6,4–9,4). Особливостями чорноземів, на яких формується степова рослинність у регіоні, є незначні градієнти показників вмісту мінерального азоту (*Nt* – 4,2–5,5 бала), кислотності (*Rc* – 7,8–9,1) та помірне засолення (*Sl* – 7,3–9,0 бала).

Суттєву роль у поширенні ксерофітних ценозів на території БВ відіграють кліматичні фактори: континентальність клімату та терморежим, показники яких збільшуються з півночі на південь (*Kn* – 7,4–10,7, *Tm* – 6,9–9,4).

Найчисленніша раритетна фракція степових видів (37 і 40 видів відповідно) виявлена в угрупованнях союзів *Fragario viridis-Trifolium montani* Korotchenko et Didukh 1997 (5 асоціацій) та *Festucion valesiacaе* Klika 1931 (6 асоціацій), які репрезентують типові різнотравно-злакові лучні степи регіону досліджень.

Найвищою соціологічною цінністю відрізняються асоціації *Salvio nemorosae-Festucetum valesiacaе* Korotchenko et Didukh 1997 та *Festuco valesiacaе-Stipetum capillataе* Sillinger 1930 (союз *Festucion valesiacaе*), флористично багаті угруповання яких формуються на вологих чорноземних ґрунтах. У їхньому складі виявлено відповідно 29 і 27 раритетних видів, серед яких обмежене поширення мають погранично-ареальні (*Adonis volgensis* Steven ex DC, *Astragalus dolichophyllus* Pall., *Bellevaia sarmatica* (Pall. ex Georgi) Woronow, *Caragana frutex* (L.) K. Koch, *Jurinea multiflora* (L.) V. Fedtsch., *Linum perenne* L.) та інші степові (*Linum flavum* L., *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Ornithogalum kochii* Parl., *Inula ensifolia* L.). Слід відмітити, що переважна більшість рідкісних видів у складі вказаних та інших асоціацій є асектаторами і здебільшого утворюють малочисельні популяції.

В угрупованнях асоціацій *Plantagini stepposae-Stipetum pulcherrimae* V. Sl. 1995, *Bothriochloetum ischaemii* (Krist. 1937) I. Pop 1977 та *Melico transsylvanici-Stipetum capillataе* Korotchenko et Fitsailo 2003, які мають обмежене поширення в південній та південно-східній частині регіону, виявлено по 11 рідкісних видів (у перших двох), у третій – 14 видів. У ценозах вказаних синтаксонів виявлено чисельні популяції *Galatella villosa* (L.) Rchb. f., *Caragana frutex*, *Stipa pulcherrima* K. Koch, *Centaurea orientalis* L. – перша асоціація; *Astragalus*

dolichophyllus, *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Hyacinthella leucophaea* (K. Koch) Schur – друга асоціація; *Centaurea sumensis* Kalen., *C. orientalis*, *Linum perenne*, *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss., *Vinca herbacea* Waldst. & Kit. – третя асоціація. Раритетна група субасоціації *Festuco valesiacaе-Stipetum capillataе caricetosum praecocis* Korotchenko et Fitsailo 2003 включає 16 видів, серед яких домінантом є *Stipa capillata* L., співдомінантом – *Galatella linosyris* (L.) Rchb. f., асектаторами – *Astragalus dasyanthus* Pall., *Centaurea sumensis*, *Hyacinthella leucophaea*, *Linum flavum*, *Oxytropis pilosa*.

На еколого-флористичну диференціацію угруповань союзу *Festucion valesiacaе*, які здебільшого формуються на схилах південної експозиції та на їхніх верхівках у регіоні досліджень, вказують показники едафічних факторів: *Hd* – 7,1–9,5 бала, досить високий вміст карбонатів (*Ca* – 8,4–9,7, середнє значення 9,1) при значному вмісті мінеральних речовин (*Sl* – 7,2–8,8) та кислотності ґрунтів (*Rc* – 7,9–8,9), низьких значеннях *Nt* – 3,5–5,3 бала (середнє значення 4,4).

Половину видів раритетної фракції виявлено в угрупованнях союзу *Fragario viridis-Trifolium montani*, асоціації якого відрізняються від попереднього ширшою амплітудою вологості ґрунту, меншим вмістом карбонатів (середній показник 8,2 бала), підвищенням *Nt* (5,0 бала). Тому його асоціації утворюють екологічний ряд із різними показниками вологості. Найвищими показниками вологості відрізняється асоціація *Betonico officinalis-Trifolietum montani* Popova in Popova et al. 1986 (*Hd* – 9,1–10,2 бала), у складі якої виявлено 15 рідкісних мезофітних і ксеромезофітних видів (*Adonis vernalis* L., *Linum austriacum* L., *Lathyrus pannonicus* (Jacq.) Garcke, *Salvia betonicifolia* Etl. та ін.). Її угруповання займають плескатіші ділянки при основі схилів і трапляються спорадично в центральній частині території БВ. Асоціації *Salvio pratensis-Poetum angustifoliaе* Korotchenko et Didukh 1997 (18 видів) та *Thymo marschalliani-Caricetum praecocis* Korotchenko et Didukh 1997 (16 видів) характеризуються більшою варіабельністю показників вологості ґрунту в бік ксерофітизації (*Hd* – 7,9–9,3 бала), тому залежно від експозиції схилу на вологіших ділянках ростуть мезофітні види (*Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.) Spreng., *Crocus reticulatus* Steven ex Adams, *Clematis integrifolia* L., *Muscari neglectum* Guss. ex Ten., *Ornithogalum kochii*, *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill.), в умовах показників

Hd до 9 балів – мезоксерофітні та ксерофітні види (*Hyacinthella leucophaea*, *Astragalus dolichophyllus*, *Jurinea arachnoidea* Bunge та ін.). Найксерофітніші умови відмічені для угруповань асоціацій *Veronico austriacae-Chamaecytisetum austriaci* Korotchenko et Didukh 1997 (*Hd* – 8,1–9,3) та *Medicago romanicae-Poetum angustifoliae* (*Hd* – 8,2–9,0). Саме тому їхня раритетна складова (відповідно 17 і 12 видів) включає мезофітні, мезоксерофітні та ксерофітні види, зокрема *Centaurea orientalis*, *Iris pumila* L., *Bellevalia sarmatica*, *Astragalus dolichophyllus*. Два останніх види саме у складі асоціації *Veronico austriacae-Chamaecytisetum austriaci* мають найпівнічніше місцезнаходження (балка на правому березі р. Ворскла уздовж притоки р. Полузір'я).

В умовах дещо нижчого показника вологості (*Hd* – 8,5–9,6) та підвищеного вмісту карбонатів (*Ca* – 8,7–9,4) менш чисельна раритетна група (11 видів) виявлена у складі асоціації *Astragalo dasyanthi-Elytrigietum intermediae* Korotchenko et Didukh 1997 (союз *Artemisio marschalliani-Elytrigion intermediae* Korotchenko et Didukh 1997), угруповання якої в регіоні дослідження поширені переважно на крутих лесових схилах різної експозиції. Раритетна складова цих ценозів представлена такими видами, як *Astragalus dasyanthus*, *Adonis vernalis*, *Centaurea sumensis*, *Linum flavum*, *Muscari neglectum*, *Stipa capillata* та ін.

Слід відмітити, що ценози союзів *Fragario viridis-Trifolion montani* та *Festucion valesiacae* у межах регіону досліджень характеризуються не тільки ценотичною варіабельністю, а й мають найбільше поширення на території БВ. Угруповання союзу *Astragalo-Stipion* (4 асоціації) дещо поступаються двом попереднім союзам за кількістю видів раритетної групи (32) при локальному поширенні в південній та південно-східній частині території та відрізняються ксерофітнішими умовами (*Hd* – 7,3–8,9) та підвищенням показників карбонатності ґрунту (*Ca* – 8,6–9,6). Ковиліві ценози *Stipetum lessingianaе* Соф 1948 займають екологію з найменшими показниками вологості (*Hd* – 7,3–8,3), *Stipetum pennatae* R. Jovanovic 1957 (*Hd* – 7,5–8,5) при високих значеннях карбонатності (відповідно *Ca* – 9,2–9,5; 9,0–9,5). Їхня раритетна група включає по 16 видів. Угруповання асоціації *Stipetum lessingianaе* флористично збіднені порівняно з іншими асоціаціями цього союзу та синтаксонами лучних степів. Вони є місцем зростання чисельних популяцій ксерофітних погранично-

ареальних видів, які визначають їхню флористичну специфіку (*Astragalus pubiflorus* DC., *Bellevalia sarmatica*, *Caragana frutex*, *Hyacinthella leucophaea*, *Iris pumila*, *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr. та ін.). Ценози асоціації *Stipetum pennatae* в досліджуваному регіоні характеризуються низькими показниками *Nt* (4,5–4,7 бала). Раритетна група включає види, які трапляються і в інших асоціаціях цього союзу (*Anemone sylvestris* L., *Centaurea orientalis*, *Iris pumila*, *Linum perenne* та ін.). Особливістю асоціації *Vinco herbaceae-Caraganetum fruticis* Korotchenko et Didukh 1997 та *Thymo marschalliani-Crinitarietum villosae* Korotchenko et Didukh 1997, які займають ксерофітні екологічні верхівки схилів балок та річкових долин, є значна участь погранично-ареальних видів, що перебувають на північній межі свого поширення: *Amygdalus nana* L., *Adonis volgensis*, *Astragalus dolichophyllus*, *Caragana frutex*, *Centaurea orientalis*, *Iris pumila*, *Goniolimon tataricum* та *Stipa pulcherrima*.

Найксерофітніші угруповання досліджуваного регіону з мінімальними показниками вологості ґрунту (*Hd* – 7,2–8,1) з високим вмістом мінеральних речовин (*Sl* – 8,4–9,0) та карбонатності (*Ca* – 9,0–9,4) виявлені у складі двох асоціацій (*Agropyro pectinato-Kochietum prostratae* Zolyomi 1958 согг. Соф 1959, *Artemisio austriacae-Poetum bulbosae* Pop 1970) союзу *Artemisio-Kochion prostratae* Соф 1964. Вони поширені вузькими смугами на крутих верхівках схилів південної, рідше східної експозиції на бідних і сухих змитих чорноземах (Solomakha, 2008) в пониззі р. Ворскла. Раритетна складова цих асоціацій представлена 12 і 7 рідкісними видами відповідно. Особливістю цих синтаксонів є переважання у складі їхнього флористичного ядра видів ксерофітного ряду та значної частки раритетів, які перебувають на північній межі ареалу: *Ephedra distachya* L., *Goniolimon tataricum*, *Jurinea multiflora*, *Iris pumila* та *Stipa pulcherrima*.

Поодинокі (рідше групи) особини рідкісних степових видів (*Adonis vernalis*, *Crocus reticulatus*, *Bulbocodium versicolor*, *Muscari neglectum*) відмічені в південній частині регіону в антропогенно змінених угрупованнях класу *Robinietae* Jurco ex Hadač et Sofron 1980, які утворилися внаслідок заліснення степових схилів робінією.

Окремі знахідки як степових, так і лісових видів відмічені у складі рудеральних мезоксерофітних угруповань асоціації *Convolvulo arvensis-Elytrigietum repentis* Felföldy 1943 (клас *Agropyreteae intermedio-*

repentis Müller et Görs 1969, порядок *Agropyretalia intermedii-repentis* Oberdorfer, Müller et Görs in Müller et Görs 1969, союз *Convolvulo arvensis-Agropyron repentis* Görs 1966), яка відрізняється від степових ценозів найвищими показниками вологості ґрунту (*Hd* – 8,3–11,0 бала). Популяції степових видів (*Adonis vernalis*, *Allium sphaerocephalon* L., *Crocus reticulatus*, *Muscari neglectum*) у ценозах цієї асоціації здебільшого малочисельні, мають пригнічений стан через підвищений вміст азоту в ґрунті *Nt* (середній показник 5,6 бала).

Серед раритетів у регіоні досліджень 18 видів проявили ценотичну стенотопність. Із них найменшу кількість місцезнаходжень (1–3) мають види, які виявлені у складі однієї (рідше двох) асоціацій, зокрема, погранично-ареальні *Amygdalus nana*, *Aster bessarabicus* Bernh. ex Rechb., *Astragalus pubiflorus*, *Bellevallia sarmatica*, *Ephedra distachya*, *Jurinea multiflora*, *Salvia aethiopis* L., *Stipa lessingiana*. Для них лімітуючими факторами, окрім вологості та карбонатності ґрунтів, є кліматичні фактори (зменшення показників континентальності та термоклімату з півдня на північ).

Значний відсоток степових раритетів виявляє ценотичну гетеротопність, тобто виявлені у складі від 5 до 9 асоціацій. Найширшу ценотичну амплітуду в цьому регіоні проявляють 8 видів, які поширені в угрупованнях більше ніж 9 асоціацій (понад 50%) в усіх частинах території БВ. Це такі види, як *Anthemis tinctoria* L., *Centaurea orientalis*, *Hyacinthella leucophaea*, *Jurinea arachnoidea*, *Melica transsilvanica* Schur, *Verbascum phoeniceum* L., *Galatella villosa*, *Salvia nutans* L., *Stipa capillata*. При цьому в різних асоціаціях вони мають здебільшого високу чисельність, а останні три можуть бути домінантами або субдомінантами в угрупованнях. Відповідно це корелює і з їхніми екологічними амплітудами (за більшістю факторів вони мають широкі межі толерантності).

Територіальний розподіл ценозів 5 союзів (з півдня на північ і на схід) обумовлений провідними едафічними та кліматичними факторами. Так, в умовах максимальної континентальності (*Kn* – 9,5–10,7 бала) та терморезиму (*Tm* – 8,6–9,4), при мінімальних показниках вологості ґрунту (*Hd* – 7,3–8,9) та високій карбонатності (*Ca* – 8,6–9,6) локальне поширення в південній та південно-східній частинах мають 3 асоціації союзу *Astragalo-Stipion*,

у складі яких найвища концентрація та найчисельніші популяції більшості погранично-ареальних видів. За подібних умов дуже рідко (південь пониззя р. Ворскла) формуються угруповання союзу *Artemisio-Kochion prostratae* (*Kn* – 9,5–10,4 бала, *Tm* – 8,6–9,2; *Hd* – 7,2–8,1; *Ca* – 9,0–9,4). Ці фактори є лімітуючими в поширенні семи погранично-ареальних видів, які виявлено лише в південно-східній частині регіону досліджень (*Adonis wolgensis*, *Astragalus corniculatus* M. Bieb., *Gonolimon tataricum*, *Astragalus pubiflorus*, *Salvia aethiopis*, *Jurinea multiflora*, *Stipa lessingiana*), два види – лише в південній частині (*Ephedra distachya* і *Valeriana tuberosa* L.). У північній та північно-східній частинах регіону досліджень рідкісні види також трапляються у складі асоціацій союзу *Festucion valesiacae*, які приурочені до верхівок схилів балок і мають подібні показники едафічних і кліматичних факторів.

Угруповання союзу *Fragario viridis-Trifolion montani* поширені в центральній та північній частині БВ в умовах нижчих значень континентальності (*Kn* – 7,4–9,8 бала) та терморезиму (*Tm* – 8,0–9,2 бала) при підвищених значеннях вологості ґрунту (*Hd* – 7,9–10,3 бала). Лише в північній частині регіону досліджень зроблено знахідки таких видів, як *Aster amellus* L., *Campanula altaica* Ledeb., *Carex humilis* Leys., *Prunella grandiflora* (L.) Turra та *Valeriana rossica* P.A. Smirn.

Висновки

Отже, більшість рідкісних лісових видів рослин відмічені в угрупованнях союзів *Scillo sibericae-Quercion roboris* і *Carpinion betuli* класу *Carpino-Fagetea* з оптимальними едафічними умовами. На відміну від лісових, степові раритети проявляють високу ценотичну та екологічну варіабельність і трапляються в складі 18 асоціацій 5 союзів класу *Festuco-Brometea*. Найвищою соціологічною цінністю відрізняються асоціації союзів *Festucion valesiacae* та *Fragario viridis-Trifolion montani*, які займають ксерофітні екотопи із високим вмістом карбонатів. Найвища участь погранично-ареальних видів відмічена в угрупованнях синтаксонів союзу *Astragalo-Stipion* (12 із 32 видів). Більшість рідкісних видів лісів виявляють ценотичну стенотопність, степових – гемієвритопність. Лімітуючими факторами в поширенні рідкісних лісових видів рослин є вологість і трофічність, степових – вологість і карбонатність ґрунту.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Vajrak O.M. *Ukr. Bot. J.*, 1998a, 55(2): 39–145. [Байрак О.М. Флористична класифікація рослинного покриву Лівобережного Придніпров'я. *Укр. бот. журн.*, 1998a, 55(2): 39–145].
- Vajrak O.M. *Urk. Phytosoc. Col.*, Ser. C., 1998b, 1: 59–66. [Байрак О.М. Екологічна характеристика синтаксонів лісової рослинності Лівобережного Придніпров'я. *Укр. фітоцен. зб.*, Сер. С., 1998b, 1: 59–66].
- Vajrak O.M., Shaparenko I.Ye. *Introdukcia roslyn*, 2014, 63(3): 22–30. [Байрак О.М., Шапаренко І.Є. Созологічна оцінка рідкісних видів рослин зональних екосистем на території басейну річки Ворскли (Україна, Росія). *Інтродукція рослин*, 2014, 63(3): 22–30].
- Vajrak O.M., Stetsjuk N.O. *Atlas rідkisnykh i znykaiuchykh Roslyn Poltavshyny*, Poltava: Verstka, 2005, 248 pp. [Байрак О.М., Стецюк Н.О. *Атлас рідкісних і зникаючих рослин Полтавщини*, Полтава: Верстка, 2005, 248 с.].
- Didukh Ya.P. *The Ecological Scales for the Species of Ukrainian Flora and Their Use in Synphytoindication*, Kyiv: Phytosociocentre, 2011, 176 pp.
- Didukh Ya.P., Plyuta P.H. *Phytoindikacia ekologichnych faktorov*, Kyiv: Naukova Dumka, 1994, 280 pp. [Дідух Я.П., Плюта П.Г. *Фітоіндикація екологічних факторів*, Київ: Наук. думка, 1994, 280 с.].
- Ivaschin D.S., Orlova L.D., Bujdin V.V., Doroschenko I.B. *Ukr. Bot. J.*, 1988, 45(2): 40–43. [Івашин Д.С., Орлова Л.Д., Буйдін В.В., Дорошенко І.Б. Поширення та східна межа ареалу *Carpinus betulus* L. у Лівобережному Лісостепу України. *Укр. бот. журн.*, 1988, 45(2): 40–43].
- Korotchenko I.A., Didukh Ya.P. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A., 1997, 1(6): 20–39. [Коротченко І.А., Дідух Я.П. Степова рослинність південної частини Лівобережного Лісостепу України. II. Клас *Festuco-Brometea*. *Укр. фітоцент. зб.*, Сер. А., 1997, 1(6): 20–39].
- Kosman E.H., Sirenko I.P., Solomakha V.A., Shelyah-Sosonko Yu.R. *Ukr. Bot. J.*, 1991, 48(2): 98–104. [Косман Є.Г., Сіренко І.П., Соломаха В.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Новий комп'ютерний метод обробки описів рослинних угруповань. *Укр. бот. журн.*, 1991, 48(2): 98–104].
- Krasnaya knyga Belgorodskoy oblasti. Redkiye u yschezayushchye rastenyua, hryby, lyshaynyku u zhyvotnyue.* Ed. A.V. Prysnyi, Belhorod, 2004, 532 pp. [*Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные.* Под общ. ред. А.В. Присний, Белгород, 2004, 532 с.].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999. xxiii + 346 pp.
- Onyshschenko V.A. *Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine*, Kyiv: Alterpress, 2009, 212 pp.
- Sirenko I.P. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1996, 1: 3–5. [Sirenko I.P. Creation of databases for floristic and phytocoenological researches. *Укр. фітоцент. зб.*, Сер. А, 1996, 1: 3–5].
- Solomakha V.A. *Syntaksonomiya roslynnosti Ukrainy. Tretie nablyzhennia*, Kyiv: Phytosociocentre, 2008, 296 pp. [Соломаха В.А. *Синтаксономія рослинності України. Третє наближення*, Київ: Фітосоціоцентр, 2008, 296 с.].
- Zapovidni skarby Sumshchyny.* Ed. T.L. Andriyenko, Sumy: Dzhereho, 2001, 208 pp. [*Заповідні скарби Сумщини.* Під заг. ред. Т. Л. Андрієнко, Суми: Джерело, 2001, 208 с.].

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 20.04.2016

Байрак О.М.¹, Шапаренко І.Є.², Коротченко І.А.³
**Еколого-ценотична диференціація рідкісних видів рослин
зональних екосистем басейну річки Ворскла.** — Укр. бот.
журн., 2017, 74(1): 26–34.

¹Державна екологічна академія післядипломної освіти
та управління Міністерства екології та природних
ресурсів України
вул. Митрополита Василя Липківського, 35, корп. 2,
Київ 03035, Україна

²Полтавський національний педагогічний університет
ім. В.Г. Короленка
вул. Остроградського, 2, Полтава 36004, Україна

³Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Наведена еколого-ценотична характеристика рідкісних видів рослин широколистяних лісів (56 видів) та лучних степів (78 видів) на території басейну р. Ворскла. Лісові види приурочені до угруповань 5 асоціацій 4 союзів класу *Carpino-Fagetea*, степові — 18 асоціацій 5 союзів класу *Festuco-Brometea*. Встановлено, що більшість рідкісних лісових видів ростуть у ценозах союзів *Scillo sibericae-Quercion roboris* (26 видів, ас. *Stellario holosteaе-Aceretum platanoidis*) і *Carpinion betuli* (22 види, ас. *Galeobdolono lutei-Carpinetum*), які характеризуються оптимальними едафічними умовами. Серед степових ценозів найвищу соцологічну цінність мають асоціації союзів *Festucion valesiacaе* (40 видів) і *Fragario viridis-Trifolion montani* (37 видів), які формуються в ксерофитніших ектопах з високим вмістом карбонатів. Серед рідкісних видів рослин угруповань союзу *Astragalo-Stipion* відмічено значну участь погранично-ареальних видів (12 із 32 видів). Проаналізовано показники амплітуд едафічних і кліматичних факторів фітоценозів. Визначено лімітуючі фактори поширення рідкісних лісових і степових видів рослин.

Ключові слова: рідкісні види, широколистяні ліси, лучні степи, екологічні фактори, синтаксони, синфітоіндикація

Байрак Е.Н.¹, Шапаренко І.Е.², Коротченко І.А.³
**Эколого-ценотическая дифференциация редких видов
растений зональных экосистем бассейна реки Ворскла.** —
Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 26–34.

Государственная экологическая академия
последипломного образования и управления
Министерства экологии и природных ресурсов
Украины
ул. Митрополита Василя Липковского, 35, корп. 2,
Киев 03035, Украина

²Полтавський національний педагогічний
університет ім. В.Г. Короленка
вул. Остроградського, 2, Полтава, 36004, Україна

³Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Приведена еколого-ценотическая характеристика редких видов растений широколиственных лесов (56 видов) и луговых степей (78 видов) территории бассейна р. Ворскла. Лесные виды приурочены к сообществам 5 ассоциаций 4 союзов класса *Carpino-Fagetea*, степные — 18 ассоциаций 5 союзов класса *Festuco-Brometea*. Установлено, что большинство редких лесных видов произрастают в ценозах союзів *Scillo sibericae-Quercion roboris* (26 видов, ас. *Stellario holosteaе-Aceretum platanoidis*) и *Carpinion betuli* (22 вида, ас. *Galeobdolono lutei-Carpinetum*), которые характеризуются оптимальными эдафическими условиями. Среди степных ценозов наивысшей соцологической ценностью отличаются ассоциации союзів *Festucion valesiacaе* (40 видов) и *Fragario viridis-Trifolion montani* (37 видов), которые занимают ксерофитные экотопы с высоким содержанием карбонатов. Среди редких растений сообществ союза *Astragalo-Stipion* отмечено значительное участие погранично-ареальных видов (12 из 32 видов). Проанализированы показатели амплитуд эдафических и климатических факторов фитоценозов. Определены лимитирующие факторы распространения редких лесных и степных видов растений.

Ключевые слова: редкие виды, широколиственные леса, луговые степи, экологические факторы, синтаксоны, синфітоіндикація

Validation of names of some syntaxa of the *Fagetalia sylvaticae* from Ukraine

Victor A. ONYSHCHENKO

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

Onyshchenko V.A. **Validation of names of some syntaxa of the *Fagetalia sylvaticae* from Ukraine.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 35–36.

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

Abstract. The names of alliance *Scillo sibericae-Quercion roboris* (deciduous mesic forests of Eastern Europe on rich soils in Forest-Steppe and Steppe regions), associations *Stellario holosteeae-Fagetum*, *Euonymo verrucosae-Fagetum*, *Anthriscio nitidi-Aceretum pseudoplatani*, *Tulipo quercetorum-Quercetum roboris* and 10 subassociations are validated.

Keywords: *Fagetalia sylvaticae*, *Scillo sibericae-Quercion roboris*, syntaxonomy, syntaxon

According to Article 5 of the 3rd edition of the International Code of Phytosociological Nomenclature (Weber et al., 2000) "on or after 1.1.2002 the Latin word 'typus' ('holotypus', 'lectotypus', 'neotypus') is to be used *expressis verbis* for the designation of the type of a syntaxon name". In publications with descriptions of new syntaxa of order *Fagetalia sylvaticae* Walas 1933 (Ralo, Onyshchenko, 2008; Onyshchenko, 2009), the aforementioned Latin words were omitted, therefore all new syntaxa from these publications need validation. Some syntaxa were invalid for other reasons as well.

All. *Asperulo-Fagion* Tüxen 1955

***Stellario holosteeae-Fagetum sylvaticae* Onyshchenko ex Onyshchenko ass. nov. hoc loco.** *Holotypus*: rel. 9 in table 34 (Onyshchenko, 2009: 76–79). Synonym: *Stellario holosteeae-Fagetum* Onyshchenko 2009 (Art. 5, 16). Article 16 states that "on or after 1.1.2002 a type-relevé of an association name must contain the name-giving taxon (taxa)". The type of the *Stellario holosteeae-Fagetum* selected in 2009 (table 34, rel. 1) does not contain *Stellaria holostea*.

***Stellario holosteeae-Fagetum sylvaticae typicum* Onyshchenko ex Onyshchenko subass. nov. hoc loco.** *Holotypus*: rel. 9 in table 34 (Onyshchenko, 2009: 76–79).

Synonym: *Stellario holosteeae-Fagetum typicum* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

***Stellario holosteeae-Fagetum sylvaticae corydaletosum cavae* Onyshchenko ex Onyshchenko subass. nov. hoc loco.** *Holotypus*: rel. 10 in table 36 (Onyshchenko, 2009: 84–87). Synonym: *Stellario holosteeae-Fagetum corydaletosum cavae* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

***Stellario holosteeae-Fagetum sylvaticae luzuletosum pilosae* Onyshchenko ex Onyshchenko subass. nov. hoc loco.** *Holotypus*: rel. 4 in table 33 (Onyshchenko, 2009: 73–76). Synonym: *Stellario holosteeae-Fagetum luzuletosum pilosae* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

***Euonymo verrucosae-Fagetum sylvaticae* Onyshchenko ex Onyshchenko ass. nov. hoc loco.** Synonym: *Euonymo verrucosae-Fagetum* Onyshchenko 2009 (Art. 5). *Holotypus*: rel. 11 in table 38 (Onyshchenko, 2009: 91–94). This is a relevé of the subassociation *Euonymo verrucosae-Fagetum typicum* Onyshchenko ex Onyshchenko ass. nov. In earlier publication (Onyshchenko, 2009), the nomenclatural type of the association *Euonymo verrucosae-Fagetum* belongs to the subass. *Euonymo verrucosae-Fagetum corydaletosum solidae* Onyshchenko 2009. According to Art. 5 "on or after 1.1.2002 the type of the name of the subass. *typicum* must be the type of the association name".

***Euonymo verrucosae-Fagetum sylvaticae typicum* Onyshchenko ex Onyshchenko subass. nov. hoc loco.** *Holotypus*: rel. 11 in table 38 (Onyshchenko, 2009: 91–94). Synonym: *Euonymo verrucosae-Fagetum typicum* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

***Euonymo verrucosae-Fagetum sylvaticae staphyleetosum pinnatae* Onyshchenko ex Onyshchenko subass. nov. hoc loco.** *Holotypus*: rel. 24 in table 38 Onyshchenko, 2009: 91–94). Synonym: *Euonymo verrucosae-Fagetum staphyleetosum pinnatae* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

***Euonymo verrucosae-Fagetum sylvaticae corydaletosum solidae* Onyshchenko ex Onyshchenko subass. nov. hoc loco.** *Holotypus*: rel. 14 in table 39 (Onyshchenko, 2009: 95–98). Synonym: *Euonymo verrucosae-Fagetum corydaletosum solidae* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

All. *Dentario quinquefoliae-Fagion sylvaticae* Borhidi 1962

Lathyro aurei-Fagetum caricetosum digitatae Onyshchenko ex Onyshchenko subass. nov. hoc loco. *Holotypus*: rel. 20 in table 41 (Onyshchenko, 2009: 102–105). Synonym: *Lathyro aurei-Fagetum caricetosum digitatae* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

All. *Carpinion betuli* Issler 1931

Isopyro thalictroidis-Carpinetum brachypodietosum sylvatici Onyshchenko ex Onyshchenko subass. nov. hoc loco. *Holotypus*: rel. 8 in table 51 (Onyshchenko, 2009: 36–140). Synonym: *Isopyro thalictroidis-Carpinetum brachypodietosum sylvatici* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

All. *Quercu roboris-Tilion cordatae* Solomeshch et Lavins ex Bulokhov et Solomeshch 2015

Mercurialo perennis-Quercetum roboris calamagrostietosum arundinaceae Onyshchenko ex Onyshchenko subass. nov. hoc loco. *Holotypus*: rel. 4 in table 58 (Onyshchenko, 2009: 161–163). Synonym: *Mercurialo perennis-Quercetum roboris calamagrostietosum arundinaceae* Onyshchenko 2009 (Art. 4, 5). The name of the association was validly published in 2015 (Bulokhov, Semenishchenkov, 2015).

All. *Scillo sibericae-Quercion roboris* Onyshchenko ex Onyshchenko all. nov. hoc loco. *Holotypus*: *Stellario holosteaе-Aceretum platanoidis* Bajrak 1996. Synonym: *Scillo sibericae-Quercion roboris* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

Stellario holosteaе-Aceretum platanoidis caricetosum pilosae Onyshchenko ex Onyshchenko subass. nov. hoc loco. *Holotypus*: rel. 22 in table 59 (Onyshchenko, 2009: 165–168). Synonym: *Stellario holosteaе-Aceretum platanoidis caricetosum pilosae* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

Tulipo quercetorum-Quercetum roboris Onyshchenko ex Onyshchenko ass. nov. hoc loco. *Holotypus*: rel. 11 in table 61 (Onyshchenko, 2009: 171–173). Synonym: *Tulipo quercetorum-Quercetum roboris* Onyshchenko 2009 (Art. 5).

Anthrisko nitidi-Aceretum pseudoplatani Ralo et Onyshchenko ex Onyshchenko ass. nov. hoc loco. *Holotypus*: rel. 5 in table 1 (Ralo et Onyshchenko, 2008). This relevé had also been published in Onyshchenko (2009: 189–193) as rel. 5 in table 69. Synonym: *Anthrisko nitidi-Aceretum pseudoplatani* Ralo et Onyshchenko 2009 (Art. 5).

REFERENCES

- Bulokhov A.D., Semenishchenkov Yu.A. *Bull. Bryansk. ot-del. RBS*, 2015, 5(1): 26–32. [Булохов А.Д., Семенов Ю.А. Типификация и коррекция синтаксонов лесной растительности Южного Нечерноземья России и сопредельных регионов. *Бюл. Брянск. отд. РБО*, 2015, 5(1): 26–32].
- Onyshchenko V.A. *Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine*, Kyiv: Alterpress, 2009, 212 pp.
- Ralo V.M., Onyshchenko V.A. *Naukovi visnyk Volynskoho natsionalnoho universytetu.*, Biol. nauky, 2008, 3: 239–249. [Рало В.М., Онищенко В.А. *Anthrisko nitidi-Aceretum pseudoplatani* – нова асоціація із Західного Поділля. *Наук. вісн. Волинськ. нац. ун-ту.*, Біол. науки, 2008, 3: 239–249].
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd ed. *J. Veget. Sci.*, 2000, 11: 739–768.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 12.07.2016

Онищенко В.А. Валідизація назв деяких синтаксонів порядку *Fagetalia sylvaticae* з України. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(1): 35–36.

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

Валідизовано назви союзу *Scillo sibericae-Quercion roboris* (мезофільні листопадні ліси Східної Європи у Лісо-степовій і Степовій зонах на багатих ґрунтах), асоціацій *Stellario holosteaе-Fagetum*, *Euonymo verrucosae-Fagetum*, *Anthrisko nitidi-Aceretum pseudoplatani*, *Tulipo quercetorum-Quercetum roboris* і 10 субасоціацій.

Ключові слова: *Fagetalia sylvaticae*, *Scillo sibericae-Quercion roboris*, синтаксономія, синтаксон

Онищенко В.А. Валідизація названий некоторых синтаксонов порядка *Fagetalia sylvaticae* из Украины. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(1): 35–36.

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

Валідизированы названия союза *Scillo sibericae-Quercion roboris* (мезофильные листопадные леса Восточной Европы в Лесостепной и Степной зонах на богатых почвах), ассоциаций *Stellario holosteaе-Fagetum*, *Euonymo verrucosae-Fagetum*, *Anthrisko nitidi-Aceretum pseudoplatani*, *Tulipo quercetorum-Quercetum roboris* и 10 субассоциаций.

Ключевые слова: *Fagetalia sylvaticae*, *Scillo sibericae-Quercion roboris*, синтаксономия, синтаксон

Ценопопуляції *Ledum palustre* (*Ericaceae*) у лісових і лісоболотних фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся

Марина Ю. ШЕРСТЮК

Гетьманський національний природний парк
вул. Миру, 6, Тростянець 42600, Україна
maryna_skliar@ukr.net

Sherstuk M. Yu. Coenopopulations of *Ledum palustre* (*Ericaceae*) in forest and forest-swamp phytocoenoses of Novhorod-Siversky Polissya. Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 37–45.

Hetmansky National Nature Park
6, Myru Str., Trostyanets 42600, Ukraine

Abstract. Current state of *Ledum palustre* populations in seven forest and forest-swamp phytocoenoses of Novhorod-Siversky Polissya is described. Coenopopulations have statistically significant differences and distinct structures in terms of dimension and vitality of plants. In terms of ontogenetic structure and population density, coenopopulations are quite similar. Using complex population indicators, the highest phytocoenotic functioning potential was revealed for coenopopulations from *Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)*, *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) vaccinioso (myrtilli)-ledosum (palustris)*, and *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)* phytocoenoses.

Keywords: coenopopulations, ontogenetic structure, morphometric analysis, model individuals, vitality analysis

Вступ

Важливою складовою раритетного потенціалу фіторізноманіття Українського Полісся є автохтонні дендросозофіти, тобто деревні види місцевої флори, які мають офіційний статус на різних рангах охорони – міжнародному, загальнодержавному або регіональному (Dendrosozologichniy kataloh..., 2011). До числа автохтонних дендросозофітів Українського Полісся належить *Ledum palustre* L., включений до Списків видів, що підлягають особливій охороні на території Хмельницької та Чернігівської областей (Andriyenko, Perehrym, 2012).

Ledum palustre – це низькорослий чагарник родини *Ericaceae*, який росте у субарктичному та помірному поясах Північної півкулі. В Україні вид перебуває на південній межі ареалу (Minarchenko, 2005). Є лікарською, ефіроолійною, інсектицидною, фітонцидною й медоносною рослиною. Його наявність у підліску соснових лісів надає їм значної біостійкості: деревостани рідше пошкоджуються шкідливими комахами (Likarskiy goslyny, 1992).

Наукові розробки та публікації здебільшого несуть інформацію про поширення *L. palustre* (Soroka, 2008; Telishevskaya et al., 2012; Stolyar, 2013). Деякі присвячені його хімічному складу (Belousov,

2002; Veretnova, 2007), лікарським властивостям (Ryzhikova, Gabitova, 2001; Stadnytska, 2011), а також ресурсному потенціалу в тому чи іншому регіоні (Kuritsyn et al., 2011; Minarchenko et al., 2014). У той же час *L. palustre* належить до числа видів, вкрай мало охоплених популяційними дослідженнями, а комплексний популяційний аналіз для нього донині взагалі не застосовувався.

Метою даного дослідження було оцінення стану популяцій *L. palustre* у різних лісових та лісоболотних фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся на основі врахування комплексу провідних популяційних показників.

Для цього необхідно було виконати наступні завдання: з'ясувати популяційну щільність рослин *L. palustre* в досліджуваних угрупованнях; оцінити морфометричні показники рослин *L. palustre*, виявивши характерні ознаки їхньої морфоструктури у різних лісових і лісоболотних угрупованнях; визначити та проаналізувати онтогенетичну й віталітетну структури ценопопуляцій у фітоценозах, охоплених вивченням; з опорою на комплекс популяційних показників встановити ценопопуляції, які мають найвищий фітоценотичний потенціал функціонування.

Матеріали та методи

Дослідження проведені в семи лісових та лісобо-лотних угрупованнях, що є типовими для Новгород-Сіверського Полісся: *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) eriophoroso (vaginati)-sphagnosum (magellanici)*, *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) vaccinioso (myrtilli)-ledosum (palustris)*, *Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)*, *Pinetum (sylvestris) vaccinioso (myrtilli)-pleuroziosum (schreberi)*, *Pinetum (sylvestris) molinioso (caeruleae)-pleuroziosum (schreberi)*, *Pinetum (sylvestris) ledoso (palustris)-vacciniosum (myrtilli)*, *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)*. У зазначених фітоценозах дерева, що формують ярус деревостану, здебільшого мають вік 70–85 років, зімкнутість від 0,6 до 0,8 та I–II клас бонітету. В останньому угрупованні *Pinus sylvestris* L. характеризується V класом бонітету. У досліджуваних лісових та лісобо-лотних угрупованнях проективне покриття домінантів нижніх ярусів варіює від 40 до 100%, а *L. palustre* – від 10 до 45%.

У фітоценозах, охоплених вивченням, на облікових ділянках площею 1 м², що розмішалися у межах популяційного поля у випадковому порядку, підраховували загальну кількість рослин *L. palustre* та кількість рослин різних онтогенетичних станів. Ці обліки дозволили для різних місцезростань оцінити щільність та онтогенетичну структуру популяції цього виду. При визначенні останньої характеристики спиралися на матеріали І.Л. Крилової та Л.І. Прокошевої (Krylova, Prokosheva, 1995) щодо періодизації онтогенезу *L. palustre*, а також рекомендації Ю.А. Злобіна (Zlobin, 2009). Статистичне опрацювання та узагальнення даних про онтогенетичну структуру ценопопуляцій *L. palustre* здійснено із використанням спеціальної комп'ютерної програми ANONS6, розробленої Ю.А. Злобіним.

Завдяки цій програмі для ценопопуляцій *L. palustre* було визначено низку інтегральних онтогенетичних індексів, які базуються на врахуванні співвідношення між різними онтогенетичними групами рослин, що формують ценопопуляцію. Зокрема, це індекси, запропоновані Л.О. Жуковою (Zhukova, 1987) та пізніше модифіковані М.В. Глотовим (Glotov, 1998), індекс віковості (Δ) О.О. Уранова (Uranov, 1975), індекс ефективності (ω) Л.А. Животовського (Zhivotovskiy, 2001). Також було визначено індекси відновлюваності, старіння та генеративності І.М. Коваленка (Kovalenko, 2005).

Окрім того, відповідно до рекомендацій І.М. Коваленка, оцінювався загальний індекс віковості популяції:

$$I_{\text{віков.}} = I_{\text{стар}} / I_{\text{віднов}}$$

Програма ANONS6 за співвідношенням індексу віковості (Δ) та ефективності (ω) дозволила встановити належність кожної із досліджуваних популяцій *L. palustre* до одного із шести типів, визначених Л.А. Животовським: молодих, перехідних, зріючих, зрілих, старіючих або старих (Zhivotovskiy, 2001).

У досліджуваних фітоценозах за випадковою системою відбирали 25–30 генеративних рослин *L. palustre*, для яких оцінювали 19 морфометричних параметрів. Відповідно до загальноприйнятих підходів морфометричного аналізу (Harper, 1977; Zlobin, 1989) з числа статичних метричних показників визначали висоту рослин (H) та діаметр (d) стебла верхівкового пагона, кількість листків (NL) та бічних пагонів (B), загальну масу рослин (W), а також масу скелетних структур (Wst), листків (WL), генеративних органів (Wg), загальну площу листової поверхні (A), площу (a) та масу (w) одного листка.

Із статичних алометричних показників оцінювалися: співвідношення між площею листової поверхні та фітомасою рослини ($LAR = A/W$), фотосинтетичне зусилля ($LWR = WL/W$), відносний приріст у висоту ($HWR = H/W$), співвідношення між висотою та діаметром стебла верхівкового пагона ($HDR = H/d$), співвідношення між загальною площею листків та діаметром ($ADR = A/d$), кількість бічних пагонів, що формуються на одиницю висоти рослини ($B_L = B/H$), репродуктивне зусилля ($RE1 = (Wg/W) \times 100\%$, $RE2 = (Wg/A) \times 100\%$).

Для узагальнення та статистичного опрацювання даних, отриманих за результатами морфометричного аналізу рослин *L. palustre*, застосовано точкове оцінювання та дисперсійний аналіз (Komp'yuterni metody..., 2000).

Віталітетний аналіз базувався на даних морфометрії та відповідно до рекомендацій Ю.А. Злобіна (Zlobin, 1989, 2009) проводився за наступною послідовністю розрахунків:

– для рослин *L. palustre* здійснено кореляційний аналіз, який дозволив оцінити ступінь та характер взаємозв'язку між усіма морфопараметрами, що

Таблиця 1. Онтогенетична структура ценопопуляцій *Ledum palustre* у досліджених фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся
Table 1. Ontogenetic structure of *Ledum palustre* coenopopulations in the investigated phytocoenoses of Novhorod-Siversky Polissya

Угруповання	Частка рослин певного онтогенетичного стану (%)					
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	<i>ss</i>	<i>s</i>
<i>Pineto (sylvestris)</i> - <i>Betuletum (pendulae) eriophorosum (vaginati)</i> - <i>sphagnosum (magellanicum)</i>	14,96	10,03	45,01	30,0	0	0
<i>Pineto (sylvestris)</i> - <i>Betuletum (pendulae) vacciniosum (myrtilli)</i> - <i>ledosum (palustris)</i>	5,56	33,33	41,67	19,44	0	0
<i>Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)</i>	9,52	23,95	33,21	33,32	0	0
<i>Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)</i> - <i>pleuroziosum (schreberi)</i>	10,34	20,69	37,93	24,14	4,41	2,49
<i>Pinetum (sylvestris) molinosum (caeruleae)</i> - <i>pleuroziosum (schreberi)</i>	12,52	33,31	41,60	8,40	4,17	0
<i>Pinetum (sylvestris) ledoso (palustris)</i> - <i>vacciniosum (myrtilli)</i>	3,3	16,76	33,24	33,33	7,88	5,49
<i>Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)</i>	17,86	14,29	21,42	46,43	0	0

враховувалися, за отриманими даними побудовано дендрит та виділені кореляційні плеяди;

– проведена оцінка значення дисперсії та стандартного відхилення всіх урахованих показників та виявлені морфопараметри з найвищим рівнем мінливості, для яких був застосований факторний аналіз;

– на основі аналізу складу кореляційних плеяд та розміру факторних навантажень виявлено три об'єктивних кількісних критерія (ключові морфопараметри) для оцінки віталітету особин;

– виходячи з величин ключових морфометричних параметрів для кожної особини встановлювався певний ранг віталітету: перший (найвищий) – *a*, другий (проміжний) – *b* та третій (найнижчий) – *c*;

– за кількісним співвідношенням у ценопопуляціях особин різного рівня віталітету визначався індекс якості ценопопуляцій *Q*:

$$Q = 1/2 (a + b),$$

де *Q* – індекс якості ценопопуляції, *a* – частка особин найвищого віталітету (в частках одиниці), *b* – частка особин проміжного віталітету (в частках одиниці).

Віталітетний аналіз супроводжувався використанням пакетів прикладних статистичних програм STATISTICA та PAST, а також складеної Ю.А. Злобіним програми VITAL (Zlobin et al., 2013). Остання визначає належність досліджуваних ценопопуляцій до однієї із трьох якісних категорій на основі врахування наступних градацій величин індексу *Q*: депресивні ценопопуляції ($Q < 0,16667$); врівноважені (Q від 0,16667 до 0,3333); процвітаючі ($Q > 0,3333$).

Результати та обговорення

Встановлено, що досліджувані ценопопуляції *L. palustre* не мають статистично достовірних від-

мінностей у величині популяційної щільності. Середні значення цього показника у більшості з них варіюють від $7,0 \pm 1,32$ до $8,0 \pm 1,20$ рослин/м². Однак в угрупованнях *Pinetum (sylvestris) molinosum (caeruleae)*-*pleuroziosum (schreberi)* та *Pineto (sylvestris)*-*Betuletum (pendulae) vacciniosum (myrtilli)*-*ledosum (palustris)* величини цієї характеристики, відповідно, досягають $10,0 \pm 1,04$ та $10,8 \pm 1,08$ рослин/м².

У складі онтогенетичних спектрів ценопопуляцій *L. palustre* не виявлено проростків, а також у більшості з них відсутні ще й субсенільні та сенільні рослини. Отже, ценопопуляції *L. palustre* є неповними за онтогенетичною структурою (табл. 1).

Вивчення онтогенетичних характеристик за допомогою програми ANONS6 дозволило встановити, що в досліджуваних ценопопуляціях *L. palustre* величини індексу віковості (Δ) становлять 0,15–0,34, індексу ефективності (ω) 0,34–0,52, показники індексу відновлюваності 0,54–0,91, індексу старіння – від 0 до 0,13. При цьому значення загального індексу віковості І.М. Коваленка знаходяться у межах від 0 до 0,25. Всі сім досліджуваних популяцій відповідно до класифікації Л.А. Животовського за співвідношенням Δ/ω належать до категорії «молодих» ($\Delta < 0,35$, $\omega < 0,60$). Тобто результати кількісної оцінки онтогенетичної структури з опорою на низку узагальнюючих індексів об'єктивно свідчать, що за онтогенетичними характеристиками ценопопуляції *L. palustre* мають досить високий потенціал для стійкого та довготривалого існування у складі досліджуваних фітоценозів.

Результати оцінки розмірних величин у рослин *L. palustre* представлено в табл. 2. З'ясовано, що значення майже усіх морфопараметрів *L. palustre*, окрім маси одного листка та репродуктивного зусилля RE1, статистично достовірно ($p < 0,05$) змінюються відповідно до екотипу фітоценозу.

Таблиця 2. Величини морфопараметрів рослин *Ledum palustre* у досліджених фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся
Table 2. Values of morphoparameters of *Ledum palustre* plants in the investigated phytocoenoses in Novhorod-Siversky Polissya

Угруповання	Середні величини морфопараметрів ($\bar{X} \pm S_x$) та їхні одиниці вимірювання ¹								
	W, г	A, см ²	B, шт.	LWR, г/г	HWR, см/г	HDR, см/см	B_L, шт./см	RE1, %	RE2, %
<i>Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) eriophorosum (vaginati)-sphagnosum (magellanicum)</i>	18,3±2,43	453,9±65,57	5,1±0,53	0,27±0,013	4,3±0,43	133,4±4,40	0,076±0,0082	3,5±0,52	0,16±0,033
<i>Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) vacciniosum (myrtilli)-ledosum (palustris)</i>	33,2±8,53	930,0±169,69	5,5±0,77	0,31±0,017	3,8±0,54	184,2±11,68	0,064±0,0066	2,5±0,62	0,08±0,016
<i>Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)</i>	18,9±2,86	315,8±29,62	5,4±0,54	0,19±0,018	5,6±0,55	183,1±9,84	0,058±0,0050	3,6±0,42	0,21±0,030
<i>Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)-pleuroziosum (schreberi)</i>	10,5±2,56	293,6±38,40	3,7±0,37	0,32±0,036	8,3±1,71	215,5±24,93	0,060±0,0056	2,2±0,40	0,07±0,011
<i>Pinetum (sylvestris) molinoso (caeruleae)-pleuroziosum (schreberi)</i>	16,8±3,07	443,5±72,49	4,4±0,60	0,36±0,020	4,7±0,42	149,5±12,44	0,063±0,0072	3,4±0,70	0,14±0,038
<i>Pinetum (sylvestris) ledoso (palustris)-vacciniosum (myrtilli)</i>	13,4±1,41	308,5±28,66	3,6±0,23	0,28±0,014	6,8±0,65	179,4±8,82	0,045±0,0031	2,4±0,39	0,11±0,019
<i>Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)</i>	47,6±11,11	681,9±115,25	6,3±0,73	0,32±0,042	2,5±0,32	137,3±9,40	0,073±0,0065	1,8±0,50	0,15±0,057
Довірчий рівень, p ²	0,00053*	0,00002*	0,00989*	0,00100*	0,00001*	0,00008*	0,01355*	0,15191	0,00001*

¹ W – загальна маса рослини, A – загальна площа листової поверхні, B – кількість бічних пагонів, LWR – фотосинтетичне зусилля, HWR – відносний приріст у висоту, HDR – співвідношення між висотою та діаметром стебла верхівкового пагона, B_L – кількість бічних пагонів, що формуються на одиницю висоти рослини, RE1 та RE2 – репродуктивне зусилля.

² Значення довірчого рівня встановлено на основі використання дисперсійного аналізу.

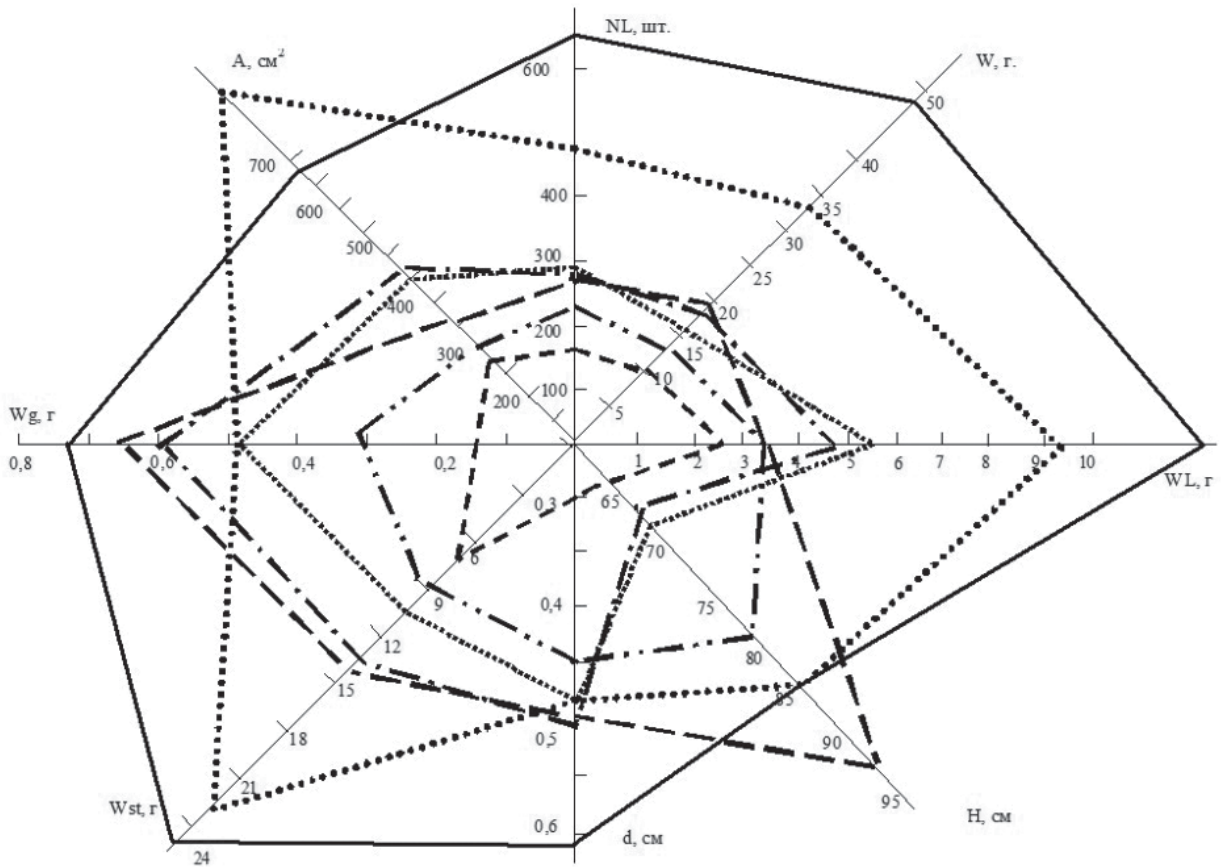
* Величини довірчого рівня, статистично достовірні на рівні 95% і вище.

Характерною ознакою особин, які ростуть в угрупованнях *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) vacciniosum (myrtilli)-ledosum (palustris)* та особливо в *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)*, є найбільші величини майже усіх статичних метричних показників (рисунок). Окрім того, рослини з цих фітоценозів вирізняються найменшими показниками відносного приросту у висоту (HWR) (3,8±0,54 см/г та 2,5±0,32 см/г відповідно), а із угруповання *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)* ще й мінімальними величинами репродуктивного зусилля RE1 (1,8±0,50%).

Навпаки, рослини із *Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)-pleuroziosum (schreberi)* характеризуються найнижчими значеннями майже всіх статичних метричних морфопараметрів та репродуктивного зусилля (RE2 = 0,07±0,011%), хоча їм притаманні найбільші значення деяких статичних алометрич-

них показників – HWR (8,3±1,71 см/г) та HDR (215,5±24,93 см/см).

Рослини з угруповань *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) eriophorosum (vaginati)-sphagnosum (magellanicum)*, *Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)* та *Pinetum (sylvestris) molinoso (caeruleae)-pleuroziosum (schreberi)* досить подібні між собою за величинами низки морфопараметрів. Вони, порівняно із особинами з трьох вище охарактеризованих фітоценозів, здебільшого «середні» за розмірами. Однак, їм притаманні найвищі показники репродуктивного зусилля (RE1 = 3,4–3,6%). Рослини з угруповання *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) eriophorosum (vaginati)-sphagnosum (magellanicum)* також відрізняються найбільшою кількістю бічних пагонів, що формуються на одиницю висоти (B_L = 0,076±0,0082 шт./см) та найменшим співвідношенням між висотою та діаметром (HDR = 133,4±4,40 см/см). Рослинам *L. palustre* із угрупо-



Морфограми рослин *Ledum palustre*, побудовані за результатами оцінки величин статичних метричних морфопараметрів.

Ценопопуляції *L. palustre* із угруповань:

- · — *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) eriophoroso (vaginati)-sphagnosum (magellanicum)*,
- · · · · *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) vaccinioso (myrtilli)-ledosum (palustris)*,
- — — *Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)*,
- - - *Pinetum (sylvestris) vaccinioso (myrtilli)-pleuroziosum (schreberi)*,
- · · · · *Pinetum (sylvestris) molinoso (caeruleae)-pleuroziosum (schreberi)*,
- · · *Pinetum (sylvestris) ledoso (palustris)-vacciniosum (myrtilli)*,
- — — *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)*

Morphograms of *Ledum palustre* plants based on assessment of the values of static metric morphoparameters. Coenopopulations of *L. palustre* from phytocoenoses:

- · — *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) eriophoroso (vaginati)-sphagnosum (magellanicum)*,
- · · · · *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) vaccinioso (myrtilli)-ledosum (palustris)*,
- — — *Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)*,
- - - *Pinetum (sylvestris) vaccinioso (myrtilli)-pleuroziosum (schreberi)*,
- · · · · *Pinetum (sylvestris) molinoso (caeruleae)-pleuroziosum (schreberi)*,
- · · *Pinetum (sylvestris) ledoso (palustris)-vacciniosum (myrtilli)*,
- — — *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)*

Таблиця 3. Факторна матриця морфопараметрів рослин *Ledum palustre*

Table 3. Factor matrix of morphoparameters of *Ledum palustre* plants

Морфопараметри	Факторні навантаження	
	фактор 1	фактор 2
висота рослин (H)	-0,564666	-0,121752
кількість листків (NL)	-0,913489	-0,248299
маса скелетних структур (Wst)	-0,903902	-0,074805
маса листків (WL)	-0,742562	0,437164
загальна маса рослин (W)	-0,964023	0,198304
маса одного листка (wl)	-0,440557	0,690936
загальна площа листової поверхні (A)	-0,881569	-0,422863
співвідношення між площею листової поверхні та фітомасою рослини (LAR)	0,277264	-0,708245
співвідношення між висотою рослини та діаметром стебла верхівкового пагона (HDR)	0,316469	-0,406788
співвідношення між загальною площею листків та діаметром стебла верхівкового пагона (ADR)	-0,609435	-0,671650
внесок фактора, %	49,71	20,87

вання *Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)* притаманні найбільша висота ($H = 93,4 \pm 6,85$ см) та мінімальні значення фотосинтетичного зусилля ($LWR = 0,19 \pm 0,018$ г/г).

У процесі віталітетних досліджень за результатами кореляційного аналізу встановлено, що на рівні значень коефіцієнту кореляції (r) 0,80 і вище розмірні показники рослин *L. palustre* формують три плеяди. У них згруповано від двох до чотирьох морфопараметрів.

У складі першої плеяди об'єднані такі морфопараметри, як кількість листків (NL), їхня загальна площа (A) та відношення площі листків до діаметра стебла (ADR). У другій плеяді знаходяться загальна маса рослин (W), маса їхніх скелетних структур (Wst), загальна маса листків (WL) та маса одного листка (wl). Третя плеяда включає кількість бічних пагонів (B) та таких, що формуються на одиницю висоти (B_L). Загалом плеядами охоплено 47,4% розмірних показників, що були враховані у *L. palustre*. Це свідчить про досить високу морфологічну інтегрованість рослин цього виду.

Серед морфопараметрів, які оцінювалися у *L. palustre*, найбільшою мінливістю характеризуються висота, кількість листків, загальна маса рослин, маса скелетних структур та листків, маса одного листка, загальна площа листової поверхні, співвідношення між площею листової поверхні та фітомасою рослини, між висотою та діаметром

Таблиця 4. Результати віталітетного аналізу ценопопуляцій *Ledum palustre*

Table 4. Results of vitality analysis of *Ledum palustre* ceno-populations

Асоціації	Значення індексу якості Q	Якісний тип ценопопуляції
<i>Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) eriophoros (vaginati)-sphagnosum (magellanic)</i>	0,0833	депресивна
<i>Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) vacciniosum (myrtilli)-ledosum (palustris)</i>	0,3334	процвітаюча
<i>Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)</i>	0,4000	процвітаюча
<i>Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)-pleuroziosum (schreberi)</i>	0	депресивна
<i>Pinetum (sylvestris) molinoso (caeruleae)-pleuroziosum (schreberi)</i>	0,1500	депресивна
<i>Pinetum (sylvestris) ledoso (palustris)-vaccinosum (myrtilli)</i>	0,2143	рівноважена
<i>Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)</i>	0,4167	процвітаюча

стебла верхівкового пагона, а також співвідношення загальної площі листків і діаметра стебла. Значення стандартного відхилення у зазначених розмірних характеристик перевищує 10,2, а дисперсії – 105,8. У більшості інших морфопараметрів величини цих показників варіювання виявилися меншими за 2,2 та 4,7 відповідно.

Факторний аналіз, застосований до найбільш мінливих морфопараметрів, показав, що високі факторні навантаження (на рівні 0,880000 і більше) мають чотири з них: загальна маса рослин, кількість листків, маса скелетних структур та загальна площа листової поверхні (табл. 3). За результатами кореляційного та факторного аналізів, до числа ключових морфопараметрів, які детермінують віталітет *L. palustre*, насамперед віднесені загальна маса рослин та загальна площа листової поверхні. Вони не тільки вирізняються значними факторними навантаженнями, а й є ядрами двох різних кореляційних плеяд. Показник загальної площі листової поверхні є інтегруючим для двох морфопараметрів (NL та ADR), а загальної маси – для трьох (Wst, WL та wl).

До комплексу розмірних величин, які детермінують віталітет *L. palustre*, ми також віднесли висоту, хоча вона і не вирізняється високими факторними навантаженнями. Це обумовлено її центральним місцем у складі кореляційного дендриту й відсутністю тісного кореляційного зв'язку із загальною

фітомасою рослин та площею їхньої листкової поверхні.

На завершальному етапі віталітетного аналізу встановлено, що за представленістю рослин різного класу віталітету три ценопопуляції *L. palustre* є процвітаючими, одна – врівноваженою й три – депресивними (табл. 4). При цьому значення індексу якості *Q* варіюють у досить широкому діапазоні: від 0 до 0,4167, тоді як максимально можливий розмах величин цієї характеристики знаходиться в межах 0–0,5.

Висновки

За результатами проведених досліджень доведено, що кожній із ценопопуляцій *L. palustre* лісових та лісоболотних фітоценозів Новгород-Сіверського Полісся притаманний специфічний комплекс величин провідних популяційних характеристик. За деякими з них (розмірними показниками, віталітетною структурою) досліджувані ценопопуляції мають чітко виражені статистично достовірні відмінності, а за іншими (популяційною щільністю, онтогенетичною структурою) проявляють більшу подібність.

З урахуванням комплексу популяційних показників найвищий потенціал для сталого та довготривалого функціонування у фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся мають ценопопуляції *L. palustre* із угруповань *Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)*, *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) vacciniosum (myrtilli)-ledosum (palustris)* та *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)*. Вони не тільки належать до категорії «процвітаючих» за віталітетними ознаками, а й характеризуються онтогенетичною структурою, в складі якої переважає частка рослин догенеративних станів (53,57–80,56%), однак вагому представленість (19,44–46,43%) мають і генеративні особини. На сучасному етапі ці ценопопуляції не потребують впровадження спеціальних заходів для їхнього збереження.

Ценопопуляції з угруповань *Pinetum (sylvestris) ledoso (palustris)-vacciniosum (myrtilli)*, *Pinetum (sylvestris) molinoso (caeruleae)-pleuroziosum (schreberi)*, *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) eriophorosum (vaginati)-sphagnosum (magellanicum)*, *Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)-pleuroziosum (schreberi)* належать до числа тих, які зараз потребують моніторингу. Для ценопопуляції із *Pinetum (sylvestris) ledoso (palustris)-vacciniosum (myrtilli)* це насамперед обумовлено тим, що в ній досить сут-

тєвою (57,14%) є частка рослин найнижчої життєвості (класу *c* віталітету). Окрім того, у цій ценопопуляції, порівняно із шістьма іншими, найбільше субсенільних та сенільних особин (їхня сумарна частка 13,37%). Тобто в ній спостерігається чітко виражений процес "старіння".

Актуальність моніторингу за ценопопуляціями *L. palustre* із угруповань *Pinetum (sylvestris) molinoso (caeruleae)-pleuroziosum (schreberi)*, *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) eriophorosum (vaginati)-sphagnosum (magellanicum)*, *Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)-pleuroziosum (schreberi)* насамперед визначається тим, що всі вони депресивні із часткою рослин найнижчого класу віталітету на рівні 70–100%. Позитивним є те, що у цих ценопопуляціях представленість *L. palustre* догенеративних онтогенетичних станів сягає 68,96–87,43%. Тобто, незважаючи на низький рівень віталітетних характеристик, у даних ценопопуляціях переважають інвазійні процеси, що вказує на їхню потенційну здатність до самопідтримання та подальшого довготривалого існування у зазначених угрупованнях. Вважаємо, що одним із чинників, який сприяє прояву цієї особливості навіть за умови низької життєвості особин *L. palustre*, є значна морфологічна інтегрованість рослин цього виду.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Andriyenko T.L., Perehrym M.M. *Ofitsiyni pereliky rehionalno ridkisnykh roslyn administratyvnykh terytoryi Ukrainy*, Kyiv: Alterpress, 2012, 148 pp. [Андрієнко Т.Л., Перегрим М.М. *Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України*, Київ: Альтерпрес, 2012, 148 с.]
- Belousov M.V., Tsybukova T.N., Berezovskaya T.P., Tikhonova O.K., Basova E.V., Zeyle L.A., Yusubov M.S. *Khimiya rastitelnogo syrya*, 2002, 4: 35–38. [Белушов М.В., Цыбукова Т.Н., Березовская Т.П., Тихонова О.К., Басова Е.В., Зейле Л.А., Юсубов М.С. *Элементный состав багульника болотного. Химия растит. сырья*, 2002, 4: 35–38].
- Dendrosozolohichniy katalog pryrodno-zapovidnoho fondu Lisostepu Ukrainy*. Ed. S.Yu. Popovych, Kyiv: Agrar Media Hrup, 2011, 800 pp. [Дендрозологічний каталог природно-заповідного фонду Лісостепу України. За ред. С.Ю. Поповича, Київ: Аграр Медіа Груп, 2011, 800 с.]
- Glotov N.V. In: *Zhizn populyatsiy v geterogennoy srede*, Yoshkar-Ola, 1998, part 1, pp. 146–149. [Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / *Жизнь популяций в гетерогенной среде*. Йошкар-Ола, 1998, ч. 1, с. 146–149].
- Harper J.L. *Population biology of plants*, New York; London: Acad. Press, 1977, 592 pp.

- Komp'yuterni metody v silskomu hospodarstvi ta biologii.* Eds O.M. Tsarenko, Yu.A. Zlobin, V.H. Sklyar, O.M. Panchenko, Sumy: Universytet. knyha, 2000, 203 pp. [*Комп'ютерні методи в сільському господарстві та біології.* О.М. Царенко, Ю.А. Злобин, В.Г. Скляр, О.М. Панченко, Суми: Університет. книга, 2000, 203 с.].
- Kovalenko I.M. *Ukr. Bot. J.*, 2005, 62(5): 707–714. [Коваленко І.М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. I. Онтогенетична структура. *Укр. бот. журн.*, 2005, 62(5): 707–714].
- Krylova I.L., Prokosheva L.I. *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti*, 1995, 10: 174–186. [Крылова И.Л., Прокошева Л.И. Багульник болотный. *Биол. флора Москов. области*, 1995, 10: 174–186].
- Kuritsyn A.V., Belonogova V.D., Vlasov A.S. *Meditinskiy almanakh*, 2011, 5(18): 292–294. [Курицын А.В., Белогова В.Д., Власов А.С. Сырьевой потенциал дикорастущих лекарственных растений Пермского края. *Мед. альманах*, 2011, 5(18): 292–294].
- Likarski roslyny: Entsyklopedychniy dovidnyk*, Kyiv: Vyd-vo Ukr. entsykloped., 1992, 544 pp. [*Лікарські рослини: Енциклопедичний довідник*, Київ: Вид-во Укр. енциклоп., 1992, 544 с.].
- Minarchenko V.M. *Likarski sudynni roslyny Ukrainy (medychne ta resursne znachennya)*, Kyiv: Phytosociocentre, 2005, 241 pp. [Мінарченко В. М. *Лікарські судинні рослини України (медичне та ресурсне значення)*, Київ: Фітосоціоцентр, 2005, 241 с.].
- Minarchenko V.M., Solomakha T.D., Tymchenko I.A. In: *Ekolohiya vodno-bolotnykh uhid i torfovyyshch*, Kyiv: TOV NVP Interservis, 2014, p. 161. [Мінарченко В.М., Соломаха Т.Д., Тимченко І.А. Ресурсна значущість лікарських та харчових рослин Західного Полісся України / *Екологія водно-болотних угідь і торфовищ*, Київ: ТОВ НВП Інтерсервіс, 2014, с. 161].
- Ryzhikova M.A., Gabitova D.M. *Vestnik sovremennoy klinicheskoy meditsiny*, 2001, 4(1): 42–44. [Рыжикова М.А., Габитова Д.М. Багульник как перспективное антиоксидантное средство для лечения бронхолегочных патологий. *Вестн. соврем. клинич. медицины*, 2001, 4(1): 42–44].
- Soroka M.I. *RVV NLTU Ukrainy*, 2008, 6: 85–91. [Сорока М.І. Хвойні та змішані ліси (клас Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. 1939) та передумови їх природного формування на Розточчі. *РВВ НЛТУ України*, 2008, 6: 85–91].
- Stadnytska N.Ye., Komarovska-Porokhnyavets O.Z., Kishchak Kh.Ya., Mykoliv O.V., Lytvyn V.Ya., Konechna R.T., Novikov V.P. *Visnyk Natsionalnoho universytetu Lvivska politekhnika*, 2011, 70: 111–116. [Стадницька Н.Є., Комаровська-Порохнявець О.З., Кішчак Х.Я., Миколів О.Б., Литвин В.Я., Конечна Р.Т., Новіков В.П. Рослини з протимікробними властивостями. *Вісн. нац. ун-ту "Львівська політехніка"*, 2011, 70: 111–116].
- Stolyar I.V. *Bezpeka produktiv kharchuvannya ta tekhnolohiya pererobky*, 2013, 71(1): 165–170. [Столяр І.В. Оцінка медоносної бази Полісся України. *Bezpeka produktiv харчування та технологія переробки*, 2013, 71(1): 165–170].
- Telishavska H.Yu., Hrytsyk A.R., Benzel I.L. *Aktualni problemy profilaktychnoi medytyny*, 2012, 10: 125–131. [Телішевська Г.Ю., Грицик А.Р., Бензель І.Л. Розповсюдження, ботанічна характеристика та використання видів родини Вересові. *Актуальні проблеми профілактичної медицини*, 2012, 10: 125–131].
- Uranov A.A. *Biologicheskije nauki*, 1975, 2: 7–33. [Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. *Биол. науки*, 1975, 2: 7–33].
- Veretnova O.Yu., Polyakov N.A., Efremov A.A. *Khimiya rastitelnogo syr'ya*, 2007, 2: 67–72. [Веретнова О.Ю., Поляков Н.А., Ефремов А.А. Природа экстрактивных веществ багульника болотного, произрастающего в Красноярском крае. *Химия растит. сырья*, 2007, 2: 67–72].
- Zhivotovskiy L.A. *Ekologiya*, 2001, 1: 3–7. [Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. *Экология*, 2001, 1: 3–7].
- Zhukova L.A. In: *Dinamika tsenopopulyatsiy travyanistykh rasteniy*, In: Kiev, 1987, pp. 9–19. [Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах / *Динамика ценопопуляций травянистых растений*, Киев, 1987, с. 9–19].
- Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. *Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya*, Sumy: Universitet. kniga, 2013, 439 pp. [Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. *Популяції рідких видів рослин: теоретическі основи і методика изучення*, Суми: Університет. книга, 2013, 439 с.].
- Zlobin Yu.A. *Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta*, Sumy: Universitet. kniga, 2009, 263 pp. [Злобин Ю.А. *Популяціонна екологія рослин: сучасне становище, точки росту*, Суми: Університет. книга, 2009, 263 с.].
- Zlobin Yu.A. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rasteniy*, Kazan: Izd-vo Kazan. univ., 1989, 146 pp. [Злобин Ю.А. *Принципы и методы изучения ценологических популяций растений*, Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989, 146 с.].

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 29.06.2016

Шерстюк М.Ю. Ценопопуляції *Ledum palustre* (Ericaceae) у лісових і лисоболотних фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся. Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 37–45.

Гетьманський національний природний парк
вул. Миру, 6, Тростянець 42600, Україна

Комплексно охарактеризовано сучасний стан ценопопуляцій *Ledum palustre* у семи лісових і лисоболотних фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся. За показниками розмірності та віталітетної структури ценопопуляції мають чітко виражені та статистично достовірні відмінності, за показниками онтогенетичної структури та популяційної щільності вони досить подібні між собою. За комплексом популяційних показників встановлено, що найвищий фітоценотичний потенціал функціонування мають ценопопуляції із угруповань *Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)*, *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) vaccinosum (myrtilli)-ledosum (palustris)* та *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)*.

Ключові слова: ценопопуляції, онтогенетична структура, морфометричний аналіз, модельні особини, віталітетний аналіз, Новгород-Сіверське Полісся

Шерстюк М.Ю. Ценопопуляції *Ledum palustre* (Ericaceae) в лесных и лисоболотных фитоценозах Новгород-Северского Полесья. Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 37–45.

Гетьманський національний природний парк
ул. Мира, 6, Тростянець 42600, Украина

Комплексно охарактеризовано современное состояние ценопопуляций *Ledum palustre* в семи лесных и лисоболотных фитоценозах Новгород-Северского Полесья. По размеру растений и виталитетной структуре ценопопуляции имеют четко выраженные статистически достоверные отличия, а по онтогенетической структуре и популяционной плотности они весьма похожи. По комплексу популяционных характеристик установлено, что самый высокий фитоценотический потенциал функционирования имеют ценопопуляции из сообществ *Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)*, *Pineto (sylvestris)-Betuletum (pendulae) vaccinosum (myrtilli)-ledosum (palustris)* и *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (cuspidati)*.

Ключевые слова: ценопопуляции, онтогенетическая структура, морфометрический анализ, модельные особи, виталитетный анализ, Новгород-Северское Полесье

Репродуктивна стратегія адвентивного моху *Campylopus introflexus* (*Leucobryaceae*, *Bryophyta*) на територіях гірничодобувних підприємств Львівщини

Оксана В. ЛОБАЧЕВСЬКА, Роман Р. СОХАНЬЧАК

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
ecomorphogenesis@gmail.com

Lobachevska O.V., Sokhanchak R.R. **Reproductive strategy of the alien moss *Campylopus introflexus* (*Leucobryaceae*, *Bryophyta*) in areas of mining enterprises in Lviv Region.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 46–55.

Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine
11, Stefanyk Str., Lviv 79005, Ukraine

Abstract. Features of reproductive capacity of the alien moss *Campylopus introflexus* in anthropogenic areas (dumps of coal mines, underground sulfur smelting and former peat quarry) of Lviv Region were investigated. In 10 studied localities the following parameters of the moss development have been analyzed: number and ratio of male, female plants and those without gametangia; productivity of fertile plants; in addition, the forming activity of specialized asexual propagules and sporogonia has been also assessed. The high potential of the moss for generative and vegetative regeneration, significant variability of phenotypical sex ratio of bisexual moss turfs, mostly prevailed by females, were observed. Male plants have more opportunities to spread by brood or shoot tips breaking off and to colonize new areas, producing a large number of unisexual moss turfs and different sex ratio of mature fertile individuals. The higher productivity of male plants was found in more humid localities, while open sunny habitats are favourable for female individuals. It was established that stress conditions in the devastated areas of mining enterprises significantly affect the development of sporophyte and vitality of *C. introflexus* spores. In the moss capsules from the localities of coal dumps, there were up to 85% of abortive spores. The active forming of specialized brood organs, namely the breaking off shoot tips during autumn and spring periods and reproduction by fragments of shoots and turfs, have been observed in all localities.

Keywords: *Campylopus introflexus*, alien moss species, fertile specimens, brood propagules

Вступ

За останні століття людська діяльність (господарська, торгівля, туризм) спричинила значні зміни рослинного покриву, зокрема проникнення у рослинні угруповання алохтонних видів. Це у свою чергу призвело до модифікації популяцій видів природної флори, порушення екосистемних зв'язків, локального витіснення аборигенних видів, зменшення їх видового різноманіття та проєктивного покриття. За оцінкою Конвенції з біологічного різноманіття (Convention..., 1992) інвазії неаборигенних організмів є другою за значенням загрозою для біорізноманіття на світовому рівні після безпосереднього знищення місць існування. Одним із важливих завдань вивчення інвазійних видів є знаходження первинних осередків потрапляння нових видів рослин на територію та аналіз

умов, які можуть призвести до надмірного збільшення чисельності їхніх особин. Тому оцінка динамічних тенденцій у поширенні інвазійних видів рослин та їхнього впливу на фіторізноманіття дає змогу визначити проблемні види та розробити заходи обмеження їхнього поширення й контролю.

Адвентивні види бріофітів, які натуралізувалися в Європі, *Orthodontium lineare* Schwägr. і *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. характеризуються широкою амплітудою пристосувань до чинників природного середовища, високою екологічною пластичністю і значним потенціалом до свого поширення (Frahm, 2005; Hassel, Söderström, 2005; Hasse, 2007; Klinck, 2010). Швидке поширення адвентивних видів призводить до втрати регіональної специфіки бріофлори й уніфікації рослинних угруповань на великих територіях.

Campylopus introflexus є адвентивним видом моху в Європі та Північній Америці. Він походить з Пів-

денної півкулі: первинний ареал охоплює південну частину Південної Америки, Африки й Австралії, Нову Зеландію та деякі острови Тихого, Атлантичного, Індійського океанів (Hassel, Söderström, 2005). В Європі його вперше виявили в 1941 р. у графстві Сассекс (Великобританія), звідки мох швидко поширився по всій Західній Європі. За межами Європи *C. introflexus* уперше виявлено в 1975 р. в західній частині Північної Америки – Каліфорнії (Frahm, 1980), тепер вид поширений від Каліфорнії до Британської Колумбії (Hassel, Söderström, 2005; Klinck, 2010).

Гіпотеза "порожньої ніші" (Hierro et al., 2005), згідно з якою чужорідні рослини утилізують ресурси, що не використовуються аборигенними видами, лише частково стосується *C. introflexus*. Автохтонний вид *Polytrichum piliferum* Hedw. є прямим конкурентом інвазійного виду моху, хоча екологічні ніші обох мохів співпадають не повністю. *Polytrichum piliferum* поширюється підземними ризоїдами і тому має переваги на рухомих субстратах (пісковиках, кам'янистих розсипах), тоді як у *C. introflexus* переважає розмноження наземними виводковими пропагулами здебільшого на осілих, збагачених органікою пісках. На ділянках з домінуванням *C. introflexus* ріст і розвиток дернин *P. piliferum* пригнічується, тоді як сам адвентивний мох не зазнає негативного впливу, про що свідчить його підвищена конкурентна спроможність (Hasse, Daniëls, 2006).

Дані про особливості пристосувань *C. introflexus* до мікрокліматичних і едафічних умов та його поширення на антропогенно порушених територіях відсутні. В іноземній літературі переважно наведено результати дослідження екології моху в умовах природного середовища (Frahm, 2005; Hassel, Söderström, 2005; Hasse, 2007; Klinck, 2010). Тому вивчення мінливості екологічних параметрів місцезростань моху та особливостей його заселення на девастованих територіях є важливим як для встановлення можливостей розмноження та пристосувань адвентивних видів, так і для природи формування стійкості бріофітів.

Мета роботи – дослідити особливості репродуктивної стратегії адвентивного моху *C. introflexus*: репродуктивної здатності, статеві структури та розвитку фертильних рослин залежно від впливу екологічних чинників на територіях гірничодобувних підприємств Львівщини.

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень були дернини моху *Campylopus introflexus* з відвалів вугільних шахт (в околицях м. Соснівка Сокальського р-ну), територій, де здійснювалася підземна виплавка сірки (в околицях смт Немирів Яворівського р-ну) та колишнього торфокар'єру (околиці смт Лопатин Радеківського р-ну) Львівської області.

Упродовж 2015–2016 рр. з кожного досліджуваного локалітету в 10–15 випадково відібраних дернинах розміром 3 × 3 см визначали кількість і співвідношення чоловічих, жіночих та стерильних рослин (без гаметангіїв), відсоток фертильних пагонів, їхню продуктивність, а також оцінювали активність утворення спеціалізованих безстатевих пропагул (Shaw et al., 1993). Відсоток спорогонів вираховували як частку від кількості жіночих рослин у дернинах. Число проаналізованих пагонів у мохових дернинах локалітету змінювалося залежно від їхньої щільності та проективного покриття.

Умови субстратів на порушених територіях визначали за загальноприйнятими методиками: температуру, вологість за Є.В. Аринушкіною (Arynushkina, 1970), інтенсивність освітлення вимірювали люксметром Ю-116. Одержані цифрові результати опрацьовували статистично (Plokhinskij, 1970).

Результати та обговорення

Уперше для флори України *Campylopus introflexus* виявили на рекультивованому відвалі діючої шахти "Надія" в околицях м. Соснівки Львівської обл. (Lobachevs'ka, Sokhan'chak, 2010). У 2010 р. на відпрацьованих торфокар'єрах О.Т. Кузярін також виявив ще 2 локалітети *C. introflexus* – в околицях смт Лопатин (Радеківський р-н) та смт Олесько (Буський р-н) Львівської обл. (Kuzyarin, 2012). Аналізували особливості репродукції *C. introflexus* лише у дернинах із торфокар'єру в околицях смт Лопатин, оскільки поблизу смт Олесько невелика мохова дернина перебуває у загрозовому стані через постійне весняне випалювання надземної фітомаси.

Дещо пізніше під час детального вивчення видового складу бріофітних угруповань на техногенно трансформованій території Червоноградського гірничопромислового району поблизу м. Соснівки було знайдено ділянки з домінуванням моху в підніжжі, на схилі та вершині природно заросло-

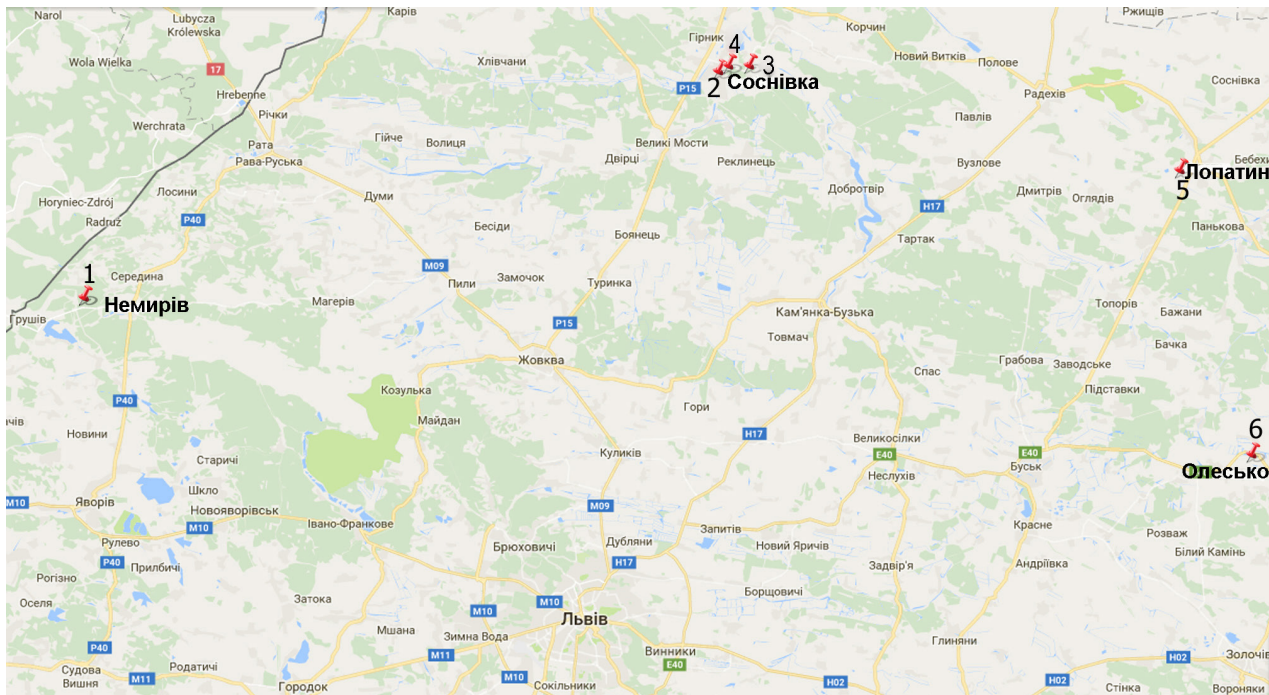


Рис. 1. Розміщення локалітетів моху *Campylopus introflexus*: 1 – територія в околицях смт Немирів Яворівського р-ну, де здійснюється підземна виплавка сірки та околиці м. Соснівка Сокальського р-ну; 2 – відвал вугільної шахти "Візейська"; 3 – відвал вугільної шахти "Надія"; 4 – відвал Центральної збагачувальної фабрики "Червоноградська"; 5 – колишній торфокар'єр, околиці смт Лопатин Радехівського р-ну; 6 – так само, околиці смт Олесько Буського р-ну Львівської обл.

Fig. 1. Position of localities of the moss *Campylopus introflexus*: 1 – area near Nemyriv village, Yavoriv District where underground sulfur smelting was carried out and near Sosnivka town, Sokal District: 2 – Vizeyska Mine dump; 3 – Nadiya Mine dump; 4 – Chervonohradska Central concentrating mill; 5 – former peatery near Lopatyn village, Radekhiv District; 6 – former peatery near Olesko village, Busk District (Lviv Region)

го відвалу недіючої шахти "Візейська" та невеликі окремі мохові дернини на терасі сформованого п'ятиярусного відвалу Центральної збагачувальної фабрики (ЦЗФ) "Червоноградська" (Karpinets' et al., 2013, 2014). Окрім того, наприкінці 2014 р. І.В. Рабик знайдено локалітет *C. introflexus* в околицях смт Немирів Яворівського р-ну Львівщини на території, де здійснюється підземна виплавка сірки (Zubel et al., 2015). Розміщення досліджуваних локалітетів моху подано на рис. 1.

На досліджених девастованих територіях гірничодобувних підприємств всього проаналізовано 3407 рослин моху, з яких 2473 фертильні. Встановлено, що у зразках *C. introflexus* з різних місць існування фенотипне статеве співвідношення є надзвичайно мінливим (табл. 1).

У мохових дернинах кількісно переважали жіночі рослини. Незважаючи на те, що для спор більшості видів бріофітів встановлено початкове ста-

тєве співвідношення 1:1, мінливість статевої експресії на пізніших стадіях гаметофіту є загальною для багатьох видів мохів та печіночників, проте феномен диспропорційного проявлення статі досі не з'ясовано. Лабільне вираження статі властиве здебільшого для мохоподібних багаторічників з тривалим життєвим циклом (Bisang, Hedenäs, 2005). Вважають, що зазвичай статеве співвідношення порушується в процесі росту й дозрівання гаметофіту внаслідок статевого диморфізму, пов'язаного з диференціальною абортивністю та проростанням спор, ростом протонеми, розвитком і виживанням гаметофіту залежно від впливу генетичних, біотичних і/або абіотичних чинників (Stark et al., 2010; Bisang, Hedenäs, 2013).

Майже в усіх проаналізованих місцезростаннях *C. introflexus* переважали двостатеві дернини, лише у невеликому за площею локалітеті на терасі відвалу ЦЗФ, серед здебільшого стерильних рослин,

Таблиця 1. Статеву структуру дернин дводомного моху *Campylopus introflexus*
 Table 1. Sex structure of turfs in dioecious moss *Campylopus introflexus*

Локалітет	Кількість рослин, шт.				Відсоток статевих пагонів	Статеве співвідношення (♀:♂)
	♀	♂	стерильні	всього		
Територія, де здійснювалася підземна виплавка сірки в околицях смт Немирів						
галявина	156	20	180	356	49,4	7,8 : 1
узлісся	88	129	325	542	40,0	1:5
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин						
галявина	112	8	30	150	80,0	14 : 1
узлісся	1	326	9	336	97,3	1 : 326
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка						
відвал ЦЗФ						
тераса	0	30	200	230	13,0	-
вершина відвалу шахти "Надія"						
виступ породи	21	137	25	183	86,3	1 : 6,5
під монолітом породи	127	1	25	153	83,7	127 : 1
галявина	151	70	0	221	100	2,2 : 1
відвал шахти "Візейська"						
тераса	429	37	73	539	86,4	11,6 : 1
вершина	374	256	67	697	90,4	1,5 : 1

визначено небагато чоловічих рослин (табл. 1). Більша кількість жіночих рослин у дернинах, мабуть, зумовлена не рідкістю чоловічих особин, а насамперед швидкістю їх диференціації. Розвиток антеридіїв порівняно з архегоніями є значно тривалішим процесом і потребує певних екологічних умов, тому чоловічі особини можуть дозрівати у рослин без гаметангіїв (Newton, 1972; Bowker et al., 2000; Stark et al., 2010). Низький відсоток фертильних пагонів *C. introflexus*, встановлений для місцевостань із несприятливими гідротермічними умовами нестійкого субстрату як на відвалі ЦЗФ, так і на території, де здійснюється підземна виплавка сірки (околиці смт Немирів), може свідчити також і про незначний вік цих дернин (табл. 1, 2).

Відомо, що у мохоподібних ініціація і дозрівання чоловічих та жіночих гаметангіїв потребують різних мікрокліматичних умов, тобто фертильність контролюється і генетично, і фізіологічно (Hedenäs et al., 2010; Groen, 2010; Fisher, 2011; Bisang et al., 2014). Так, для *Marchantia inflexa* Nees & Mont. встановлено залежність експресії статі від умов природного середовища, а саме у придорожніх оселищах утворювалося в 4,7 рази більше чоловічих особин, ніж жіночих, незважаючи на швидший темп розвитку останніх у цих умовах (Brzyski et al., 2013). Виявлено, що у двостатевих дернинах *C. introflexus*

з відвалу шахти "Візейська" на освітлених, багатих на органіку, ділянках вершини значно більше було дернин із переважанням рослин однієї статі (370♀ : 3♂ та 4♀ : 253♂), тоді як у дещо сухіших умовах на терасі в усіх дернинах переважали жіночі особини (див. табл. 1, 2).

Зазвичай жіночі рослини бріофітів значно конкурентоспроможніші внаслідок пришвидшеного росту та більшого проективного покриття, проте чоловічі особини мають більші можливості для поширення та заселення нових територій (див. рис. 2, 3). Такі властивості можуть спричиняти велику кількість одностатевих дернин і різне статеве співвідношення дозрілих фертильних рослин, насамперед у ксерофітних дводомних бріофітів (Bowker et al., 2000). Високий потенціал *C. introflexus* до вегетативного розмноження спеціалізованими безстатевими пропагулами (виводковими опадаючими верхівками), фрагментами пагонів та листків сприяє утворенню поряд зі змішаними двостатевими дернинами одностатевих, переважно з чоловічих рослин.

Значне переважання чоловічих особин у зразках *C. introflexus* установлено насамперед для локалітетів із підвищеною вологістю, зокрема узлісся в околицях смт Немирів і смт Лопатин та виступу породи на вершині відвалу шахти "Надія" (див.

Таблиця 2. Мікрокліматичні умови й едафічні властивості субстратів під дернинами *Campylopus introflexus* (n = 10)*
Table 2. Microclimatic conditions and edaphic characteristics of substrates under *Campylopus introflexus* turfs (n = 10)*

Локалітет	Місяць відбору зразків	Мікрокліматичні умови**			Едафічні властивості субстрату**	
		Температура повітря, °С	Відносна вологість повітря, %	Мінливість інтенсивності освітлення, тис. лк	Температура, °С	Вологість, %
Територія, де здійснювалася підземна виплавка сірки в околицях смт Немирів						
галявина	квітень	16,4–17,9	48,9–52,3	25,0–40,0	14,6–17,4	10,8–15,7
	липень	29,7–32,3	24,8–26,9	65,0–80,0	26,0–28,8	6,6–7,2
	жовтень	11,3–14,2	51,5–56,7	25,0–35,0	11,2–14,9	11,1–15,9
узлісся	квітень	15,9–17,5	50,5–55,0	20,0–35,0	14,2–17,6	12,4–16,3
	липень	27,4–29,0	30,4–34,1	45,0–60,0	24,2–27,8	6,4–6,8
	жовтень	10,8–13,6	53,2–57,6	20,0–30,0	10,5–13,6	11,9–14,8
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин						
галявина	квітень	19,4–22,8	40,0–44,3	25,0–40,0	18,9–21,2	38,2–41,6
	липень	23,5–27,2	30,8–33,3	70,0–85,0	22,2–24,2	11,5–16,3
	жовтень	19,1–22,6	50,5–55,0	35,0–45,0	10,8–12,5	34,8–37,9
узлісся	квітень	18,2–22,9	44,0–47,2	25,0–35,0	15,5–17,2	40,3–46,7
	липень	23,1–26,3	50,3–54,1	30,0–45,0	21,2–24,8	11,8–16,6
	жовтень	18,8–22,4	51,2–54,8	20,0–35,0	10,2–11,9	32,4–36,7
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка						
відвал ЦЗФ						
тераса	квітень	14,7–17,3	50,5–55,7	30,0–40,0	16,5–18,1	16,7–18,9
	липень	28,6–32,1	32,3–35,1	65,0–75,0	21,5–25,9	5,8–15,1
	жовтень	9,9–12,4	68,2–73,6	30,0–45,0	11,3–15,6	16,4–19,6
вершина відвалу шахти "Надія"						
виступ породи	квітень	22,8–26,4	39,2–42,7	50,0–60,0	20,1–22,5	38,5–41,1
	липень	30,8–34,7	20,2–23,8	85,0–95,0	29,6–31,3	4,6–17,7
	жовтень	18,0–20,5	51,3–55,1	40,0–55,0	19,8–22,4	29,4–31,2
під монолітом породи	квітень	23,9–25,7	44,6–48,1	30,0–40,0	16,7–18,0	32,2–36,0
	липень	31,6–35,5	25,5–27,6	85,0–100,0	30,6–33,1	2,0–4,7
	жовтень	16,8–18,4	47,6–52,0	20,0–35,0	15,3–18,1	25,0–28,2
галявина	квітень	24,0–26,7	36,5–38,1	40,0–60,0	15,9–17,8	28,7–30,2
	липень	33,6–38,2	16,7–25,3	90,0–100,0	30,8–32,4	8,9–10,7
	жовтень	17,4–19,2	58,9–61,1	45,0–65,0	16,6–18,3	26,3–28,8
відвал шахти "Візейська"						
тераса	квітень	22,5–28,0	32,6–36,2	25,0–35,0	19,0–21,3	38,8–42,1
	липень	33,2–36,0	25,1–28,4	60,0–75,0	27,8–30,0	13,5–17,4
	жовтень	11,9–15,4	48,3–54,6	15,0–25,0	12,6–15,8	31,1–34,7
вершина	квітень	23,8–28,4	30,8–34,1	25,0–40,0	16,6–17,7	39,3–45,4
	липень	34,4–38,3	26,6–29,5	80,0–95,0	28,5–31,2	12,9–18,5
	жовтень	13,8–16,2	49,1–51,4	25,0–35,0	14,8–17,1	27,3–29,5

* Похибка вимірювань не перевищувала 15%; ** наведено діапазони вимірювань.

табл. 1, 2). На заростаючому торфокар'єрі смт Лопатин у значно щільніших мохових дернинах визначено найбільшу статеvu продуктивність чоловічих рослин за кількістю андроцеїв і антеридіїв, тоді як на виступі породи на шахтному відвалі андроцеїв було в 2,5 рази менше (табл. 3), проте утворювалося більше виводкових опадаючих верхівок (рис. 3). Переважання чоловічих рослин часто пов'язують із впливом екологічних стресів: низькою інтенсив-

ністю освітлення, надлишком/нестачею вологи, недостатнім живленням, несприятливими погодними умовами (Stark et al., 2005; Groen et al., 2010). Встановлено, що на прояв статі в однодомного моху *Tetraphis pellucida* Hedw. впливає густина пагонів — чоловічі органи домінують у щільніших дернинах (Kinmeget, 1991). У *Marchantia inflexa* чоловічі рослини утворюються швидше й більше, порівняно з жіночими, проте вони, як правило, мають

нижче виживання в умовах нестачі вологи (Stieha et al., 2014).

За результатами численних досліджень, більшість бріофітів у ході еволюції стали оптимізувати статеве співвідношення залежно від природних умов, у яких вони ростуть, тобто їхній філогенез визначає співвідношення статей, а не сучасні умови їхнього місцезростання (Bisang, Hedenäs, 2005; 2014).

У *C. introflexus* репродуктивні органи виникають на верхівках основних або коротких бічних гілок (див. рис. 2). Сукупність чоловічих статевих органів – антеридіїв, покривних, або перигоніальних, листків та клітинних ниток – парафіз утворюють брунькоподібний андроцей. На верхівці чоловічих рослин моху зазвичай формувалися від 2 до 13 андроцеїв із 3–12 антеридіями (табл. 3, рис. 4). Найбільшу продуктивність чоловічих особин встановлено у зразках моху з торфокар'єру в околицях смт Лопатин (21–23 андроцеїв з 7–21 антеридіями) та з виступу породи на вершині відвалу шахти "Надія" (7–20 андроцеїв з 6–16 антеридіями).

На верхівках жіночих рослин утворюється також декілька (від 1 до 5) гінецеїв, перихеціальні листки яких здебільшого сильно загорнуті та значно більше видовжені в шилоподібну верхівку, порівняно з перигоніальними листками (рис. 4, 5).



Рис. 2. Жіночі (a) і чоловічі (b) рослини *Campylopus introflexus* з гаметангіями

Fig. 2. *Campylopus introflexus* female (a) and male (b) plants with gametangia

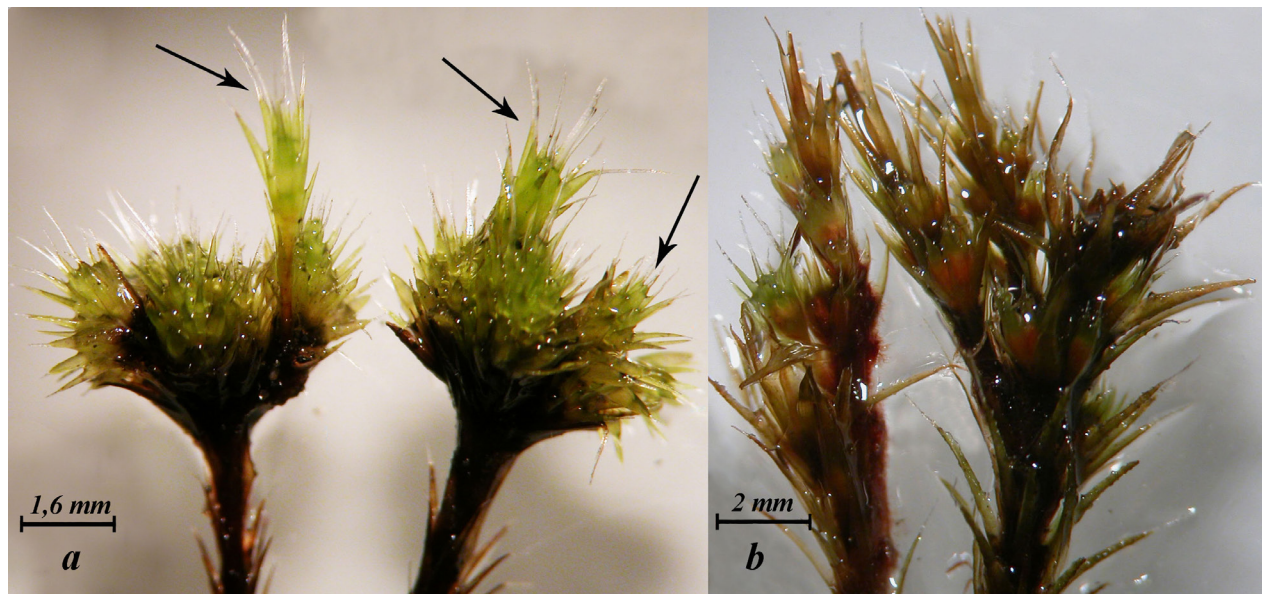


Рис. 3. Чоловічі рослини *Campylopus introflexus*: a – з виводковими опадаючими верхівками (виступ породи на вершині відвалу шахти "Надія"); b – із численними гаметангіями (галявина торфокар'єру біля смт Лопатин)

Fig. 3. *Campylopus introflexus* male plants: a – with breaking off brood shoot tips (from rock ledge at the top of Nadiya Mine dump); b – with numerous gametangia (from a glade of the former peat quarry near Lopatyn village)

Таблиця 3. Оцінка статевої продуктивності фертильних рослин *Campylopus introflexus*
 Table 3. Evaluation of reproductive productivity of *Campylopus introflexus* fertile plants

Локалітет	Кількість				
	гінецеїв на 1 жіночій рослині, шт.	архегоніїв в 1 гінецеї, шт.	андроцеїв на 1 чоловічій рослині, шт.	антеридіїв в 1 андроцеї, шт.	спорогонів, %
Територія, де здійснювалася підземна виплавка сірки в околицях смт Немирів					
галявина	2,7 ± 0,3	7,5 ± 0,6	4,9 ± 0,4	10,8 ± 0,6	85,6
узлісся	2,0 ± 0,6	6,4 ± 0,4	6,1 ± 0,8	11,8 ± 0,9	0
Колишній торфокар'єр в околицях смт Лопатин					
галявина	1,7 ± 0,3	4,9 ± 0,4	22,0 ± 0,6	13,0 ± 1,2	0
узлісся	0	0	20,4 ± 1,7	9,0 ± 0,5	0
Відвали вугільних шахт в околицях м. Соснівка					
відвал ЦЗФ					
тераса	0	0	2,4 ± 0,5	7,3 ± 0,5	0
вершина відвалу шахти "Надія"					
виступ породи	2,1 ± 0,5	7,2 ± 0,4	8,5 ± 0,7	12,7 ± 1,1	51,9
під монолітом породи	4,4 ± 0,5	4,2 ± 0,2	9,0 ± 0,1	9,0 ± 0,1	30,0
галявина	2,1 ± 0,2	4,8 ± 0,3	7,3 ± 0,5	10,9 ± 0,6	89,5
відвал шахти "Візейська"					
тераса	4,3 ± 0,5	6,5 ± 0,4	3,3 ± 0,3	10,6 ± 0,5	93,1
вершина	3,9 ± 0,3	5,0 ± 0,3	11,3 ± 1,1	9,1 ± 0,6	95,7

Статева продуктивність гінецеїв набагато нижча, порівняно з андроцеями. Максимальну продуктивність жіночих рослин визначено у зразках моху з тераси відвалу шахти "Візейська" і дещо меншу – з галявини біля смт Немирів (табл. 3).

За результатами аналізу продуктивності фертильних рослин, більше чоловічих статевих органів утворюється насамперед у вологіших локалітетах, тоді як для розвитку жіночих – сприятливішими є відкриті сонячні місцезростання з оптимальною

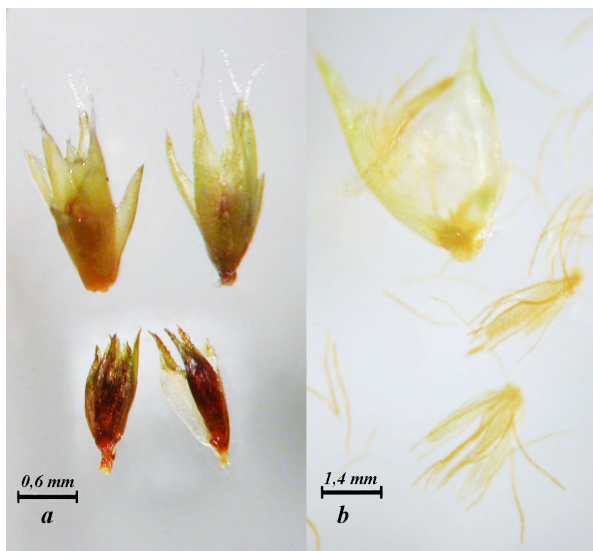


Рис. 4. Ізольовані чоловічі статеві органи *Campylopus introflexus*: *a* – брунькоподібні андроцеї (антеридії, оточені перигоніальними листками); *b* – антеридії з парафізами

Fig. 4. Isolated male reproductive organs of *Campylopus introflexus*: *a* – bud-like androecia (antheridia surrounded by perigonal leaves); *b* – antheridia and paraphyses

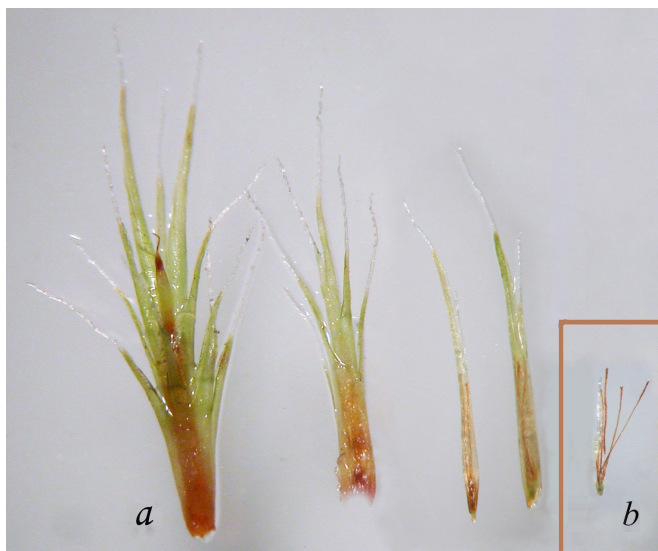


Рис. 5. Гінецеї – архегонії, оточені перихеціальними листками (*a*), та ізольовані архегонії (*b*) *Campylopus introflexus*
 Fig. 5. Gynoecia – archegonia surrounded by perichaetial leaves (*a*) and isolated archegonia (*b*) of *Campylopus introflexus*

вологістю (табл. 2). Найбільший відсоток фертильних рослин встановлено в зразку моху з галявини на вершині відвалу шахти "Надія" (табл. 1). За літературними даними та результатами наших спостережень, *C. introflexus* є геліофітом, який саме на відкритих ділянках утворює двостатеві дернини з високим потенціалом генеративного та вегетативного поновлення.

На відміну від геотермальних місцезростань *C. introflexus* у Вулканічному національному парку м. Ласен (Каліфорнія, США), в яких не було виявлено спорогонів (Erpley et al., 2011), на девастованих територіях для шести з десяти проаналізованих локалітетів відзначено рясне утворення коробочок. Оскільки на верхівці жіночих рослин здебільшого розміщено по декілька гінецеїв, досить часто генеративні пагони утворювали багато спорогонів зі звивистими ніжками – переважно по 1–3 коробочки з кожного гаметангія. Велику кількість спорогонів відзначено в зразках моху з відвалу шахти "Візейська" та галявин на території підземної виплавки сірки й вершини відвалу шахти "Надія" (табл. 3).

Встановлено, що стресові умови на девастованих територіях гірничодобувних підприємств істотно впливають на розвиток спорофіту *C. introflexus*. Результати аналізу життєздатності спор свідчать про значний відсоток (до 85) абортивності спор моху з локалітетів вугільних відвалів, окрім того, виявлено до 5–10% недорозвинутих спорогонів з аномальними або несформованими, без спор, коробочками. Очевидно, високий рівень забруднення повітря та техноземів на відвалах вугільних шахт (Ваганов, 2008) істотно впливає на спорогенез моху. Натомість з території, де здійснюється підземна виплавка сірки, до 95% спор були повністю сформованими і життєздатними (рис. 6).

Відсутність спорогонів відзначено для локалітетів з переважно одностатевими дернинами моху – на нестійких токсичних субстратах з дефіцитом вологи відвалу ЦЗФ та в умовах часткового затінення трав'яно-мохового угруповання колишнього торфокар'єру в околицях смт Лопатин (табл. 2, 3). Значне пошкодження моху та стерильність його пагонів на торфовищі, очевидно, спричинена насамперед інтенсивним рекреаційним навантаженням – періодичним, переважно ранньовесняним випалюванням надземної фітомаси, витоптуванням стежок і побутовим засміченням досліджуваної ділянки.

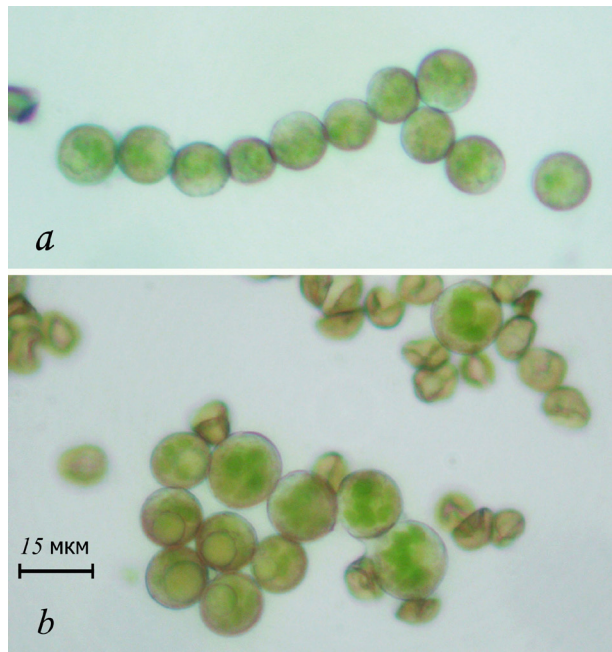


Рис. 6. Спори з коробочок *Campylopus introflexus*, зібраних на території, де здійснювалася підземна виплавка сірки (а) та на галявині вершини відвалу шахти "Надія" (б)

Fig. 6. Spores from capsules of *Campylopus introflexus* collected on the territory of underground sulfur smelting (a) and the glade at the top of Nadiya Mine dump (b)

Окрім спор *C. introflexus* розмножується вегетативним способом унаслідок фрагментації гаметофіту – частинами пагонів і листків, які можуть розноситися вітром, птахами й іншими тваринами та залишатися живими протягом декількох років, а за сприятливих умов відновлювати ріст та розвиток (Hasse, 2007). *Campylopus introflexus* утворює спеціалізовані безстатеві репродуктивні органи – світло-зелені, легко опадаючі верхівкові пропагули (рис. 3), які мають апікальну клітину і тому проростають у пагін без утворення протонемної дернини.

Успішне розповсюдження моху на відвалах та заселення новоутворених ніш відбувається завдяки досить швидкому формуванню щільної дернини внаслідок вегетативного розмноження фрагментами гаметофіту, передусім опадаючими виводковими верхівками стебел увпродовж періоду з підвищеною вологістю осінньо-весняного сезону. Оскільки гаметофіт і спорофіт конкурують за обмежені ресурси рослини, вегетативне розмноження у моху *C. introflexus* частково компенсує обмежену здатність до статевого розмноження, насамперед за умов часово-просторового розмежування статей.

Висновки

Для моху *C. introflexus* на девастованих територіях гірничодобувних підприємств Львівщини властива висока репродуктивна здатність, як і в умовах природного середовища. Він активно утворює як статеві, так і нестатеві діаспори. Екологічні чинники по-різному впливають на репродуктивну здатність моху, зокрема статеве співвідношення й продуктивність фертильних рослин. Більша статева продуктивність встановлена для чоловічих рослин у вологіших локалітетах, тоді як відкриті сонячні місцезростання є сприятливішими для формування жіночих особин. Стресові умови на девастованих територіях гірничодобувних підприємств істотно впливають на розвиток спорофіту й життєздатність спор *C. introflexus*, зокрема, у коробочках моху з шахтних відвалів було виявлено до 85% абортивних спор. Істотне збільшення кількості чоловічих і жіночих рослин визначено в освітлених місцезростаннях, багатих на органіку, з підвищеною вологістю і температурою техногенного субстрату. Окрім статевого розмноження, у репродуктивній стратегії моху клональний ріст спеціалізованими виводковими пропагулами і фрагментами гаметофіту має важливе значення для збереження локалітету, поширення та швидкого заселення нових ділянок.

Подальше поширення *C. introflexus* у нашій країні можливе завдяки високій екологічній пластичності та значному репродуктивному потенціалу. Адвентивний мох зможе заселяти насамперед порушені ділянки, зокрема кислі субстрати, як на природних, так і антропогенно змінених територіях.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Arynushkina E.V. *Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv*, Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 488 pp. [Ари-нушкина Е.В. *Руководство по химическому анализу почв*, М.: Изд-во МГУ, 1970, 488 с.].
- Baranov V.I. *Visnyk Lvivskoho un-tu*, Ser. Biol., 2008, 46: 172–178. [Баранов В.І. Екологічний опис породного відвалу вугільних шахт ЦЗФ ЗАТ "Львівсистеменерго" як об'єкта для озеленення. *Вісн. Львів. ун-ту*, Сер. Біол., 2008, 46: 172–178].
- Bisang I., Hedenäs L. Sex ratio patterns in dioicous bryophytes revisited. *J. Bryol.*, 2005, 27: 205–219.
- Bisang I., Hedenäs L. Males are not shy in the wetland moss *Drepanocladus lycopodioides*. *Int. J. Plant Sci.*, 2013, 174: 733–739.
- Bisang I., Ehlrlén J., Persson C., Hedenäs L. Family affiliation, sex ratio and sporophyte frequency in unisexual mosses. *J. Linn. Soc. Bot.*, 2014, 174: 163–172.

- Bowker M.A., Stark L.R., McLetchie D.N., Mishler B.D. Sex expression, skewed sex ratios and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). *Amer. J. Bot.*, 2000, 87: 517–526.
- Brzyski J.R., Wade T., McLetchie D.N. Reproductive allocation between the sexes, across natural and novel habitats, and its impact on genetic diversity. *Evol. Ecol.*, 2013, 28: 247–261.
- Convention on Biological Diversity*. United Nations, 1992, 28 pp., available at: <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf>.
- Eppley S.M., Rosenstiel T.N., Graves C.B., García E.L. Limits to sexual reproduction in geothermal bryophytes. *Int. J. Plant.*, 2011, 172(7): 870–878.
- Fisher K.M. Sex on the edge: Reproductive patterns across the geographic range of the *Syrhropodon involutus* (Calymperaceae) complex. *Bryologist*, 2011, 114: 674–685.
- Frahm J.P. Synopsis of the genus *Campylopus* in North America north of Mexico. *Bryologist*, 1980, 83: 570–588.
- Frahm J.P. A contribution to the *Campylopus* flora of Chile. *Trop. Bryology*, 2005, 26: 39–43.
- Groen K.E., Stieha C.R., Crowley P.H., McLetchie D.N. Sex-specific plant responses to two light levels in the liverwort *Marchantia inflexa* (Marchantiaceae). *Bryologist*, 2010, 113: 81–89.
- Hasse T. *Campylopus introflexus* invasion in a dune grassland: Succession, disturbance and relevance of existing plant invader concepts. *Herzogia*, 2007, 20: 305–315.
- Hasse T., Daniëls F.J.A. Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland. *J. Veget. Sci.*, 2006, 17: 135–146.
- Hassel K., Söderström L. The expansion of the alien mosses *Orthodontium lineare* and *Campylopus introflexus* in Britain and Continental Europe. *J. Hattori Bot. Lab.*, 2005, 97: 183–193.
- Hedenäs L., Bisang I., Korpelainen H., Cronholm B. The true sex ratio in European *Drepanocladus trifarius* (Bryophyta: Amblystegiaceae) revealed by a novel molecular approach. *Biol. J. Linn. Soc.*, 2010, 100: 132–140.
- Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J. Ecol.*, 2005, 93: 5–15.
- Karpinets L.I., Lobachevska O.V., Baranov V.I. In: *Stan i bioriznomanitya ekosystem Shatskoho natsionalnoho pryrodnoho parku: mat. nauk. konf.*, Lviv, 2013, p. 4. [Карпинець Л.І., Лобачевська О.В., Баранов В.І. Зміни мікрокліматичних умов субстратів породних відвалів вугільних шахт за впливу бріофітного покриву / *Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: матер. наук. конф. (свт Шацьк, 12–15 вересня 2013 р.)*, Львів, 2013, с. 4].
- Karpinets L., Lobachevska O., Baranov V. *Visnyk Lvivskoho un-tu*, Ser. Biol., 2014, 65: 255–265. [Карпинець Л., Лобачевська О., Баранов В. Вплив бріофітного покриву на умови едафотопу породних відвалів Червоноградського гірничопромислового комплексу. *Вісн. Львів. ун-ту*, Сер. Біол., 2014, 65: 255–265].
- Kimmerer R.W. Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* I. Population density and reproductive mode. *Bryologist*, 1991, 94: 255–260.
- Klinck J. Invasive Alien Species Fact Sheet – *Campylopus introflexus*. In: *The Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS*,

2010, available at: <http://www.nobanis.org> (accessed 04 August 2015).

- Kuzyarin O.T. *Ukr. Bot. J.*, 2012, 69(3): 416–422. [Кузарін О.Т. Нові відомості про поширення адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. в Україні. *Укр. бот. журн.*, 2012, 69(3): 416–422].
- Lobachevska O.V., Sokhanchak R.R. *Ukr. Bot. J.*, 2010, 67(3): 432–437. [Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. – новий адвентивний вид моху для флори України. *Укр. бот. журн.*, 2010, 67(3): 432–437].
- Newton M.E. Sex-ratio differences in *Mnium hornum* Hedw. and *M. undulatum* Sw. in relation to spore germination and vegetative regeneration. *Ann. Bot.*, 1972, 36: 163–178.
- Plokhinskiy N.A. *Biometriya*, Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 367 pp. [Плохинский Н.А. *Биометрия*, М.: Изд-во МГУ, 1970, 367 с.].
- Shaw A.J., Gaughan J.F. Control of sex-ratios in haploid populations of the moss, *Ceratodon purpureus*. *Amer. J. Bot.*, 1993, 80: 584–591.
- Stark L.R., McLetchie D.N., Eppley S.M. Sex ratios and the shy male hypothesis in the moss *Bryum argenteum* (Bryaceae). *Bryologist*, 2010, 113: 788–797.
- Stark L.R., McLetchie D.N., Mishler B.D. Sex expression, plant size, and spatial segregation of the sexes across a stress gradient in the desert moss *Syntrichia caninervis*. *Bryologist*, 2005, 108: 183–193.
- Stieha C.R., Middleton A.R., Stieha J.K., Trott, S.H., McLetchie D.N. The dispersal process of asexual propagules and the contribution to population persistence in *Marchantia* (Marchantiaceae). *Amer. J. Bot.*, 2014, 101(2): 348–356.
- Zubel R., Danylyk I., Rabyk I., Lobachevska O., Soroka M. *Bryophytes of the Roztocze Region (Poland and Ukraine). A checklist of liverworts and mosses*, Lublin: Libropolis, 2015, 146 pp.

Рекомендує до друку
С.Я. Кондратюк

Надійшла 30.06.2016

Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р. Репродуктивна стратегія адвентивного моху *Campylopus introflexus* (Leucobryaceae, Bryophyta) на територіях гірничодобувних підприємств Львівщини. *Укр. бот. журн.*, 2016, 74(1): 46–55.

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

Визначено особливості репродуктивної здатності адвентивного моху *Campylopus introflexus* на техногенних територіях, де здійснюється підземна виплавка сірки, відвалах вугільних шахт та колишньому торф'яному кар'єрі у Львівській обл. У десяти досліджених локалітетах дводомного моху проаналізовано кількість і співвідношення чоловічих, жіночих та рослин без гаметангіїв, продуктивність фертильних особин, а також оцінено активність утворення спеціалізованих безстатевих пропагул та спорогонів. Відзначено високий потенціал моху до генеративного та вегетативного поновлення, значну мінливість фенотипного статевого співвідношення у двостатевих мохових дернинах, у яких переважали жіночі особини. Чоловічі рослини мають більші можливості для поши-

рення верхівковими виводковими бруньками і заселення нових територій, що зумовлює велику кількість одно-статевих мохових дернин і різне статеве співвідношення дозрілих фертильних особин. Більшу продуктивність чоловічих рослин виявлено у вологіших локалітетах, тоді як відкриті сонячні місцезростання сприятливіші для формування жіночих особин. Встановлено, що стресові умови на девастованих територіях гірничодобувних підприємств істотно впливають на розвиток спорофіту й життєздатність спор *C. introflexus*. У коробочках моху з локалітетів вугільних відвалів було до 85% абортивних спор. Для всіх локалітетів відзначено активне утворення спеціалізованих виводкових пропагул – опадаючих верхівок упродовж осінньо-весняного періоду та розмноження фрагментами пагонів та дернин.

Ключові слова: *Campylopus introflexus*, адвентивний вид моху, фертильні особини, виводкові органи

Лобачевская О.В., Соханьчак Р.Р. Репродуктивная стратегия адвентивного мха *Campylopus introflexus* (Leucobryaceae, Bryophyta) на территориях горнодобывающих предприятий Львовской области. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(1): 46–55.

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

Определены особенности репродуктивной способности адвентивного мха *Campylopus introflexus* на техногенных территориях, где осуществлялась подземная выплавка серы, отвалах угольных шахт и бывшего торфяного карьера во Львовской обл. В десяти исследованных локалітетах двудомного мха проанализированы количество и соотношение мужских, женских и растений без гаметангиев, продуктивность фертильных особей, а также оценена активность образования специализированных бесполой пропагул и спорогонов. Отмечен высокий потенциал мха к генеративному и вегетативному возобновлению, значительная изменчивость фенотипического полового соотношения в двуполой моховых дернинах, у которых установлено преобладание женских особей. Мужские растения имеют большие возможности для распространения верхушечными виводковыми почками и заселения новых территорий, что приводит к росту количества однополых моховых дерновинок и разному половому соотношению зрелых фертильных особей. Большая продуктивность мужских растений обнаружена во влажных локалітетах, тогда как открытые солнечные места произрастания более благоприятны для формирования женских особей. Установлено, что на девастированных территориях горнодобывающих предприятий стрессовые условия существенно влияют на развитие спорофита и жизнеспособность спор *C. introflexus*. В коробочках растений из локалітетов угольных отвалов было до 85% абортивных спор. Во всех локалітетах отмечено активное образование специализированных виводковых пропагул – опадающих верхушек в течение осенне-весеннего периода и размножение фрагментами побегов и дернин.

Ключевые слова: *Campylopus introflexus*, адвентивный вид мха, фертильные особи, виводковые органы



doi: 10.15407/ukrbotj74.01.056

Нова знахідка *Glycyrrhiza glabra* (*Fabaceae*) в Одеській області

Дмитро В. ДУБИНА¹, Алім А. ЕННАН², Людмила П. ВАКАРЕНКО¹, Тетяна П. ДЗЮБА¹,
Галина М. ШИХАЛЄЄВА²

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

²Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього середовища і людини МОН України та НАН України
вул. Преображенська, 3, Одеса 65000, Україна

Dubyna D.V.¹, Ennan A.A.², Vakarenko L.P.¹, Dziuba T.P.¹, Shykhaleeva H.M.² A new find of *Glycyrrhiza glabra* (*Fabaceae*) in Odesa Region. Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 56–63.

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

²Physico-Chemical Institute of Environmental and Human Protection, MES of Ukraine, NAS of Ukraine
3, Preobrazhenska Str., Odesa 65000, Ukraine

Abstract. A new locality of *Glycyrrhiza glabra* (*Fabaceae*), a species listed in the Red Data Book of Ukraine, is reported. For this species, the reported locality on the left bank of the Kuyalnyk Estuary, near Kubanka village in Lymanskyi District, Odesa Region, is the westernmost one in Ukraine. Up to now, the species was not registered in Odesa Region. The article provides a detailed environmental and cenotic characteristics of the populations of *Glycyrrhiza glabra* as well as of those plant communities in which they were recorded. It was found that quite intense soil abrasion on the left bank of the estuary slope provides a favourable environment for populations of *Glycyrrhiza glabra*. However, goat and sheep grazing has negative impact on age composition of the populations due to no seed formation without generative shoots. Populations vitality is supported only by vegetative reproduction. The proposals are made to take measures for maintaining optimum conditions for the existing populations of *Glycyrrhiza glabra* in the Kuyalnyk Estuary and restoration of this species over the slopes. It is also proposed to replace the present "Not Evaluated" category of this species with "Endangered" in "The Official List of Rare Species of Plants of Odesa Region". The necessity of establishing Kuyalnyk National Nature Park to protect a unique ecosystem in Europe, which combines megahalophyte, desert, shrub and steppe habitats and their rare components, including *Glycyrrhiza glabra*, is emphasized.

Keywords: *Glycyrrhiza glabra*, new locality, Odesa Region, ecology, cenology, anthropical impact, protection

Вступ

Влітку 2016 року авторами статті були здійснені детальні дослідження рослинного покриву нижньої частини долини р. Великий Куяльник та Куяльницького лиману. Лиман і прилеглі схилі ландшафти є унікальним природним утворенням. Тут здавна добували сіль, яка високо цінувалася у країнах Європи, а на схилах проводилося сінокосіння, випас худоби та заготівля сировини лікарських і корисних рослин. У пониззі на лівому березі лиману ще в XIX ст. був створений кліматичний курорт, де лікували різноманітні захворювання сульфідними грязями, солоною рапою та мінеральною водою.

У долині лиману та на його схилах збереглися галофітні, лучні, болотні, пустельно-степові та сте-

пові рослинні угруповання, у складі яких зростає багато видів, занесених до "Червоної книги України" (Red Data book..., 2009). Незважаючи на виняткову наукову, природоохоронну, бальнеологічну цінність цієї території, природоохоронний статус її досі не визначений. Наслідком цього є подальше поглиблення екологічної кризи, в якій опинився Куяльницький лиман, спричиненої нерациональним використанням його природних ресурсів, а також ресурсів навколишніх територій. Науковці тривалий час займаються розв'язанням цієї проблеми. Опрацьовано наукове обґрунтування створення Національного природного парку "Куяльницький" та концепція рационального використання природних ресурсів Куяльницького лиману (Ennan, Shykhaleeva, 2015).

©Д.В. ДУБИНА, А.А. ЕННАН, Л.П. ВАКАРЕНКО, Т.П. ДЗЮБА,
Г.М. ШИХАЛЄЄВА, 2017



Рис. 1. Нове місцезнаходження *Glycyrrhiza glabra* (●) в долині Куяльницького лиману

Fig. 1. Distribution of *Glycyrrhiza glabra* in the Kuyalnyk Estuary valley: (●) – a new locality of *Glycyrrhiza glabra*

Метою досліджень, які проводяться колективом співробітників Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України спільно із Фізико-хімічним інститутом захисту навколишнього середовища і людини МОН України та НАН України, є вивчення рослинного покриву екосистеми Куяльницького лиману, зокрема визначення його сучасного стану й тенденцій та напрямків змін, що відбуваються за умов антропоїчного впливу. Ці дослідження необхідні для розробки концепції та конкретних пропозицій зі збереження біорізноманіття, невиснажливого використання його унікальних природних ресурсів та природоохоронного впорядкування регіону. Під час цих досліджень було виявлено багато нових місцезростань раритетних видів та їхніх угруповань, занесених до "Зеленої книги України" (Zelena knyha..., 2009). Серед них особливий інтерес складає знайдена на лівому березі Куяльницького лиману (Лиманський р-н, поблизу с. Кубанка) популяція *Glycyrrhiza glabra* L. (Fabaceae). Цей давньосередземноморський вид, поширений від Середньої Європи до Ірану та Афганістану, в Україні знаходиться на північній межі ареалу. *Glycyrrhiza glabra* занесена до "Червоної книги України" (Red Data book..., 2009) і, за даними цього зведення, трапляється зрідка на півдні Степової зони в Херсонській, Запорізькій, Донецькій, Луганській обл. та в АР Крим. Природоохоронний статус виду – "неоцінений" означає недостатність інформації про поширення, стан та динаміку його

популяцій, що необхідно для організації ефективної охорони цієї раритетної лікарської рослини (Minarchenko, 2005). Найближче місцезнаходження *G. glabra* знаходиться на території Республіки Молдова (Буджацькі північні та південні різнотравно-типчакові степи) (Shabanova et al., 2014). Угруповання з домінуванням *G. glabra* занесені до Зеленої книги України (Zelena knyha..., 2009) зі статусом "перебувають під загрозою зникнення".

До цього часу наявність виду у складі флори Одеської обл. залишалася спірною. Відомий ботанік Л.С. Шестериков (Shesterikov, 1894) знайшов його в околицях м. Одеса на території, прилеглий до ботанічного саду. Проте вважав його занесеним з території саду, де він знаходився в культурі. В Гербарії Одеського університету ім. І.І. Мечнікова зберігаються зразки *G. glabra*, зібрані студентами університету також на території ботанічного саду в 2004 і 2006 рр. У виданні "Флора УРСР" (Visyulina, 1954) з посиланням на Л.С. Шестерикова вказується на зростання цього виду в околицях Одеси та на існування гербарного зразку. Наступні дослідники (Tkachenko, Kostylev, 1985; Krytskaya, 1987) відмічають наявність *G. glabra* в Одеській обл., проте не називають конкретних місцезнаходжень і не наводять гербарних зразків. Зазначимо, що О.В. Костильов у статті, присвяченій рослинності схилів Куяльницького лиману (Kostyl'ov, 1987), цей раритетний вид не згадує. В Офіційному переліку рідкісних видів рослин Одеської обл. (Ofitsiyni perehlyk..., 2012)



Рис. 2. Карта рослинності ключової ділянки лівобережної частини долини Куяльницького лиману:

Умовні позначення: 1 – угруповання з домінуванням *Salicornia prostrata*; 2 – угруповання з домінуванням *Bassia sedoides*; 3 – угруповання з домінуванням *Artemisia santonica* і *Halimione pedunculata*; 4 – угруповання з домінуванням *A. santonica* і *Bromus squarrosus*; 5 – штучні насадження *Elaeagnus angustifolia*; 6 – розріджені зарості *E. angustifolia* з домінуванням у трав'яному ярусі *Bromus squarrosus*; 7 – угруповання *Glycyrrhiza glabra* з *Bromopsis inermis*; 8 – угруповання з домінуванням *G. glabra*, *Elytrigia intermedia*; 9 – угруповання з домінуванням *Bromus squarrosus*, *E. intermedia*; 10 – угруповання з домінуванням *Festuca pratensis*, *Bromopsis riparia*; 11 – деревні та чагарникові насадження балок з *Fraxinus excelsior*, *Crataegus monogyna*, *Prunus stepposa*, *Rosa canina* та ін.; 12 – відслонення лесів та лесовидних суглинків. 13 – стежки прогону худоби та деградовані ділянки; 14 – прибережні сезонно затоплювані ділянки лиману в осінній період

Fig. 2. Vegetation map of the key area on the left bank of the Kuyalnyk Estuary valley:

1 – community with dominance of *Salicornia prostrata*; 2 – community with dominance of *Bassia sedoides*; 3 – community with dominance of *Artemisia santonica* with *Halimione pedunculata*; 4 – community with dominance of *A. santonica* with *Bromus squarrosus*; 5 – artificial stands of *Elaeagnus angustifolia*; 6 – sparsed brushwood of *E. angustifolia* with domination in herbal layer of *B. squarrosus*; 7 – community with dominance of *Glycyrrhiza glabra*, *Bromopsis inermis*; 8 – community with dominance of *G. glabra*, *Elytrigia intermedia*; 9 – community with dominance of *Bromus squarrosus*, *E. intermedia*; 10 – community with dominance of *Festuca pratensis*, *Bromopsis riparia*; 11 – brushwood in depressions with *Fraxinus excelsior*, *Crataegus monogyna*, *Prunus stepposa*, *Rosa canina*; 12 – outcrop of loess and loess loam; 13 – grazing and degraded areas; 14 – seasonally flooded coastal areas of the estuary in autumn

G. glabra наводиться зі статусом "неоцінений", місця його зростання не вказуються. Таким чином, цей вид в Одеській обл. до нашої знахідки залишався видом-"привидом" зі згадуванням про його наявність, але без документального підтвердження пунктів місцезростань. Зазначимо, що в Гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України зразки цього виду з території Одеської обл. досі були відсутні, а в Гербарії Одеського національного університету не було екземплярів з Куяльницького лиману.

Метою даної статті є характеристика нового найзахіднішого місцезнаходження *Glycyrrhiza glabra* в Україні, уточнення екологічних і ценогічних характеристик цього раритетного виду, його фітосоціологічного статусу в Одеській обл. і в Україні та розроблення пропозицій з охорони та збереження його популяцій.

Матеріали та методи

Польові геоботанічні дослідження здійснювали за загальноприйнятими методиками (Yunatov, 1964). Геоботанічні описи зроблено в серпні–вересні 2016 р., координати місцезнаходжень визначали за допомогою приладу GPS, картування рослинності – на основі космічних знімків високої точності, які є у вільному доступі (програма Google Planeta Earth). Латинські назви видів подано за таксономічним зведенням (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Гербарні зразки *G. glabra* із виявленого локалітету передано до Гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW).

Результати та обговорення

За геоботанічним районуванням України (Необотаничне..., 1977) досліджувана територія належить до Біляївсько-Комінтернівського геоботанічного району Овідіопольсько-Баштансько-Апостолівського (Дністровсько-Дніпровського) геоботанічного округу Причорноморської (Понтичної) степової провінції Європейсько-Азіатської степової області.

Популяція *G. glabra* була знайдена на західному макросхилі лівого берега Куяльницького лиману (рис. 1, 2). У даному місці схили мають висоту 15–20 м, нахил їхньої нижньої та середньої частин досягає 45–50°, верхня третина схилів обривиста. Грунтоутворюючими породами є відклади четвер-

Рис. 3. Угруповання *Glycyrrhiza glabra* з *Bromopsis inermis* на схилах лівого берега Куяльницького лиману

Fig. 3. Community of *Glycyrrhiza glabra* and *Bromopsis inermis* on the slopes of the left bank of the Kuyalnyk Estuary



тинної системи, переважно континентальні леси та лесоподібні утворення, які за дії вітру та води легко руйнуються, внаслідок чого утворюються численні балки та тимчасові водотоки. Для схилів лиману характерними є абразивно-зсувні процеси, які відбуваються постійно. На пологіших частинах схилів утворюються малопотужні південні карбонатні чорноземи (перехідні до каштанових ґрунтів). На їхній поверхні спостерігаються локальні мікрозсуви, що мають вигляд вузьких, досить глибоких тріщин, або невеличких уступів з округлими краями, які поступово зсуваються вниз по схилу (Zhantalay et al., 2015). Зсувні процеси підсилюються випасанням великої рогатої худоби, кіз та овець, які протоптують стежки. Під час злив частки ґрунту та ґрунтоутворюючої породи потоками води виносяться на берег лиману. Особливо інтенсивними процесами ерозії відзначаються конуси виносу балок. Такі динамічні геоморфологічні умови спричиняють специфічні сукцесійні зміни рослинності, внаслідок яких зональні степові угруповання трансформуються в інтразональні мезогалофітні з домінуванням кореневищних або однорічних злаків та ерозіюфілів. Ці умови є сприятливими для існування популяції *G. glabra*, оскільки її рослини мають розгалужену кореневу систему, пристосовану для існування на рухливому субстраті.

У даному локалітеті вид представлений двома ценопопуляціями. Схилова ценопопуляція входить до складу угруповань (рис. 2, 3), які займають нижні та середні частини стрімких (40–50°) берегових схилів лиману та схилів нижньої частини вузької балки з тимчасовим водотоком. Ці ділянки характеризуються помірним рівнем абразивно-зсувних процесів, які створюють сприятливі умови для існування та вегетативного розмноження *G. glabra*. Верхні частини схилів, де відбуваються більш інтенсивні абразивно-зсувні процеси і які є потенційними місцезростаннями, даний вид ще не займає. Загальне проективне покриття угруповання досягає 100%. Основним домінантом травостою є *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (70%). Подекуди трапляються плями з *Botriochloa ishaemum* (L.) Keng (10–25%) або *Agropyron pectinatum* P. Beauv. (до 10%). *Glycyrrhiza glabra* досить рівномірно розміщується по всій площі й виступає співдомінантом з проективним покриттям 30–50%. У складі угруповання поодинокі зростають види степового чагарникового комплексу – *Prunus stepposa* Kotov, *Crataegus praearmata* Klokov та *Asparagus verticillatus* L. У трав'яному покриві переважають види порушених місцезростань: *Elytrigia repens* (L.) Nevski (5–10%), *Bromus squarrosus* L. (5–10%), *Centaurea solstitialis* L. (1%), *C. diffusa* Lam., *Marrubium praecox* Janka, *Artemisia absinthium* L., *Daucus carota* L., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal. Поодинокі тра-



Рис. 4. Угруповання *Glycyrrhiza glabra* з *Elytrigia intermedia* на підніжжі схилу лівого берега лиману

Fig. 4. Community of *Glycyrrhiza glabra* with *Elytrigia intermedia* at the foot of slope on the left bank of the estuary

пляються степові види: *Salvia stepposa* Des.-Shost., *Potentilla obscura* Willd., *Achillea submillefolium* Klokov & Krytzka, *Galium ruthenicum* Willd., *Artemisia santonica* L.

Друга ценопопуляція *G. glabra* займає ділянку, яка охоплює прибережну частину лиману від підніжжя берегових схилів до вирівняних територій з угрупованнями, утвореними *Elaeagnus angustifolia* L. та *E. commutata* Bernh. ex Rydb. (рис. 2, 4). Є припущення, що ценопопуляція утворилася внаслідок змиву насіння *G. glabra* зі схилів. Умови тут значно вологіші, ніж на попередній ділянці, про що свідчить наявність зеленого трав'яного покриву, утвореного вегетуючими пагонами рослин, в той час, як на першій ділянці всі рослини, крім *G. glabra*, знаходилися на початковій стадії осіннього спокою. Ґрунти слабкозасолені змиті чорноземоподібні. Загальне проективне покриття угруповання становить 85–90%. Домінант *G. glabra* має покриття до 45%, співдомінантами виступають *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski (10–15%) та *Bromus japonicus* Thunb. (до 40%). У складі ценозу також зростають *Poa bulbosa* L., *Festuca pratensis* Huds. (3–5%), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Rumex confertus* Willd., *Grindelia squarrosa*, *Salvia stepposa*, *Consolida regalis* S.F. Gray, *Trifolium repens* L. На цій ділянці за рахунок активного вегетативного розмноження *G. glabra* утворює досить щільні

куртини видовженої форми, площа яких становить 15–20 м².

Обидві ділянки, на яких зростає *Glycyrrhiza glabra*, знаходяться під впливом природних і антропогенних факторів. На схилівій ділянці, як вже зазначалося, відбувається водна та вітрова ерозія ґрунту, яку підсилює випасання. Певний вплив здійснюють також осипи з верхніх обривистих частин схилів, на нижній рівнинній частині – засолення й намив ґрунту та ґрунтоутворюючої породи, а також випасання. Такий комплекс факторів не є цілком негативним (крім надмірного випасання) для існування ценопопуляції *G. glabra*. Як показали дослідження схилової та рівнинної частин локалітету, на ділянках інтенсивного випасання худоби відмічається значне пригнічення розвитку особин. Зокрема, верхні облиствені частини стебла, всі плоди та ювенільні особини повністю поїдаються. Це негативно впливає на віковий склад ценопопуляції *G. glabra*, оскільки їхнє насіннєве поновлення практично відсутнє. Життєздатність популяцій підтримується лише за рахунок вегетативного розмноження рослин.

На інших ділянках схилів уздовж обох берегів Куяльницького лиману *G. glabra* не знайдена, що дає підстави говорити про реліктовий характер виявлених місцезростань. Припускаємо, що за часів, коли лиман був морською затокою, *G. glabra* була

більш широко поширена на його берегах, оскільки еволюційно та ценотично цей вид пов'язаний саме з рослинністю приморських дещо еродованих схилів. Після відокремлення лиману від моря та здійснених перетворень схилів лиману, зокрема терасування у зв'язку з їхньою лісомеліорацією, а також посилення випасу, площі місцезростань виду різко скоротилися. Тепер більша частина доплакорних площ лиману, особливо східного макросхилу, зайнята зональною степовою, чагарниково-степовою, пустельно-степовою рослинністю або лісовими насадженнями. Лише на деяких ділянках західного макросхилу збереглися умови для постійної геоморфогенної сукцесії рослинності, сприятливі для існування популяцій *G. glabra*. Проте, як вже зазначалося, зростаюче антропогенне навантаження (інтенсивне випасання свійської худоби, пожежі, заліснення схилів лиману, можливо, і збирання кореневищ як лікарської сировини), призвело до різкого скорочення її площ. Оскільки *G. glabra*, на відміну від інших представників родини, не має симбіозу з азотфіксуючими бактеріями і є також менш конкурентноздатним і стійким до негативного зовнішнього впливу видом, вкрай необхідним є проведення невідкладних заходів з його охорони та збереження популяцій.

Висновки

Аналіз отриманої інформації стосовно екологічних і ценотичних особливостей *Glycyrrhiza glabra* та поширення виду в Одеській обл. дають підстави рекомендувати в "Офіційному переліку рідкісних видів рослин Одеської області" змінити статус цього виду з "неоцінений" на "зникаючий".

Для підтримання оптимального функціонування існуючих ценопопуляцій *G. glabra* на території Куяльницького лиману необхідно регламентувати пасквальне навантаження в даному локалітеті. Потрібно значно зменшити, а також повністю заборонити випасання свійської худоби в період від цвітіння до визрівання насіння даного виду. Введення такого режиму сприятиме насінневому відновленню популяцій і поширенню цього раритетного виду в регіоні. Необхідно також організувати моніторинг стану популяції *G. glabra* в долині Куяльницького лиману, що дозволить отримати додаткову інформацію для організації її ефективної охорони. Очевидною є також необхідність про-

ведення штучного підсіву насіння та підсаджування живців у місцезростання, які придатні для цього виду на інших ділянках схилів, зокрема лівого берега.

Окрім даного виду, охорони на досліджуваній території потребують ще 11 видів, включених до "Червоної книги України" – *Pulsatilla bohemica* (Skalicky) Tzvelev (= *P. nigricans* auct. non Stoerck nom illeg.), *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht., *Paeonia tenuifolia* L., *Tulipa schrenkii* Regel, *Astragalus dasyanthus* Pall., *Crocus reticulatus* Steven ex Adams, *Stipa capillata* L., *S. lessingiana* Trin. & Rupr., *S. pulcherrima* K. Koch, *Adonis vernalis* L., *Crambe tatarica* Sebeók та угруповання ковилових степів, занесених до "Зеленої книги України". Нині, коли лиман і прилеглі території не мають природоохоронного статусу, здійснення будь-яких режимних заходів є нереальним. Створення НПП "Куяльницький", або надання цій території іншого природоохоронного статусу дозволить зберегти єдину в Європі екосистему, в якій поєднуються мегагалофільні, пустельно-степові, чагарниково-степові й зонально-степові біотопи та їхні раритетні компоненти, зокрема *Glycyrrhiza glabra*.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Ennan A.A.-A., Shykhalieva H.N. In: *Pryrodno-resursnyy potentsial Kuyalnytskoho ta Khadzhybeyskoho lymaniv, terytorii mizhlymannya: suchasnyy stan, perspektivu rozvytku: mat. Vseukr. nauk.-prakt. konf.*, Odesa: TES, 2015, pp. 139–141. [Эннан А.А., Шихалева Г.Н. Концепция рационального использования ресурсов Куяльницкого лимана, Хаджибейско-Куяльницкой пересыпи и межлимання в интересах Одесского региона / *Природно-ресурсный потенциал Куяльницкого та Хаджибейського лиманів, території міжлимання: сучасний стан, перспективи розвитку: мат. Всеукр. наук.-практ. конф. (Одеса, 18–20 листоп. 2015 р.)*, Одеса: ТЕС, 2015, с. 139–141].
- Heobotanichne rayonuvannya Ukrainkoï RSR*, Kyiv: Naukova Dumka, 1977, 303 pp. [*Геоботаничне районування Української РСР*, Київ: Наук. думка, 1977, 303 с.].
- Kostylov O.V. *Ukr. Bot. J.*, 1987, 44(5): 81–84. [Костильов О.В. Рослинність схилів Куяльницького лиману. *Укр. бот. журн.*, 1987, 44(5): 81–84.]
- Krytskaya L.Y. *Flora stepy u yzvestnyakovykh obnazheniy Pravoberezhnoy Zlakovoy Stepy*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Kiev, 1987, 16 pp. [Крицкая Л.И. *Флора степей и известняковых обнажений Правобережной Злаковой Степи*: автореф. дис. ... канд. биол. наук, Киев, 1987, 16 с.].

- Minarchenko V.M. *Medicinal vascular plants of Ukraine (medicinal and resource significance)*, Kyiv: Phytosociocentre, 2005, 324 pp. [Мінарченко В.М. *Лікарські судинні рослини України (медичне і ресурсне значення)*, Київ: Фітосоціоцентр, 2005, 324 с.].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999, xxiii + 346 pp.
- Ofitsiyni pereliky rehionalno ridkisnykh roslyn administratyvnykh terytoriy Ukrainy (dovidkove vydannya)*. Ukladachi T.L. Andriyenko, M.M. Perehrym, Kyiv: Alterpress, 2012, 148 pp. [Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове видання). Уклад. Т.Л. Андрієнко, М.М. Перегрим, Київ: Альтерпрес, 2012, 148 с.].
- Red Data book of Ukraine. Vegetable kingdom*. Ed. Ya.P. Diduch, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. За ред. Я.П. Дідуха, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, 912 с.].
- Shabanova G.A., Izverskaya T.D., Gendov V.S. *Flora i rastitelnost Budzhakskikh stepy Respubliki Moldovy*, Kishinev: ECO–TIRAS, 2014, 324 pp. [Шабанова Г.А., Изверская Т.Д., Гендов В.С. *Флора и растительность Буджакских степей Республики Молдовы*, Кишинев: ECO–TIRAS, 2014, 324 с.].
- Shesterikov L.S. *Materialy dlya flory yugo-zapadnoy chasti Odesskogo uyezda Khersonskoy gubernii*, Odessa: Tipografiya A. Shultse, 1894, 136 pp. [Шестериков Л.С. *Материалы для флоры юго-западной части Одесского уезда Херсонской губернии*, Одесса: Типография А. Шульце, 1894, 136 с.].
- Tkachenko V.S., Kostylev A.V. *Fytoekologicheskiye aspekty hydromelyoratsiy severo-zapadnoho Prychernomor'ya*, Kiev: Naukova Dumka, 1985, 196 pp. [Ткаченко В.С., Костылев А.В. *Фитоэкологические аспекты гидромелиораций северо-западного Причерноморья*, Киев: Наук. думка, 1985, 196 с.].
- Visyulina O.D. *Leguminosae*. In: *Flora USSR*. Ed. D.K. Zerov, Kyiv: Vyd-vo AN URSS, 1954, vol. 6, pp. 491–493. [Вісюліна О.Д. Бобові – *Leguminosae / Флора УРСР*. Ред. Д.К. Зеров, Київ: Вид-во АН УРСР, 1954, т. 6, с. 491–493].
- Yunatov A.A. *Tipy i sodержanie geobotanicheskikh issledovaniy. Vybory probnykh ploshchadey s zalozheniem ekologicheskikh profiliev*. In: *Polevaya geobotanika (field geobotany)*, Moscow; Leningrad: Nauka, 1964, vol. 3, pp. 9–36. [Юнатов А.А. Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей / *Полевая геоботаника*, М.; Л.: Наука, 1964, т. 3, с. 9–36].
- Zelena knyha Ukrainy. Ridkisni i taki, scho perebuva'yut pid zagrozoyu zniknennya ta tyrovi prirodni roslynny uhrupovannya, yaki pidlyahayut okhoroni*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Alterpress, 2009, 448 pp. [Зелена книга України. Рідкісні і такі, що перебувають під загрозою зникнення, та типові природні рослинні угруповання, які підлягають охороні. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Альтерпрес, 2009, 448 с.].
- Zhantalay P.I., Shykhalyeyeva N.M., Kiryushkina N.M. In: *Pryrodno-resursnyy potentsial Kuyalnytskoho ta Khadzhybeyskoho lymaniv, terytorii mizhlymannya: suchasnyy stan, perspektyvy rozvytku: mat. Vseukr. nauk.-prakt. konf.*, Odessa: TES, 2015, pp. 47–50. [Жанталай П.І., Шихалеева Г.М., Кірюшкіна Г.М. Умови ґрунтоутворення, ґрунти і ґрунтовий покрив басейну Куяльницького лиману / *Природно-ресурсний потенціал Куяльницького та Хаджибейського лиманів, території міжліманя: сучасний стан та перспективи розвитку: мат. Всеукр. наук.-практ. конф. (Одеса, 18–20 листоп. 2015 р.)*, Одеса: ТЕС, 2015, с. 47–50].

Рекомендує до друку
М.М. Федорончук

Надійшла 17.11.2016

Дубина Д.В.¹, Еннан А.А.², Вакаренко Л.П.¹, Дзюба Т.П.¹, Шихалеева Г.М.² **Нова знахідка *Glycyrrhiza glabra* (Fabaceae) в Одеській області.** Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 56–63.

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

²Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього середовища і людини МОН України та НАН України вул. Преображенська, 3, Одеса 65000, Україна

Знайдено в Лиманському р-ні Одеської обл. поблизу с. Кубанка на схилі лівого берега Куяльницького лиману новий локалітет виду *Glycyrrhiza glabra* (Fabaceae), включеного до "Червоної книги України". Це найзахідніше його місцезнаходження в Україні. До цього часу наявність виду в природних місцезростаннях Одеської обл. не була документально підтверджена. В статті наводиться детальна екологічна та ценологічна характеристика виявлених ценопопуляцій *G. glabra*, висвітлені особливості рослинних угруповань, до складу яких вони входять. Встановлено, що інтенсивні абразійно-зсувні процеси, характерні для лівобережних схилів лиману, створюють умови, сприятливі для існування популяції *G. glabra*. Водночас випасання свійської худоби негативно впливає на віковий склад ценопопуляцій, оскільки їхнє насіннєве поновлення практично відсутнє. Життєздатність популяцій підтримується лише за рахунок вегетативного розмноження. Розроблені пропозиції щодо здійснення системи заходів для підтримання оптимального функціонування існуючих ценопопуляцій *G. glabra* на Куяльницькому лимані та репатріації цього виду на інші ділянки схилів. Також пропонується змінити в "Офіційному переліку рідкісних видів рослин Одеської обл." статус цього виду з "неоцінений" на "зникаючий". Наголошується на необхідності створення НПП "Куяльницький" як умови збереження єдиної в Європі екосистеми, в якій поєднуються мегагалофільні, пустельно-степові, чагарниково-степові й зонально-степові біотопи та їхні раритетні компоненти, зокрема *G. glabra*.

Ключові слова: *Glycyrrhiza glabra*, нове місцезнаходження, Одеська область, екологія, ценологія, антропоційний вплив, охорона

Дубына Д.В.¹, Эннан А.А.², Вакаренко Л.П.¹, Дзюба Т.П.¹, Шихалеева Г.М.² **Новая находка *Glycyrrhiza glabra* (Fabaceae) в Одесской области.** Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 56–63.

¹Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України вул. Терещенковська, 2, Київ 01004, Україна

²Фізико-хімічний інститут захисту оточуючої середовища і людини МОН України та НАН України вул. Преображенська, 3, Одеса 65000, Україна

Найден в Лиманском районе Одесской обл. в окрестностях с. Кубанка на склоне левого берега Куяльницкого лимана новый локалитет вида *Glycyrrhiza glabra* (Fabaceae), занесенного в "Красную книгу Украины". Это самое западное его местонахождение в Украине. Ранее наличие вида в природных условиях в Одесской обл. не было документально подтверждено. В статье приводится детальная экологическая и ценологическая характеристика найденных ценопопуляций *G. glabra*, рассмотрены особенности растительных сообществ, в состав которых они входят. Установлено, что интенсивные абразионные процессы, характерные для левобережных склонов лимана, создают условия, благоприятные для существования популяций *G. glabra*. В то же время выпас домашнего скота отрицательно влияет на возрастной состав популяций, поскольку им уничтожаются генеративные побеги, что приводит к отсутствию семенного возобновления. Жизнеспособность популяций поддерживается только за счет вегетативного размножения. Разработаны предложения по проведению системы мероприятий для поддержания оптимального функционирования ценопопуляции *G. glabra* в данном локалитете и репатриации этого вида на другие участки долины Куяльницкого лимана. Также предлагается заменить в "Официальном перечне редких видов растений Одесской обл." статус этого вида из "неоцененный" на "исчезающий". Указывается на необходимость создания НПП "Куяльницкий" как неременного условия сохранения единственной в Европе экосистемы, в которой объединены ультрагалофильные, пустынно-степные, кустарниково-степные, зонально-степные биотопы и их раритетные компоненты, в частности *G. glabra*.

Ключевые слова: *Glycyrrhiza glabra*, новое местонахождение, Одесская область, экология, ценология, антропоическое влияние, охрана



doi: 10.15407/ukrbotj74.01.064

Перша в Україні знахідка *Sporobolus cryptandrus* (*Poaceae*) та нові для флори південного сходу України види з території "Трьохізбенського степу"

Галина В. ГУЗЬ¹, Валентина В. ТИМОШЕНКОВА²

¹Луганський природний заповідник НАН України
вул. Рубіжна, 95, смт Станиця Луганська – 2, Луганська обл. 93602, Україна
galina.gouz@gmail.com

²Національний природний парк "Гомільшанські ліси"
вул. Курортна, 156, с. Задонецьке, Зміївський р-н, Харківська обл. 63436, Україна
timvalentine@ukr.net

Gouz G.V.¹, Timoshenkova V.V.². **The first record of *Sporobolus cryptandrus* (*Poaceae*) for Ukraine and new records for southeastern Ukraine from Triokhizbensky Steppe.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 64–70.

¹Luhansk Nature Reserve, National Academy of Sciences of Ukraine
95, Rubizhna Str., Stanitsa Luhanska – 2, Luhansk Region 93602, Ukraine

²Homilshanski Lisy National Nature Park
156, Kurortna Str., Zadonetske, Zmiiv Dst., Kharkiv Region 63436, Ukraine

Abstract. New records from Triokhizbensky Steppe branch of Luhansk Nature Reserve (Luhansk Region) are reported: *Sporobolus cryptandrus* (*Poaceae*), a new alien species for Ukraine; *Crataegus alutacea* (*Rosaceae*) and *Spergula arvensis* (*Caryophyllaceae*), both new species for southeastern Ukraine. Morphological characters and phytocoenotic environment of *Sporobolus cryptandrus* are described. Possible pathways of its introduction and further spread of the species are suggested.

Keywords: *Sporobolus cryptandrus*, *Crataegus alutacea*, *Spergula arvensis*, new records, Luhansk Nature Reserve, Steppe Zone, Ukraine

Вступ

Відділення Луганського природного заповідника "Трьохізбенський степ" засноване у 2008 р. на території колишнього військового полігону. Заповідна ділянка має площу 3281 га і знаходиться на боровій терасі Сіверського Дінця. Характерною особливістю орографії "Трьохізбенського степу" є піщані кучугури і котловини видування, безстічні зниження, а також антропогенні форми рельєфу – фортифікаційні насипи і котловини, вирви. Більшу частину території вкривають піщані й супіщані ґрунти.

За ботаніко-географічним районуванням територія відділення розташована в Сіверсько-донецькому окрузі Середньодонської підпровінції Понтичної степової провінції Євразійської сте-

пової області (Didukh, Shelyah-Sosonko, 2003). Тут представлені різні типи псамофітної рослинності: піщаний степ, лучна, болотяна, природна лісова й чагарникова та лісові культури *Pinus sylvestris* L. (Ostapko et al., 2012). Значну площу займають незадерновані й малозадерновані піщані ділянки з розрідженим трав'яним рослинним покривом.

Під час діяльності військового полігону ця територія була недоступна для проведення ботанічних досліджень. Систематичне вивчення фітобіоти "Трьохізбенського степу" почалось у 2006 р. (Sova et al., 2008). У наступні роки флору й рослинність заповідника також досліджували науковці Донецького ботанічного саду НАН України, за їхніми даними, флора відділення налічує 487 видів судинних рослин, що належать до 273 родів з 72 родин (Ostapko et al., 2012).

© Г.В. ГУЗЬ, В.В. ТИМОШЕНКОВА, 2017

Матеріали та методи

Наші дослідження на території відділення Луганського природного заповідника "Трьохізбенський степ" розпочаті в 2010 р. Збір матеріалу проводили за маршрутним методом, у 2013 р. був закладений геоботанічний профіль № 1 (Gouz, 2015). Його закладення виконане на місцевості за допомогою GPS-навігатора Magellan Triton 1500. Картосхема виконана засобами ГІС MapInfo.

Результати та обговорення

За результатами досліджень ми маємо змогу доповнити список видів, що зростають на території України, одним новим видом – *Sporobolus cryptandrus* (Torr.) A. Gray (*Poaceae*), а також уточнити відомості щодо ареалу двох видів флори України: *Crataegus alutacea* Klokov (*Rosaceae*) (Klokov, 1954; Myakushko, 1987) і *Spergula arvensis* L. (*Caryophyllaceae*) (Klokov, 1952; Ziman, 1987; Tzelev, 2004), які раніше не відмічали на південному сході України (Ostapko et al., 2010).

Sporobolus cryptandrus – адвентивна рослина, аборигенний вид флори Північної Америки, його характерні природні місцезростання – прирічкові піски (Hitchcock, 1935). Протягом останніх десятиліть активно поширюється в Європі у антропогенно змінених та порушених піщаних екотопах (Alekseev et al., 1996). В Європі вид відомий з початку минулого століття, вперше його наводить J. Murr для Австрії (Demina et al., 2016). На сьогодні повідомляється про наявність *S. cryptandrus* на Британських о-вах, у Італії, Словаччині, Нідерландах, Німеччині, Франції та Швейцарії (Ryves, 1988; Domina et al., 2015; Sani et al., 2015). Перші знахідки для Російської Федерації датуються 1988 р. (Волгоградська обл.) та 1995 р. (м. Каменськ-Шахтинський, Ростовська обл.) (Alekseev et al., 1996). Найближчі до України відомі місцезнаходження – піски долин Сіверського Дінця, Деркулу та Калитви на території Каменського та Тарасівського р-нів Ростовської обл., що безпосередньо межують з Луганською обл. (Alekseev et al., 1996; Demina et al., 2016). За даними О. Дьоміної зі співавторами, у Ростовській обл. в останні роки реєструється збільшення чисельності цього виду, що, на думку дослідників, пов'язано із зростанням антропогенного навантаження, в т. ч. з активним відновленням територій піщаних терас під пасовища. Автори вважають, що *S. cryptandrus* за ступенем натуралі-

зації можна віднести до агрофітів, тобто рослин, здатних входити до складу природних фітоценозів. Також наголошується на необхідності звернути увагу на вивчення біології та екології *S. cryptandrus* та оцінити чинники, що впливають на його чисельність і швидкість процесу інвазії (Demina et al., 2016).

Sporobolus cryptandrus – багаторічний дернинний злак, зовні дуже схожий на представників роду *Agrostis* L. Опис наводимо за літературними даними (Hitchcock, 1935; Alekseev et al., 1996; Demina et al., 2016; Peterson et al., 2017) з нашими доповненнями.

Висота рослин становить 70–80 см. Дернини – до 20 см у діаметрі. Корені з піщаними чохлами. Пагони прямостоячі. Нижні лускоподібні листки щільні, темно-бурі. Піхви середніх листків близько 2–2,5 мм в діаметрі, довші за міжвузля, гладкі, голі, лише по краю віїчасто опушені білими волосками 2–3 мм завдовжки. Язичок з коротких густо розташованих волосків завдовжки близько 0,5 мм, в області піхво-пластинкового сполучення з латеральними пучками численних волосків завдовжки 2–4 мм. Піхви верхніх листків охоплюють нижню частину суцвіття. Пластинки середніх листків 8–15 см завдовжки та 3–5 мм завширшки, голі, на верхній стороні з густо розташованими жилками. На старих рослинах торішне сухе листя розщеплюється на волокна, надаючи рослині характерного вигляду (рис. 1). Волоть розлога, багатоколоскова, 15–25 см завдовжки; її бокові гілочки 3–6 см, розташовані спірально (не кільчасто, але в деяких випадках зближені), голі, тонкі, ниткоподібні. Колоски одноквіткові, 2–2,5 мм завдовжки, довгасті, колір від зеленого до фіолетового, під час гербаризації знебарвлюються. Колоскові луски нерівні, нижня втричі коротша за прилеглу квіткову луску, довгасто-ланцетні, з однією жилкою, напівпрозорі. Нижня квіткова луска довгасто-ланцетна, близько 2 мм завдовжки, з однією середньою жилкою, вздовж кілю шорстка від коротеньких тупих шипиків. Верхня квіткова луска довгасто-ланцетна, на верхівці двороздільна, удвічі коротша за нижню. Зернівка еліпсоїдна, близько 0,8–1 мм завдовжки, опадає разом з квітковими лусками.

На території "Трьохізбенського степу" в 2010 р. *S. cryptandrus* був знайдений нами у південно-східній частині заповідника на мало задернованих ділянках пісків. Він входив до складу рослинних угруповань за участі *Artemisia abrotanum* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Koeleria sabuletorum*



Рис. 1. *Sporobolus cryptandrus* на пісках у відділенні "Трьохізбенський степ" Луганського природного заповідника НАН України

Fig. 1. *Sporobolus cryptandrus* on sands in Triokhizbensky Steppe, Luhansk Nature Reserve

(Domin) Klokov. Загальне проективне покриття травостою не перевищувало 30%.

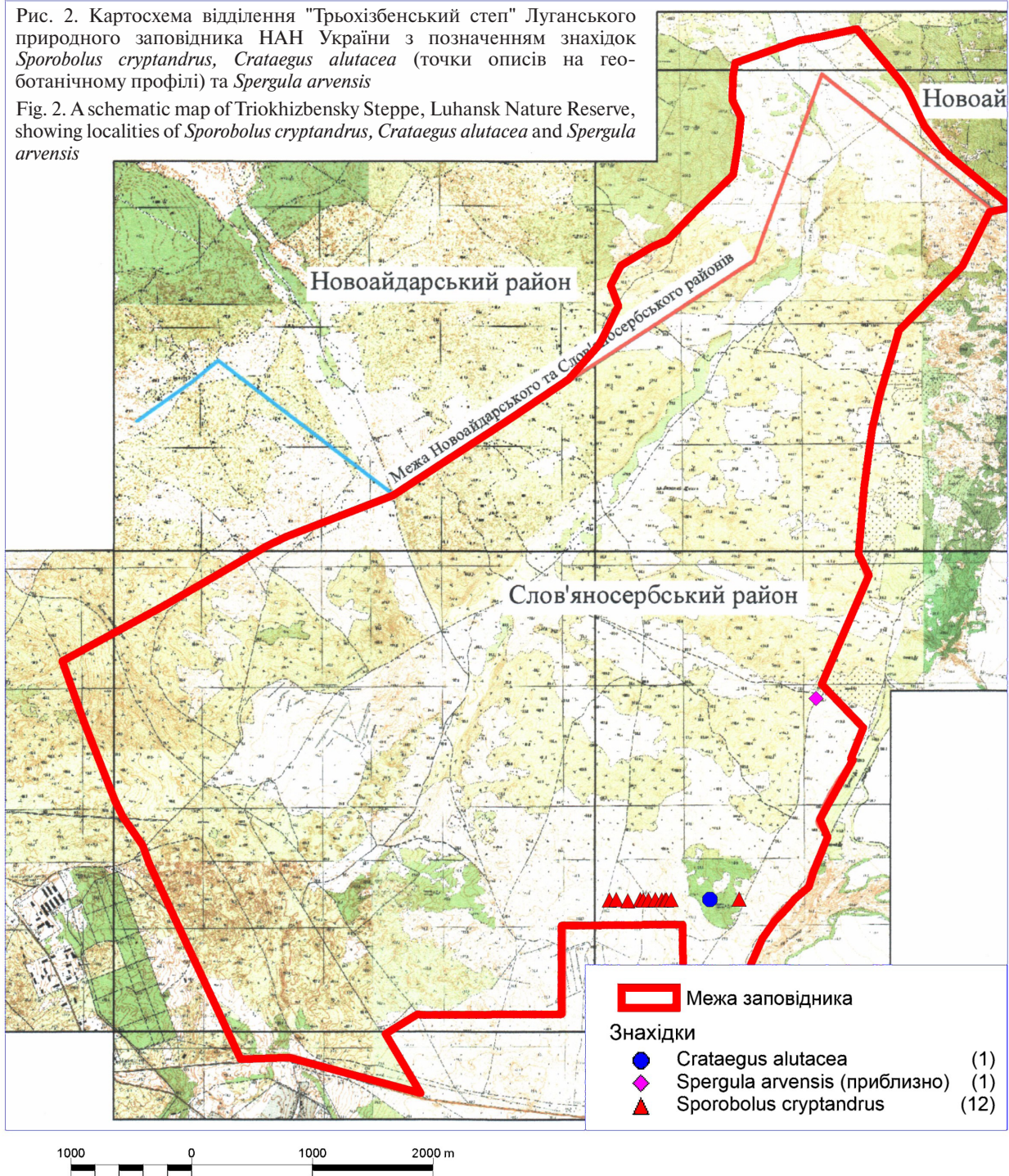
Упродовж польового сезону 2013 р. під час дослідження рослинного покриву на геоботанічному профілі № 1 *S. cryptandrus* неодноразово відмічався нами в південно-східній частині відділення на відкритих ділянках середньо та добре задернованих пісків. Під час функціонування військового полігону її рослинно-грунтовий покрив зазнав найбільш руйнівних змін. Нині піщано-степова рослинність цієї ділянки перебуває на різних стадіях відновлення (Sova et al., 2008; Gouz, 2015).

Точки геоботанічних описів з профілю №1 за участі *S. cryptandrus* зображені на карті (рис. 2). Фітоценотичне оточення його досить різноманітне, представлене переважно різними варіантами полиново-злакових або полиново-осокових угруповань із домінуванням *Artemisia abrotanum* (рідше

A. austriaca Jacq.), *Secale sylvestre* Host, *Calamagrostis epigeios*, *Carex ligerica* J. Gay, *Koeleria sabuletorum*, *Poa bulbosa* L., *Kochia laniflora* (S.G. Gmel.) Borbas. Також в утворенні травостою помітну роль відіграють такі види, як: *Achillea micrantha* Willd., *Cerastium pseudobulgaricum* Klokov, *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Polygonum novoascanicum* Klokov, *Otites borysthena* (Grun.) Klokov, *Pilosella echioides* F.W. Schultz & Sch. Bip., *Scabiosa ucranica* L., *Syrenia montana* (Pall.) Klokov, *Rumex acetosella* L. та ін. Загальне проективне покриття становить 40–80%, видова насиченість — 21–37 видів на 100 м². У більшості випадків проективне покриття *S. cryptandrus* не перевищує 1–5%, але на окремих ділянках сягає 15%. Вид утворює угруповання *S. cryptandrus* + *P. bulbosa* та виступає в ролі співдомінанта в угрупованні *A. abrotanum* + *S. cryptandrus* + *P. bulbosa*.

Рис. 2. Картохема відділення "Трьохізбенський степ" Луганського природного заповідника НАН України з позначенням знахідок *Sporobolus cryptandrus*, *Crataegus alutacea* (точки описів на геоботанічному профілі) та *Spergula arvensis*

Fig. 2. A schematic map of Triokhizbensky Steppe, Luhansk Nature Reserve, showing localities of *Sporobolus cryptandrus*, *Crataegus alutacea* and *Spergula arvensis*



Ю. Алексеев зі співавторами (Alekseev et al., 1996) вважають, що джерелом заносу цього виду є зерно та комбікорм з Північної Америки, а розповсюдження його пов'язано з транспортними магістралями. Крім того, автори спостерігали розселення виду зоохорним шляхом внаслідок випасу худоби. О. Дьоміна зі співавторами (Demina et al., 2016) також пов'язують поширення *S. cryptandrus* в долинах річок степової частини басейну Дону з використанням піщаних терас під пасовища. Ми припускаємо, що до району наших досліджень насіння *S. cryptandrus* могло потрапити як з кормами для худоби, так і на колесах військової техніки, яку за часів функціонування полігону перевозили з інших регіонів. Оскільки на момент наших досліджень флора "Трьохізбенського степу" ще не повністю була інвентаризована (Sova et al., 2008, Ostapko et al., 2012), неможливо зробити висновки щодо часу заносу виду на цю територію. Необхідно зауважити, що поширення *S. cryptandrus* у "Трьохізбенському степу" не обмежується зазначеними нами місцезнаходженнями, він розповсюджений значно ширше як на території відділення (переважно у південно-східній частині), так і за її межами на ділянках пісків борової тераси. Таким чином, наші знахідки підтверджують активне поширення *S. cryptandrus* у порушених людською діяльністю піщаних екосистемах.

На жаль, 2014 року "Трьохізбенський степ" опинився у зоні бойових дій, саме на лінії розмежування, що унеможливило наші подальші дослідження. Природні комплекси відділення постраждали від обстрілів та пожеж, деякі ділянки заміновані. У зв'язку із цим ми не знаємо, в якому стані знаходиться зараз популяція *S. cryptandrus*. Проведення повноцінних моніторингових досліджень у "Трьохізбенському степу" буде реальним тільки після остаточного завершення антитерористичної операції та розмінування території. Ми припускаємо, що *S. cryptandrus* трапляється й на інших піщаних ділянках у межах басейну Сіверського Дінця. Ймовірно, його знаходили раніше, але не визначали, помилково вважаючи видом роду *Agrostis*. На нашу думку, зростання площі територій, постраждалих від бойових дій у Луганській та Донецькій областях, та переміщення військової техніки можуть сприяти подальшому розповсюдженню *S. cryptandrus*. Тому поширення цього небезпечного чужорідного виду

на території України потребує ретельного контролю.

Spergula arvensis – однорічник, ранньовесняний ефемер, археофіт середземноморського походження (Klokov, 1952; Protopopova, 1991; Fedoronchuk et al., 2002; Tzvelev, 2004). Найближчі місцезростання *S. arvensis* відомі в Дніпропетровській і Харківській обл. (Gorelova, Alekhin, 2002; Tarasov, 2012). Нами знайдений у північно-східній частині філії. Один екземпляр *S. arvensis* зібраний на узбіччі дороги на ділянці відкритих пісків (рис. 2).

Подальший моніторинг природних комплексів філії, який стане можливим після завершення бойових дій у Луганській обл., дасть змогу оцінити роль *S. cryptandrus* і *S. arvensis* у фітоценозах заповідника.

Crataegus alutacea – невисокий кущ, на думку М.В. Клокова, є південно-понтичним ендемом (Klokov, 1954). В Україні його відмічали лише у низьці Дніпра й Південного Бугу та у літоральній смугі Присивашся (Klokov, 1954; Myakushko, 1987; Krytska, Derkach, 1991; Kolomiychuk, Bagrikova, 2007; Krytska, 2010; Moysiienko, 2012a,b; Umanets, 2012, etc.). У "Трьохізбенському степу" *C. alutacea* також знайдений на геоботанічному профілі № 1 (рис. 2). Він росте поодиноким в старих насадженнях *Salix acutifolia* Willd. із домішкою молодих дерев *Pinus sylvestris* та домінуванням *Stipa borysthena* Klokov ex Prokudin у трав'яному ярусі. Спираючись на результати проведених досліджень і враховуючи те, що на території "Трьохізбенського степу" росте *Betula borysthena* Клоков, в угрупованнях якої *C. alutacea* трапляється в основній частині свого ареалу (Klokov, 1954), ми вважаємо, що борова тераса Сіверського Дінця є природним оселищем цього виду.

Зібрані зразки передані до фондів гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КІУ).

Подяки

Автори висловлюють щирі подяки за допомогу у визначенні *Sporobolus cryptandrus* Д.А. Давидову (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України) та С.Р. Майорову (Московський державний університет ім. М.В. Ломоносова).

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Alekseev Yu.E., Pavlov V.N., Sagalaev V.A. *Byull. MOIP, Ser. Biol.*, 1996, 101(5): 98–102. [Алексеев Ю.Е., Павлов В.Н., Сагалаев В.А. *Sporobolus cryptandrus* (Тогг.) Gray (*Gramineae*) – новый адвентивный вид во флоре России и бывшего СССР. *Бюлл. МОИП, Сер. биол.*, 1996, 101(5): 98–102].
- Demina O.N., Rogal L.L., Mayorov S.R. *Zhivye i biokosnyye sistemy*, 2016, 15: 1–9, available at: <http://jbks.ru/archive/issue-15/article-7>. [Демина О.Н., Рогаль Л.Л., Майоров С.Р. *Sporobolus cryptandrus* (Тогг.) А. Gray (*Gramineae*) – инвазионный вид флоры на территории Ростовской области. *Живые и биокосные системы*, 2016, 15: 1–9, URL: <http://jbks.ru/archive/issue-15/article-7>].
- Didukh Ya.P., Shelyah-Sosonko Yu.R. *Ukr. Bot. J.*, 2003, 60(1): 6–17. [Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Геоботаничне районування України та суміжних територій. *Укр. бот. журн.*, 2003, 60(1): 6–17].
- Domina G., Ciccarello S., Scafidi F. *Notuale alla flora esotica d'Italia 12* (244–287). *Informatore Botanico Italiano*, 2015, 47(1): 77–90. available at: [http://www.societabotanicaitaliana.it/SBI/IBI%2047%20\(1\)%202015/077090%20Notuale%20alla%20flora%20esotica%20d'Italia%2012%20\(244%2020287\).pdf](http://www.societabotanicaitaliana.it/SBI/IBI%2047%20(1)%202015/077090%20Notuale%20alla%20flora%20esotica%20d'Italia%2012%20(244%2020287).pdf)
- Gorelova L.N., Alekhin A.A. *Rastitelnyi pokrov Kharkovshchiny*, Kharkov, 2002, 231 pp. [Горелова Л.Н., Алехин А.А. *Растительный покров Харьковщины*, Харьков, 2002, 231 с.].
- Gouz G.V. In: *Materialy Vseukrainskoi naukovopraktychnoi konferentsii z mizhnarodnoyu uchastyu: IV vseukrainski naukovyi chytannya pam'yati Serhiya Tarashchuka*, Mykolaiv: FOP Shvets V.D., 2015, pp. 67–72. [Гузь Г.В. Деякі особливості рослинності Трьохізбенського степу / *Мат. Всеукр. наук.-практ. конф. "IV Всеукраїнські наукові читання пам'яті Сергія Тарашчука"*, (м. Миколаїв, 23–24 квітня 2015 р.), Миколаїв: ФОП Швець В.Д., 2015, с. 67–72].
- Fedoronchuk M.M., Didukh Ya.P., Yermolenko V.M., Tykhonenko Yu.A., Dudka I.O. *Spergula arvensis*. In: *Ekoфлора України (Ekoфлора of Ukraine)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Phytosociocentre, 2002, vol. 3, pp. 198–199. [Федорончук М.М., Дідух Я.П., Ермоленко В.М., Тихоненко Ю.А., Дудка І.О. *Spergula arvensis* L. / *Екофлора України*. Відпов. ред. Я.П. Дідух, Київ: Фітосоціоцентр, 2002, т. 3, с. 198–199].
- Hitchcock A.S. *Manual of the grasses of the United States*, Washington: U.S. G.P.O., 1935, pp. 402–405.
- Klokov M.V. *Caryophyllaceae*. In: *Flora URSS (Flora RSS Ucr.)*, Kyiv: Izd-vo AN URSS, 1952, vol. 4, pp. 421–649. [Клоков М.В. Родина Гвоздичні – *Caryophyllaceae* Juss. / *Флора УРСР*, Київ: Вид-во АН УРСР, 1952, т. 4, с. 421–649].
- Klokov M.V. *Crataegus*. In: *Flora URSS (Flora RSS Ucr.)*, Kyiv: Izd-vo AN URSS, 1954, vol. 6, pp. 49–79. [Клоков М.В. Рід Глід – *Crataegus* L. / *Флора УРСР*, Київ: Вид-во АН УРСР, 1954, т. 6, с. 49–79].
- Kolomyichuk V.P., Bagrikova N.O. *News Biosphere reserve Askania Nova*, 2007, 9: 42–51. [Коломійчук В.П., Багрікова Н.О. До питання про генезис флори Присивашья. *Вісті біосфер. заповід. "Асканія-Нова"*, 2007, 9: 42–51].
- Krytska L.I. *Proceedings of National Museum of Natural History*, 2010, 8: 89–98. [Крицька Л.І. Основные черты развития флоры степей и известняковых обнажений Правобережной Злаковой степи (Северо-западное Причерноморье). *Вісн. нац. наук.-природ. музею*, 2010, 8: 89–98].
- Krytska L.I., Derkach O.M. *Ukr. Bot. J.*, 1991, 48(3): 78–80. [Крицька Л.І., Деркач О.М. Сучасний стан популяцій видів ряду *Margaritaceae* Klokov (*Centaurea* L.). *Укр. бот. журн.*, 1991, 48(3): 78–80].
- Moysiienko I.I. NPP Biloberezhzhyha Svyatoslava. In: *Fitoriznomanityta zapovidnykiv i natsionalnykh pryrodnykh parkiv Ukrainy Ch. 2. Natsionalni pryrodni parky (Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. Pt 2. National nature parks)*. Eds V.A. Onyshchenko, T.L. Andrienko, Kyiv: Phytosociocentre, 2012a, pp. 27–44. [Мойсієнко І.І. НПП Білобережжя Святослава / *Фіторизнomanіття заповідників і національних природних парків України. Ч. 2. Національні природні парки*. За ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко, Київ: Фітосоціоцентр, 2012a, с. 27–44].
- Moysiienko I.I. NPP Oleshkivski pisky. In: *Fitoriznomanityta zapovidnykiv i natsionalnykh pryrodnykh parkiv Ukrainy Ch. 2. Natsionalni pryrodni parky (Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. Pt 2. National nature parks)*. Eds V.A. Onyshchenko, T.L. Andrienko, Kyiv: Phytosociocentre, 2012b, pp. 357–373. [Мойсієнко І.І. НПП Олешківські піски / *Фіторизнomanіття заповідників і національних природних парків України Ч. 2. Національні природні парки*. За ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко, Київ: Фітосоціоцентр, 2012b, с. 357–373].
- Myakushko T.Ya. *Crataegus*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*, Kiev: Naukova Dumka, 1987, pp. 160–162. [Мякушко Т.Я. Род Боярышник (Глід) – *Crataegus* / *Определитель высших растений Украины*, Киев: Наук. думка, 1987, с. 160–162].
- Ostapko V.M., Boiko G.V., Mosyakin S.L. *Vascular Plants of the Southeast of Ukraine*, Donetsk: Noulig, 2010, 247 pp. [Остапко В.М., Бойко А.В., Мосякин С.Л. *Сосудистые растения юго-востока Украины*, Донецк: Ноулидж, 2010, 247 с.].
- Ostapko V.M., Sova T.V., Nazarenko A.S., Ibatulina Yu.V. *Industrial Botany (Promyshlennaya botanika)*, 2012, 12: 67–74. [Остапко В.М., Сова Т.В., Назаренко А.С., Ибатулина Ю.В. Флора и растительность отделения "Трехизбенская степь" Луганского природного заповедника. *Промыш. ботаника*, 2012, 12: 67–74].
- Peterson P.M., Hatch S.L., Weakley A.S. *Sporobolus* R.Br., available at: http://herbarium.usu.edu/webmanual/info2.asp?name=Sporobolus_cryptandrus. (accessed 31 January 2017).
- Protoporova V.V. *Sinantropnaya flora Ukrainy i puti ee razvitiya*, Kiev: Naukova Dumka, 1991, 204 pp. [Протопо-

- пова В.В. Синантропная флора Украины и пути её развития, Киев: Наук. думка, 1991, 204 с.].
- Ryves T.V. Supplementary list of wool-alien grasses recorded from Blackmoor, North Hants., 1959–1976. *Watsonia*, 1988, 17: 76–79, available at: <http://archive.bsbi.org.uk/Wats17p73.pdf>
- Sani A., D'Antraccoli M., Peruzzi L. *Sporobolus cryptandrus* (Torr.) A. Gray (*Poaceae*). Eds E. Raab-Straube, T. Raus. In: Euro+Med-Checklist Notulae, 4. *Willdenowia*, 2015, 45(1): 125 pp., available at: <http://www.bioone.org/doi/full/10.3372/wi.45.45113>
- Sova T.V., Rusyn M.Yu., Moroz V.A. *Naukovi pratsi Luhanskoho pryrodnoho zapovidnyka*, 2008, 1: 22–37. [Сова Т.В., Русін М.Ю., Мороз В.А., Створення четвертого відділення Луганського природного заповідника – важливий крок до збереження біорізноманітності південного сходу України. *Наук. праці Луганськ. природ. заповідника*, 2008, 1: 22–37].
- Tarasov V.V. *Flora Dnipropetrovskoi ta Zaporizkoi oblastey*, ed. 2, Dnipropetrovsk: Lira, 2012, 296 pp. [Тарасов В.В. *Флора Дніпропетровської та Запорізької областей*. Видання друге. Допов. та виправ. Дніпропетровськ: Ліра, 2012, 296 с.].
- Tzvelev N.N. *Spergula*. In: *Flora Vostochnoi Evropy (Flora Europae Orientalis)*, Moscow; St. Petersburg: Tov. nauch. izd. KMK, 2004, vol. 11, pp. 125–127. [Цвелев Н.Н. Род Торица – *Spergula* / *Флора Восточной Европы*, М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004, т. 11, с. 125–127].
- Umanets O.Yu. BZ Chornomorskyi. In: *Fitoriznomanittya zapovidnykiv i natsionalnykh pryrodnykh parkiv Ukrainy Ch. I. Biosferni zapovidnyku. Pryrodni zapovidnyku (Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. Pt 1. Biosphere reserves. Nature reserves)*. Eds V.A. Onyshchenko, T.L. Andrienko, Kyiv: Phytosociocentre, 2012, pp. 73–94. [Уманець О.Ю. БЗ Чорноморський / *Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України Ч. I. Біосферні заповідники. Природні заповідники*. За ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко, Київ: Фітосоціоцентр, 2012, с. 73–94].
- Ziman S.N. *Caryophyllaceae*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*, Kiev: Naukova Dumka, 1987, pp. 65–83. [Зиман С.Н. Гвоздичные (Гвоздичні) – *Caryophyllaceae* / *Определитель высших растений Украины*, Киев: Наук. думка, 1987, с. 65–83].
- Рекомендує до друку Г.В. Бойко
- Надійшла 17.01.2017
- Гузь Г.В.¹, Тимошенко В.В.² **Перша в Україні знахідка *Sporobolus cryptandrus* (*Poaceae*) та нові для флори південного сходу України види з території "Трьохізбенського степу"**. Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 64–70.
- ¹Луганський природний заповідник НАН України вул. Рубіжна, 95, смт Станиця Луганська–2, Луганська обл. 93602, Україна
- ²Національний природний парк "Гомільшанські ліси" вул. Курортна, 156, с. Задонецьке, Зміївський р-н, Харківська обл. 63436, Україна
- Повідомляється про знахідки на території відділення "Трьохізбенський степ" Луганського природного заповідника НАН України (Луганська обл.) нового для флори України адвентивного виду *Sporobolus cryptandrus* (*Poaceae*) і нових для флори південного сходу України видів *Crataegus alutacea* (*Rosaceae*) і *Spergula arvensis* (*Caryophyllaceae*). Для *S. cryptandrus* надані морфологічний опис, фітоценотичне оточення, висловлені припущення про шляхи занесення та перспективи поширення виду.
- Ключові слова:** *Sporobolus cryptandrus*, *Crataegus alutacea*, *Spergula arvensis*, нові види, Луганський природний заповідник, Степова зона, Україна
- Гузь Г.В.¹, Тимошенко В.В.² **Первая в Украине находка *Sporobolus cryptandrus* (*Poaceae*) и новые для флоры юго-востока Украины виды с территории "Трёхизбенской степи"**. Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 64–70.
- ¹Луганский природный заповедник НАН Украины ул. Рубежная, 95, пгт Станица Луганская–2, Луганская обл. 93602, Украина
- ²Национальный природный парк "Гомольшанские леса" ул. Курортная, 156, с. Задонецкое, Змиевский р-н, Харьковская обл. 63436, Украина
- Сообщается о находке на территории отделения "Трёхизбенская степь" Луганского природного заповедника НАН Украины (Луганская обл.) нового для флоры Украины адвентивного вида *Sporobolus cryptandrus* (*Poaceae*) и новых для флоры юго-востока Украины видов *Crataegus alutacea* (*Rosaceae*) и *Spergula arvensis* (*Caryophyllaceae*). Для *S. cryptandrus* приведены морфологическое описание, фитоценотическое окружение, высказаны предположения о путях заноса и перспективах распространения вида.
- Ключевые слова:** *Sporobolus cryptandrus*, *Crataegus alutacea*, *Spergula arvensis*, новые виды, Луганский природный заповедник, Степная зона, Украина



doi: 10.15407/ukrbotj74.01.071

Distribution of *Endophyllum sempervivi* (*Pucciniales*) in Ukraine

Yuri Ya. TYKHONENKO, Vasyl P. HELUTA

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

Tykhonenko Yu.Ya., Heluta V.P. **Distribution of *Endophyllum sempervivi* (*Pucciniales*) in Ukraine.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 71–75.

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

Abstract. Epiphytotic development of the rust fungus *Endophyllum sempervivi* was recorded in May 2016 in the cemetery of Borzova village (Volhynian Region, Ukraine) on *Jovibarba globifera*, a host species and genus new for Ukraine. In northern Europe (Belgium, Denmark, Ireland, Netherlands, Norway, Sweden, UK), USA (northeastern states) and Canada (Ontario) *E. sempervivi* occurs beyond the area of natural distribution of *Sempervivum* and *Jovibarba*; however, it is apparently absent in Morocco, Spain south of the Pyrenees, Italy south of the Alps and in west Asia (the Caucasus) despite the presence of indigenous species of *Sempervivum*. A list of all localities in which *E. sempervivi* was recorded in Ukraine is provided. The article is illustrated by micrographs obtained by scanning electron microscopy.

Keywords: *Jovibarba*, *Sempervivum*, rust fungi, distribution, morphology

Introduction

The genus *Endophyllum* Lév. comprises rusts producing only spermogonia and telia similar to spermogonia and aecia of *Puccinia* Pers. or *Uromyces* (Link) Unger. Their teliospores can be distinguished from normal aeciospores only on germination. *Endophyllum sempervivi* (Alb. & Schwein.) de Bary parasitizes *Sempervivum* L. and *Jovibarba* Opiz species of the *Crassulaceae*. Both host genera are closely related and have their origins in the European mountains, but in the Quaternary the distribution of *Sempervivum* expanded into northern Africa (the High Atlas Mountains of Morocco) and southwest Asia (the mountains of Turkey, the Caucasus and northern Iran) (Klein, Kadereit, 2015). *Sempervivum ruthenicum* Schnittsp. & C.B. Lehm., occurring in Romania, Moldova, Ukraine and southwestern Russia, is one of a few lowland species of the genus. Most records of *E. sempervivi* are on *Sempervivum*, while finds on *Jovibarba* are scarce (Denchev, 1995; Henderson, 2000; Mułenko et al.,

2008). Hitherto, this species was recorded in Ukraine only on *S. ruthenicum*.

The aim of this publication is to report a record of *E. sempervivi* on the new for Ukraine host genus and collate all currently known data on the localities of this fungus in Ukraine.

Materials and methods

A specimen collected in the field was labelled and dried for further treatment. Aecial teliospores mounted in water and/or lactic acid were investigated by light microscopy under Primo Star microscope and AxioVision 4.7 software, used as well for measurements of microstructures. For scanning electron microscopy samples were coated with an ultrathin coating of gold by ion beam sputtering unit JFC-1100. Images were obtained by scanning electron microscope JEOL JSM-6060 LA.

The specimen is deposited in Mycological Reference Collection of M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine (*KW-M*).

© Yu.Ya. TYKHONENKO, V.P. HELUTA, 2017

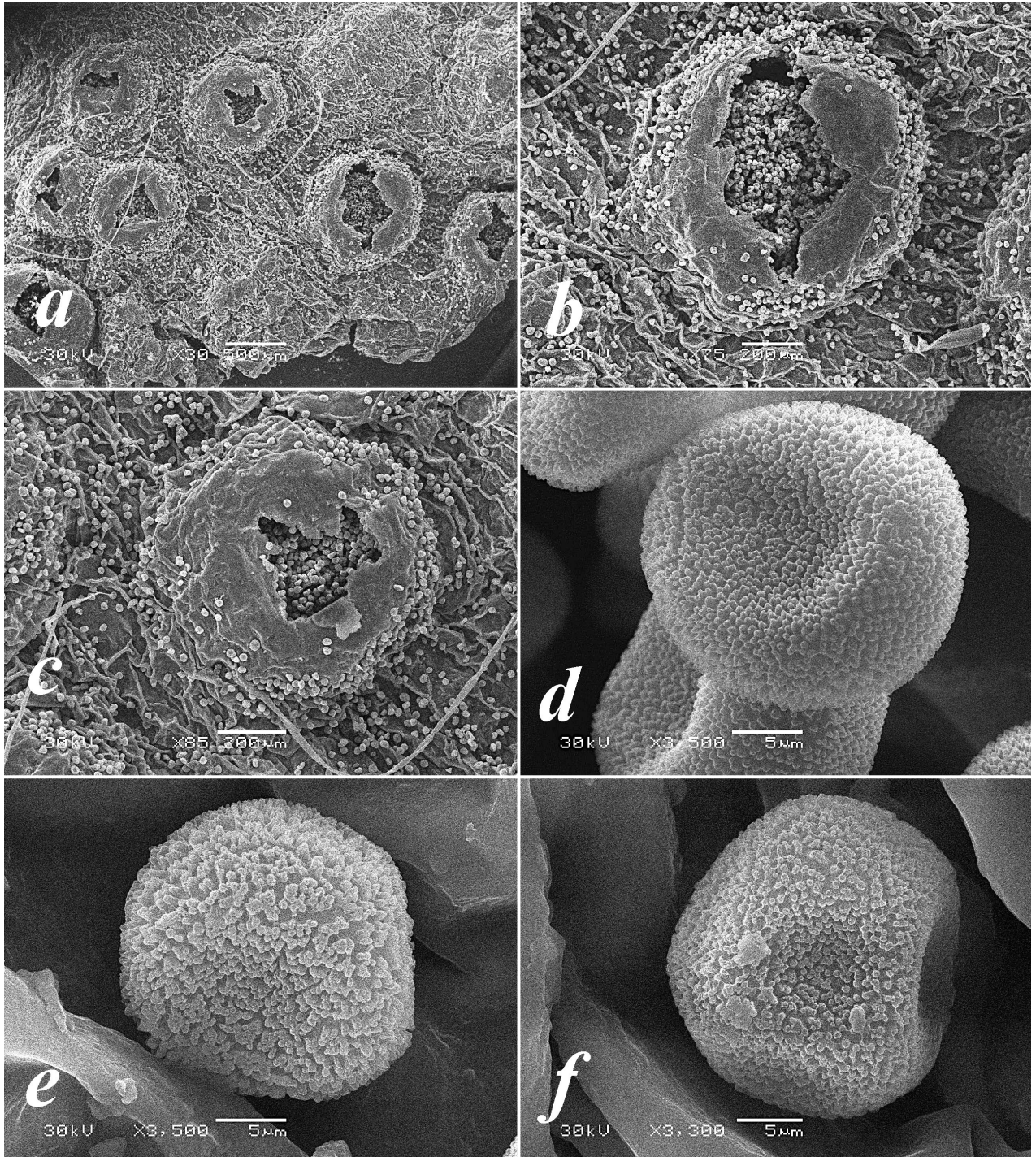


Fig. 1. *Endophyllum sempervivi* on *Jovibarba globifera*: a, b, c – telia; d, e, f – teliospores. Scale bars: a – 500 μm; b, c – 200 μm; d, e, f – 5 μm

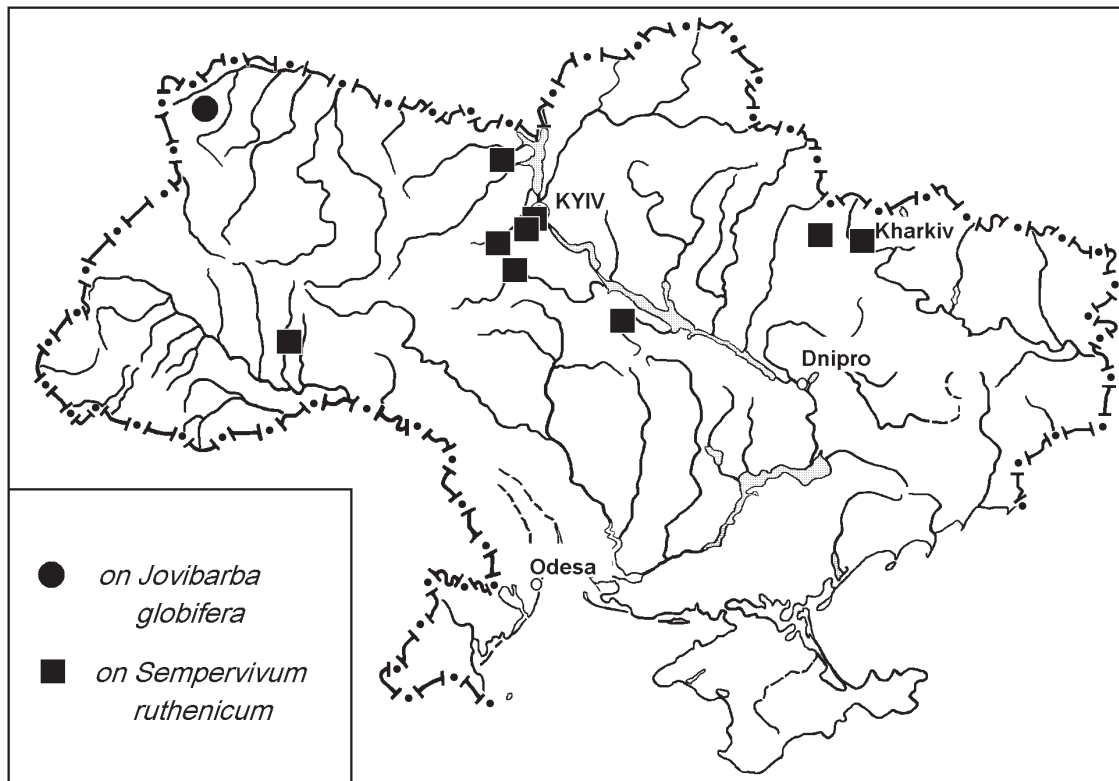


Fig. 2. Distribution of *Endophyllum sempervivi* in Ukraine

Results and discussion

At the cemetery of Borzova village (Volhynian Region, Ukraine) an epiphytotic development of the rust fungus *Endophyllum sempervivi* was recorded on a new for Ukraine host, *Jovibarba globifera* (L.) J. Parn. The synonymic names, description of spermogonial and telial stages, host plants and data on distribution in Ukraine of this species are provided below. Original illustrations are followed by information on its morphology and ecology.

Endophyllum sempervivi (Alb. & Schwein.) de Bary, *Annls Sci. Nat., Bot.*, sér. 4, **20**: 86. 1863. — *Uredo sempervivi* Alb. & Schwein., *Consp. fung.* (Leipzig): 126. 1805. — *Caeoma sempervivi* (Alb. & Schwein.) Link, in Willdenow, *Sp. pl.*, ed. 4 **6**(2): 27. 1825.

Spermogonia scattered amongst telia on both sides of leaves (mostly on upper side), globoid, brownish, 100–140 μm in diameter. Telia on both sides of leaves of systemically infected plants, sunken in the leaf tissue, usually cover a big part of the leaf blade. Peridium acidioid, 0.8–1.5 mm in diameter, yellowish, opening at the top by irregular pore (Fig. 1, a, b, c). Peridium cells in cross-section irregularly roundish, with external

walls 2.5–4 μm thick, almost smooth, internal 2.5–3 μm thick, densely covered with hemispherical warts. Peridium cells are loosely connected; between them and the epidermis is a thick layer of hyphae. Teliospores nearly spherical or broadly oval, slightly angular, 22–30 \times 18–28 μm . Wall yellowish-brown, 2.5–4 μm thick, densely and distinctly verrucose (Fig. 1, d, e, f).

Distribution in Ukraine (Fig. 2)

On *Jovibarba globifera*: Volhynian Region, Stara Vyzhivka District, Borzova, cemetery, 51°25'N, 24°27'E, 01.05.2016, V.P. Heluta (*KW-M* 70593).

On *Sempervivum ruthenicum*: Cherkasy Region, Smila, 49°13'N, 31°51'E, 10.06.1915 (Kaznovskiy, 1915), *ibid.*, 07.05.1923, G. Newodowski (*KW-M* 22476). Kharkiv, 50°00'N, 36°13'E, 05.1873 (Potebnya, 1910). Kharkiv Region, Krasnokutsk District, Slobozhanskyi National Nature Park, 50°00'N, 35°16'E, 16.04.2016, observation by N. Saidakhmedova. Khmelnytskyi Region, Chemerivtsi, 49°00'N, 26°21'E, 02.05.1927, observation by F.S. Panasiuk. Kyiv, Koncha-Zaspa, 50°17'N, 30°34'E, 02.05.1956, observation by M.Ya. Zerova. Kyiv Region, Bila Tserkva, 49°47'N, 30°06'E, 30.05.1926, V.P. Hrodzinska (*KW-M* 22468);

ibid., 29.05.1927 (Hrodzinska, 1929); Boyarka, 50°19'N, 30°17'E, 27.05.1924 (Tselle, 1925); Ivankiv District, Starosillia, 51°21'N, 30°12'E, 04.05.1931, M.G. Kholodny (KW-M 22467, KW-M 22473, KW-M 22474, KW-M 22475); ibid., 20.05.1931, M.G. Kholodny (KW-M 22466, KW-M 22470, KW-M 22472); ibid., 20.05.1932, Z.K. Hizhytska (KW-M 22471); Fastiv District, Skryhalivka, 50°05'N, 29°43'E, 05.04.1973, Z.G. Lavitska (KW-M 22465).

General distribution. Many cultivars of houseleeks are widely grown in cemeteries and gardens beyond the natural range of *Sempervivum* and *Jovibarba*. Therefore, *E. sempervivi* occurs not only within the native range of its hosts (Austria, Bulgaria, Czech Republic, France, Germany, Italy, Poland, Romania, southwestern Russia, Serbia, Slovakia, Spain, Switzerland, Ukraine) but also in the northern part of Europe (Belgium, Denmark, Ireland, Netherland, Norway, Sweden, UK). At the beginning of the 20th century, it was introduced to North America (Reed, 1917) and at present is known from Canada (Ontario) and the USA (northeastern states). *Endophyllum sempervivi* is also recorded for Turkey (Henderson, 1964; Bahçecioğlu, Kabaktepe, 2012), but not on indigenous species of *Sempervivum* (on *S. globiferum* L. = *J. globifera*).

Endophyllum sempervivi is apparently absent in Morocco, Spain south of the Pyrenees, Italy south of the Alps and in west Asia (the Caucasus) despite the presence of indigenous species of *Sempervivum*.

In terms of phenology, *E. sempervivi* is a spring species producing spermogonia and telia from April onwards (majority of its records were made in May). Infection results in a perennating mycelium which spreads through tissues of the host plant and overwinters there. On renewal of activity in the spring, the mycelium passes to the leaves and causes hypertrophy by elongation (Ashwort, 1935). The infected leaf contains more auxine than an uninfected one (Pilet, 1952), and may reach two, three or four times the normal size for the species. It is assumed that *E. sempervivi* produces substances which inhibit degradation of auxins, and this is the cause of the appearance of parasitized plants (Pilet, 1952).

Most frequently *E. sempervivi* occurs in dry habitats. Our specimen was also collected in a rather arid site, the infected host plants were growing in dry sandy soil of a village cemetery.

Acknowledgements

We are grateful to V.I. Sapsay from the staff of the M.G. Kholodny Institute of Botany for his assistance in scanning electron microscopy of *E. sempervivi* and to Ms N. Saidakhmedova for information on distribution of this fungus in one of localities in Kharkiv Region.

REFERENCES

- Ashworth D. An experimental and cytological study of the life history of *Endophyllum sempervivi*. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1935, 19(3): 240–258.
- Bahçecioğlu Z., Kabaktepe Ş. Checklist of rust fungi in Turkey. *Mycotaxon*, 2012, 119: 494.
- Denchev C.M. Bulgarian *Uredinales*. *Mycotaxon*, 1995, 55: 405–465.
- Henderson D.M. *Uredinales* from S. W. Asia: III. The rust fungi of Turkey. *Notes Roy. Bot. Gdn. Edinb.*, 1964, 25: 197–277.
- Henderson D.M. *Checklist of the Rust Fungi of the British Isles*, Kew: Brit. Mycol. Soc., 2000, 36 p.
- Hrodzinska V.P. *Zapysky Bilotserkivskoho silskohospodarskoho politekhnikumy*, 1929, 1(1): 193–200. [Гродзінська В.П. Матеріяли до грибної флори Білоцерківщини (із робіт катедри сільськогосподарської ботаніки). *Записки Білоцерків. с.-г. політехнікуму*, 1929, 1(1): 193–200].
- Kaznovskiy L. *Tr. Vyuro po prikl. botan.*, 1915, 8(8): 929–960. [Казновский Л. Материалы по микофлоре окрестностей м. Смелы Киевской губ. 1913 года. *Тр. бюро по прикл. ботанике*, 1915, 8(8): 929–960].
- Klein J.T., Kadereit J.W. Phylogeny, biogeography, and evolution of edaphic association in the European oreophytes *Sempervivum* and *Jovibarba* (*Crassulaceae*). *Int. J. Plant Sci.*, 2015, 176(1): 44–71.
- Muľenko W., Majewski T., Ruskiewicz-Michalska M. *A Preliminary Checklist of Micromycetes in Poland. Biodiversity of Poland*, Krakow: W. Szafer Institute of Botany, Polish Acad. Sci., 2008, vol. 9, 752 pp.
- Pilet P.E. Problème hormonal concernant l'*Endophyllum sempervivi*. *Bull. Soc. Bot. Suisse*, 1952, 62: 269–274.
- Potebnya A.A. *Trudy Obshchestva ispytateley prirody pri Imperatorskom Kharkovskom universitete*, 1910, 43: 203–241. [Потебня А.А. Материалы к микологической флоре Курской и Харьковской губерний. *Тр. общ-ва испытат. природы при Императ. Харьк. ун-те*, 1910, 43: 203–241].
- Reed G.M. The discovery of *Endophyllum sempervivi* (Alb. & Schw.) deBary in North America. *Torreya*, 1917, 17: 84–85.
- Tselle M.O. *Hrybni khvoroby roslyn na Kyivshchyni v 1923–24 rr.*, Kyiv: Kyiv. stantsiya zakhystu roslyn vid shkidnykiv (STAZRO), 1925, 28 pp. [Целле М.О. *Грибні хвороби рослин на Київщині в 1923–24 рр.*, Київ: Київ. станція захисту рослин від шкідників (СТАЗРО), 1925, с. 1–28].

Recommended for publication
by V.P. Hayova

Submitted 07.11.2016

Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П. **Поширення в Україні *Endophyllum sempervivi* (Pucciniales)**. Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 71–75.

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

У травні 2016 р. на кладовищі с. Борзова (Волинська обл., Україна) був відмічений епіфітотійний розвиток гриба *Endophyllum sempervivi* на *Jovibarba globifera* – новому для України виді й роді живильних рослин. У Північній Європі (Бельгія, Великобританія, Данія, Ірландія, Нідерланди, Норвегія, Швеція), Канаді (Онтаріо) і США (північно-східні штати) *E. sempervivi* трапляється поза ареалом природного поширення *Sempervivum* і *Jovibarba* але, очевидно, відсутній у Марокко, Іспанії на південь від Піренеїв, Італії на південь від Альп і в західній Азії (Кавказ), незважаючи на присутність там аборигенних видів роду *Sempervivum*. У статті наведено список усіх локалітетів, в яких *E. sempervivi* був зареєстрований в Україні. Робота ілюстрована мікрофотографіями, отриманими за допомогою сканувального електронного мікроскопа.

Ключові слова: *Jovibarba*, *Sempervivum*, іржасті гриби, поширення, морфологія

Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П. **Распространение в Украине *Endophyllum sempervivi* (Pucciniales)**. Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 71–75.

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

В мае 2016 г. на кладбище с. Борзова (Волинская обл., Украина) было отмечено эпифитотийное развитие гриба *Endophyllum sempervivi* на *Jovibarba globifera* – новом для Украины виде и роде питающих растений. В Северной Европе (Бельгия, Великобритания, Дания, Ирландия, Нидерланды, Норвегия, Швеция), Канаде (Онтарิโอ) и США (северо-восточные штаты) *E. sempervivi* встречается вне ареала естественного распространения *Sempervivum* и *Jovibarba*, но, очевидно, отсутствует в Марокко, Испании южнее Пиренеев, Италии южнее Альп и в западной Азии (Кавказ), несмотря на присутствие там аборигенных видов рода *Sempervivum*. В статье приведен список всех локалитетов, в которых *E. sempervivi* был зарегистрирован в Украине. Работа иллюстрирована микрофотографиями, полученными с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Ключевые слова: *Jovibarba*, *Sempervivum*, ржавчинные грибы, распространение, морфология

Нова знахідка рідкісного гриба *Myriostoma coliforme* (*Geastrales*) в Україні

Федір П. ТКАЧЕНКО¹, Микола П. ПРИДЮК², Катерина В. ЗЛАНОВА¹

¹Одеський національний університет ім. І.І. Мечникова
вул. Дворянська, 2, Одеса 65058, Україна
tyf@ukr.net

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

Tkachenko F.P.¹, Prydiuk M.P.², Zlatova K.V.¹ A new record of a rare fungus *Myriostoma coliforme* (*Geastrales*) in Ukraine. Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 76–79.

¹I.I. Mechnikov Odesa National University
2, Dvorianska Str., Odesa 65058, Ukraine

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

Abstract. A new locality of the fungus *Myriostoma coliforme*, a species listed in the Red Data Book of Ukraine, is reported from Odesa Region. The species description, information about its habitat and distribution in Ukraine and worldwide, as well as original illustrations are provided.

Keywords: gasteroid fungus, new record, Red Data Book of Ukraine, Steppe Zone of Ukraine

Вступ

Проблема збереження та охорони живих організмів, у т. ч. грибів, залишається вкрай актуальною, оскільки забруднення довкілля, руйнування біоценозів та низка інших негативних чинників призводять до скорочення біологічного різноманіття макроміцетів (Dudka et al., 2009). Одним із важливих заходів, спрямованих на запобігання втрати біорізноманітності, є створення Червоних списків видів живих організмів, що знаходяться під загрозою зникнення. В нашій країні – це "Червона книга України" (Chervona knyha..., 2009), яка містить дані про 57 рідкісних видів грибів. При цьому вкрай важливо постійно оновлювати інформацію про розповсюдження цих видів, зокрема виявляти їхні нові місця знаходження. Малодослідженою в цьому відношенні залишається Одеська обл. Хоча для території Степової зони України в "Червоній книзі України" (2009) були вказані місцезнаходження загалом 24 видів грибів, її правобережна частина в цілому та Одеська обл. зокрема все ще залишаються "білою плямою". Загалом тут відомі локалітети лише таких раритетних видів грибів, як *Floccularia rickenii* (Bohus) Wasser ex Bon, *Leucoagaricus*

barssii (Zeller) Vellinga, *L. nympharum* (Kalchbr.) Bon, *Morchella steppicola* Zerova, *Mutinus caninus* (Huds.) Fr., *Pisolithus arrhizus* (Scop.) Rauschert та *Myriostoma coliforme* (Dicks.) Corda (Zerova, 1959; Heluta et al., 2006; Chervona knyha..., 2009; Tkachenko et al., 2009; Babenko, Popova, 2013). Для останнього виду нещодавно було виявлене нове місцезнаходження, про що і йдеться у цій статті.

Матеріали та методи

Нове місцезростання рідкісного макроміцета *Myriostoma coliforme* було виявлене восени 2016 р. у Саратському р-ні Одеської обл. – на території Правобережного злаково-лучного Степу, згідно до прийнятого мікологами районування (Heluta, 1989)). Гриб був ідентифікований за допомогою кількох спеціалізованих визначників (Pegler et al., 1995; Calonge, 1998; Sarasini, 2005), а його зразок передано до гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW). Спори гриба досліджували на сканувальному електронному мікроскопі JSM-6060 LA за прискорювальної напруги 30 кВ.

Результати та обговорення

Нижче наводимо оригінальний опис виявленого виду гриба, ілюстрації його макро- та мікрознак,



Рис. 1. *Myriostoma coliforme*: розкрите плодове тіло. Масштабна лінійка – 1 см

Fig. 1. *Myriostoma coliforme*: expanded fruit body. Bar – 1 cm

а також дані про його екологічні особливості й поширення в Україні та світі.

***Myriostoma coliforme* (Dicks.) Corda**, Anlet. Stud. Mycol., Praga, 131 (1842) (рис. 1–3).

Bas.: *Lycoperdon coliforme* Dicks., Fasc. Pl. Crypt. Brit. (London) 1: 2 (1776).

Syn.: *Geastrum coliforme* (Dicks.) Pers., Syn. Meth. fung. (Göttingen) 1: 131 (1801). – *Myriostoma anglicum* Desv., J. Bot., Paris 2: 104 (1809). – *Myriostoma coliforme* var. *capillissporum* V.J. Staněk, Flora ČSR, B-1, Gasteromycetes: 402 (1958). – *Polystoma coliforme* (Dicks.) Gray, Nat. Arr. Brit. Pl. (London) 1: 586 (1821).

Плодове тіло наземне, спочатку округле або дещо приплюснуте, без горбка на верхівці, згодом його екзоперидій зіркоподібно розщеплюється на 6–8 лопатей. Розкрите плодове тіло 7–8 см завширшки та близько 3 см заввишки, коли підняте на лопатях екзоперидію – до 6 см (рис. 1). Екзоперидій у сухому стані світло-коричневого кольору як із зовнішнього, так і внутрішнього боків, лопаті відігнуті донизу, 4,0–4,2 см завдовжки та 1,5–2,0 см завширшки. Ендоперидіальне тіло округло-приплюснуте, діаметром 3–5 см, тримається на 7–9 жовтувато-коричневих ніжках висотою 0,3–0,4 см і товщиною 0,15–0,25 см. Ендоперидій сірувато-коричневий, дрібнобородавчастий, блискучий, у верхній частині з кількома (іноді до 20) округлими отворами (стомами) діаметром до 0,3 см. Стоми прості, спочатку злегка випуклі (заввишки до 0,1 см), із дещо бахромчастим

Укр. бот. журн., 2017, 74(1)

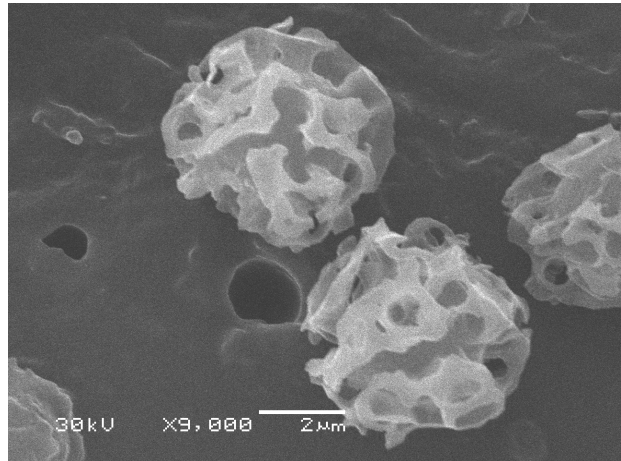


Рис. 2. Спори *Myriostoma coliforme* під сканувальним електронним мікроскопом

Fig. 2. Spores of *Myriostoma coliforme* under scanning electron microscope

краєм. Зріла глеба темно-коричнева, з кількома колумелами (за числом ніжок).

Спори діаметром 3,2–5,0 мкм, округлі, жовто-коричневі, вкриті орнаментациєю у вигляді звивистих, зігнутих, часто розгалужених та анастомозуючих ребер заввишки 0,7–1,2 мкм (рис. 2). Гіфи капіліцію завтовшки 4–5 мкм, циліндричні, злегка звивисті, іноді розгалужені, зі звуженими або дещо загостреними верхівками, товстостінні, жовто-коричневі.

Досліджений зразок. Одеська обл., Саратський р-н, західніше с. Зоря на лівому березі р. Сарата, у штучному лісонасадженні, на ґрунті, 23.10.2016, збір. К.В. Златова (KW-M 70325). У деревостані переважали *Quercus robur* L. та *Juglans regia* L., подекуди траплялися *Betula pendula* Roth і *Malus domestica* Borkh. У підліску найбільш звичайними були *Ligustrum vulgare* L. і *Rosa canina* L. Трав'яний покрив складався переважно із *Ballota ruderalis* Sw., *Stellaria holostea* L. та *Agropyron repens* L.

Екологія. Термофільний, гумусовий сапротроф, трапляється здебільшого на піщаних ґрунтах, росте як на відкритих місцях (полях, степах, піщаних кучугурах та прибережних дюнах тощо), так і в листяних та мішаних лісах і лісових насадженнях.

Поширення в Україні. *Харківський Лісостеп:* Харківська обл., Зміївський р-н, НПП "Гомільшанські ліси", Гомільшанське лісництво, кв. 4, 12.07.2000, 07.07.2002 (Akulov, Leontyev, 2008). *Лівобережний злаково-лучний Степ:* Запорізька обл., м. Запоріжжя, Національний заповідник "Хортиця", пів-

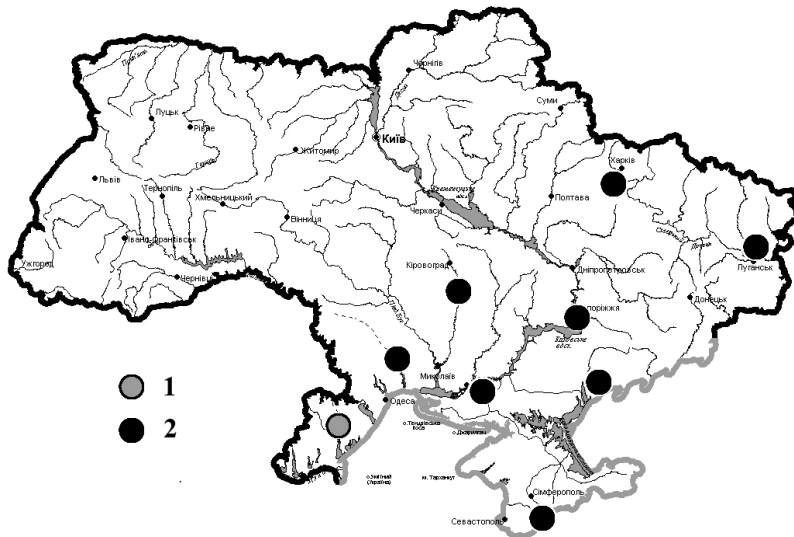


Рис. 3. Поширення *Myriostoma coliforme* на території України: 1 – нова знахідка; 2 – раніше відомі місцезнаходження (за Dudka, 2009; Babenko, Popova, 2013; Golovakha et al., 2016)

Fig. 3. Distribution of *Myriostoma coliforme* in the territory of Ukraine: 1 – new records; 2 – previously known records (according to Dudka, 2009; Babenko, Popova, 2013; Golovakha et al., 2016)

денна частина о. Хортиця, 02.02.2015 (Golovakha et al., 2016). *Правобережний злаково-лучний Степ*: Кіровоградська обл., Долинський р-н, дендропарк "Веселі Боковеньки", 05.09.1952, 14.01.1955 (Zerova, 1956). *Старобільський злаково-лучний Степ*: Луганська обл., Станично-Луганський р-н, Луганський природний заповідник, Станично-Луганське відділення, близько 3 км на південний схід від с. Христово, 17.09.2004 (Prydiuk, 2005). *Лівобережний злаковий Степ*: Запорізька обл., Якимівський р-н, Богатирське лісництво, схил біля Молочного лиману, 21.05.1953 (Zerova, 1956). *Правобережний злаковий Степ*: Одеська обл., Березівський р-н, на схід від с. Вікторівка, 04.11.2012 (Babenko, Popova, 2013); Херсонська обл., Цюрупинський р-н, с. Раденськ, 04.1953 (Zerova, 1954, 1956). *Південний берег Криму*: АР Крим, Ялтинська міськрада, Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр, 09.2000 (Sarkina, 2001; Dudka, 2009) (рис. 3).

Загальне поширення. Трапляється на всіх континентах, окрім Антарктиди, переважно в помірній та субтропічній зонах. Занесений до Червоних списків Австрії, Болгарії, Великої Британії, Вірменії, Іспанії, Македонії, Німеччини, Нідерландів, Польщі, Румунії, Сербії, Словаччини, Туреччини, Угорщини, України, Фінляндії, Франції, Хорватії, Швейцарії та Швеції (The Global..., 2005). Запропонований до охорони Бернською конвенцією (European Council..., 2011). Є кандидатом на внесення до Європейського червоного списку грибів (European Red List..., 2010).

Нова знахідка *Myriostoma coliforme* розширює відомості про ареал виду в Україні. Виявлене місцезростання цього гриба знаходиться поза межами територій природно-заповідного фонду України і вимагає особливої уваги.

Подяки

Висловлюємо щирю вдячність проф. П.М. Царенку та В.І. Сапсаю за допомогу в проведенні зйомок спор гриба під сканувальним електронним мікроскопом.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Akulov O.Yu., Leontyev D.V. *Ukr. Bot. J.*, 2008, 65(4): 586–589. [Акулов О.Ю., Леонт'єв Д.В. Гриби, занесені до Червоної книги України, з національного природного парку "Гомільшанські ліси". *Укр. бот. журн.*, 2008, 65(4): 586–589].
- Babenko O.A., Popova O.M. *Ukr. Bot. J.*, 2013, 70(4): 547–551. [Бабенко О.А., Попова О.М. Нові місцезнаходження двох рідкісних видів макроміцетів у північно-західному Причорномор'ї (Україна). *Укр. бот. журн.*, 2013, 70(4): 547–551].
- Calonge F.D. *Flora Mycologica Iberica. Vol. 3. Gasteromycetes, I. Lycoperdales, Nidulariales, Phallales, Sclerodermatales, Tulostomatales*, Madrid; Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 1998, 271 pp.
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, 912 с.].
- Dudka I.O. *Myriostoma coliforme*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, p. 811. [Дудка І.О. *Myriostoma coliforme* / Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, с. 811].

- Dudka I.O., Heluta V.P., Andrianova T.V., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Prydiuk M.P., Holubtsova Yu.I., Krivomaz T.I., Dzhagan V.V., Leontyev D.V., Akulov O.Yu., Syvokon O.V. *Fungi of Nature Reserves and National Nature Parks of Eastern Ukraine*, Kyiv: Aristey, 2009, vol. 1, 306 p. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Кривомаз Т.І., Джаган В.В., Леонт'єв Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. *Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України*, Київ: Арістей, 2009, т. 1, 306 с.].
- European Council for the Conservation of Fungi, 2011, available at: <http://www.wsl.ch/eccf/redlists-en.ehtml> (accessed 10 December 2016).
- European Red List of Endangered Macrofungi, 2010, available at: <http://www.wsl.ch/eccf/candlist-subtotals.xls> (accessed 10 December 2016).
- Golovakha R.V., Karpenko G.O., Mulenko M.A., Denysenko A.O. *Sovrem. Nauch. Vestn.*, 2016, 11(2): 7–12. [Головаха Р.В., Карпенко Г.О., Муленко М.А., Денисенко А.О. Місцезнаходження макроміцета *Myriostoma coliforme* у Запорізькій області (Україна). *Совр. науч. вестн.*, 2016, 11(2): 7–12].
- Heluta V.P. *Flora of fungi of Ukraine. Powdery mildew fungi*, Kiev: Naukova Dumka, 1989, 256 pp. [Гелюта В.П. *Флора грибів України. Мучнисторосяні гриби*. Київ: Наук. думка, 1989, 256 с.].
- Heluta V.P., Dzhagan V.V., Khodosovtsev O.Ye., Kostikov I.Yu., Volgin S.O., Boiko M.F., Tykhonenko Yu.Ya. *Chornomorski Bot. J.*, 2006, 2(2): 118–122. [Гелюта В.П., Джаган В.В., Ходосовцев О.Є., Костіков І.Ю., Волгін С.О., Бойко М.Ф., Тихоненко Ю.Я. Нові місцезнаходження *Pisolithus arrhizus* (Scop.) Rauschert (*Sclerodermataceae*) в Україні. *Чорноморськ. бот. журн.*, 2006, 2(2): 118–122].
- Pegler D.N., Læssøe T., Spooner B.M. *British puffballs, earthstars and stinkhorns*, Kew: RBG, 1995, 255 pp.
- Prydiuk M.P. Bazydialni makromitsety Luhanskoho pryrodnoho zapovidnyka. In: *Bioriznomanitnist Luhanskoho pryrodnoho zapovidnyka NAN Ukrayiny*. Ed. V.G. Tkachenko, Luhansk: Elton-2, 2005, pp. 69–92. [Придюк М.П. Базидіальні макроміцети Луганського природного заповідника / *Біорізноманітність Луганського природного заповідника НАН України*. Відп. ред. В.Г. Ткаченко, Луганськ: Елтон-2, 2005, с. 69–92].
- Saracini M. *Gasteromyceti epigei*, Trento: A.M.B., 2005, 406 pp.
- Sarkina I.S. *Annotirovanny katalog makromitsetov Kryma, Yalta; Simferopol: Odilliya*, 2001, 26 pp. [Саркіна І.С. Аннотированный каталог макроміцетів Крима, Ялта; Симферополь: Одиллія, 2001, 26 с.].
- The Global Fungal Red List Initiative: *Myriostoma coliforme*, 2016, available at: http://iucn.ekoo.se/iucn/species_view/122233/ (accessed 23 December 2016).
- Tkachenko F.P., Popova O.M., Babenko O.A. *Ukr. Bot. J.*, 2009, 66(2): 250–252. [Ткаченко Ф.П., Попова О.М., Бабенко О.А. Нові знахідки грибів, занесених до Червоної книги України (Одеська обл.). *Укр. бот. журн.*, 2009, 66(2): 250–252].
- Zerova M.Ya. *Ukr. Bot. J.*, 1954, 11(2): 63–74. [Зерова М.Я. Поширення в Українській РСР мікоризного гриба *Scleroderma verrucosum* (Vail.) Pers. та деяких інших видів гастероміцетів. *Укр. бот. журн.*, 1954, 11(2): 63–74].
- Zerova M.Ya. *Ukr. Bot. J.*, 1956, 13(2): 68–77. [Зерова М.Я. Наземні гриби цілинних степів Української РСР. *Укр. бот. журн.*, 1956, 13(2): 68–77].
- Zerova M.Ya. *Ukr. Bot. J.*, 1959, 16(2): 88–91. [Зерова М.Я. Знаходження двох гастероміцетів *Phellorinia inquinans* Berk. та *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker et Couch. f. *turgidus* (Fr.) Pilát. на Україні. *Укр. бот. журн.*, 1959, 16(2): 88–91].

Рекомендує до друку
В.П. Гайова

Надійшла 26.12.2016

Ткаченко Ф.П.¹, Придюк М.П.², Златова К.В.¹ **Нова знахідка рідкісного гриба *Myriostoma coliforme* (Gaeastrales) в Україні.** *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(1): 76–79.

¹Одеський національний університет ім. І.І. Мечникова вул. Дворянська, 2, Одеса 65058, Україна

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

Виявлено нове місцезнаходження занесеного до "Червоної книги України" гриба *Myriostoma coliforme* (Одеська обл., Україна). Наведені опис гриба, інформація про його місцезнаходження й поширення в Україні та світі, а також оригінальні ілюстрації.

Ключові слова: гастероїдний гриб, нова знахідка, Червона книга України, Степова зона України

Ткаченко Ф.П.¹, Придюк Н.П.², Златова К.В.¹ **Новая находка редкого гриба *Myriostoma coliforme* (Gaeastrales) в Украине.** *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(1): 76–79.

¹Одесский национальный университет им. И.И. Мечникова ул. Дворянская, 2, Одесса 65058, Украина

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

Обнаружено новое местонахождение занесенного в "Красную книгу Украины" гриба *Myriostoma coliforme* (Одесская обл., Украина). Приведены описание гриба, информация о его местонахождении и распространении в Украине и мире, а также оригинальные иллюстрации.

Ключевые слова: гастероидный гриб, новая находка, Красная книга Украины, Степная зона Украины



doi: 10.15407/ukrbotj74.01.080

Добова динаміка експресії гену PIP2-аквапорину в листках *Sium latifolium* (*Ariaceae*) за умов різного водного режиму

Дмитро А. БЛЮМА

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

Blyuma D.A. Diurnal dynamics of PIP2-aquaporin gene expression in leaves of aerial-aquatic and terrestrial plants of *Sium latifolium* (*Ariaceae*) under different water supply. Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 80–85.

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

Abstract. The dynamics of PIP-transcripts accumulation in *S. latifolium* leaves during twenty-four hours was demonstrated using RT-PCR method. *Sium latifolium* plants were sampled in nature in the Psyol River (aquatic plants) and on the riverside (terrestrial plants) near Velyka Bagachka settlement (Poltava Region, Ukraine). The highest level of PIP-expression observed during 6 am to 12 pm in both aerial-aquatic and terrestrial plants, and it gradually decreased to the end of the daylight hours. We assume that PIP-aquaporin gene expression increase in the beginning of daylight hours is the result of increased demand of plant for water since the transpiration rate increased at this time.

Keywords: aquaporins, gene expression, water deficit

Вступ

Згідно до сучасних уявлень, вода надходить у рослину трьома шляхами: 1) по апопласту (вода рухається по міжклітинному простору); 2) по симпласту (вода рухається через цитоплазму клітин по плазмодесмах); 3) вода рухається від клітини до клітини через цитоплазматичну мембрану (Johansson et al., 2000).

Відомо, що процес транспорту води через цитоплазматичну мембрану забезпечують здебільшого аквапорини, які є мембранними білками, що формують спеціалізовані водні канали (Luu, Maurel, 2005). На даний час число відомих аквапоринів перевищує двісті, причому значну частину становлять аквапорини рослин. У геномі *Arabidopsis thaliana* (L.) Neuh. знайдено 35 генів, які кодують аквапорини, в *Zea mays* L. – 33 гени (Jang et al., 2004; Maurel et al., 2008). Найчисельніша родина аквапоринів у рослин – це PIP-аквапорини (аквапорини цитоплазматичної мембрани), яка ділиться на 2 підродини: PIP1 та PIP2. Аквапорини підродини PIP2 характеризуються значно більшою вод-

ною пропускною здатністю ніж PIP1-аквапорини (Chaumont et al., 2000)

Оскільки PIP-аквапорини відіграють важливу роль у транспорті води крізь цитоплазматичну мембрану, рівень експресії їхніх генів може бути одним з механізмів регуляції внутрішньоклітинного водного балансу під час адаптації рослини до змін водного режиму. Зручним об'єктом для дослідження впливу помірного водного дефіциту на експресію генів аквапоринів є повітряно-водні рослини (геліофіти), які можуть також зростати на суходолі, поблизу водойм, де суходольні рослини знаходяться в умовах помірного водного дефіциту, порівняно з повітряно-водними, протягом онтогенезу. В попередньому дослідженні ми виявили підвищений рівень експресії гену PIP2-аквапоринів у листках суходольних рослин на фазах вегетації: бутонізації–цвітіння та цвітіння–плодоношення за умов помірного водного дефіциту протягом трьох років та зробили висновок, що аквапорини родини PIP беруть участь в адаптації рослин до змін водного режиму в природних умовах (Blyuma, 2010).

У даній роботі ми поставили за мету дослідити добову динаміку експресії гену PIP2-аквапори-

© Д.А. БЛЮМА, 2017

ну в суходольних і повітряно-водних рослин *Sium latifolium* L. та з'ясувати, чи є різниця між ними в динаміці експресії цих генів.

Матеріали та методи

Об'єктами досліджень були рослини *Sium latifolium*, які росли в природних умовах на р. Псьол в околицях м. Велика Багачка Полтавської обл. Рослини цього виду є багаторічними, утворюють повзучі підземні пагони і добре розмножуються вегетативно. Завдяки своїй високій адаптивній пластичності рослини *S. latifolium* нормально вегетують як в прибережній водній зоні, так і на суходолі (Sytnyk et al., 2003). Дослідження проводили в 3-х біологічних та 3-х аналітичних повторностях. Матеріал збирали в липні з трьох повітряно-водних і трьох суходольних рослин. З кожної рослини брали по три листка 2–3-го ярусу вагою 80–100 мг. Листки збирали протягом 24 год з інтервалом у 3 год, починаючи з шостої години ранку та занурювали в рідкий азот.

Для визначення загального вмісту води й сухої речовини в органах рослин. Сиру масу 1 г висічок листових пластинок без середніх жилок зважували на торсійних терезах WT-4000 безпосередньо в польових умовах, поміщали в бюкси з попередньо визначеною масою, висушували в сушильній шафі при 85 °С до сталого, з точністю 0,00003 г, значення, визначеного на аналітичних терезах ВЛР-200, і виражали у відсотках (Vekirchuk, 1984).

Відносний вміст води. Виравували як відношення різниці сирої та сухої маси висічок листків до різниці сирої маси висічок, насичених дистильованою водою, та їхньої сухої маси, виражене у відсотках згідно до рівняння: $ВВВ = [(сиря\ маса - суха\ маса) / (насичена\ водою\ сиря\ маса - суха\ маса)] \cdot 100$ (Vekirchuk, 1984).

Визначення загального вмісту води й сухої речовини в ґрунті, на якому зростали досліджувані рослини. Наважки сирої речовини (1 г) поміщали в бюкси з попередньо визначеною масою, висушували в сушильній шафі при 103 °С до сталого, з точністю 0,00003 г, значення, визначеного на аналітичних терезах ВЛР-200, і виражали у відсотках (Vekirchuk, 1984).

Водний потенціал клітин листків. Визначали методом струминок, що ґрунтується на визначенні концентрації розчину сахарози, яка не змінюється після перебування в ньому висічок листків досліджуваного об'єкту (Vekirchuk, 1984).

Вивчення інтенсивності транспірації. Здійснювали за методом, розробленим Л.А. Івановим (Ivanov, 1950).

ПЛР в реальному часі. Виділення РНК. Проводили за допомогою TRI-REAGENT (Sigma) за відповідним протоколом із деякими змінами. Всі розчини, що використовувались для роботи з РНК, були попередньо оброблені діетилпірокарбонатом (DEPC). Рослинний матеріал гомогенізували в рідкому азоті у відповідній кількості TRI-REAGENT з розрахунку 1 мл на 100 мг сирої маси листка. Центрифугували впродовж 10 хв при 12000 g і температурі 4 °С та відбирали супернатант. Після додавання хлороформу витримували 10 хв за кімнатної температури та центрифугували (10 хв, 12000 g, 4 °С). Преципітацію РНК здійснювали за допомогою ізопропанолу протягом 24 год при температурі 4 °С. Після центрифугування (10 хв, 12000 g, 4 °С) зливали супернатант та відмивали РНК 75%-ним розчином спирту. Фінальне центрифугування здійснювали протягом 5 хв при 7500 g та температурі 4 °С. Осад висушували та розчиняли у стерильній воді. Кількість РНК вимірювали за оптичною щільністю при довжині хвилі 260 нм. Матричну РНК аналізували за допомогою ЗТ-ПЛР-методу (полімеразна ланцюгова реакція зворотніх транскриптів), який проводили за методикою протоколу FERMENTAS на ампліфікаторі «Терцик» (ДНК-технологія), та методу ПЛР у реальному часі. Для отримання кДНК, 1 мкг тотальної РНК та 100 пмоль оліго (dT) праймера інкубували 5 хв при 65 °С, далі додавали 4 мкл 5X буферу, 1 мкл 10 мМ dNTP мік (суміш дезоксинуклеозидтрифосфатів), 1 мкл інгібітору РНКаз та інкубували ще впродовж 5 хв при 37 °С. Після цього додавали 1 мкл M-MuLV зворотньої транскриптази, доводили об'єм реакції до 20 мкл і інкубували суміш протягом 1 год при 42 °С. Зупиняли реакцію нагріванням до 70 °С впродовж 10 хв. Отриману кДНК використовували для секвенування та подальшого проведення ПЛР у реальному часі. Останнє проводили на ПЛР-ампліфікаторі в реальному часі Real-Time PCR IQ-Cycler (Biorad) з використанням набору реактивів Maxima SYBR Green/Fluorescein qPCR Master Mix (2X), (Fermentas) та праймерів, сконструйованих з використанням бази даних NCBI, IDTDNA та програми ClustalW. Праймери були сконструйовані на основі відомих послідовностей мРНК РІР2-аквапоринів дводольних рослин (NCBI:

EU287448.1, AV058680.1, AY189974.1, DQ358107.1, NM_001111555, AV206102.1, AF118382.1|AF118, AV012045.1, NM_129273.4, DQ914525.1)

5' CAC ATT AAC CCG GCG GTG AC-3'

5' CGC AGA GAA GAC GGT GTA GAC -3'

Ампліфікацію проводили в режимі, рекомендованому виробником: 95 °С – 10 хв, 1 цикл; 95 °С – 30 с, 57 °С – 30 с, 72 °С – 1 хв, 25 циклів; 72 °С – 10 хв, 10 °С – зберігання.

Продукти ЗТ-ПЛР розділяли у 2%-му агарозному гелі, візуалізували в УФ-світлі та фотографували за допомогою системи візуалізації гелів (Bio-Vision).

Отримана кДНК у подальшому була вбудована в плазмиду pJET 1.2/blunt cloning vector (виробник FERMENTAS) та клонувана за допомогою штаму *E. coli* DH10b. Після клонування кДНК була очищена за допомогою набору FlexiPrep (GE Healthcare) і препарат було секвеновано на секвенаторі Applied Biosystems 3130 Genetic Analyzer

Результати та обговорення

Водний баланс. Дослідження водного балансу рослин *S. latifolium* показали, що листки повітряно-водних рослин у фазі бутонізації мали загальний вміст води на 2,3% більше, а відносний вміст води – на 5% більше порівняно з суходольними. Також видно, що повітряно-водні рослини порівняно з суходольними характеризувалися вищим значенням водного потенціалу (табл. 1)

Загальний вміст води в ґрунті, на якому зростали повітряно-водні рослини на фазі бутонізації, становив $39,8 \pm 0,9\%$ в порівнянні $26,3 \pm 0,3\%$ для суходольних рослин. Отже, зразки ґрунту повітряно-водних рослин містили на 13,5% більше води порівняно з суходольними.

Таким чином, дослідження загального вмісту води та сухої речовини, які дозволяють виявити загальні закономірності водного обміну в рослинах, свідчать про те, що повітряно-водні рослини *S. latifolium* порівняно із суходольними впродовж досліджуваного часу характеризувалися вищим вмістом води і відповідно нижчим вмістом сухої речовини.

Вимірювання інтенсивності транспірації. З рис. 1 видно, що інтенсивність транспірації в листках повітряно-водних рослин плавно зростала з 9:00 до 15:00, а о 18:00 та 21:00 спостерігалось її різке зниження до рівня, що був о 9:00. Динаміка транспірації в листках суходольних рослин протягом дня

Таблиця 1. Загальний і відносний вміст води та водний потенціал клітин у листках повітряно-водних та суходольних рослин *Sium latifolium* (фаза бутонізації)

Table 1. Water content, relative water content and cell water potential in leaves of aquatic and terrestrial plants of *Sium latifolium* (budding stage)

Рослини	Загальний вміст води й сухої речовини, % біомаси	Відносний вміст води, %	Водний потенціал, МПа
повітряно-водні	$87,0 \pm 0,2$	$96,0 \pm 0,6$	$-0,84 \pm 0,02$
суходольні	$84,7 \pm 0,4$	$91,0 \pm 1,4$	$-0,92 \pm 0,2$

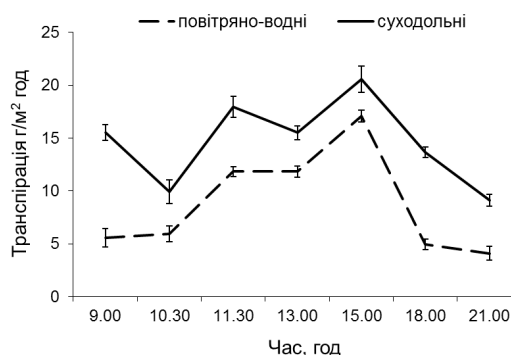


Рис. 1. Добова динаміка інтенсивності транспірації в листках повітряно-водних та суходольних рослин *Sium latifolium*

Fig. 1 Diurnal transpiration rate in leaves of aerial-aquatic and terrestrial *Sium latifolium* plants

в цілому повторювала динаміку повітряно водних рослин, але була на трохи вищому рівні, та зростала не плавно, а з різкими коливаннями. Так, о 9:00 вона перевищувала інтенсивність транспірації повітряно-водних рослин у 3 рази, о 10:30 вона різко знижувалась майже до рівня повітряно-водних рослин в цей час. Через годину, о 11:30, її рівень знову різко зростає, а о 13:00 – різко знижувався. В 15:00 знову рівень транспірації підвищувався, а о 18:00 та 21:00 значно знижувався.

Експресія гену PIP-аквапорину. Отримана розшифрована послідовність кДНК після порівняння з відомими послідовностями аквапоринів у базі NCBI виявила схожість з аквапоринами PIP-підродини інших рослин:

Glycyrrhiza uralensis PIP – схожість 80%.

Schizolobium parahyba PIP2 – схожість 77%

Juglans regia PIP1;2 – схожість 77%

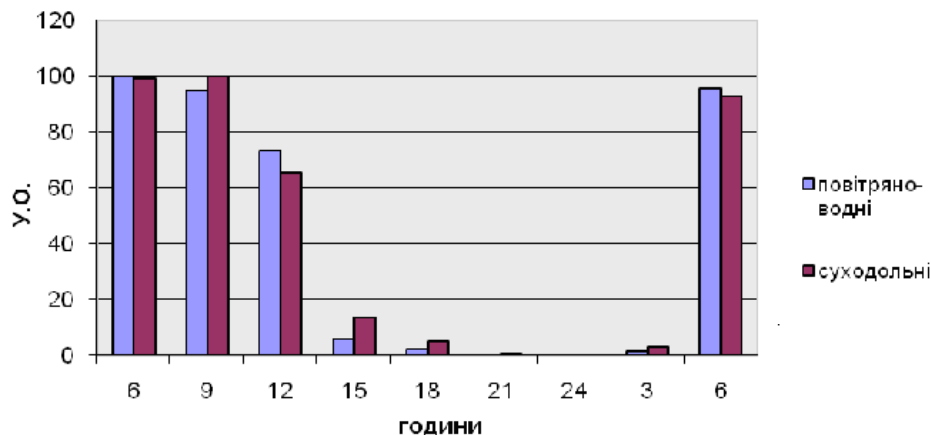
Tulipa gesneriana PIP1;2 – схожість 78%

Рис. 2. Добова динаміка накопичення транскриптів PIP2-аквапорину в листках повітряно-водних та суходольних рослин *Sium latifolium*:

у.о. – умовні одиниці (кількість мРНК-аквапоринів відносно кількості мРНК бета-актину)

Fig. 2. Diurnal dynamics of PIP-gene transcript accumulation in leaves of aerial-aquatic and terrestrial *Sium latifolium* plants.

у.о. – relative expression levels normalized to beta-actin



З отриманих даних видно, що найвищий рівень експресії PIP-гену у суходольних рослин спостерігався в 6:00 та 9:00 год ранку. О 12:00 рівень експресії дещо знизився (рис. 2). Через 3 год, о 15:00 експресія значно знизилась, її рівень складав 13,5% порівняно з таким о 6:00. Через 3 год, о 18:00, рівень експресії складав всього 4,9%. О 21:00 він становив 0,38%, о 24:00 – 0,18% рівня експресії, яка була о 6:00, у 3:00 наступного дня він складав 2,85%. Знову значне підвищення рівня експресії PIP-гену до 92,71% спостерігалось о 6:00. У повітряно-водних рослин найвищий рівень експресії відбувався також у ранковий час – о 6:00 та о 9:00 (рис. 2). У 12:00 рівень експресії знижувався і становив 73,34%. О 15:00 експресія різко знизилась і становила 6,02% рівня експресії, що спостерігався о 6:00. Рівень експресії на 18:00 складав 2,44%, на 21:00 – 0,38%, на 24:00 – 0,11% та на 3:00 наступного дня – 1,84%. У 6:00 він значно підвищувався і повертався на рівень, який спостерігався 24 години раніше. Як видно з отриманих результатів, динаміка експресії PIP-гену протягом доби подібна у рослин, що зростали за різних умов водозабезпечення. Таким чином, ми припускаємо, що існує певний механізм регуляції експресії генів аквапоринів рослин протягом доби.

У літературі на сьогодні існує багато експериментальних даних стосовно того, що рівень експресії генів аквапоринів значно підвищувався за дії світла, що корелювало із зростанням водної проникності цитоплазматичної мембрани (Tugue et al., 2005; Kim, Steudle, 2007; Voicu et al., 2008;

Nardini et al., 2005; Cochard et al., 2007; Moshelion et al., 2002). Подібні до наших результати було отримано при дослідженні експресії генів аквапорину NtAQP1 у черешках листків *Nicotiana tabacum* L. Найвищий рівень експресії NtAQP1 спостерігався вранці, поступово знижуючись до кінця світлового дня (Siefritz et al., 2004). У дослідженні добової динаміки експресії генів McPIP1;1 McPIP2;1 McPIP2;3 у листках *Mesembryanthemum crystallinum* L. було виявлено, що кількість мРНК цих генів, навпаки, значно збільшувалась до 15:00 порівняно з 12:00 і продовжувала зростати до 21:00 (Abdeeva, 2008). Можливо, така різниця в динаміці експресії генів PIP-аквапоринів *M. crystallinum* та *S. latifolium* пов'язана із тим, що ці рослини належать до різних екологічних груп.

Не виключено також, що експресія генів аквапоринів чутлива до зміни освітлення та знаходиться під контролем фітохромної системи, яка, як відомо, регулює експресію багатьох світлочутливих генів у рослин (Tobin, Silverthorne, 1985). Фітохром за дії світла здійснює трансдукцію сигналу до ядра клітини і через каскад транскрипційних факторів (bHLH-родина, RTF-фактор, RR-фактор) та за допомогою нуклеосо-мозв'язуючого комплексу DET1/DBP1 регулює експресію генів (Schäfer, Bowler, 2002).

Припускається, що інтенсивність експресії генів аквапоринів відображає потребу рослини в забезпеченні її клітин водою протягом доби. Так, у дослідженні PIP-генів аквапоринів коренів *Oryza sativa* L. також було виявлено добову динаміку в

їхній експресії. Показано, що експресія OsPIP2;2, OsPIP2;3, OsPIP2;4 та OsPIP2;5 генів різко зростала на початку світлового періоду, далі поступово знижувалась і в темновому періоді трималась на низькому рівні та знову зростала на початку наступного світлового періоду. Було встановлено, що динаміка експресії цих генів залежала від рівня транспірації, який зростав на початку світлового періоду і різко знижувався після настання темного. Також було виявлено, що добова динаміка експресії різних ізоформ аквапоринів *O. sativa* відрізнялась в коренях і листках (ізоформи, локалізовані в клітинах коренів – OsPIP2;4 та OsPIP2;5 характеризувались короткочасовим, але значним підвищенням експресії на початку світлового періоду; ізоформи, локалізовані як в клітинах листків, так і в клітинах коренів – OsPIP2;1 та OsPIP2;2, характеризувались незначним підвищенням експресії генів із посиленням освітленості). Крім того, автори зробили висновок, що добова динаміка експресії PIP-генів *O. sativa* також меншою мірою залежала від циркадного ритму, оскільки інтенсивність експресії PIP-генів, а також білків-аквапоринів починала зростати за деякий час до початку світлової фази й значно знижувалась до початку темної (Sakurai-Ishikawa et al., 2011).

Наші результати також показали, що найвищий рівень експресії гену аквапорину в клітинах листків відбувався в першій половині дня з 6.00 до 12:00 і поступово знижувався до кінця дня, тобто мав динаміку, подібну до експресії PIP-генів *O. sativa*. Рівень транспірації в листках повітряно-водних та суходольних рослин *S. latifolium* також зростав у першій половині світлового дня і до кінця дня знижувався. Ми вважаємо, що динаміка експресії гену аквапорину в листках пов'язана із динамікою інтенсивності транспірації та освітлення протягом дня, і підвищення рівня експресії гену аквапорину в першій половині дня в клітинах листків повітряно-водних та суходольних рослин *S. latifolium* викликано збільшенням потреби рослин у воді в зв'язку із зростанням інтенсивності транспірації в цей час.

Висновки

За допомогою зконструйованих нами праймерів вперше розшифровано фрагмент консервативної ділянки PIP2-гену аквапорину у *S. latifolium*. Встановлено, що повітряно-водні рослини *S. latifolium* порівняно із суходольними характеризуються ви-

щим вмістом води і відповідно нижчим вмістом сухої речовини. Виявлено зміни в накопиченні транскриптів гену PIP-аквапоринів у листках повітряно-водних і суходольних рослин *S. latifolium* впродовж доби. Рівень інтенсивності транспірації також коливався протягом світлового дня в листках повітряно-водних і суходольних рослин *S. latifolium*. Динаміка експресії гену PIP2-аквапорину подібна в повітряно-водних та суходольних рослин протягом доби, не зважаючи на різні умови водозабезпечення рослин і корелює зі зміною інтенсивності транспірації в листках обох рослин.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Abdeeva A.R. *Differential gene expression of Mesembryanthemum crystallinum aquaporins under water salt and copper and zinc impact*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Moscow, 2008, 24 pp. [Абдеева А.Р. *Дифференциальная экспрессия генов аквапоринов в растениях Mesembryanthemum crystallinum L. в условиях солевого стресса и при действии меди и цинка*: автореф. дис. ... канд. биол. наук, Москва, 2008, 24 с.].
- Blüma D. A. *Nauk. zap. Ternop. nats. ped. un-tu, Ser. Biol.*, 2010, 45(4): 3–8. [Блюма Д.А. *Експресія генів аквапоринів підгрупи PIP2 в рослинах Sium latifolium L. в умовах різного водного режиму*. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту, Сер. Біол.*, 2010., 45(4): 3–8].
- Cochard H., Venisse J.-S., Barigah T.S., Brunel N., Herbertte S., Guilliot A., Tyree M.T., Sakr S. Putative role of aquaporins in variable hydraulic conductance of leaves in response to light. *Plant Physiol.*, 2007, 143: 122–133.
- Chaumont F., Barrieu F., Jung R., Chrispeels M. Plasma membrane intrinsic proteins from maize cluster in two sequence subgroups with differential aquaporin activity. *Plant Physiol.*, 2000, 122: 1025–1034.
- Ivanov L.A., Silina A.A., Tselniker Yu.L. *Bot. Zhurn.*, 1950, 35(2): 75–83. [Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л. *О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях*. *Бот. журн.*, 1950, 35(2): 75–83].
- Jang J.Y., Kim D.G., Kim Y.O. An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol. Biol.*, 2004, 54: 713–725.
- Johansson I., Karlsson M., Johanson U., Larsson C., Kjellbom P. The role of aquaporins in cellular and whole plant water balance. *BBA–Biomemb.*, 2000, 1465(1–2): 324–342.
- Kim Y.X., Steudle E. Light and turgor affect the water permeability (aquaporins) of parenchyma cells in the midrib of leaves of *Zea mays*. *J. Experim. Bot.*, 2007, 58: 4119–4129.
- Luu D.T., Maurel C. Aquaporins in a challenging environment: molecular gears for adjusting plant water status. *Plant Cell Environ.*, 2005, 28(1): 85–96.

- Maurel C., Verdoucq L., Luu D.T., Santoni V. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2008, 59: 595–624.
- Moshelion M., Becker D., Biela A., Uehlein N., Hedrich R., Otto B., Levi H., Moran N., Kaldenhoff R. Plasma membrane aquaporins in the motor cells of *Samanea saman*: diurnal and circadian regulation. *Plant Cell*, 2002, 14: 727–739.
- Nardini A., Salleo S., Andri S. Circadian regulation of leaf hydraulic conductance in sunflower (*Helianthus annuus* cv. *Margot*). *Plant Cell Environ.*, 2005, 28: 750–759.
- Reizer J., Reizer A., Saier M. The MIP family of integral membrane channel proteins: sequence comparisons, evolutionary relationships, reconstructed pathway of evolution, and proposed functional differentiation of the two repeated halves of the proteins. *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.*, 1993, 28: 235–257.
- Schäfer E., Bowler C., Phytochrome-mediated photoperception and signal transduction in higher plants. *EMBO Rep.*, 2002, 3(11): 1042–1048.
- Sakurai-Ishikawa J., Murai-Hatano M., Hayashi H., Ahamed A., Fukushi K., Matsumoto T., Kitagawa Y. Transpiration from shoots triggers diurnal changes in root aquaporin expression. *Plant Cell Environ.*, 2011, 34: 1150–1163.
- Siefritz F., Otto B., Bienert G.P., van der Krol A., Kaldenhoff R. The plasma membrane aquaporin NtAQP1 is a key component of the leaf unfolding mechanism in tobacco. *Plant J.*, 2004, 37: 147–155.
- Sytnyk K.M., Baranenko V.V., Belyavskaya N.A., Klymchuk D.A., Nedukha E.M. *Klotochnye mekhanizmy adaptatsiy rasteniy k neblagopriyatnym vozdeystviyamy ekologicheskikh faktorov v estestvennykh usloviyakh*. Ed. E.L. Kordyum, Kyiv: Naukova Dumka, 2003, 277 pp. [Сытник К.М., Бараненко В.В., Белявская Н.А., Климчук Д.А., Недуха Е.М. *Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях*. Ред. Е.Л. Кордюм, Киев: Наук. думка, 2003, 277 с.]
- Tobin E., Silverthorne J. Light regulation of gene expression in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1985, 36: 569–593.
- Tyree M.T., Nardini A., Salleo S., Sack L., El Omari B. The dependence of leaf hydraulic conductance on irradiance during HPFM measurements: any role for stomatal response?. *J. Experim. Bot.*, 2005, 56: 737–744.
- Vekirchik K.M. *Fiziologija roslyn: Praktikum*, Kyiv: Vischa shkola, 1984, 240 pp. [Векірчик К.М. *Фізіологія рослин: Практикум*, Київ: Вища шк., 1984, 240 с.]
- Voicu M., Zwiazek J., Tyree M. Light response of hydraulic conductance in bur oak (*Quercus macrocarpa*) leaves. *Tree Physiol.*, 2008, 28: 1007–1015.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 10.08.2016

Блюма Д.А. **Добова динаміка експресії гену PIP2-аквапорину в листках *Sium latifolium* (Apiaceae) за умов різного водного режиму.** Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 80–85.

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

Досліджено динаміку накопичення транскриптів PIP2-гену аквапорину в листках *S. latifolium* протягом доби за допомогою методу ПЛР в реальному часі. Об'єктами досліджень були повітряно-водні та суходольні рослини *S. latifolium*, які росли в природних умовах на р. Псьол в околицях м. Велика Багачка Полтавської області. Найвищий рівень експресії PIP2-гену спостерігався з 6:00 до 12:00 год у повітряно-водних та суходольних рослин і поступово знижувався до кінця дня. Динаміка експресії гену PIP2-аквапорину подібна такої в повітряно-водних та суходольних рослин протягом доби, не зважаючи на різні умови водозабезпечення рослин і корелює зі зміною інтенсивності транспірації в листках обох рослин.

Ключові слова: аквапорини, експресія генів, водний дефіцит

Блюма Д.А. **Суточная динамика экспрессии гена PIP2-аквапорина в листьях *Sium latifolium* (Apiaceae) в условиях различного водного режима.** Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 80–85.

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

Исследована динамика накопления транскриптов PIP2-гена аквапорина в листьях *S. latifolium* в течение суток с помощью метода ПЦР в реальном времени. Объектами исследований были воздушно-водные и суходольные растения *S. latifolium*, которые произрастали в естественных условиях на р. Псел в окрестностях г. Большая Багачка Полтавской области. Самый высокий уровень экспрессии PIP2-гена наблюдался с 6:00 до 12:00 ч у воздушно-водных и суходольных растений и постепенно снижался до конца дня. Динамика экспрессии гена PIP-аквапорина одинакова у воздушно-водных и суходольных растений в течение суток, несмотря на разные условия их водоснабжения и коррелирует с изменением интенсивности транспирации в листьях обоих растений.

Ключевые слова: аквапорини, експресія генів, водний дефіцит

Методи лабораторних і польових досліджень флуоресценції хлорофілу

Олександр В. ПОЛІЩУК

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

Polishchuk O.V. **Methods in laboratory and field research of chlorophyll fluorescence.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(1): 86–93.

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

Abstract. Chlorophyll fluorescence analysis is one of the most popular techniques used in the laboratory and field study of plants. This brief review discusses basic methodological approaches and parameters in chlorophyll fluorescence studies and their use in basic and applied plant physiology research. Being principally non-intrusive, chlorophyll fluorescence analysis allows distant monitoring of intact plants' physiological state and early detection of stresses *in situ*.

Keywords: chlorophyll fluorescence, photosynthesis, PAM fluorescence, photosynthetic efficiency, remote sensing

Вступ

Метод індукції флуоресценції хлорофілу (ФХ) є перспективним у моніторингу довкілля, оскільки вивчення кінетики флуоресценції може надати свідчення про характер активності зовнішнього середовища і вплив його на параметри фотосинтезу. Цю інформацію можна використати для екологічного моніторингу та оцінки стійкості фотосинтезуючих організмів (Lysenko et al., 2013).

Перші експерименти з вивчення ФХ пов'язані з іменем Д. Брестера, який ще в 1833 р. спостерігав червоне світіння листя *Laurus nobilis* L. під впливом синього світла. Термін "флуоресценція" був запропонований в 1852 р. Дж.Г. Стоксом, чий дослідження поклали початок інтенсивному вивченню цього феномену (Rabinowitch, Govindjee, 1969). Згідно до його теорії, флуоресценція являє собою випромінювання поглинутого речовиною світла зі зміщенням у червону область спектра (Strasser et al., 2000). Різниця між довжинами хвиль абсорбованого й повторно випромінюваного світла отримала назву зсуву Стокса.

В історії вивчення феномену флуоресценції виключно важливе значення мали спостереження Н.Дж. Мюллера (Muller, 1874), який показав, що величина інтенсивності флуоресценції хлорофілу,

який входить до складу організму, значно нижча ніж флуоресценція розчину хлорофілу відповідної концентрації. В подальшому ці спостереження стали основою в розумінні явища фотохімічного гасіння флуоресценції, коли збуджена молекула, переходячи до основного, незбудженого, стану, віддає частину своєї енергії для здійснення фотосинтетичних процесів (Lysenko et al., 2013).

Кінетику ФХ уперше було досліджено в роботі Х. Каутського та А. Хірша (Kautsky, Hirsch, 1931). Автори показали, що освітлення попередньо адаптованих до темряви рослин синім діючим світлом призводить до різкого зростання червоної флуоресценції хлорофілу в перші секунди з моменту його ввімкнення, після чого інтенсивність флуоресценції поступово знижується до деякого стаціонарного рівня. Описане явище отримало назву ефекту Каутського. Спостереження флуоресценції проводились авторами неозброєним оком, а результати викладені на одній сторінці тексту. Проте робота викликала великий інтерес, насамперед тому, що виявлена кінетика якісно співпадала з фотоіндукційними зміщеннями асиміляції CO₂, раніше виявленим О. Варбургом (Warburg, 1920).

У процесі наступних досліджень ФХ зелених тканин висновок, що чим більша доля енергії фотонів може бути направлена на фотохімічні потреби, тим нижча інтенсивність флуоресценції, підтвердився,

ставши одним з основних елементів базової концепції фотосинтезу – нециклічного переносу електронів у тилакоїдах (Lysenko et al., 2013).

Ефективність фотосинтезу є одним з основних параметрів, за яким можна визначити, в якому стані знаходиться рослина. Цей параметр в об'єкта досліджень можна встановити за допомогою методу індукції ФХ, основні принципи якого наведені нижче (Korneev, 2002).

1. Існують три основні шляхи реалізації енергії квантів світла, поглинутих молекулами хлорофілу: фотохімічні реакції, тепла дисипація та флуоресценція.
2. Всі три процеси конкурентні між собою, так, зміна ефективності одного з них призводить до зворотної зміни двох інших. Тому інтенсивність флуоресценції чутлива до змін інтенсивності фотохімічних процесів і теплової дисипації.

Фотосинтез хлорофілу є показником, дуже чутливим до різних видів стресу на його ранніх стадіях, коли зовні на рослинах і навіть у їхніх спектрах поглинання й відбивання світла ще не виявляються зміни (Polishchuk et al., 2009; Vodka et al., 2013; Polishchuk et al., 2016). Вимірюючи варіабельну складову ФХ, можна отримати достовірну інформацію про відносно статичні, "паспортні" характеристики фотосинтетичного апарату (ФСА) рослин, зокрема оптимальна інтенсивність світла для ФСА рослин, яка є індикатором середньодобової освітленості території (Polishchuk, Voitsekovich, 2014). Дослідження ФХ дає додаткову можливість оцінити вміст хлорофілу в фітоелементах, співвідношення фотосистеми 2 (ФС2) та фотосистеми 1 (ФС1), а також розмір світлозбиральної антени ФС2, який, в свою чергу, корелює зі співвідношенням хлорофілів *a* та *b*. Крім того, дослідження ФХ дає змогу визначити такі відносно динамічні параметри, як: квантовий вихід електронного транспорту в ФСА, фотохімічне гасіння флуоресценції, яке відображає окисненість пластохінонового пулу за рахунок доступності термінальних акцепторів електронів (НАДФ⁺ і O₂) і нефотохімічне гасіння флуоресценції, яке пов'язане з доступністю АДФ (Mokrosnop et al., 2015). Ці показники дозволяють аналізувати зміни в метаболізмі рослин, зумовлені змінами кількості, якості світла, а також змінами різних екологічних факторів, оскільки фотосинтетичний апарат динамічно модифікується для оптимального забезпечення метаболічних потреб рослини.

Основні методичні підходи до вимірювання флуоресценції хлорофілу в лабораторії

РАМ-флуоресценція

В лабораторних дослідженнях найбільш популярним методом є РАМ-флуоресценція (англ. Pulse Amplitude Modulation-fluorescence – імпульсно-модульована флуоресценція), або аналіз гасіння ФХ. В основі вимірювання лежить синхронна реєстрація високошвидкісного світлового сигналу, індукованого імпульсним джерелом світла (світлодіодом, імпульсним лазером, або надшвидким ксеноновим спалахом, тривалість якого становить 1–3 мкс максимум, фронт – 50 нс). Через велику скважність сигналу, його інтегральної потужності недостатньо для помітного відновлення переносників електронів у фотосинтетичному електрон-транспортному ланцюзі та для підтримання фотосинтезу. Головною перевагою методу є великий динамічний діапазон вимірювань світла й здатність вимірювати корисний сигнал на фоні шуму, що на 3–4 порядки перевищує корисний сигнал за амплітудою, тобто достовірно вимірювати сигнал флуоресценції на фоні потужного світла, що підтримує фотосинтез.

Дослідження гасіння флуоресценції хлорофілу за допомогою модулюючого флуориметра "Хе-РАМ". Прилад призначений для вимірювання основних параметрів методу – модулюючий флуориметр "ХЕ-РАМ" (Walz, Німеччина). Різниця в сигналі флуоресценції, що виникає в результаті спалаху вимірюючого світла, посилюється селективним підсилювачем (синхронний підсилювач, англ. lock-in amplifier).

Флуориметр "ХЕ-РАМ" має три джерела світла, які забезпечують три типи освітлення об'єкта:

ML (*measuring light*) – вимірююче світло. Слабке імпульсне світло, що не викликає фотохімічних реакцій (інтегральна щільність потоку фотонів за час імпульсу – 0,2–1 мкмоль фотонів м⁻²с⁻¹, тривалість імпульсів – 1–3 мкс, частота – від 1,6 до 600 кГц залежно від режиму запису й типу пристрою);

AL (*actinic light*) – діюче (актинічне) світло, яке підтримує фотосинтез;

SP (*saturation pulses*) – короткі спалахи насичуючого світла, інтенсивність якого достатня для швидкого відновлення пулу Q_A (> 2000 мкмоль фотонів м⁻²с⁻¹, тривалість спалаху 0,8–2,0 с).

При запису індукційних кривих дотримуються наступного порядку вмикання-вимикання перелічених вище джерел світла. Вмикають джерело

вимірюючого світла (ML), в результаті чого флуоресценція досягає значення F_o (рис. 1). Інтенсивність ML настільки низька, що реакційні центри ФС2 (РЦ ФС2) залишаються "відкритими". Потім застосовують короткий спалах світла високої інтенсивності, при якому відновлюється Q_A всіх комплексів ФС2. Флуоресценція досягає максимального значення F_m (РЦ ФС2 – "зачинені"). За різницею між рівнями флуоресценції F_o та F_m оцінюють потенційну ефективність фотохімії ФС2 в адаптованому до темряви стані.

Після того, як ФХ релаксує до рівня F_o (за рахунок відтоку електронів від Q_A^- до пулу пластохінонів), вмикають діюче світло (AL), яке викликає зміни виходу флуоресценції. Інтенсивність флуоресценції на певний момент часу в ході індукції фотосинтезу позначають величиною F . Зниження рівня сигналу (гасіння флуоресценції) викликане окисненням Q_A^- в результаті активації реакцій темної фази фотосинтезу (фотохімічне гасіння флуоресценції) та збільшенням теплової дисипації в світлозбиральній антені ФС2 (нефотохімічне гасіння флуоресценції).

Для оцінки вкладу фотохімічних і нефотохімічних процесів необхідно виключити вплив одного з них. Як правило, це здійснюється по відношенню до фотохімічного компоненту шляхом швидкого відновлення первинних акцепторів ФС2, Q_A – за рахунок застосування коротких спалахів світла високої інтенсивності. В результаті спалаху насичуючого світла (SP) також відбувається відновлення всіх Q_A у зразку, що через нефотохімічне гасіння флуоресценції супроводжується збільшенням інтенсивності флуоресценції до рівня F'_m , помітно нижчого за F_m . Наявність фотохімічного гасіння обумовлює різницю між F'_m та F (рис. 1).

Після спалаху SP діюче світло (AL) вмикають. При цьому пул переносників електронів окиснюється. Рівень флуоресценції досягає значення F'_o . Знаючи величини F'_o і F'_m , можна визначити реальний квантовий вихід фотохімії ФС2 в адаптованому до світла стані (Polishchuk, Voitsekhovich, 2014).

У результаті отримують криві, загальний вигляд яких представлено на рис. 1. Числові значення параметрів флуоресценції отримують за допомогою програмного забезпечення "Graph", розробленого у відділі мембранології і фітохімії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, і розраховують за наступними формулами (Maxwell, Johnson, 2000; Rohacek, 2002):

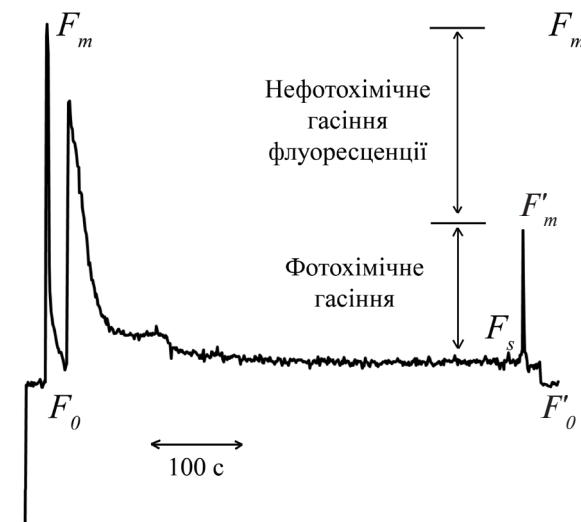


Рис. 1. Визначення параметрів фотохімічного й нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу: F_o – мінімальний рівень флуоресценції в темноадаптованому стані; F_m – максимальний рівень флуоресценції; F_s – стаціонарний рівень флуоресценції в світлоадаптованому стані; F'_m – максимальний рівень флуоресценції в світлоадаптованому стані; F'_o – мінімальний рівень флуоресценції у світлоадаптованому стані

Fig. 1. An example curve for determination of photochemical and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence: F_o – minimal fluorescence in dark-adapted state; F_m – maximal fluorescence; F_s – steady-state fluorescence in light-adapted state; F'_m – maximal fluorescence in light-adapted state; F'_o – minimal fluorescence in light-adapted state

Максимальний потенційний квантовий вихід варіабельної ФХ (F_v/F_m):

$$\frac{F_v}{F_m} = \frac{(F_m - F_o)}{F_m}, \quad (1)$$

де F_m – максимальна флуоресценція; F_o – мінімальний (темновий) рівень флуоресценції.

Фотохімічне гасіння ФХ (qP):

$$qP = \frac{(F'_m - F'_o)}{(F'_m - F'_o)}, \quad (2)$$

де F'_m – максимальна флуоресценція у адаптованому до світла стані; F'_o – мінімальна така; F'_i – поточний рівень флуоресценції.

Ефективний квантовий вихід ФС2 (Φ_{PSII}):

$$\hat{O}_{PSII} = \frac{(F'_m - F_t)}{F'_m}, \quad (3)$$

Нефотохімічне гасіння ФХ (NPQ):

$$NPQ = \frac{(F_m - F'_m)}{F'_m} \quad (4)$$

Швидка кінетика індукції флуоресценції, ОЛР-метод флуоресценції

ОЛР-метод отримав назву за фазами зростання сигналу флуоресценції при індукції потужним джерелом світла 100–2000 мкмоль/(м²·с). Для її вимірювання вмикається діюче світло з відносно крутим фронтом (не більше 10 мкс) і починається реєстрація даних з високою швидкістю (не менше 100 кГц), або з високою часовою роздільною здатністю в певні моменти часу з початку освітлення (0,05; 0,1; 0,3; 2; 30 мс) до досягнення часової відмітки 1–2 с (Strasser et al., 2000).

Цей метод теж є досить інформативним, не залежить від окремого джерела освітлення, але не дозволяє вимірювати параметри фотосинтезу на світлі. Варіюючи інтенсивність діючого світла, можна отримати додаткову інформацію, аналогічну такій, що отримують за допомогою РАМ-флуоресценції. Переваги цього методу полягають у можливості робити висновки про стан донорного та акцепторного боків ФС2, які є основними мішенями дії іонів важких металів на фотосинтетичний апарат. Також показано зміни редокс-потенціалу первинного хінонового акцептора ФС2 при тепловому та інших видах стресу, що веде до пригнічення транспортування електронів на акцепторному боці ФС2 (Krieger et al., 1995). У цілому ОЛР-метод характеризується більшою зручністю як експрес-метод, але й більшою варіабельністю та меншою достовірністю результатів порівняно з РАМ-флуоресценцією.

Релаксація флуоресценції хлорофілу *a*

Практично вся ФХ у хлоропластах походить з ФС2. У той же час, навіть у темноадаптованих хлоропластах частина молекул хлорофілу здатна до флуоресценції. Ці молекули вільні або перебувають у складі пошкоджених світлозбиральних хлорофіл-білкових комплексів. У зв'язку із цим як індикатор

співвідношення Q_A^-/Q_A використовують рівень варіабельної флуоресценції хлорофілу в препаратах хлоропластів (Mokrosnop et al., 2015).

В експериментальних дослідженнях для коректного порівняння різних варіантів та застосування статистичних методів обробки результатів варіабельну ФХ нормують на максимальний її рівень, який реєструється за дії потужного насичуючого світла до 5000 мкмоль квантів/(м²·с) протягом 500–1000 мс на темноадаптовані хлоропласти. В даній роботі нормований рівень варіабельної ФХ виражено формулою:

$$\frac{F_v(t)}{F_m} = \frac{F(t) - F_0}{F_m}, \quad (5)$$

де $F(t)$ – рівень флуоресценції на момент часу t , F_0 – мінімальний рівень флуоресценції, F_m – максимальний її рівень. Нормований максимальний рівень варіабельної флуоресценції є загальноприйнятним показником ефективності, або квантового виходу, розділення зарядів у ФС2:

$$\frac{F_v}{F_m} = \frac{F_m - F_0}{F_m}. \quad (6)$$

Після відновлення практично всіх Q_A до Q_A^- однократним збудженням реакційного центру ФС2 коротким (< 50 мкс) інтенсивним спалахом світла, наступне окиснення Q_A^- супроводжується швидким спадом варіабельної флуоресценції за рахунок перенесення електронів від Q_A^- до Q_B . У випадку, коли тривалість спалаху перевищує 50 мкс, відбувається багатократне збудження ФС2. Відновлені молекули Q_B передають електрони в пул PQ. Тому ступінь відновленості Q_B залежить від редокс-стану цього пулу. Окиснення останнього залежить, у свою чергу, від лінійного транспортування електронів через ФС 1. Таким чином, кінетика реокиснення Q_A^- , виміряна за темновим спадом варіабельної флуоресценції хлорофілу, контролюється редокс-станом Q_B і пулу PQ (Bukhov et al., 2001).

Інакше спостерігається після тривалого спалаху світла, за якого елементарна подія розділу зарядів відбувається сотні разів – множинно-оборотного спалаху, тривалістю більше за 500 мс, коли пул PQ встигає відновитися, реокиснення Q_A^- контролюється змінами редокс-стану Q_B і PQ (Bukhov et al., 1992).

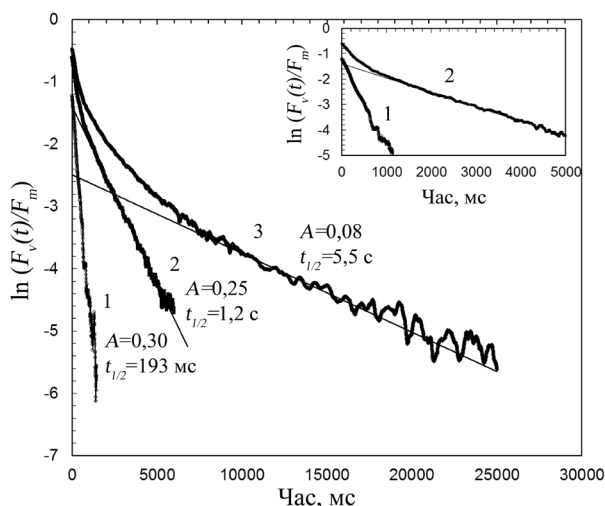


Рис. 2. Кінетичний аналіз темнового спаду $\ln \left(\frac{F_v(t)}{F_m} \right)$ у суспензії хлоропластів у контролі: 1 – швидка, 2 – середня, 3 – повільна компоненти. Поряд із кривими наведено їхні кінетичні параметри. В правому верхньому кутку зображено швидку та середню компоненти у меншій часовій шкалі для більш адекватного їхнього порівняння. Вихідну криву отримано поточковим усередненням із 10 окремих препаратів

Fig. 2. Kinetic analysis of dark relaxation of $\ln \left(\frac{F_v(t)}{F_m} \right)$ in chloroplast suspension in control: 1 – fast, 2 – medium and 3 – slow components. Along with curves, their kinetic parameters are shown. In the upper right corner, a rapid and secondary components in a smaller time scale are shown for more adequate comparisons. Initial curve was obtained by pointwise averaging of 10 individual

Електрони від Q_A^- переносяться двома основними шляхами: 1) у прямому напрямку, продовжуючи рух до кінцевого акцептора (метил віологен чи кисень); 2) у зворотному напрямку, забезпечуючи рекомбінацію Q_A^- і S_2 -стану водоокиснюючого комплексу (Bukhov et al., 2001).

Залежно від "провідності" електронно-транспортного ланцюга (максимальної швидкості лімітуючої реакції) та доступності акцептора (Фд/НАДФ, O_2), частка електронів, які рухаються за першим або другим напрямком, значно варіює.

Після дії множинно-оборотного спалаху спостерігається, як правило, три фази реокиснення Q_A^- , кожна з яких характеризується своїм відмінним часом напівспаду. Відносна амплітуда кожної з фаз

залежить не від початкового стану ФС2 (на момент вимкнення світла), як за умов дії короткого спалаху, а від: 1) здатності ФС 1 та, ймовірно, ФС2 передавати електрони на акцептор і 2) редокс-стану наступних за Q_B переносників зарядів.

Швидка фаза, яка триває декілька мілісекунд після вимкнення світла, прискорюється освітленням у далекому червоному діапазоні хвиль, яке поглинається переважно у ФС 1, а також високо-ефективним акцептором електронів з ФС 1 та ФС2 метилвіологеном (Bukhov et al., 1992, 2001).

Нами було проведено кінетичний аналіз темнового спаду флуоресценції в суспензії хлоропластів після спалаху світла (1000 мкмоль квантів/($m^2 \cdot c$), 600 мс, діапазон 400–700 нм) (Polishchuk et al., 2009). На графіках темнового спаду в напівлогарифмічних координатах виявлялось три компоненти, яким властива кінетика першого порядку (рис. 2). Найбільшою за амплітудою в контролі була швидка компонента спаду флуоресценції ($t_{1/2} = 193$ мс), яка становила більше 50% максимального квантового виходу варіабельної флуоресценції (рис. 2, крива 1). Середня компонента ($t_{1/2} = 1222$ мс, рис. 3, крива 2) становила приблизно 40% і повільна ($t_{1/2} = 5,5$ с, рис. 3, крива 3) – близько 10% (Polishchuk et al., 2009).

Швидка фаза релаксації флуоресценції найбільшою мірою пов'язана із лінійним перенесенням електронів від ФС2, а її зменшення й зповільнення є селективним індикатором утрудненого транспортування електронів на акцепторній стороні ФС2. Проміжна компонента теж відображає транспортування електронів на акцепторній стороні ФС2 і прискорюється при додаванні акцептора. Повільна фаза відображає повільну рекомбінацію зарядів у ФС2, швидкість якої може змінюватись залежно від конформаційного стану ФС2 (Bukhov et al., 1992). Існування трьох компонент спаду флуоресценції відображає гетерогенність ФС2, пов'язану, зокрема, із циклом пошкодження-репарації ФС2. У кожний момент часу певна частка реакційних центрів ФС2 знаходиться у повністю функціональному стані, деяка частина їх частково пошкоджена й транспортування електронів у них пригнічене, а решта реакційних центрів ФС2 настільки пошкоджена, що вони не здатні до перенесення електронів із первинного хінонового акцептора Q_A на вторинний акцептор Q_B на акцепторній стороні ФС2 і здатні лише забезпечувати зворотню рекомбінацію зарядів, що розділилися за дії світла.

Існує також багато методик, заснованих на вищезазначених принципах. Всі ці методи потребують високої світлочутливості й швидкості відгуку оптоелектронної частини в поєднанні з широким динамічним діапазоном. Тому в якості світлочутливого сенсора використовуються фотодіоди з великою площею та оптична система з максимально можливим пропусканням світла в єдиному широкому спектральному діапазоні 680–760 нм. Максимальної потужності флуоресценції досягають за допомогою потужного збуджуючого світла, в окремих випадках його вплив на рослину мінімальний за рахунок короткого тривалого імпульса. Оптичні шляхи мінімізуються або вводиться волоконна оптика. В окремих випадках флуорометр побудований на фотоелектронному помножувачі ("Phyto-PAM", Walz), а схема освітлення – таким чином, що на момент вимірювання флуоресценції діюче світло повністю вимикається на час від 1 до 10 мкс, при цьому слабке вимірююче світло вмикається.

Лабораторне дослідження впливу йонів важких металів на релаксацію флуоресценції хлорофілу a за допомогою флуорометра "Хе-РАМ"

Для дослідження впливу йонів важких металів використовували солі CuSO_4 , ZnCl_2 , CdCl_2 , $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ та HgCl_2 . У результаті додавання йонів Cu та Zn у концентрації 100 мМ до реакційного середовища суттєво змінюються характеристики всіх трьох компонент спадку флуоресценції: швидкої, середньої та повільної.

Хоча з літератури відомо лише про інгібіторну дію йонів важких металів на транспортування електронів на рівні ФС2, у нашій роботі було виявлено два принципово різних типи їхнього впливу. Більш електрон-негативні Zn^{2+} ($E^0 = -0,76$ В), Cd^{2+} ($E^0 = -0,403$ В) та Pb^{2+} ($E^0 = -0,13$ В) інгібують транспортування електронів, а більш електрон-позитивні Cu^{2+} ($E^0 = +0,153$ В) та Hg^{2+} ($E^0 = +0,46$ В) проявляють стимулюючу дію (Polishchuk et al., 2009). Ми дотримуємося припущення, що останні можуть акцептувати електрони за умов пригнічення транспортування електронів між Q_A^- та Q_B . Крім того, встановлено, що двовалентні іони Zn , Cd , Pb , Cu та Hg впливають на транспортування електронів саме на акцепторній стороні ФС2, що підтверджує наше припущення, засноване на екстраполяції з механізмів дії важких металів у реакційних центрах бактерій. Разом з тим, повного блокування першої та другої компонент спадку флуоресценції не відбувається, що, можливо, пов'язане з індукцією альтернативного транспортування електронів у ФС2.

Методи дистанційного вимірювання флуоресценції хлорофілу

Технічні обмеження перенесення лабораторних методів в умови дистанційного вимірювання флуоресценції хлорофілу

Лабораторні методи є активними, тобто передбачають використання потужного керованого джерела світла. Інтенсивність сигналу флуоресценції складає менше ніж 1% інтенсивності збуджуючого світла. Для вимірювання рівня F_0 потрібна інтенсивність збуджуючого світла на рівні 0,1 мкмоль/($\text{m}^2 \cdot \text{s}$), а інтенсивність флуоресценції на рівні хлоропластів становить менше 1 нмоль/($\text{m}^2 \cdot \text{s}$), або приблизно 0,05 лк. З відстанню цей сигнал розсіюється і достовірно виміряти його стає неможливим. Для використання активних методів у дистанційному вимірюванні потрібні дуже потужні джерела світла й потужна оптика для колімації сигналу флуоресценції на відносно компактний сенсор. У зв'язку із цим більш популярними є пасивні методи, що передбачають використання сонячного світла в якості збуджуючого флуоресценцію. Вимірювання в основному відбувається у Фраунгоферових лініях – ділянках сонячного спектру, в яких сонячне світло практично не досягає земної поверхні.

Активний метод LIFT (Laser-induced fluorescence transient)

Активні методи в дистанційному вимірюванні флуоресценції обмежено застосовуються у вигляді методу LIFT (Laser-induced fluorescence transient) (Pieruschka et al., 2012). Потужний імпульсний лазер збуджує флуоресценцію, а потужна оптика фокусує сигнал флуоресценції (інтегральна інтенсивність в діапазоні 680–750 нм) на фотоелектронному помножувачі, і швидка кінетика зростання флуоресценції фіксується з швидкістю не менше 1 мГц. При вимірюваннях у нічний час отримані результати є відносно відтворюваними і корелюють з лабораторними, отриманими методом ОЛР. У денний час також можливо вимірювати корисні показники, такі як ФХ стаціонарного стану.

Пасивний метод SIF (Solar-induced fluorescence)

Метод SIF заснований на вимірюванні сигналу флуоресценції у Фраунгоферових лініях, що відповідають поглинанню кисня: $\text{O}_2\text{-A} - 759,370$ нм і $\text{O}_2\text{-B} - 686,719$ нм. Рівень сигналу ФХ при цьому не перевищує 1% від поглинутого світла, тому в таких вузьких спектральних ділянках майже неможливо виміряти швидкі кінетики та отримати динамічну інформацію про стан електрон-транспортного ланцюга. Також неможливо виміряти темновий рівень

Орієнтовні технічні вимоги до флуорометрів
Referential technical requirements to fluorimeters

Параметр	Флуорометр		
	лабораторний	польовий	бортовий
Відстань до зразка	5–50 см	1–20 м	10–100 м
Діаметр вимірюваної ділянки	1–10 см	0,1–1,0 м	0,5–2,0 м
Потужність лазера для визначення максимального рівня флуоресценції при 660 нм	200 мВт	2–10 Вт	10–100 Вт
Спектральна роздільна здатність, нм	≤ 0,05	≤ 0,05	≤ 0,05
Спектральний діапазон, нм	680–770	680–770	680–770
Час інтеграції сигналу, с	0,1–1,0	0,1–1,0	0,1–1,0
Мінімальна потужність світла на вході спектрометра, Вт	10 ⁻¹³	10 ⁻¹⁴	10 ⁻¹⁵
Приклад існуючого спектрометра	"HR2000+" (Ocean Optics)	"HR2000+" (Ocean Optics)	спектрометри типу "Hyperspec® Chlorophyll Fluorescence Sensor" (Headwall photonics), налаштовані на діапазони 675–695 нм і 754–775 нм

флуоресценції, який добре корелює із вмістом хлорофілу. Можливо лише виміряти стаціонарний рівень ФХ за різних інтенсивностей освітлення. Для достатньої чутливості методу час інтеграції сигналу подовжують до десятків і сотень секунд, і отримують добре відтворювану інформацію про ФХ на двох довжинах хвиль. Оскільки в області 680 нм переважно спостерігається ФХ ФС2, а в області 740–760 нм – ФС 1, можна отримати корисну інформацію про стехіометричне співвідношення фотосистем. Крім того, мішенню дії важких металів є ФС2, зокрема її акцепторний бік, тому в присутності більшості важких металів у ґрунті співвідношення сигналу ФХ на цих довжинах хвиль (F_{685}/F_{760}) суттєво спадає (Gouveia-Neto et al., 2012). Для надійного вимірювання ФХ за методом SIF необхідна спектральна роздільна здатність приладу не менше 0,05 нм у діапазонах 675–695 та 750–780 нм і надзвичайно висока чутливість (Meroni et al., 2009).

Технічні вимоги до лабораторного, польового та бортового флуорометрів

Основними вимогами є висока світлочутливість у діапазоні 680–770 нм, роздільна здатність не менше 0,05 нм. Для вимірювання квантового виходу ФС2 на відстані до 1 м необхідний червоний лазер потужністю 500 мВт, для більшої відстані, відповідно, більш потужний, який забезпечить освітлення вимірюваної ділянки на рівні 5000 мкмоль/(м²·с) протягом принаймні 1 с для досягнення рівня F_m . Перелік вимог до таких приладів, заснований на аналізі літературних джерел, наведено в таблиці.

Існують дистанційні дослідження, в яких метод SIF поєднують з використанням лазера, що дає можливість оцінити параметри процесу фотосинтезу в динаміці (Tubuxin et al., 2015), щоправда максимальна дистанція поки що обмежується по-

казником на рівні 5–10 см. Основними обмеженнями є потужність лазера для досягнення максимального рівня флуоресценції та світлочутливість спектрометричної частини.

Таким чином, для коректного проектування бортового приладу й порівняння лабораторних і дистанційних даних лабораторний варіант флуорометру за спектральними і часовими характеристиками має бути не гірший за інші.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Bukhov N.G., Egorova E., Krendeleva T. Relaxation of variable chlorophyll fluorescence after illumination of dark-adapted barley leaves as influenced by the redox states of electron carriers. *Photosynth. Res.*, 2001, 70: 155–166.
- Bukhov N.G., Mohanty P., Rakhimberdieva M.G., Karapetyan N.V. Analysis of dark-relaxation kinetics of variable fluorescence in intact leaves. *Planta*, 1992, 187: 122–127.
- Gouveia-Neto A.S., Silva E.A., da Silva A.J., do Nascimento C.W.A. Heavy metal stress detection and monitoring via LED-induced chlorophyll fluorescence analysis of *Zea mays* L. seedlings aimed at polluted soil phytoremediation. In: *Proc. SPIE 8225, Imaging, Manipulation, and Analysis of Biomolecules, Cells, and Tissues X*, available at: <http://spie.org/822505> (accessed 9 February 2012).
- Kautsky H., Hirsch A. Neue Versuche zur Kohlensäure-assimilation, *Naturwissenschaften*, 1931, 119: 964–964.
- Korneev D.Yu. *Informatsionnye vozmozhnosti metoda induktsyi fluorestsentsyi khlorofilla*, Kiev: Alterpress, 2002, 188 pp. [Корнеев Д.Ю. *Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла*, Киев: Альтерпрес, 2002, 188 с.].
- Krieger A., Rutherford A.W., Johnson G.N. On the determination of redox midpoint potential of the primary quinone electron acceptor, Q_A, in Photosystem II. *Biochim. Biophys. Acta*, 1995, 1229: 193–201.
- Lysenko V.S., Varduny T.V., Soyev V.H., Krasnov V.P. *Fundamentalnye issledovaniya*, 2013, 4(1): 112–120.

- [Лысенко В.С., Вардуни Т.В., Соьер В.Г., Краснов В.П. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода. *Фундам. исследования*, 2013, 4(1): 112–120].
- Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.*, 2000, 51(345): 659–668.
- Meroni M., Rossini M., Guanter L., Alonso L., Rascher U., Colombo R., Moreno J. Remote sensing of solar-induced chlorophyll fluorescence: Review of methods and applications. *Remote Sens. Environ.*, 2009, 113(10): 2037–2051.
- Mokrosnop V.M., Polishchuk O.V., Zolotareva O.K. *Dopovidi NAN Ukrainy*, 2015, 10: 77–84. [Мокросноп В.М., Полищук О.В., Золотарьова О.К. Функциональный стан фотосинтетического аппарата клітин *Euglena gracilis* при мікросотрофному культивуванні. *Доп. НАН України*, 2015, 10: 77–84].
- Muller N.J.C. Beziehungen zwischen Assimilation, Absorption und Fluoreszenz im Chlorophyll des lebenden Blattes. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik*, 1874, 9: 42–49.
- Pieruschka R., Klimov D., Berry J.A., Osmond C.B., Rascher U., Kolber Z.S. Remote chlorophyll fluorescence measurements with the laser-induced fluorescence transient approach. *Meth. Mol. Biol.*, 2012, 918: 51–59.
- Polishchuk A.V., Topchiiy N.N., Sytnyk K.M. *Dopovidi NAN Ukrainy*, 2009, 6: 203–209. [Полищук А.В., Топчий Н.Н., Сытник К.М. Влияние ионов тяжелых металлов на перенос электронов на акцепторной стороне фотосистемы II. *Доп. НАН України*, 2009, 6: 203–209].
- Polishchuk A.V., Voitsekhovich A.A. Photosynthetic Properties of Some Free-Living and Lichenized Green Terrestrial Algae. *Int. J. Algae*, 2014, 4: 369–376.
- Polishchuk O.V., Vodka M.V., Belyavskaya N.A., Khomochkin A.P., Zolotareva E.K. The Effect of Acid Rain on Ultrastructure and Functional Parameters of Photosynthetic Apparatus in *Pea* Leaves. *Cell and Tissue Biology*, 2016, 10(3): 250–257.
- Rabinowitch E., Govindjee. *Photosynthesis*, New York: John Wiley & Sons Inc., 1969, 263 pp.
- Rohacek K. Chlorophyll Fluorescence Parameters: The Definitions, Photosynthetic Meaning, and Mutual Relationships. *Photosynthetica*, 2002, 40(1): 13–29.
- Strasser R.J., Srivastava A., Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: *Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. Eds P. Mohanty, M. Yunus, U. Pathre, London: Taylor and Francis, 2000, pp. 443–480.
- Tubuxin B., Rahimzadeh-Bajgiran P., Ginnan Yu., Hosoi F., Omasa K. Estimating chlorophyll content and photochemical yield of photosystem II (Φ_{PSII}) using solar-induced chlorophyll fluorescence measurements at different growing stages of attached leaves, *J. Exp. Bot.*, 2015, 66(18): 5595–5603.
- Vodka M.V., Polishchuk A.V., Belyavskaya N.A., Zolotareva E.K. *Visnyk Kharkivskoho nats. ahrar. un-tu*, Ser. Biol., 2013, 3: 46–55. [Водка М.В., Полищук А.В., Белявская Н.А., Золотарёва Е.К. Действие тяжелых металлов на фотосинтетический аппарат и активность карбоангидразы хлоропластов гороха. *Вісн. Харк. нац. аграр. ун-ту*, Сер. Біол., 2013, 3: 46–55].
- Warburg O. Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezerersetzung in lebenden Zellen. II. *Biochem. Zeitschr.*, 1920, 103: 188–366.

Рекомендує до друку
О.К. Золотарьова

Надійшла 27.04.2016

Полищук О.В. Методи лабораторних і польових досліджень флуоресценції хлорофілу. Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 86–93.

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

Аналіз флуоресценції хлорофілу є одним з найбільш популярних методів, що застосовуються в лабораторних і польових дослідженнях рослин. Обговорюються основні методологічні підходи та параметри, які використовують в дослідженнях флуоресценції хлорофілу, а також їхнє застосування у фундаментальних і прикладних дослідженнях з фізіології рослин. Будучи принципово неінвазивним, аналіз флуоресценції хлорофілу дозволяє проводити дистанційний моніторинг фізіологічного стану інтактних рослин та раннє виявлення стресового стану за умов *in situ*.

Ключові слова: флуоресценція хлорофілу, фотосинтез, РАМ-флуоресценція, ефективність фотосинтезу, дистанційне зондування

Полищук А.В. Методы лабораторных и полевых исследований флуоресценции хлорофилла. Укр. бот. журн., 2017, 74(1): 86–93.

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

Анализ флуоресценции хлорофилла является одним из самых популярных методов, применяемых в лабораторных и полевых исследованиях растений. Обсуждаются основные методологические подходы и параметры, используемые в исследованиях флуоресценции хлорофилла, а также их применение в фундаментальных и прикладных исследованиях физиологии растений. Будучи принципиально неинвазивным, анализ флуоресценции хлорофилла позволяет проводить дистанционный мониторинг физиологического состояния интактных растений и раннее выявление стрессового состояния в условиях *in situ*.

Ключевые слова: флуоресценция хлорофилла, фотосинтез, РАМ-флуоресценция, эффективность фотосинтеза, дистанционное зондирование

**PÁL (PAUL) KITAIBEL – ПАЛ (ПАУЛЬ) КІТАЙБЕЛЬ**
(1757–1817)

Видатний угорський натураліст, доктор медицини (1785), член наукових товариств у Єні (1800), Геттінгені та Регенсбурзі (1801), Берліні (1803), Москві (1805), Санкт-Петербурзі (1813), Мюнхені (1914) та Лунді (1915, почесний член).

Навчався в університеті м. Буда (1780–1785), вивчав право та медицину. Свою наукову й трудову діяльність розпочав ще в студентські роки, пройшовши шлях від асистента професора Й. Вінтерла на кафедрі ботаніки і хімії (1789) до професора кафедри ботаніки університету в м. Пешт (1810–1816).

Проводив геологічні, хімічні, гідрологічні та геофізичні, бальнеологічні, зоологічні, ботанічні та етнографічні дослідження.

Найбільших успіхів досяг у хімії та ботаніці. Наукові здобутки в галузі хімії пов'язані з відкриттям хімічного елемента телуру, який він, незалежно від хіміка Ф.Й. Мюллера (1872), виділив трохи пізніше (1786) з мінералу верліт. Розробляв хімічні технології різних виробництв, зокрема створення хлорного вапна, миловиробництва тощо; досліджував змішування фарб, хімічний склад та лікувальні властивості мінеральних вод, сконструював вакуумний пристрій для дистиляції тощо.

Найвідомішим є внесок П. Кітайбеля в галузі ботанічної науки. Разом із меценатом, а пізніше другом, графом Францем А. Вальдштейном, з яким він познайомився в 1795 р. під час екскурсії у Високі Татри, здійснив численні спільні наукові експедиції по території Угорщини, в т. ч. по регіонах, що тепер належать Словаччині, Хорватії та Україні. Зібрав багаті колекції мінералів та рослин (понад 14 тис. гербарних аркушів), які стали ос-

новою Угорського національного музею. П. Кітайбель разом із Ф.А. Вальдштейном описав 275 нових для науки таксонів рослин, зокрема *Achillea setacea* Waldst. & Kit., *Centaurea mollis* Waldst. & Kit., *Dianthus nitidus* Waldst. & Kit., *Glechoma hirsuta* Waldst. & Kit., *Gypsophyla arenaria* Waldst. & Kit., *Seseli rigidum* Waldst. & Kit. тощо, та нові для науки види тварин. Основна гербарна колекція зберігається в Угорському (BP) та Празькому (PR) природничих музеях. Підсумком наукових досліджень вчених стала фундаментальна чудово ілюстрована 3-томна праця "Descriptiones et icones plantarum rariorum Hungariae" (1803–1812); 4-й том через воєнні дії не був завершений. Під час експедицій вчений вів щоденники, в яких записував наукові матеріали, збирав народні назви рослин.

П. Кітайбель досліджував територію Закарпаття, яке на той час входило до складу Угорщини. Здійснив кілька експедицій з вивчення мінеральних вод, рослинного покриву регіону, зокрема у 1796 р. та 1815 рр. перебував на Мараморшині (гори Петрос, Піп Іван), у 1803 р. – на Берегській жупі. Описав з цієї території нові для науки види, зокрема *Gentiana carpatica* Kit., *G. laciniata* Kit. ex Kanitz, *Phyteuma salignum* Waldst. & Kit. ex Besser, *Scabiosa longifolia* Waldst. & Kit., *Viola ambigua* Waldst. & Kit., *V. declinata* Waldst. & Kit.

На честь вченого описано рід *Kitaibela* Willd. та понад 50 інших таксонів.

Ім'ям П. Кітайбеля названо вулиці в містах Будапешт, Шопронь і Пейч, встановлено бюсти та меморіальні дошки. В Угорщині засновано ботанічний журнал "Kitaibelia". На честь дослідника в Угорщині в 1958, 1967 та 1992 рр. і в Австрії в 1992 р. в обіг було випущено поштові марки із зображенням П. Кітайбеля та рослин, пов'язаних з його ім'ям. Опубліковані щоденники дослідника.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Csapody I. Kitaibel Pál kora, élete és munkássága (1757–1817). *Kitaibelia*, 1996, 1: 7–16.
- Diaria itinerum Pauli Kitaibelii*, Budapest: Verlag des Ungar. Naturwissenschaftlichen Museums, 1945, 1183 pp.
- Diaria itinerum Pauli Kitaibelii III*. Ed. L. Lőkös, Budapest: Hungar. Natur. History Museum, 2001, 460 pp.
- Molnár A. *Kitaibel Pál élete és öröksége*, Budapest, 2007, 216 pp.
- Vozárová M. Kitaibel Pal. In: *Osobnosti botaniky na Slovensku*. Eds M. Vozárová, H. Šípošová, Bratislava: Veda, 2010, pp. 252–254.

М.В. ШЕВЕРА

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ

"Український ботанічний журнал" публікує оригінальні статті з усіх напрямів ботаніки та мікології, а саме: загальних проблем, флористики, геоботаніки, систематики, екології, еволюції, географії, морфології, анатомії, ембріології, фізіології, біохімії, клітинної та молекулярної біології рослин і грибів, історії флори та рослинності, ботанічного ресурсознавства й охорони фіто- та мікобіоти.

Рукописи приймаються українською, англійською та російською мовами (останньою — тільки від авторів з-поза меж України).

Редакційна колегія "Українського ботанічного журналу" у своїй діяльності дотримується принципів видавничої етики та керується положеннями з етики наукових публікацій (*Committee on Publication Ethics (COPE)* [<http://publicationethics.org/>], *White Paper on Publication Ethics* [http://www.councilscienceeditors.org/wp-content/uploads/entire_whitepaper.pdf]). Українські автори, серед іншого, мають користуватися "Етичним кодексом ученого України", прийнятим Загальними зборами НАН України 15 квітня 2009 р. (Бюлетень ВАК України, 2010, 2: 2–5).

Матеріали, що подані до друку в інші видання чи вже опубліковані (повністю або частково), не приймаються і не розглядаються. Виключення може бути зроблене лише для оглядових статей, або якщо для поширення наукових знань доцільна публікація в різних журналах чи іншими мовами; в усіх таких випадках потрібні: 1) згода всіх співавторів (якщо вони є); 2) підтвержене погодження редакторів усіх задіяних видань; 3) належні посилання на оригінальні публікації.

При використанні опублікованих в "Українському ботанічному журналі" матеріалів посилання саме на публікацію в "Українському ботанічному журналі" є обов'язковим.

До редколегії надсилаються роздрукований на папері формату А4 і підписаний авторами примірник статті та супровідна інформація. Також в електронному вигляді на адресу редакції "Українського

ботанічного журналу" secretary_ubzh@ukr.net окремими файлами потрібно надсилати: ✓ повний текст статті (з інтегрованими в нього рисунками, таблицями, рефератами) у форматах .doc або .rtf, ✓ таблиці (за необхідністю), ✓ ілюстрації в оригінальному форматі, ✓ супровідну інформацію.

1. Обсяг тексту (включаючи список посилань) для проблемно-теоретичних, критичних і дискусійних статей не може перевищувати 25, оригінальних фактологічних — 15, коротких повідомлень, рецензій, хроніки, а також статей із розділів "Ювілейні дати" та "Втрати науки" — 5, "Дослідники біоти та мікобіоти України" — 2 стандартні сторінки (див. п. 4). Рисунки з підписами до них, таблиці та реферати не входять до цього обсягу, але вони не мають перевищувати обсяг текстової частини статті. Статті, більші за обсягом, друкуються лише за попереднім узгодженням з редколегією. Таблиці, рисунки, що займають багато сторінок, можуть бути за погодженням з авторами опубліковані в електронному варіанті журналу з посиланням на них у друкованій версії.

2. Розміщення матеріалу статті: ✓ назва статті (напівжирним, звичайним за розміром шрифтом); ✓ ім'я повністю, ініціал по батькові (за потреби) та прізвище автора/авторів (великими літерами, звичайним за насиченістю шрифтом); ✓ повна назва установи, де виконане дослідження, її повна поштова адреса, електронні адреси авторів (останні курсивом, без підкреслення); якщо автори працюють у різних установах, цифровим нарядковим індексом пов'язати прізвище автора і місце його роботи; ✓ реферат і ключові слова англійською мовою; ✓ текст статті; ✓ список посилань; ✓ реферати та ключові слова українською й російською мовами.

3. Структура статті має бути такою: "Вступ", "Матеріали та методи", "Результати та обговорення", "Висновки", в разі необхідності — "Подяки". В окремих випадках можлива модифікація розділів. Таксономічні, флористичні, проблемно-теорети-

чні чи критичні статті можуть бути цілісними, без виділених розділів. Виклад тексту має бути чітким і стислим, без довгих екскурсів і повторень.

4. Текст статті подають у текстовому редакторі Word: шрифт Times New Roman; кегль 14; міжрядковий інтервал — 1,5; без переносів і вирівнювання по правому полю; усі поля — 2 см; сторінки рукопису позначаються наскрізною нумерацією. Електронний файл рукопису статті повинен мати назву, яка відповідає транслітерації латиницею прізвища першого автора, наприклад, "Petrenko".

Назви таксонів рослин і грибів подавати курсивом і **лише латинською** мовою. При першому їх згадуванні в тексті — із зазначенням авторів таксонів, далі — без авторів, за винятком випадків, коли це слід зробити, щоб уникнути таксономічної неясності чи плутанини. Авторів таксонів та ранги таксонів (наприклад, subg., subsp., var. тощо) наводити прямим шрифтом. При першому згадуванні видів назва роду подається повністю, надалі скорочується до однієї літери, за винятком тих випадків, коли речення розпочинається з латинської назви або ж коли йдеться про види, що належать до різних родів, назви яких починаються з однакової літери. У підписах до таблиць та рисунків родові назви рослин та грибів не скорочуються (виключення — перелік кількох видів одного роду). Авторів таксонів рослин подавати за "The International Plant Names Index" [<http://www.ipni.org/ipni/authorsearchpage.do>], назви та авторів таксонів грибів — за базою даних "Mycobank" [<http://www.mycobank.org/quicksearch.aspx>]. Якщо в назві статті наводяться назви видів (або інших таксонів до родового рангу включно) рослин чи грибів, авторів таксона не вказувати, а в дужках обов'язково вказати родину або таксон вищого рангу, до яких цей вид (види) або інший таксон (таксони) належать. Автори таксонів не наводяться і в рефератах статті. Як виключення, автори таксонів можуть наводитися в назві та/або рефератах лише у номенклатурно-таксономічних статтях і лише тоді, коли ця інформація є критично важливою з номенклатурної точки зору.

Фізичні величини слід наводити в одиницях СІ. Для позначення інтервалу значень використовувати коротке тире (*ndash*), наприклад: 5–12 см, 60–80%. У тексті повинні бути лише "англійські"

лапки. Скорочення слів і словосполучень як у тексті статті, так і в оформленні таблиць і рисунків, окрім загальноприйнятих, неприпустимі. За необхідністю скорочення можна наводити за наявності попередньої розшифровки (наприклад: Національний природний парк (НПП) і далі по тексту — НПП).

У разі морфологічних, анатомічних, палінологічних та ін. досліджень слід чітко вказувати кількість використаних рослин, зразків тощо, на основі яких проводили дослідження. Обов'язково цитуються етикетки або інші ідентифікатори всіх використаних гербарних зразків або інших об'єктів зберігання, з якими працював автор; якщо зразки чисельні, вказується лише місце зберігання (гербарій, колекція) і номери зразків. Етикетки цитуються повністю, мовою оригіналу із зазначенням (за наявності) номеру зразка або баркоду (штрих-коду, інвентарного номеру) та акроніму гербарію, в якому вони зберігаються; при цитуванні зразків з баз даних гербаріїв адреса (електронна локалізація або електронний ідентифікатор) зображення наводиться за вимогами певного гербарію або бази даних. Акроніми гербаріїв цитуються за "Index Herbariorum" [<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>] або за виданням "Гербарії України" (2011) [http://www.botany.kiev.ua/doc/Herbarium_Ukr_2011.pdf].

Літературні джерела слід цитувати у тексті у такий спосіб: "...як зазначалося у працях Ж. Краузе та ін. (Krause et al., 1972), В.П. Іваненка (Ivanenko, 1973, 1975, 1980a, b), О.М. Косих (Kosych, 1975), С.І. Петренка і В.М. Сидорової (Petrenko, Sydorova, 1979), цей вид тривалий час розглядали в роді *Vinca* L." або ж "...цей вид тривалий час розглядали в роді *Vinca* L. (Krause et al., 1972; Ivanenko, 1973, 1975, 1980a, b; Kosych, 1975; Petrenko, Sydorova, 1979)". Якщо одночасно наводиться декілька посилань, слід дотримуватись хронологічної послідовності (коли це можливо). Якщо праця цитується за її назвою, цитувати необхідно так: "39 видів вищих рослин, включених до "Червоної книги України" (Chervona..., 2009)" або: "Деяку інформацію знаходимо в низці праць (Geobotanichne..., 1977; Opredelitel..., 1987, etc.)".

5. **Таблиці** мають бути компактними, їхні головки — точно відповідати змісту граф. Автор розмі-

щує таблиці в тексті (в електронному варіанті статті також) там, де він хотів би бачити їх в опублікованій праці. На кожену таблицю має бути посилання в тексті. Якщо таблиця переходить на наступну сторінку, її не розбивати, головку не дублювати. Якщо таблиця займає більше сторінки, її необхідно надіслати і в електронному варіанті окремим файлом, наприклад, "Petrenko_Tab04". Матеріал, наведений у таблицях, не дублюється в тексті, але може бути частково використаний при обговоренні результатів. Назва кожної таблиці наводиться мовою статті (якщо стаття не англійською мовою) та англійською, назви родів (якщо є) не скорочуються.

6. Ілюстрації автор розміщує в тексті (у друкованому та електронному варіантах статті) там, де він хотів би бачити їх в опублікованій праці. На кожну необхідні посилання в тексті статті. Матеріал, наведений на рисунках, не має дублюватися в тексті та таблицях. Однотипові рисунки та діаграми повинні бути оформлені однаково. Ілюстрації в тексті повинні бути такими, щоб розмір усього файлу статті в редакторі Word не перевищував 15 Мбайт.

Крім того, кожну ілюстрацію потрібно надіслати окремим повнорозмірним електронним файлом у форматі програми, з якою працювали автори (Statistica, Adobe Photoshop, Excel тощо) під назвою, наприклад, "Petrenko_Fig01", "Petrenko_Fig02". Ілюстрації мають бути чіткими та контрастними, з роздільною здатністю **щонайменше 300 пікселів** на дюйм. Зображення у форматі .jpeg (.jpg) слід зберігати в режимі "максимальний". Якщо фото зібрані в таблицю, зображення позначати зліва направо і згори донизу малими латинськими літерами (курсивом), які розміщувати в нижньому лівому кутку кожного зображення (оригінали фото надавати не позначеними літерами).

Кожна ілюстрація супроводжується підписами мовою статті (якщо стаття не англійською мовою) та англійською. У підписах слід пояснювати значення всіх умовних позначок; до мікрофотографій потрібно вказувати збільшення (у вигляді текстового пояснення та/або добре помітного масштабного штриха або масштабної лінійки) і метод забарв-

лювання, імпрегнації чи іншої обробки матеріалу, назви родів не скорочувати. Для статей з розділу "Дослідники фітобіоти та мікобіоти України" наявність фотопортрету дослідника є обов'язковою.

7. Список посилань має містити лише процитовані джерела і складатися за латинською абеткою. Праці одного автора розміщуються в хронологічній послідовності. Якщо протягом року опубліковано декілька праць, вони позначаються відповідно літерами a, b, c тощо; ці літери вказуються поряд із роком публікації (1970a, 1985b тощо). Далі (також за абетково-хронологічним принципом) розміщують праці, написані кількома авторами. У посиланнях слід наводити **всіх** авторів роботи, незалежно від їхньої кількості. При посиланнях на "Флори", "Червоні книги" тощо, цитування починати з автора/авторів обробки певного таксона або таксонів, що розглядаються.

Для праць, опублікованих кирилицею, необхідно подавати транслітерованій або перекладений латиницею бібліографічний опис. Джерела, подані кирилицею та латиницею / транслітеровані описи оформлюються за різними правилами. **Транслітератор**, яким **необхідно** користуватися, розміщений на сайті "Українського ботанічного журналу" [<http://ukrbotj.co.ua/tools>]. **Зверніть увагу:** транслітерація посилань українською і російською мовами відрізняється. Прізвища авторів транслітеруються так, як вони наводяться самими авторами (потрібно орієнтуватися на англомовні реферати нещодавно опублікованих праць цих авторів; для номенклатурно-таксономічних робіт – також на стандартну латинізовану форму прізвища). Якщо праця (книга, автореферат, збірка матеріалів конференції) опублікована, наприклад, українською мовою, але має також оригінальну назву англійською, латинською тощо (наведену на титульному аркуші книги або в рефераті), то необхідно додати її в круглих дужках після транслітерованої назви або навести її замість транслітерованої.

У разі потреби неопубліковані дані можуть надаватися з приміткою "персональне повідомлення" тільки за згодою особи, що надала інформацію.

Зразок оформлення списку посилань

Книги

- Ziman S.N. *Zhiznennye formy i biologiya stepnykh rasteniy Donbassa*, Kiev: Naukova Dumka, 1976, 191 pp. [Зиман С.Н. *Жизненные формы и биология степных растений Донбасса*, Киев: Наук. думка, 1976, 191 с.].
- Dudka I.O., Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Andrianova T.V., Hayova V.P., Prydiuk M.P., Dzhagan V.V., Isikov V.P. *Hryby pryrodnykh zon Krymu (Fungi of the Crimean Peninsula)*. Ed. I.O. Dudka, Kyiv: Phytosociocentre, 2004, 452 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Андрианова Т.В., Гайова В.П., Придок М.П., Джаган В.В., Ісіков В.П. *Гриби природних зон Криму*. Ред. І.О. Дудка, Київ: Фітосоціоцентр, 2004, 452 с.].
- Baum V.R. *The Genus Tamarix*, Jerusalem: Jerusalem Acad. Press, 1978, 209 pp.
- Wettstein R. *Handbuch der Systematischen Botanik*, Leipzig; Wien: Franz Deuticke, 1935, 994 S.

Книги, що цитуються за назвою

- Bioriznomanitnist Dunayskoho biosferneho zapovidnyka, zbrezhennta ta upravlinnta*. Ed. Yu.R. Shelyah-Sosonko, Kyiv: Naukova Dumka, 1999, 702 pp. [*Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління*. Гол. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Київ: Наук. думка, 1999, 702 с.].
- Flora URSS (Flora RSS Ucr.)*, Kyiv: AN URSS, 1936—1965, vols 1—12. [*Флора УРСР*, Київ: Вид-во АН УРСР, 1936—1965, тт. 1—12].
- Інші найбільш цитовані видання: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynni svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*, *Flora URSS (Flora RSS Ucr.)*, *Flora Gribov Ukrainy (Flora Fungorum RSS Ucr.)*, *Flora SSSR (Flora URSS)*, *Flora Vostochnoi Evropy (Flora Europae Orientalis)*, *Flora Evropeyskoy chasty SSSR (Flora Partis Europaeae URSS)*.

Окрема книга з багатотомного видання

- Didukh Ya.P., Korotchenko I.A., Fitsailo T.V., Burda R.I., Moysiyenko I.I., Pashkevich N.A., Iakushenko D.M., Shevera M.V. *Ecoflora Ukrainy (Ecoflora of Ukraine)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Phytosociocentre, 2010, vol. 6, 422 pp. [Дідух Я.П., Коротченко І.А., Фіцайло Т.В., Бурда Р.І., Мойсієнко І.І., Пашкевич Н.А., Якушенко Д.М., Шевера М.В. *Екофлора України*. Відпов. ред. Я.П. Дідух, Київ: Фітосоціоцентр, 2010, т. 6, 422 с.].
- Neyburg M.F. *Verkhnepaleozoyskaya flora Kuznetskogo basseyna*. In: *Paleontologiya SSSR*, Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1948, vol. 12, part 3, issue 2, 418 pp. [Нейбург М.Ф. *Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна / Палеонтология СССР*, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, т. 12, ч. 3, вып. 2, 418 с.].

Частина книги

- Kyansep-Romashkina N.P. Pozdnemelovye kharovye vodorosli iz ozernykh basseynov Mongolii i Zakavkazya. In: *Limnobiос drevnykh ozernykh basseynov Evrazii*. Ed. G.G. Martinson, Leningrad: Nauka, 1980, pp. 71—90. [Кянсеп-Ромашкина Н.П. Позднемеловые харовые водоросли из озерных бассейнов Монголии и Закавказья / *Лимнобиос древних озёрных бассейнов Евразии*. Отв. ред. Г.Г. Мартинсон, Л.: Наука, 1980, с. 71—90].
- Protoporova V.V. *Dactylorhiza cordigera*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynni svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalconsulting, 2009, p. 565. [Протопопова В.В. *Dactylorhiza cordigera / Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, с. 565].
- Kondratyuk S.Y. *Buellia*. In: Охнер А.М. *Flora lyshaynykiv Ukrainy (Flora of Lichens of Ukraine)*. Eds S.Y. Kondratyuk, O.G. Roms, Kyiv: Naukova Dumka, 2010, vol. 2, issue 3, pp. 239—251. [Кондратюк С.Я. *Buellia / Окснер А.М. Флора лишайників України*. Відп. ред. С.Я. Кондратюк, О.Г. Ромс, Київ: Наук. думка, 2010, т. 2, вип. 3, с. 239—251].
- Tzvelev [Tsvelev] N.N. *Pulsatilla*. In: *Flora Vostochnoi Evropy (Flora Europae Orientalis)*. Ed. N.N. Tzvelev, St. Petersburg: Mir i Semiya, 2001, vol. 10, pp. 85—94. [Цвелев Н.Н. *Pulsatilla / Флора Восточной Европы*. Ред. Н.Н. Цвелев, СПб.: Мир и семья, 2001, т. 10, с. 85—94].

Періодичні видання

- Mosyakin S.L. *Ukr. Bot. J.*, 2002, 59(6): 696—701. [Мосякін С.Л. Система та фітогеографія *Chenopodium* L. subgen. *Blitum* (L.) I. Hiitonen (*Chenopodiaceae*). *Ukr. bot. журн.*, 2002, 59(6): 696—701].
- Didukh Ya.P. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. C, 1999, 1(10): 4—17. [Дідух Я.П. Створення багатотомного видання "Екофлори України" як основи фітоіндикації стану екосистем. *Ukr. фітоцент. зб.*, Сер. C., 1999, 1(10): 4—17].
- Burda R.I. *Industrial Botany (Promyshlennaya botanika)*, 2014, 14: 3—14. [Бурда Р.И. Европейская политика ботанических садов по инвазивным чужеродным видам. *Промыш. ботаника*, 2014, 14: 3—14].
- Ling Y.R. On the status of *Artemisia dubia* Wall. ex Bess. and *A. myriantha* Wall. ex Bess. (*Compositae*). *Kew Bulletin*, 1987, 42(2): 443—448.
- Watson L.E., Bates P.L., Evans T.M., Unwin M.M., Estes J.R. Molecular phylogeny of subtribe *Artemisiinae* (*Asteraceae*), including *Artemisia* and its allied and segregate genera. *BMC Evolutionary Biology*, 2002, 2: 1—17, available at: <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/2/17>.

Автореферати дисертацій

Kutko S.P. *Biological features of cultivation of sage (Salvia officinalis L.) in the foothills of the Crimea*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Yalta, 2006, 20 pp. [Кутько С.П. *Биологические особенности культуры шалфея лекарственного (Salvia officinalis L.) в Предгорном Крыму*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаника", Ялта, 2006. 20 с.].

Zaitseva I.O. *Bioecological mechanisms of woody plants adaptation in the Steppe of Ukraine*: Dr. Sci. Diss. Abstract, Dnipropetrovsk, 2012, 40 pp. [Зайцева І.О. *Біоекологічні механізми адаптації деревних інтродуцентів у степовій зоні України*: автореф. дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.16 "Екологія", Дніпропетровськ, 2012. 40 с.].

Патенти

Iutynska G.O., Leonova N.O., Yavorska V.K., Dragovoz I.V. *Sposib vyznachennya biologichnoi aktivnosti shtamiv bulbochkovykh bakteriy rodu Bradyrhizobium*. Patent UA, no. 95878, publ. 12.09.2011, 2011, 6 pp. [Спосіб визначення біологічної активності штамів бульбочкових бактерій роду *Bradyrhizobium*: патент України № 95878, МПК: C05F 11/08, A01N 63/02 / Іутинська Г.О., Леонова Н.О., Яворська В.К., Драговоз І.В. Опубл. 12.09.2011, Бюл. № 17, 2011. — 6 с.].

Електронні ресурси

Euro+Med (2006—): *Euro+Med PlantBase — the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*, available at: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/> (accessed 20 February 2017).

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden, available at: <http://www.tropicos.org/Name/2709695> (accessed 27 February 2017).

Посилання можна наводити безпосередньо в тексті (особливо за відсутності автора публікації) як http адресу, наприклад: "...назви видів наведено за <http://www.tropicos.org/> та за <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>".

Матеріали конференцій, семінарів

Mayorov S.R. In: *Invazionnaya biologiya: sovremennoe sostoyanie i perspektivy: materialy rabocheho soveshchaniya (Invasion biology: current state and prospects: the workshop materials)*, Moscow: MAKS Press, 2014, pp. 99—105. [Майоров С.Р. Таксономические проблемы в изучении чужеродной флоры / *Инвазионная биология: современное состояние и перспективы: матер. рабочего совещания (Москва, 10—13 сентября 2014 г.)*. М.: МАКС Пресс, 2014. С. 99—105].

Sushentsov O.E. In: *Sovremennoe sostoyanie i puti razvitya populyatsionnoi biologii: materialy X vseros. populyatsionnogo seminara*, Izhevsk, 2008, pp. 192—194.

[Сушенцов О.Е. Видовой состав и структура популяций рода *Pulsatilla* Уральского региона / *Современное состояние и пути развития популяционной биологии: матер. X всерос. популяционного семинара* (г. Ижевск, 17—22 ноября 2008 г.), Ижевск, 2008. С. 192—194].

Lee Y.M., Zerbe S., Kowarik I. Human impact on flora and habitats in Korean rural settlements. In: *Phytogeographical problems of synanthropic plants. IV. Antropization and Environment of Rural Settlements. Flora and Vegetation: Abstracts of international conference*, Cracow: Jagiellonian Univ., 2000, p. 5.

8. Реферати оформлювати таким чином: ✓ прізвище й ініціали автора/авторів; ✓ назва статті (напівжирним шрифтом); ✓ повна назва установи, де виконане дослідження, її повна поштова адреса; якщо автори працюють у різних установах, цифровим надрядковим індексом пов'язати прізвище автора і місце його роботи; ✓ текст реферату; ✓ ключові слова.

Текст реферату (не менше 100 і не більше 250 слів) повинен мати чітку структуру, бути змістовним, інформативним, логічно вибудованим, тобто давати повне уявлення про роботу; неприпустимі скорочення (крім загальноприйнятих).

Ключові слова (не більше восьми) друкуються прямим шрифтом, латинські назви видів — курсивом, одне від одного відокремлюються комами. Не мають дублювати слова з назви статті.

9. Супровідна інформація. Стаття має супроводжуватися рекомендацією установи, де проведено дослідження, або ж відділення чи секції Українського ботанічного товариства, на засіданні яких зроблена наукова доповідь із проблематики даної статті; для робіт аспірантів обов'язкова рецензія наукового керівника. Окремо подається підписана провідним автором довідка — гарантія того, що інформація, яка міститься в статті, не порушує нічиїх авторських прав, не друкувалася раніше і не подана до будь-якого іншого видання.

На окремому аркуші (окремим файлом "Retrenko_Info") обов'язково надаються відомості про **всіх** авторів статті: ✓ прізвище, ім'я та по батькові повністю українською, англійською, російською мовами (окремо позначається автор, який листуватиметься з редакцією); ✓ науковий ступінь і посада; ✓ контактні номери телефонів; ✓ адреси електронної пошти.

10. Праці, в яких описуються нові таксони, повинні містити інформацію про гербарій, до якого здано на зберігання голотиби цих таксонів. Ізотипи, а також дублети інших важливих зразків, передаються до Національного гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КИ). При повідомленні про флористичні знахідки в статті необхідно вказати, у гербарії якої наукової установи зберігаються гербарні зразки, а також, за наявності, надати їхні унікальні ідентифікатори (наприклад, номери зборів того чи іншого колектора або баркод чи інвентарний номер гербарію).

11. Реєстрація цифрового ідентифікатору об'єкту (DOI) для статей, що публікуються в "*Українському ботанічному журналі*", є платною і складає близько 3 ум. од. за статтю. Умови сплати редакція повідомляє авторам після прийняття статті до друку.

Статті, оформлення яких не відповідає правилам, не приймаються і не розглядаються.

Редколегія залишає за собою право беззаперечно відхиляти статті на основі негативних анонімних або відкритих рецензій чи експертних висновків членів редколегії або інших фахівців.

Рукописи авторам редколегія не повертає.

Правила для авторів в електронному вигляді доступні на <http://ukrbotj.co.ua/authors>

Український ботанічний журнал, т. 74, № 1, 2017. 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. 74, № 1, 2017. 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 ім. М.Г. Холодного НАН України
(протокол № 3 від 21 березня 2017 р.)

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

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

Формат 84×108/16. Ум.-друк. арк. 9,0. Обл.-вид. арк. 11,5. Тираж 178 прим. Зам. № 4864

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



CONTENTS

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

- Fedoronchuk M.M. Taxa of *Rosaceae* of the Ukrainian flora: position in a new system of the family according to molecular phylogenetic data 3

Fungi and Fungi-like Organisms

- Pasalyuk M.V. Bactericidal properties of selected macrofungi 16

Vegetation Science, Ecology, Conservation

- Bayrak O.M., Shaparenko I.Ye., Korotchenko I.A. The ecological-cenotic differentiation of rare plant species in zonal ecosystems of the Vorskla River basin 26
- Onyshchenko V.A. Validation of names of some syntaxa of the *Fagetalia sylvaticae* from Ukraine 35
- Sherstuk M.Yu. Coenopopulations of *Ledum palustre* (*Ericaceae*) in forest and forest-swamp phytocoenoses of Novhorod-Siversky Polissya 37
- Lobachevska O.V., Sokhanchak R.R. Reproductive strategy of the alien moss *Campylopus introflexus* (*Leucobryaceae*, *Bryophyta*) in areas of mining enterprises in Lviv Region 46

Red Data Book of Ukraine

- Dubyna D.V., Ennan A.A., Vakarenko L.P., Dziuba T.P., Shykhaleeva H.M. A new find of *Glycyrrhiza glabra* (*Fabaceae*) in Odesa Region 56

Floristic Records

- Gouz G.V., Timoshenkova V.V. The first record of *Sporobolus cryptandrus* (*Poaceae*) for Ukraine and new records for southeastern Ukraine from Triokhizbensky Steppe 64

Mycological Records

- Tykhonenko Yu.Ya., Heluta V.P. Distribution of *Endophyllum sempervivi* (*Pucciniales*) in Ukraine 71
- Tkachenko F.P., Prydiuk M.P., Zlatova K.V. A new record of a rare fungus *Myriostoma coliforme* (*Gaestrales*) in Ukraine 76

Plant Physiology, Biochemistry, Cell and Molecular Biology

- Blyuma D.A. Diurnal dynamics of PIP2-aquaporin gene expression in leaves of aerial-aquatic and terrestrial plants of *Sium latifolium* (*Apiaceae*) under different water supply 80
- Polishchuk O.V. Methods in laboratory and field research of chlorophyll fluorescence 86

Explorers of Plants and Fungi of Ukraine

- Shevera M.V. Pál (Paul) Kitaibel (1757–1817) 94

- ATTENTION OF CONTRIBUTORS 95