

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ



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

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL
An international journal for botany & mycology

2017 • 74 • 5



"Український ботанічний журнал" публікує статті з усіх напрямів ботаніки та мікології, в тому числі із загальних питань, систематики, флористики, геоботаніки, екології, еволюційної біології, географії, історії флори та рослинності, а також морфології, анатомії, фізіології, біохімії, клітинної та молекулярної біології рослин і грибів. Статті, повідомлення та інші матеріали публікуються в таких основних розділах: "Загальні проблеми, огляди та дискусії", "Систематика, флористика, географія рослин", "Гриби і грибоподібні організми", "Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу", "Червона книга України", "Флористичні знахідки", "Мікологічні знахідки", "Структурна ботаніка", "Фізіологія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин", "Гербарна справа", "Історія науки", "Хроніка", "Ювілейні дати", "Втрати науки", "Рецензії та новини літератури", "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", "Plant Taxonomy, Geography and Floristics", "Fungi and Fungi-like Organisms", "Vegetation Science, Ecology, Conservation", "The Red Data Book of Ukraine", "Floristic Records", "Mycological Records", "Structural Botany", "Plant Physiology, Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology", "Herbarium Curation", "History of Science", "News and Views", "Anniversary Dates", "In Memoriam", "Reviews and Notices of Publications", "Explorers of Plants and Fungi of Ukraine".

Publication languages: Ukrainian, English and Russian

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор – С.Л. МОСЯКІН

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

Р.І. БУРДА, В.П. ГЕЛЮТА, Я.П. ДІДУХ,
Д.В. ДУБИНА, А.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

Відповідальний секретар – М.Д. АЛЕЙНІКОВА

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief – S.L. MOSYAKIN

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

R.I. BURDA, V.P. HELUTA, Ya.P. DIDUKH,
D.V. DUBYNA, A.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

Editorial Assistant – M.D. ALEINIKOVA

РЕДАКЦІЙНА РАДА

Голова – С.П. ВАССЕР

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

EDITORIAL COUNCIL

Head – S.P. WASSER

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

На першій сторінці обкладинки: *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray – вид з Червоної книги України.
Фото Н. Кратасюк

Front page: *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, a species listed in the *Red Data Book of Ukraine*.
Photo by N. Kratasyuk

Редакція "Українського ботанічного журналу" ☎ (044) 235-41-82
✉ Інститут ботаніки НАН України, вул. Терещенківська, 2, e-mail: secretary_ubzh@ukr.net
Київ 01004, Україна caim: <https://ukrbotj.co.ua>

УКРАЇНСЬКИЙ 2017 • 74 • 5 БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

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

З М І С Т

Систематика, флористика, географія рослин

- Мосякін С.Л. Перша знахідка *Salsola paulsenii* (*Chenopodiaceae*) в Україні та номенклатурно-таксономічні коментарі щодо споріднених таксонів 409
- Дубина Д.В., Дворецький Т.В., Ємельянова С.М., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. Систематична структура ценофлор класів піонерної рослинності України 421

Гриби і грибоподібні організми

- Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. *Collempsidium kostikovii* sp. nov. (*Collempsidales, Xanthopyrenaceae*) — новий вид альгофільних грибів на епігейній кірці *Nostoc* з України 431
- Шершова Н.В. Ліхеноіндикація стану атмосферного повітря в смт Фастів Київської області 435
- Помогайбо В.М., Макаренко Я.М. ДНК з навколишнього середовища як інструмент екологічного моніторингу грибних угруповань 442

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

- Єременко Н.С. Рудеральна рослинність Кривого Рогу. I. Клас *Artemisietea vulgaris* 449

Червона книга України

- Гелюта В.П. Поширення в Україні *Morchella steppicola* (*Pezizales, Ascomycota*) — гриба, внесеного до Червоної книги України. 469

Фізіологія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин

- Федюк О.М., Білявська Н.О., Золотарьова О.К. Ультроструктурні особливості та стан фотосинтетичного апарату листків *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) на весняних етапах онтогенезу 475
- Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д., Кіт Н.А. Гравізалежна модифікація репродуктивного розвитку мохів 488

Історія науки

- Коваленко С.Г., Немерцалов В.В., Васильєва Т.В., Бондаренко О.Ю. Збори Д.І. Сосновського з Тбілісі (Грузія) у гербарії Одеського національного університету імені І.І. Мечникова 497

Ювілейні дати

- Дідух Я.П., Протопопова В.В., Шевєра М.В., Буджак В.В., Токарюк А.І., Скільський І.В., Величко М.В., Данилик Й.М., Кіш Р.Я., Коржик В.П. Професору Іллі Іллічу Чорнею — 60 503

Дослідники фітобіоти та мікобіоти України

- Мигаль А.В. Lajos Thaisz / Лайош Тайс (1867–1937) 506

СОДЕРЖАНИЕ

Систематика, флористика, география растений

- Мосякин С.Л. Первая находка *Salsola paulsenii* (*Chenopodiaceae*) в Украине и номенклатурно-таксономические комментарии о родственных таксонах 407
- Дубына Д.В., Дворецкий Т.В., Емельянова С.Н., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. Систематическая структура ценофлор классов пионерной растительности Украины 421

Грибы и грибообразные организмы

- Ходосовцев А.Е., Дармостук В.В. *Collempsidium kostikovii* sp. nov. (*Collempsidales, Xanthopyrenaceae*) – новый вид альгофильных грибов на эпигейной корке *Nostoc* из Украины 431
- Шершова Н.В. Лихеноиндикация состояния атмосферного воздуха в пгт Фастов Киевской области 435
- Помогайбо В.М., Макаренко Я.Н. ДНК из окружающей среды как инструмент экологического мониторинга грибных сообществ 442

Геоботаника, экология, охрана растительного мира

- Еременко Н.С. Рудеральная растительность Кривого Рога. I. Класс *Artemisietea vulgaris* 449

Красная книга Украины

- Гелюта В.П. Распространение в Украине *Morchella steppicola* (*Pezizales, Ascomycota*) – гриба, занесенного в Красную книгу Украины 469

Физиология, биохимия, клеточная и молекулярная биология растений

- Федюк О.М., Белявская Н.А., Золотарёва Е.К. Ультраструктурные особенности и состояние фотосинтетического аппарата листьев *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) на весенних этапах онтогенеза 475
- Лобачевская О.В., Кияк Н.Я., Хоркавцив Я.Д., Кит Н.А. Гравизависимая модификация репродуктивного развития мхов 488

История науки

- Коваленко С.Г., Немерцалов В.В., Васильева Т.В., Бондаренко Е.Ю. Сборы Д.И. Сосновского из Тбилиси (Грузия) в гербарии Одесского национального университета имени И.И. Мечникова 497

Юбилейные даты

- Дидух Я.П., Протопопова В.В., Шевера М.В., Буджак В.В., Токарюк А.И., Скильский И.В., Величко М.В., Данылык И.Н., Киш Р.Я., Коржик В.П. Профессору Илье Ильичу Чорнею – 60 503

Исследователи фитобиоты и микобиоты Украины

- Мигаль А.В. Lajos Thaisz / Лайош Тайс (1867–1937) 506



doi: 10.15407/ukrbotj74.05.409

The first record of *Salsola paulsenii* (*Chenopodiaceae*) in Ukraine, with taxonomic and nomenclatural comments on related taxa

Sergei L. MOSYAKIN

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereschenkivska Str., Kyiv (Kiev) 01004, Ukraine
s_mosyakin@hotmail.com

Mosyakin S.L. The first record of *Salsola paulsenii* (*Chenopodiaceae*) in Ukraine, with taxonomic and nomenclatural comments on related taxa. Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 409–420.

Abstract. *Salsola paulsenii* (*Chenopodiaceae*) is reported for Kyiv: several plants were found (September 2017) in a sandy ruderal area of the northwestern part of Obolon, along railway tracks leading to the grain elevator and brewery facilities of the Obolon Joint-Stock Co. Some co-occurring plants may represent hybrids of *S. paulsenii* and *S. tragus*. Data on morphology and distribution of *S. paulsenii* and related species are provided. If established, this species may become an invasive weed in Ukraine. Recent changes in taxonomy and nomenclature of *Salsola sensu lato* are discussed. Nomenclatural information is provided for species of the Ukrainian flora formerly reported in *Salsola sensu lato* and now placed in *Salsola sensu stricto* (incl. *Kali*), *Soda*, *Caroxylon*, *Climacoptera*, and *Pyankovia*.

Keywords: *Salsola*, *Kali*, *Chenopodiaceae*, *Salsoloideae*, nomenclature, taxonomy, floristic record, alien species

Introduction

The genus *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*: *Salsoloideae*: *Salsoleae*) is currently understood in a new restricted circumscription as compared to treatments of that group in many earlier floras and manuals (Iljin, 1936, 1952; Aellen, 1960–1961; Grubov, 1966; Botschantzev, 1969; Prатов, 1972; Lomonosova, 1992; Kühn, 1993; Freitag, Rilke, 1997; Rilke, 1999; Freitag, 2001; Zhu et al., 2003 etc.). These taxonomic and nomenclatural changes resulted from molecular phylogenetic studies (Pyankov et al., 2001a, b; Kadereit et al., 2003; Kapralov et al., 2006; Akhani et al., 2007; Wen et al., 2010 etc.) and partly also morphological and anatomical evidence (Wen, Zhang, 2011; Voznesenskaya et al., 2013; Sukhorukov, 2014 etc.). Recent controversy regarding the proper application of the name *Salsola* and typification of that generic name (Akhani et al., 2007, 2014; Mosyakin et al., 2014, 2017) resulted in a temporary but widespread application of the generic name *Kali* Mill. to the clade containing *S. kali* L., while the name *Salsola* was applied to the clade containing *S. soda* L. (Sukhorukov, 2014; Brullo et al., 2015a, b; Hernández-Ledesma et al., 2015 etc.). However, this controversy was resolved by the nomenclatural

conservation of *Salsola* with *S. kali* L. as the conserved type (Wilson, 2017). Thus, the group containing most widespread and often weedy species, such as *S. tragus* L. and its relatives, retained the generic name *Salsola sensu stricto*, and the generic name *Soda* Fourr. is currently applied to the clade containing *Soda inermis* Fourr. (formerly *Salsola soda* L.). However, further and ongoing molecular studies indicate that the *Soda* clade will be most probably split into several segregate genera (Mosyakin et al., 2017).

Most species of *Salsola sensu stricto* occur in the continental arid regions of Asia, with some taxa extending or native to western coastal Europe, the Mediterranean region, coastal Asia, and Australia. Despite the revision by Rilke (1999), the taxonomy of certain entities of the *S. tragus* aggregate remains problematic. In particular, there are probably some additional taxa (including cryptic species) in continental Asia, yet undescribed or already described but not recognized in recent taxonomic treatments. In addition to *S. australis* R. Br. recently taxonomically restored by Hrusa and Gaskin (2008), several other Australian species such as *S. macrophylla* R. Br. and infraspecific taxa of "*S. kali*" described by Bentham (1870), which were included in a polymorphic *S. kali* by Wilson (1984) and in *S. tragus* by Rilke (1999), will be probably also restored following

more thorough studies (see preliminary data in Borger et al., 2008; Chinnock, 2010).

Synonymization of the Australian taxon *S. macrophylla* with the Pontic (and eastern Mediterranean?) *S. pontica* (Pall.) Degen (= *Kali ponticum* (Pall.) Sukhor., *S. tragus* subsp. *pontica* (Pall.) Rilke) cursorily done by Rilke (1999) and later accepted by Galasso and Bartolucci (2014), who coined the combination *Kali macrophyllum* (R. Br.) Galasso & Bartolucci, seems to be at least questionable. Their identity has not been proven yet beyond doubt, and until such a proof is available, I prefer to use the name *S. pontica* for our plants. This taxon, which was described from the Black Sea shores of Crimea, Ukraine, as *S. kali* var. *pontica* Pall., belongs to a problematic group of Pontic-Mediterranean coastal taxa currently known as *S. pontica* (either *sensu lato* or *sensu stricto*) and *Kali dodecanesicum* C. Brullo, Brullo, Giusso & Ilardi (Brullo et al., 2015b). No nomenclatural combination in *Salsola* is currently available for the latter taxon; however, it is quite possible that it is in fact conspecific with *S. controversa* Tod. ex Lojac. described from Sicily (Lojacono Pojero, 1904: 271–272), which in that case will be the correct name for this Mediterranean species (if it is indeed specifically distinct from *S. pontica*), or for the whole Pontic-Mediterranean coastal group (if treated as one species, incl. *S. pontica*). Of course, the identity of two earlier species-rank names (*S. macrophylla* described from Australia and *S. brachypteris* Moq. described from Java, Indonesia) mentioned by Rilke (1999) in synonymy of her *S. tragus* subsp. *pontica* should be critically assessed as well. It should be noted that in IPNI (2017–onward) and in some other sources *S. controversa* was reported with the authorship "Tod. ex Nyman – Conspl. Fl. Eur. 3: 631. 1881"; however, that name was mentioned by Nyman in synonymy only and without any description or diagnosis; thus, it was not validly published in 1881. In contrast, Lojacono Pojero (1904) accepted that species in his *Flora Sicula* and provided its rather detailed description.

To add to the confusion, Michalková and Letz (2014) recently claimed (contrary to opinions of Tzvelev, Mosyakin, Rilke, Sukhorukov and many other experts expressed in many recent publications; see References) that the Linnaean name *S. tragus* was in fact misapplied to the most widespread weedy taxon of *Salsola* (which Michalková and Letz called *S. kali* subsp. *ruthenica* "(Iljin) Soó") and should be used instead as the correct name for the coastal Mediterranean taxon only, incl.

S. pontica as a synonym of *S. tragus* in that "coastal" sense. Michalková and Letz (2014) characterized that coastal taxon as having "distinctly succulent leaves, bracts and bracteoles; bracts long spine-tipped". However, anyone can see that the lectotype of *S. tragus* (LINN 315.3; digital image available from <http://linnean-online.org/3160/>), in contrast to another original specimen (LINN 315.5, not the lectotype!), is a plant with rather narrow and almost non-succulent leaves and not so prominently spiny bracts and bracteoles, quite well corresponding to the current concept of *S. tragus*. The issue of lectotypification of *S. tragus* was exhaustively discussed by Tzvelev (1993), Rilke (1999) and other authors, so there is no need to change again its current well-established application.

Several species of *Salsola* were unintentionally introduced by human activities (mainly agriculture and trade) far beyond their native ranges and became invasive weeds in many parts of the world. In particular, the iconic tumbleweeds of the North American Southwest are in fact quite recent invaders. The most widespread weedy species *S. tragus* (also widely known in the past as *S. pestifer* A. Nelson, *S. ruthenica* Iljin, *nom. illeg.*, *S. kali* subsp. *ruthenica* Soó, *S. iberica* (Sennen & Pau) Botsch. ex Czerep., and under the misapplied names *S. australis* auct. non R. Br. and *S. kali* auct. p.p., non L.) started its colonization of North America only closer to the end of the 19th century (Beatley, 1973; Crompton, Bassett, 1985; Mosyakin, 1996, 2003; Beckie, Francis, 2009 and references therein). However, as it has been demonstrated by recent thorough studies using molecular, morphological and ecological approaches (Ryan, Ayres, 2000; Gaskin et al., 2006; Ryan et al., 2007; Hrusa, Gaskin, 2008; Smith et al., 2013; Welles, Ellstrand, 2016a, b), in southwestern North America (and in California in particular) several species introduced from Eurasia (*S. tragus*, *S. paulsenii* Litv.) and Australia (*S. australis*) are involved in active microevolutionary processes resulting in the emergence of highly invasive weedy races, such as the recently identified allohexaploid *S. ryanii* Hrusa & Gaskin (= *Kali ryanii* (Hrusa & Gaskin) Brullo & Hrusa) that originated from hybridization of diploid *S. australis* and tetraploid *S. tragus*. Now this hybridogenous species is rapidly spreading in California (Welles, Ellstrand, 2016a). Moreover, it has been recently demonstrated that "this neo-invasive is the result of three independent admixture events and that gene flow among the individual lineages is just beginning, leading to within-species admixture" (Ellstrand, Rieseberg, 2016: 834;

Table 1. *Salsola sensu lato* in Ukraine: names used in major floristic treatments, and currently accepted names

Iljin (1952)	Skripnik (1987)	Tzvelev (1996)	Mosyakin & Fedoronchuk (1999)	Sukhorukov (2014)	Currently accepted names
<i>Salsola L. sensu stricto</i>					
<i>Salsola collina</i> Pall., mentioned in a footnote	not reported for Ukraine	<i>Salsola collina</i> Pall.	<i>Salsola collina</i> Pall.	<i>Kali collinum</i> (Pall.) Akhani & Roalson	<i>Salsola collina</i> Pall.
not reported for Ukraine	not reported for Ukraine	<i>Salsola paulsenii</i> Litv., not reported for Ukraine	not reported for Ukraine	<i>Kali paulsenii</i> (Litv.) Akhani & Roalson, not reported for Ukraine	<i>Salsola paulsenii</i> Litv.
<i>Salsola ruthenica</i> Iljin var. <i>pontica</i> (Pall.) Iljin	not mentioned	<i>Salsola pontica</i> (Pall.) Degen	<i>Salsola kali</i> L. subsp. <i>pontica</i> (Pall.) Mosyakin	<i>Kali ponticum</i> (Pall.) Sukhor.	<i>Salsola pontica</i> (Pall.) Degen
<i>Salsola tamariscina</i> Pall.	<i>Salsola tamariscina</i> Pall.	<i>Salsola tamariscina</i> Pall.	<i>Salsola tamariscina</i> Pall.	<i>Kali tamariscinum</i> (Pall.) Akhani & Roalson	<i>Salsola tamariscina</i> Pall.
<i>Salsola ruthenica</i> Iljin	<i>Salsola iberica</i> , cum auct. "Sennen & Pau"	<i>Salsola tragus</i> L.	<i>Salsola tragus</i> L.	<i>Kali tragus</i> (L.) Scop.	<i>Salsola tragus</i> L.
Soda Fourr.					
<i>Salsola mutica</i> C.A. Mey.	<i>Salsola mutica</i> C.A. Mey.	<i>Salsola mutica</i> C.A. Mey.	<i>Salsola mutica</i> C.A. Mey.	<i>Salsola acutifolia</i> (Bunge) Botsch., not reported for Ukraine	<i>Soda acutifolia</i> (Bunge) Mosyakin, Freitag & Rilke, old records from shores of the Sea of Azov
<i>Salsola soda</i> L.	<i>Salsola soda</i> L.	<i>Salsola soda</i> L.	<i>Salsola soda</i> L.	<i>Salsola soda</i> L.	<i>Soda inermis</i> Fourr.
<i>Caroxylon</i> Thunb.					
<i>Salsola laricina</i> Pall.	<i>Salsola laricina</i> Pall.	<i>Caroxylon laricinum</i> (Pall.) Tzvelev	<i>Caroxylon laricinum</i> (Pall.) Tzvelev	<i>Caroxylon laricinum</i> (Pall.) Tzvelev	<i>Caroxylon laricinum</i> (Pall.) Tzvelev
<i>Climacoptera</i> Botsch.					
<i>Salsola crassa</i> M. Bieb., reported as (probably) an erroneous record	<i>Climacoptera crassa</i> (M. Bieb.) Botsch., mentioned as an erroneous record	<i>Climacoptera crassa</i> (M. Bieb.) Botsch., mentioned as (probably) an erroneous record	<i>Climacoptera crassa</i> (M. Bieb.) Botsch.	<i>Climacoptera crassa</i> (M. Bieb.) Botsch., not reported for Ukraine	<i>Climacoptera crassa</i> (M. Bieb.) Botsch., old and most probably erroneous records, not confirmed for Ukraine.
<i>Pyankovia</i> Akhani & Roalson					
not reported	<i>Climacoptera brachiata</i> (Pall.) Botsch.	<i>Climacoptera brachiata</i> (Pall.) Botsch.	<i>Climacoptera brachiata</i> (Pall.) Botsch.	<i>Pyankovia brachiata</i> (Pall.) Akhani & Roalson, not reported for Ukraine	<i>Pyankovia brachiata</i> (Pall.) Akhani & Roalson, in Ukraine only in Crimea

Welles, Ellstrand, 2016b). Also, the first cases of field-evolved Glyphosate-resistant races of weedy *S. tragus* were recently reported from Montana and Washington states of the USA (Kumar et al., 2017), which indicates the ongoing microevolutionary processes resulting in herbicide resistance in some naturalized populations of the species in North America.

***Salsola sensu lato* in Ukraine: previous data**

Iljin (1952) reported for Ukraine seven species of *Salsola* (plus one currently recognized species, *S. pontica* (Pall.) Degen, was accepted as a variety of *S. tragus*, and *S. collina* Pall. was mentioned in a footnote), of which only three species still remain in that genus. The names of taxa accepted in main relevant floristic publications after Iljin (1952) are summarized in Table 1. It shows that currently the Ukrainian taxa listed by Iljin (1952) and

subsequent authors are placed in *Salsola sensu stricto*, *Soda* Fourr., *Caroxylon* Thunb., *Climacoptera* Botsch., and *Pyankovia* Akhani & Roalson. The presence of a species of *Climacoptera* in Ukraine needs confirmation (probably an erroneous record). The genus *Pyankovia* was recently segregated from *Climacoptera* and initially considered monospecific (Akhani et al., 2007); at present *Pyankovia* contains three species in two sections (Mosyakin, Roalson, 2017). *Pyankovia brachiata* (Pall.) Akhani & Roalson (earlier known as *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch. and *Salsola brachiata* Pall.) occurs in Ukraine only in Crimea (Tzvelev, 1996, 2012; Yena, 2012).

There are two alien species of *Salsola* currently known in Ukraine: *S. collina* Pall. (*Kali collinum* (Pall.) Akhani & Roalson, as "*collina*") and *S. paulsenii*, the



Fig. 1. *Salsola paulsenii* growing at railway tracks in Kyiv, Obolon. All photographs made in the field in the same locality



Fig. 2. *Salsola paulsenii*: close-up of a branch with young fruits and bracts/bracteoles. Note the long protruding column formed by tips of perianth segments above the wings, and the bracts and bracteoles gradually tapering into long spines

species reported in the present article. *Salsola collina* was probably found for the first time in Ukraine by M.V. Klovov and M.I. Kotov near railway tracks in Chuguyiv, Kharkiv Region (mentioned in Iljin 1952: 387, *in adnot.*, with an exclamation mark indicating that Iljin has seen the specimen). No corresponding voucher specimens from that locality have been traced in KW (herbarium acronyms following Thiers 2017—onward) at present, but misidentification of this species by Iljin is highly improbable. A few earlier records of this species from southern regions of Ukraine (Kherson and/or Odesa) reported in the 19th century (e.g. Schmalhausen, 1886) were evidently based on misidentifications (most probably those of *S. pontica*), as it has been convincingly demonstrated by Iljin (1952: 386–387). Baranova and Khilova (1990) provided on their distribution map a dot in eastern Ukraine (corresponding to Chuguyiv?), but no precise locality or herbarium specimens were reported. Reliable and herbarium-confirmed collections of *S. collina* were made later in several habitats along railways and near grain elevators in Kyiv (Mosyakin, 1988, 1991). Since then *S. collina* is known in Ukraine from several other scattered localities (e.g., Slavuta, Khmelnytsky Region, railway tracks at a grain elevator; collected by Mosyakin in 2001 and reported in Gubar, 2004: 71) and in the Southeast (Ostapko et al., 2010). It still remains in Ukraine a rather uncommon "railroad" plant forming occasionally, however, quite large but local colonies, predominantly in gravel and crushed-stone track ballast, or sometimes in nearby sandy habitats. This species is occasionally found in Europe beyond its native range (Aellen 1960–1961; Tzvelev, 1996; Rilke 1999; Vidéki, 2005 etc.) and is spreading in North America (Mosyakin, 1996, 2003; Blondeau et al., 2007; Oldham et al., 2011, and references therein).

The first record of *Salsola paulsenii* in Ukraine

During a routine survey of ruderal habitats within the city of Kyiv for search and monitoring of alien species, on 18 September 2017 I found *S. paulsenii* in the northwestern part of the city, Obolon (Minsky administrative district), along railway tracks near the grain elevator and brewery facilities of the Obolon Joint-Stock Co. (Latitude: N 50° 30' 34.1879"; Longitude: E 30° 28' 47.0765"). There were four large and well-developed plants growing between railway tracks (Figs 1, 2) and several smaller and rather underdeveloped plants (some probably affected by herbicides) in a narrow sandy strip along the tracks, ca. 10 meters from the larger plants. Accompanying species were *Salsola tragus* L. (several morphotypes), *Sisymbrium*

Table 2. Comparative table of selected diagnostic characters of *Salsola tragus*, *S. paulsenii*, *S. pontica*, and two related potentially invasive species not yet reported from Ukraine*

Diagnostic characters	<i>Salsola tragus</i> L.	<i>Salsola paulsenii</i> Litv.	<i>Salsola pontica</i> (Pall.) Degen	<i>Salsola australis</i> R.Br., not reported from Ukraine	<i>Salsola ryanii</i> Hrusa & Gaskin, not reported from Ukraine
Fruit with winged perianth segments (diameter of fruit with 3 larger wings)	2.9–8.5 (–10) mm (average 5–6 mm)	6–10 (–12) mm (average 8–9 mm)	3–3.5 mm	4.8–8 mm in diameter (average 6.5 mm)	4.6–8.1 mm in diameter (average 6–6.5 mm)
Perianth segments: 2 minor wings	linguiform to almost linear (rarely slightly spatulate)	narrowly linear to subulate, much reduced	spathulate to falciform	broadly obovate or spatulate-obovate	narrowly obovate to spatulate
Perianth segments: tips above wings	rather lax and soft, reflexed or sometimes suberect and forming a short and weak broadly conic column	stiff and rigid, forming a long narrowly conic column ("columnar beak")	soft and erect (rarely lax), forming a short conic column	soft and erect, usually not conic	soft and erect, usually not conic
Winged-fruit position on stem	variable, but mainly in upper 2/3 of stem/branches	usually throughout the plant (from base to top)	upper part (fruits in lower part wingless)	usually throughout the plant	throughout the plant, except two–three basal nodes
Winged-fruit development pattern	end or middle of flowering season	end of flowering season	end of flowering season	beginning of flowering season	middle of flowering season
Bract/bracteole spine length	variable, but normally short to medium, 1–2.5 mm	long, up to 3 (–3.5) mm	medium, up to 2.5 mm	short, up to 1 mm	medium, up to 2 mm
Habit at the end of vegetation	often forming tumbleweed (especially large plants)	mainly persisting in place	mainly persisting in place	mainly persisting in place	sometimes forming tumbleweed or persisting in place
Chromosome number	tetraploid (2n = 36)	tetraploid (2n = 36)	tetraploid? (2n = 36) and/or diploid? (2n = 18)	diploid (2n = 18)	hexaploid (2n = 54)

* Based on Iljin (1936); Rilke (1999); Hrusa, Gaskin (2008); Brullo et al. (2015a), etc., and original observations. For additional diagnostic characters, see the references cited in the text.

loeselii L., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal., *Setaria viridis* (L.) P. Beauv., *Eragrostis minor* Host, *Polygonum aviculare* L. aggr., *Chenopodium betaceum* Andr. (= *C. strictum* auct. non Roth; for nomenclatural and taxonomic updates see Mosyakin, 2017), *C. album* L. aggr.; less commonly also *Artemisia vulgaris* L., *Atriplex tatarica* L., *Bassia laniflora* (S.G. Gmel.) A.J. Scott (= *Kochia laniflora* (S.G. Gmel.) Borbás), *Centaurea stoebe* L. aggr., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Erigeron canadensis* L. (= *Conyza canadensis* (L.) Cronquist), *Medicago sativa* L., and some other plants rather common in ruderal habitats in Kyiv.

Salsola paulsenii was co-occurring with another species of *Salsola*, *S. tragus*, a very common and morphologically rather diverse species in this locality. A rather representative sampling of *S. tragus* from that habitat (about 25 morphologically diverse plants, KW) was done on 22 September 2017 during my second visit to the Obolon locality. At least two sampled plants of

S. tragus sensu lato were morphologically transitional toward individuals of *S. paulsenii* growing nearby. These atypical plants grew in stands of *S. tragus sensu stricto* and, being habitually similar to typical forms of that species, had elongated tips of perianth segments (tepals) forming a column (Fig. 3). However, these perianth tips were shorter and less rigid than in typical *S. paulsenii* (Table 2). Morphologically these plants fit descriptions of variable presumable hybrids between *S. tragus* and *S. paulsenii* (reported as *S. gobicola* Iljin, *vide* Rilke 1999), or probably the morphotype reported from southwestern North America under the informal name "*S. paulsenii* lax form" (see Hrusa, Gaskin, 2008; Ayres et al., 2009 and references therein). The identity and origin of the North American "lax form" remain obscure. Since that form contained alleles from *S. tragus*, *S. paulsenii*, and *S. australis*, plus two unique alleles, it may be a complex hybrid involving three or more species (Ayres et al., 2009). Morphological



Fig. 3. Plant morphologically intermediate between *Salsola paulsenii* and *S. tragus*: close-up of a branch with fruits and bracts/bracteoles. Note the long tips of perianth segments (but less rigid than in *S. paulsenii*, and reflexed at apices), the bracts and bracteoles more abruptly contracted into shorter spines, and irregular (eroded or dentate) wing margins

characters reported for *S. gobicola* in the protologue (Iljin, 1955) seem to be perfectly intermediate between those of *S. paulsenii* and *S. tragus*. Additional studies are needed to confirm or refute the possible hybrid nature and origins of those morphologically rather variable Eurasian and North American plants.

Mature fruits of *S. paulsenii* are enclosed in five persistent perianth segments, three of which usually bear rather wide horizontal wing-like appendages. The species is thus well-adapted to dispersal by wind (anemochory). However, in our case it is evident that diaspores of *S. paulsenii* were introduced to the locality with grain transported by railroad to the elevator and brewery. Possible immediate geographical sources of introduction are discussed below. Considering the potential invasive nature of *S. paulsenii* and the availability of nearby sandy habitats suitable for further spread of the species, I decided to eradicate the discovered plants by manual weeding; representative specimens were herbarized and deposited at *KW*.

Nomenclature, morphology, and current distribution of *Salsola paulsenii*

Salsola paulsenii Litv., Izv. Turkestansk. Otd. Imp. Russk. Geogr. Obshch. [Известия Туркестанского отделения Императорского Русского географического общества] 4(5): 28. 1905. ≡ *Kali paulsenii* (Litv.) Akhani & Roalson, Int. J. Pl. Sci. 168(6): 946. 2007.

= *Salsola pellucida* Litv., Sched. Herb. Fl. Ross. [Список растений Гербария русской флоры] 8

(Fasc. 49): 16, No. 2434. 1913 (Fasc. 49; bound issue with all fascicles published in 1922). = *Kali pellucidum* (Litv.) Brullo, Giusso & Hrusa, Phytotaxa 201(4): 271. 2015.

Salsola paulsenii differs from the related widespread species *S. tragus* (rather common in Ukraine) in several quite reliable morphological characters, which are discussed below. A closely related species, *S. praecox* (Litv.) Iljin (= *S. kali* var. *praecox* Litv.; *S. paulsenii* subsp. *praecox* (Litv.) Rilke; *Kali praecox* (Litv.) Sukhor.), which is restricted mainly to Middle/Central Asia, differs from *S. paulsenii* in being usually less robust and smaller, more pubescent, normally having shorter and narrower leaves, smaller anthers, and different phenology (flowering/fruitletting in April–August, as compared to June–November for *S. paulsenii*).

Morphological descriptions of *S. paulsenii* and identification keys provided in relevant floristic and taxonomic publications (Iljin, 1936, 1952; Tzvelev, 1996; Rilke 1999; Mosyakin, 2003; Sukhorukov, 2014 etc.) are usually accurate, reliable and diagnostic. Hrusa and Gaskin (2008) provided good illustrations and a comparative table of diagnostic characters of *S. tragus*, *S. paulsenii*, *S. australis*, and *S. ryanii*. Brullo et al. (2015a) also provided a useful comparative table for main morphological characters of *S. tragus*, *S. paulsenii*, *S. australis* and some other related species.

The main characters distinguishing *S. tragus*, *S. paulsenii*, and *S. pontica*, as well as *S. australis* and *S. ryanii*, which may be expected in Ukraine in the future as occasional aliens, are summarized in Table 2. Among these characters, the most obvious ones are the long protruding column formed by the tips of perianth segments above the wings, and bracts gradually tapering into and ending with stiff spines up to 3 (–3.5) mm long (Fig. 2). In *S. tragus* the perianth tips are lax and much shorter, and bracts are more abruptly narrowed into a weaker and shorter spine or mucro (Fig. 4). The mature winged perianth in *S. paulsenii* is usually wider than that in *S. tragus*; although sometimes fruits with very diverse wings can be found even on one plant: broadly winged, with wings eroded or dentate at margins, to almost wingless. All these variations were observed in the specimens collected in Kyiv in the Obolon locality. The mentioned wing characters partly depend on developmental stage, position of flowers/fruits on the branches, and probably some other factors. Moreover, perfectly winged fruits in *S. paulsenii* are usually developed throughout the plant (almost from the base) and at the end of the flowering/fruitletting season (Table 2). Lower and middle branches of *S. paulsenii* are

usually rather long, horizontally spreading to slightly arcuate, with secondary branches forming almost a 90° angle with the primary branches. Finally, it should be taken into account that *S. paulsenii* is a rather variable species, identification of morphologically intermediate (presumable hybrids), deviant or underdeveloped plants may be problematic, and thus consulting reliably identified herbarium specimens for comparison is advised.

Salsola paulsenii is a tetraploid species with $2n = 36$ (Zakharyeva 1985; Rilke 1999; Lomonosova et al., 2003; Brullo et al., 2015a). Both tetraploid and diploid (sometimes) chromosome counts were reported for *S. tragus*, but the weedy races most widespread in Eurasia and North America seem to be mainly or exclusively tetraploids (Rilke, 1999; Hrusa, Gaskin, 2008; Brullo et al., 2015a, etc.). The related species *S. australis* is diploid with $2n = 18$. It is introduced in southwestern North America and southern Africa but most probably is native to Australia, where several other related native species also seem to occur (Kadereit et al., 2005; Borger et al., 2008; Hrusa, Gaskin, 2008; Chinnock, 2010).

The main portion of the native range of *S. paulsenii* covers mostly sandy, sandy-steppe, or sandy-saline habitats of the desert and semidesert zones all around the Caspian Sea (including eastern Azerbaijan and adjacent regions of Russia), Middle and Central Asia (Kazakhstan, Kyrgyzstan, Tajikistan, Turkmenistan, Uzbekistan, eastern and northern Iran, Afghanistan, western Pakistan, western China, southwestern Mongolia) (Iljin, 1936; Grubov, 1966; Pratov, 1972; Rilke, 1999: 159, map in Fig. 75; Freitag, Rilke, 1997; Freitag, 2001; Zhu et al., 2003; Sukhorukov, Akopian, 2013; Sukhorukov, 2014 etc.). In the European part of Russia *S. paulsenii* was reported as a native species from Astrakhan, Orenburg and Volgograd administrative regions and the Kalmyk Republic (Tzvelev, 1996; Sukhorukov, 2014), and as a rare alien collected in Moscow along railroads (Ignatov et al., 1990; Mayorov et al., 2012). However, Sukhorukov (2014: 335) commented that the species is common in Astrakhan Region but only old herbarium specimens are known from Orenburg and Volgograd regions, and the records from Moscow Region in fact belong to *S. tragus*.

The species is also introduced and naturalized in the southwestern states of the USA (Beatley, 1973; Evans, Young, 1980; Mosyakin, 1996, 2003, and references therein), where it is known under the vernacular name "Barbwire Russian-thistle", because of its rigid and very prickly branches. Rilke (1999: 158) expressed her doubts



Fig. 4. *Salsola tragus*: close-up of a branch with fruits and bracts/bracteoles: forms with white (a) and rose-colored (b) wings. Note the short and weak tips of perianth segments, and the bracts and bracteoles more abruptly narrowed into spines

regarding the actual occurrence of *S. paulsenii* in North America and commented that American records of this species need confirmation; however, she also stated that the identification of a specimen from California (Twisselmann 17472 at B) can be confirmed with certainty ["...die amerikanischen Angaben dieser Art eine Überprüfung benötigen! Hier kann ein Beleg aus Kalifornien Twisselmann 17472 (B) zweifelsfrei bestätigt werden."]. Since then, in addition to identifications of North American specimens made or confirmed by Botschantzev and Mosyakin, the rather widespread occurrence of *S. paulsenii* in southwestern North America has been further confirmed by integral studies with application of molecular and micromorphological methods (Gaskin et al., 2006; Hrusa, Gaskin, 2008; Ayres et al., 2009). Moreover, *S. paulsenii* participates in microevolutionary processes involving some other alien species of *Salsola*, and occasionally hybridizes with *S. tragus*, forming variable hybrids, some known as

S. gobicola (Iljin, 1955; Rilke, 1999) and some probably as "*Salsola lax*" or "*S. paulsenii lax*", the form with non-spinose or "lax" tips of mature perianth segments (Hrusa, Gaskin, 2008; Ayres et al., 2009 and references therein).

Possible sources of introduction of *Salsola paulsenii* to Ukraine, and future prospects

In view of the current knowledge of distribution patterns of *S. paulsenii* and considering that its diaspores were evidently brought with grain used for beer brewing at Obolon Co., there are three possible geographical sources for the present introduction of the species to Kyiv: (1) directly from the primary native range in Middle/Central Asia or southeasternmost European Russia; (2) from the secondary range in North America, and (3) from some unidentified areas in southern Ukraine where this species may be spreading unnoticed. We cannot exclude any of those possibilities. However, at present Ukraine is not an importer but exporter of grain (wheat, barley etc.). For example, official data indicate that in 2016–2017 Ukraine exported barley to various countries (the most important being Saudi Arabia, China, Jordan, countries of the European Union, Libya etc.). The total Ukrainian export of grain and grain products at present is also overwhelmingly higher than import: for example, 38 million tons of export against just 171 thousand tons of import (only 0.4% of export!) for the period of July 2016 – April 2017 [Agravery – Agrarian Information Agency: <http://agravery.com/uk/posts/show/import-zerna-v-ukrainu-za-10-misaciv-sklav-lise-171-tis-tonn> (text in Ukrainian)]. Imported grain is represented mainly by rice and corn (maize). These changes in Ukraine's export/import of grain considerably diminished the occurrence of occasional "grain immigrants" (ephemerophytes, non-established alien plants) in the alien flora of Kyiv, as compared to the 1980s and 1990s (Mosyakin, 1991, and unpublished data). Importation of agricultural products from Russia to Ukraine recently shrunk dramatically; the same is true for import of agricultural products from Kazakhstan to Ukraine, where the share of grain is also now nearly negligible [AgGeek: <http://aggeek.net/ru/markets/id/ukraina-i-kazahstan-shans-podelit-shkuru-russkogo-medvedja-154/> (text in Russian)].

Direct introduction from North America to Kyiv appears to be less possible because importation of grain and grain products from the US and Canada is now very limited. However, agricultural companies of Ukraine, which operate mainly in the southern and central regions of the country, continue importation of high-quality seed (mainly sunflower, corn, soybeans etc.),

including seed shipments from the US [AgriNEWS – Megaprime Group LLC: <http://agrinews.com.ua/show/305099.html> (text in Ukrainian)].

Considering that, it is quite possible that diaspores of *S. paulsenii* were brought to Kyiv with grain from southern Ukraine, which is also most probably true for *Grindelia squarrosa*, an alien of North American origin that is now naturalized and widespread in the southern and some other regions of Ukraine, and which was co-occurring with *S. paulsenii* in the Obolon locality. If it is the case, there might be yet unnoticed localities of *S. paulsenii* (introduced earlier from the native range or from North America?) in other regions of Ukraine, especially areas of commercial grain production in the south. Judging from its ecological and biogeographic peculiarities and the history of its spread in North America, *S. paulsenii* has a potential to become a noxious environmental (or even agricultural?) weed in Ukraine, especially in the southern regions. The potential spread of that species, however, may be limited by its ecological preferences (mostly open sands and also sandy soils). Despite that, it may occupy in Ukraine the sandy habitats ecologically identical or similar to those already successfully invaded by another prickly alien, *Cenchrus longispinus* (Hack.) Fernald, which is now locally common and invasive in southern regions of Ukraine, and also in Kyiv (see Mosyakin, 1995; Schanzer et al., 2017). *Salsola paulsenii* may also hybridize with local weedy races of *S. tragus*, forming potentially invasive stabilized hybrids. Because of that, Ukrainian botanists and agronomists should keep their eyes open for this potentially dangerous new weed.

Acknowledgments

I am grateful to Prof. Helmut Freitag (University of Kassel, Germany) and an anonymous reviewer for their useful comments on the manuscript. Herbarium assistance of Alisa V. Shumilova and Iryna M. Dyachenko (National Herbarium of Ukraine – KW, M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine) is greatly appreciated.

REFERENCES

- Aellen P. *Chenopodiaceae*. In: G. Hegi. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Aufl. 2. München: Lehmann Verlag, 1960–1961 (Reprinted in 1979: Berlin; Hamburg: Paul Parey Verlag.), Bd. 3, Teil 2, pp. 533–747.
- Akhani H., Edwards G., Roalson E.H. Diversification of the Old World *Salsoleae* s.l. (*Chenopodiaceae*): molecular phylogenetic analysis of nuclear and chloroplast data sets and a revised classification. *Int. J. Plant Sci.*, 2007, 168(6): 931–956, available at: <http://dx.doi.org/10.1086/518263>

- Akhani H., Greuter W., Roalson E.H. Notes on the typification and nomenclature of *Salsola* and *Kali* (*Chenopodiaceae*). *Taxon*, 2014, 63(3): 647–650, available at: <https://doi.org/10.12705/633.1>
- Ayres D., Ryan F.J., Grotkoo E., Bailey J., Gaskin J. Tumbleweed (*Salsola* section *Kali*) species and speciation in California. *Biol. Invasions*, 2009, 1: 1175–1187.
- Baranova E.V., Khilova E.V. Materials for geographical characterization of some representatives of anthropophilic elements in the flora of the Southwest of the European part of the RSFSR. *Vestnik Leningrad. univ.*, Ser. 3 (Biol.), 1990, 1(3): 35–44. [Баранова Е.В., Хилова Е.В. Материалы к географической характеристике некоторых представителей антропофильного элемента флоры Северо-Запада европейской части РСФСР. *Вестн. Ленингр. ун-та*, Сер. 3 (Биол.), 1990, 1(3): 35–44].
- Beatley J.C. Russian thistle (*Salsola*) species in western United States. *J. Range Management*, 1973, 26(3): 225–226.
- Beckie H.J., Francis A. The biology of Canadian weeds. 65. *Salsola tragus* L. (Updated). *Can. J. Plant Sci.*, 2009, 89: 775–789.
- Benthham G. *Chenopodiaceae*. In: *Flora Australiensis: a description of the plants of the Australian territory*, London: Reeve and Co., 1870, vol. 5, pp. 150–208.
- Blondeau M., Roy C., Bernard J.-P. La soude des collines (*Salsola collina* Pallas), un adventice nouvelle au Québec. *Le Naturaliste Canadien*, 2007, 131(1): 24–27.
- Borger C.P.D., Yan G., Scott J.R., Walsh M., Powles S.B. *Salsola tragus* or *S. australis* (*Chenopodiaceae*) in Australia – Untangling the taxonomic confusion through random amplified microsatellite polymorphism (RAMP) and cytological analysis. *Austral. J. Bot.*, 2008, 56: 600–608, available at: <http://dx.doi.org/10.1071/BT08043>
- Botschantzev V.P. The genus *Salsola* L., a short history of its development and dispersal. *Bot. Zhurn.*, 1969, 54(7): 989–1001. [Бочанцев В.П. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения. *Бот. журн.*, 54(7): 989–1001].
- Botschantzev V.P. A synopsis of *Salsola* (*Chenopodiaceae*) from South and South-West Africa. *Kew Bull.*, 1974, 29: 597–614, available at: <http://dx.doi.org/10.2307/4108004>
- Brullo C., Brullo S., Gaskin J.F., del Galdo G.G., Hrusa G.F., Salmeri C. A new species of *Kali* (*Salsoloideae*, *Chenopodiaceae*) from Sicily, supported by molecular analysis. *Phytotaxa*, 2015a, 201(4): 256–277, available at: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.201.4.2>
- Brullo C., Brullo S., Iardi V., del Galdo G.G. *Kali dodecanesicum* (*Chenopodiaceae*, *Salsoloideae*) a new species from Greece. *Phytotaxa*, 2015b, 218(1): 61–68, available at: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.218.1.4>
- Chinnock R.J. Some observations on *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) in Australia. *J. Adelaide Bot. Gard.*, 2010, 24: 75–79.
- Crompton C.W., Bassett I.J. The biology of Canadian weeds. 65. *Salsola pestifer* A. Nels. *Can. J. Plant Sci.*, 1985, 65: 379–388.
- Ellstrand N.C., Rieseberg L.H. When gene flow really matters: gene flow in applied evolutionary biology. *Evol. Appl.*, 2016, 9: 833–836.
- Evans R.A., Young J.A. Establishment of Barbwire Russian Thistle in desert environments. *J. Range Management*, 1980, 33(3): 169–173.
- Freitag H. *Salsola*. In: *Flora of Pakistan*. Eds S.L. Ali, M. Qaiser, Karachi: Univ. of Karachi & St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, 2001, vol. 204, pp. 127–178.
- Freitag H., Rilke S. *Salsola*. In: *Flora Iranica*. Ed. K.H. Rechinger, Graz: Akad. Druck- u. Verlagsanstalt, 1997, vol. 172, pp. 154–255.
- Galasso G., Bartolucci F. *Notula: 2070 (Kali macrophyllum, comb. nov.) / Notulae alla checklist della flora vascolare italiana: 17 (2027–2070)*. *Informatore Bot. Ital.*, 46(1): 83.
- Gaskin J., Ryan F., Hrusa G.F., Londo J.P. Genotype diversity of *Salsola tragus* and potential origins of a previously unidentified invasive *Salsola* from California and Arizona. *Madroño*, 2006, 53(3): 244–251, available at: [http://dx.doi.org/10.3120/0024-9637\(2006\)53\[244:GD OSTA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.3120/0024-9637(2006)53[244:GD OSTA]2.0.CO;2)
- Grubov V.I. *Chenopodiaceae*. In: *Plantae Asiae Centralis*, Leningrad: Nauka, 1966, vol. 2, pp. 3–134. [Грубов В.И. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Растения Центральной Азии*, Л.: Наука, 1966, т. 2, с. 3–134].
- Gubar L.M. New for the flora of Male Polissia species of vascular plants. *Ukr. Bot. J.*, 2004, 61(1): 70–74. [Губарь Л.М. Нові для флори Малоого Полісся види судинних рослин. *Укр. бот. журн.*, 2004, 61(1): 70–74].
- Hernández-Ledesma P., Berendsohn W.G., Borsch T., von Mering S., Akhiani H., Arias S., Castañeda-Noa I., Eggl U., Eriksson R., Flores-Olvera H., Fuentes-Bazán S., Kadereit G., Klak C., Korotkova N., Nyffeler R., Ocampo G., Ochoterena H., Oxelman B., Rabeler R.K., Sanchez A., Schlumpberger B.O., Uotila P. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order *Caryophyllales*. *Willdenowia*, 2015, 45: 281–383, available at: <http://dx.doi.org/10.3372/wi.45.45301>
- Hrusa G.F., Gaskin J.F. The *Salsola tragus* complex in California (*Chenopodiaceae*): characterization and status of *Salsola australis* and the autochthonous allopolyploid *Salsola ryanii* sp. nov. *Madroño*, 2008, 55(2): 113–131, available at: [http://dx.doi.org/10.3120/0024-9637\(2008\)55\[113:TSTCIC\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.3120/0024-9637(2008)55[113:TSTCIC]2.0.CO;2)
- Ignatov M.S., Makarov V.V., Chichev A.V. Conspectus of the flora of alien plants of Moscow Region. In: *Floristic studies in Moscow Region*. Ed. A.K. Skvortsov, Moscow: Nauka, 1990, pp. 5–105. [Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичев А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области. В кн.: *Флористические исследования в Московской области*. Ред. А.К. Скворцов, М.: Наука, 1990, с. 5–105.]
- Ijlin M.M. *Chenopodiaceae*. In: *Flora URSS*. Ed. V.L. Komarov, Moscow; Leningrad: Editio Acad. Sci. URSS, 1936, vol. 6, pp. 2–354. [Ильин М.М. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Флора СССР*. Ред. В.Л. Комаров, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, т. 6, с. 2–354].
- Ijlin M.M. Species novae *Chenopodiacearum* ex Asia Centralis. *Notulae Systematicae ex Herbario Institutii Botanici nomine V.L. Komarovii Academiae Scientiarum URSS*, 1955, vol. 17, pp. 122–143. [Ильин М.М. Новые виды сем. Маревых из Центральной Азии. *Ботанические материалы Гербария Ботанического института им-*

- ни В.Л. Комарова Академии наук СССР, 1955, т. 17, pp. 122–143].
- Ijjin M.M. *Chenopodiaceae*. In: *Flora URSS*. Ed. M.I. Kotov, Kyiv: Ukr. RSR Acad. Sci. Publ., 1952, vol. 4, pp. 267–313, 650. [Ільїн М.М. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Флора Української РСР*. Ред. М.І. Котов, Київ: Вид-во АН УРСР, 1952, т. 4, с. 267–313; 650].
- IPNI. *The International Plant Names Index* (2017–onward). Published on the Internet: <http://www.ipni.org> (accessed 22 September 2017).
- Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C_4 -photosynthesis. *Int. J. Plant Sci.*, 2003, 164: 959–986.
- Kadereit G., Gotzek D., Jakobs S., Freitag H. Origin and age of Australian *Chenopodiaceae*. *Organisms Diversity & Evolution*, 2005, 5: 59–80, available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ode.2004.07.002>
- Kapralov M.V., Akhani H., Voznesenskaya E.V., Edwards G., Franceschi V., Roalson E.H. Phylogenetic relationships in the *Salicornioideae* / *Suaedoideae* / *Salsoloideae* s.l. (*Chenopodiaceae*) clade and a clarification of the phylogenetic position of *Bienertia* and *Alexandra* using multiple DNA sequence datasets. *Syst. Bot.*, 2006, 31: 571–585, available at: <https://doi.org/10.1043/06-01.1>
- Kühn U. (with additions by Bittrich V., Carolin R., Freitag H., Hedge I.C., Uotila P., Wilson P.G.). *Chenopodiaceae*. In: *The families and genera of vascular plants*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich, Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 1993, vol. 2, pp. 253–281.
- Kumar V., Spring J.F., Jha P., Lyon D.J., Burke I.C. Glyphosate-resistant Russian-thistle (*Salsola tragus*) identified in Montana and Washington. *Weed Technology*, 2017, 31(2): 238–251.
- Lojacono Pojero M. *Flora Sicula o Descrizione delle piante vascolare spontanee o indigenate in Sicilia*, Palermo: Tipografo-Litografia Salvatore Bizzarrilli, 1904, vol. 2(2), 428 p. + 20 tab.
- Lomonosova M.N. *Chenopodiaceae*. In: *Flora Sibiriae*. Eds I.M. Krasnoborov, L.I. Malyshev, Novosibirsk: Nauka, 1992, vol. 5, pp. 135–183. [Ломоносова М.Н. *Chenopodiaceae* / *Флора Сибири*. Ред. И.М. Красноборов, Л.И. Малышев, Новосибирск: Наука, 1992, т. 5, с. 135–183].
- Lomonosova M.N., Krasnikov A.A., Krasnikova S.A. Chromosome numbers of *Chenopodiaceae* family members of the Kazakhstan flora. *Bot. Zhurn.*, 2003, 88(2): 134–135. [Ломоносова М.Н., Красников А.А., Красникова С.А. Числа хромосом представителей семейства *Chenopodiaceae* флоры Казахстана. *Бот. журн.*, 2003, 88(2): 134–135].
- Mayorov S.P., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. *The alien flora of Moscow and Moscow Region*, Moscow: KMK Sci. Press, 2012, 412 pp. + 120 color tables. [Майоров С.П., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. *Адвентивная флора Москвы и Московской области*, М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012, 412 + 120 (цв.) с.].
- Michalková E., Letz D.R. *Salsola collina*, *S. kali* subsp. *ruthenica*, *S. soda*, *S. tragus*. *Taxon*, 2014, 63(6): 1390, E18–E20.
- Mosyakin S.L. Floristic finds in Kyiv Polissya (Ukrainian SSR). *Ukr. Bot. J.*, 1988, 45(4): 65–67. [Мосякін С.Л. Флористичні знахідки на Київському Поліссі (УРСР). *Укр. бот. журн.*, 1988, 45(4): 65–67].
- Mosyakin S.L. Preliminary list of recent additions to the alien flora of the Ukraine. *Ukr. Bot. J.* 1991, 48(4): 28–34.
- Mosyakin S.L. The genus *Cenchrus* L. (*Poaceae*) in Ukraine: a review of nomenclature, systematics and current distribution. *Ukr. Bot. J.*, 1995, 52(1): 120–126. [Мосякін С.Л. Рід *Cenchrus* L. (*Poaceae*) в Україні: огляд номенклатури, систематики та сучасного поширення. *Укр. бот. журн.*, 1995, 52(1): 120–126].
- Mosyakin S.L. A taxonomic synopsis of the genus *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) in North America. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1996, 83: 387–395, available at: <http://dx.doi.org/10.2307/2399867>
- Mosyakin S.L. *Salsola*. In: *Flora of North America north of Mexico*. Ed. by Flora of North America Editorial Committee, New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 2003, vol. 4, pp. 398–403.
- Mosyakin S.L. Notes on taxonomy and nomenclature of *Chenopodium acerifolium* and *C. betaceum* (*C. strictum* auct.) (*Chenopodiaceae*). *Phytotaxa*, 2017, 324(2): 139–154, available at: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.324.2.3>
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 1999, xxiii + 345 pp., available at: <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Mosyakin S.L., Freitag H., Rilke S. *Kali* versus *Salsola*: the instructive story of a questionable nomenclatural resurrection. *Israel J. Plant Sci.*, 2017, 64: 18–30, available at: <http://dx.doi.org/10.1080/07929978.2016.1256135>
- Mosyakin S.L., Rilke S., Freitag H. Proposal to conserve the name *Salsola* (*Chenopodiaceae* s. str.; *Amaranthaceae* sensu APG) with a conserved type. *Taxon*, 2014, 63: 1134–1135, available at: <https://doi.org/10.12705/635.15>
- Mosyakin S.L., Roalson E.H. New nomenclatural combinations in *Pyankovia* (*Chenopodiaceae*). *Phytotaxa*, 2017, 319(3): 263–270, available at: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.319.3.5>
- Oldham M.J., Gould J., Bowels J.M. Fetid Dogweed (*Dyssodia papposa*; *Asteraceae*) and Slender Russian Thistle (*Salsola collina*; *Amaranthaceae*), new to Alberta, Canada. *Can. Field-Naturalist*, 2011, 125: 366–369.
- Ostapko V.M., Boiko G.V., Mosyakin S.L. *Vascular plants of the Southeast of Ukraine*, Donetsk: Knowledge Publ., 2010, 247 pp. [Остапко В.М., Бойко А.В., Мосякін С.Л. *Сосудистые растения юго-востока Украины*, Донецк: Ноулидж, 2010, 247 с.].
- Pratov U. *Chenopodiaceae*. In: *Identification manual of plants of Central Asia. Critical checklist of the flora*. Eds O.N. Bondarenko, M.M. Nabiev, Tashkent: Fan, 1972, vol. 3, pp. 29–137. [Пратов У. *Chenopodiaceae* / *Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры*. Ред. О.Н. Бондаренко, М.М. Набиев, Ташкент: Фан, 1972, т. 3, с. 29–137].
- Pyankov V.I., Artyusheva E.G., Edwards G.E., Black C.C., Soltis P.S. Phylogenetic analysis of tribe *Salsoleae* (*Chenopodiaceae*) based on ribosomal ITS sequences: implications for the evolution of photosynthesis types. *Amer. J. Bot.*, 2001a, 88: 1189–1198.

- Pyankov V.I., Ziegler H., Kuz'min A., Edwards G. Origin and evolution of C₄ photosynthesis in the tribe *Salsoleae* (*Chenopodiaceae*) based on anatomical and biochemical types in leaves and cotyledons. *Plant Syst. Evol.*, 2001b, 230: 43–74.
- Rilke S. Revision der Sektion *Salsola* s.l. der Gattung *Salsola* (*Chenopodiaceae*). *Bibliotheca Botanica*, 1999, 149: 1–190.
- Ryan F.J., Ayres D.R. Molecular markers indicate two cryptic, genetically divergent populations of Russian thistle (*Salsola tragus*) in California. *Can. J. Bot.*, 2000, 78: 59–67, available at: <https://doi.org/10.1139/b99-160>
- Ryan F.J., Mosyakin S.L., Pitcairn M.J. Molecular comparisons of *Salsola tragus* from California and Ukraine. *Can. J. Bot.*, 2007, 85(2): 224–229, available at: <https://doi.org/10.1139/B07-005>
- Schanzer I.A., Kulakova Y.Y., Kochieva E.Z., Dyachenko E.A. Invasion of *Cenchrus longispinus* (Hack.) Fernald in East Europe: historical data and assessment of risk. *Skvortsovia*, 2017, 3(2): 87–88.
- Schmalhausen I.F. *Flora of Southwestern Russia, or Governorates of Kiev, Chernigov, Volhynia, Podolia, and Poltava, and adjacent territories*, Kiev: O.V. Kulzhenko Publ., 1886, xlviii + 783 pp. [Шмальгаузен И.Ф. *Флора Юго-Западной России, т.е. губерний: Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской и смежных местностей*, Киев: Тип. О.В. Кульженко, 1886, xlviii + 783 с.]
- Skripnik N.P. *Chenopodiaceae*. In: *Manual of vascular plants of Ukraine*. Ed. Yu.N. Prokudin, Kiev: Naukova Dumka, 1987, pp. 84–93. [Скрипник Н.П. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Ред. Ю.Н. Прокудин, Киев: Наук. думка, 1987, с. 84–93].
- Smith L., Hrusa G.F., Gaskin J.F. How many species of *Salsola* tumbleweeds (Russian thistle) occur in the Western USA? In: *Proceedings of the XIII International Symposium on Biological Control of Weeds, Waikoloa, Hawaii, USA, 11–16 September, 2011*. Hilo, USA: USDA Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Institute of Pacific Islands Forestry, 2013, p. 177.
- Sukhorukov A.P. *The carpology of the family Chenopodiaceae in relations to problems of phylogeny, systematics and diagnostics of its representatives*, Tula: Grif i K., 2014, 400 pp. [Сухоруков А.П. *Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей*, Тула: Гриф и К., 2014, 400 с.]
- Sukhorukov A.P., Akopian J.A. *A compendium of the Chenopodiaceae in the Caucasus*, Moscow: MAKS Press, 2013, 76 pp. [Сухоруков А.П., Акопян Ж.А. *Конспект семейства Chenopodiaceae Кавказа*, М.: МАКС Пресс, 2013, 76 с.]
- Thiers B. *Index Herbariorum*. A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. 2017–onward, available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (accessed 22 September 2017).
- Tzvelev N.N. Notes on *Chenopodiaceae* of Eastern Europe. *Ukr. Bot. J.*, 1993, 50(1): 78–85. [Цвелев Н.Н. Заметки о маревых Восточной Европы. *Укр. бот. журн.*, 1993, 50(1): 78–85].
- Tzvelev N.N. Tribe *Salsoleae*. In: *Flora Europae Orientalis*. Ed. N.N. Tzvelev, St. Petersburg: Mir i Semya-95, 1996, vol. 9, pp. 74–92. [Цвелев Н.Н. Триба *Salsoleae*. В кн.: *Флора Восточной Европы*. Ред. Н.Н. Цвелев, СПб: Мир и Семья-95, 1996, т. 9, с. 74–92].
- Tzvelev N.N. *Salsola*. In: *Conspectus florum Europae Orientalis*. Eds N.N. Tzvelev, D.V. Geltman, St. Petersburg: Moscow: KMK Sci. Press, 2012, vol. 1, pp. 297–299. [Цвелев Н.Н. *Salsola*. В кн.: *Конспект флоры Восточной Европы*. Ред. Н.Н. Цвелев, Д.В. Гельтман, СПб; М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012, т. 1, с. 297–299].
- Vidéki R. A *Cycloloma atriplicifolia* (Spreng.) J.M. Coulter és a *Salsola collina* Pallas eforodulása Magyarországon. *Flora Pannonica*, 2005, 3: 121–134.
- Voznesenskaya E.V., Koteyeva N.K., Akhani H., Roalson E.H., Edwards G.E. Structural and physiological analyses in *Salsoleae* (*Chenopodiaceae*) indicate multiple transitions among C₃, intermediate, and C₄ photosynthesis. *J. Experim. Bot.*, 2013, 64: 3583–3604, available at: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/ert191>
- Welles S.L., Ellstrand N.C. Rapid range expansion of a newly formed allopolyploid weed in the genus *Salsola*. *Amer. J. Bot.*, 2016a, 103(4): 663–667.
- Welles S.R., Ellstrand N.C. Genetic structure reveals a history of multiple independent origins followed by admixture in the allopolyploid weed *Salsola ryanii*. *Evol. Appl.*, 2016b, 9: 871–878.
- Wen Zh.-B., Zhang M.-L., Zhu G.-L., Sanderson S.C. Phylogeny of *Salsoleae* s.l. (*Chenopodiaceae*) based on DNA sequence data from ITS, *psbB-psbH*, and *rbcL*, with emphasis on taxa of northwestern China. *Plant Syst. Evol.*, 2010, 288: 25–42, available at: <http://dx.doi.org/10.1007/s00606-010-0310-5>
- Wen Z.B., Zhang M.L. Anatomical types of leaves and assimilating shoots and carbon ¹³C/¹²C isotope fractionation in Chinese representatives of *Salsoleae* s.l. (*Chenopodiaceae*). *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2011, 206(8): 720–730, available at: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.11.015>
- Wilson K.L. Report of the General Committee: 20. *Taxon*, 2017, 66: 981, available at: <https://doi.org/10.12705/664.15>
- Wilson P.G. *Chenopodiaceae*. In: *Flora of Australia*. Ed. A.S. George, Canberra: Austral. Government Publ. Service, 1984, vol. 4, pp. 81–317.
- Yena A.V. *Spontaneous flora of the Crimean Peninsula*, Simferopol: N. Orianda Publ., 2012, 232 pp. [Ена А.В. *Природная флора Крымского полуострова*, Симферополь: Н. Орианда, 2012, 232 с.]
- Zakharyeva O.I. Chromosome numbers of some flowering plants from the Caucasus and Middle Asia. *Bot. Zhurn.*, 1985, 70(12): 1699–1701. [Захарьева О.И. Числа хромосом некоторых цветковых растений Кавказа и Средней Азии. *Бот. журн.*, 1985, 70(12): 1699–1701].
- Zhu G.L., Mosyakin S.L., Clemants S.E. *Chenopodiaceae*. In: *Flora of China*. Eds Z.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong; Beijing: Sci. Press & St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, 2003, vol. 5, pp. 351–414.

Recommended for publication by Submitted 02.10.2017
D.V. Dubyna

Мосякін С.Л. Перша знахідка *Salsola paulsenii* (*Chenopodiaceae*) в Україні та номенклатурно-таксономічні коментарі щодо споріднених таксонів. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 409–420.

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

Адвентивний вид *Salsola paulsenii* (*Chenopodiaceae*) наведений для території м. Києва: декілька рослин були знайдені у вересні 2017 р. на піщаному ґрунті на рудеральній ділянці у північно-західній частині Оболоні, вздовж залізничних колій неподалік зернового елеватора та виробничих об'єктів ПрАТ "Оболонь". Наведені відомості про морфологічні особливості та поширення *S. paulsenii* та деяких споріднених видів. Якщо цей вид закріпиться в Україні, то він може стати інвазійним бур'яном. Розглянуті недавні зміни у систематиці та номенклатурі представників роду *Salsola sensu lato*. Надана номенклатурна інформація щодо видів флори України, які раніше наводилися у складі *Salsola sensu lato*, а тепер вміщені до родів *Salsola sensu stricto* (incl. *Kali*), *Soda*, *Caroxylon*, *Climacoptera* та *Pyankovia*.

Ключові слова: *Salsola*, *Chenopodiaceae*, *Salsoloideae*, номенклатура, систематика, флористична знахідка, адвентивний вид

Мосякин С.Л. Первая находка *Salsola paulsenii* (*Chenopodiaceae*) в Украине и номенклатурно-таксономические комментарии о родственных таксонах. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 409–420.

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

Адвентивный вид *Salsola paulsenii* (*Chenopodiaceae*) приведен для территории г. Киева: несколько растений были обнаружены в сентябре 2017 г. на песчаной почве на рудеральном участке в северо-западной части Оболони, вдоль железнодорожных путей поблизости зернового элеватора и производственных объектов ЧАО "Оболонь". Приведены сведения о морфологических особенностях и распространении *S. paulsenii* и некоторых родственных видов. Если этот вид закрепится в Украине, то он может стать инвазивным сорняком. Рассмотрены недавние изменения в систематике и номенклатуре представителей рода *Salsola sensu lato*. Предоставлена номенклатурная информация о видах флоры Украины, которые ранее приводились в составе *Salsola sensu lato*, а теперь перемещены в роды *Salsola sensu stricto* (incl. *Kali*), *Soda*, *Caroxylon*, *Climacoptera* и *Pyankovia*.

Ключевые слова: *Salsola*, *Chenopodiaceae*, *Salsoloideae*, номенклатура, систематика, флористическая находка, адвентивный вид

Систематична структура ценофлор класів піонерної рослинності України

Дмитро В. ДУБИНА, Тарас В. ДВОРЕЦЬКИЙ, Світлана М. ЄМЕЛЬЯНОВА, Тетяна П. ДЗЮБА, Павло А. ТИМОШЕНКО

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

Dubyna D.V., Dvoretzkiy T.V., Iemelianova S.M., Dziuba T.P., Tymoshenko P.A. **Taxonomic structure of coenofloras of the classes of pioneer vegetation of Ukraine.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 421–430.

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

Abstract. Taxonomic structure of the flora of newly formed habitats (represented by 1690 species of 584 genera from 104 families) and coenofloras of the classes of pioneer vegetation of Ukraine (844 species of 338 genera from 80 families) was analyzed. It has been found that similarity of both groups according to Jaccard index is 0.28. The majority of species of the flora of newly formed habitats and coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine belong to *Magnoliophyta*. Vascular spore and gymnosperm plants in both groups are less significant. Ten leading families (*Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae*, *Scrophulariaceae* and *Polygonaceae*) include 63.2% of species in newly formed habitats and 66.3% in pioneer plant communities. The family spectra of the pioneer vegetation classes were analyzed. The floristic proportions were established, which indicate that both floras are historically young and represent physical and geographical peculiarities of the environmental conditions as well as high fluctuation activity of ecological processes. The aboriginal fraction was studied; it contains 560 species of 252 genera from 70 families. Similarity of the species composition of the newly formed habitats, coenofloras of the classes of pioneer vegetation and their aboriginal fractions has been analyzed according to Jaccard index.

Keywords: flora, coenoflora, systematic structure, pioneer vegetation, Ukraine

Вступ

Піонерна рослинність — це своєрідний та унікальний тип організації рослинного покриву, що виконує важливу біологічну, екологічну, регуляторну, рекреаційну та багато інших функцій, виступає первинним продуцентом органічної речовини і є стабілізуючим початком та важливим фактором для розвитку угруповань. Екотопи, на яких вона формується, є рефугіумами для багатьох видів рослин і тварин, каналами розселення їхнього генетичного матеріалу, а також місцем первинного занесення та розповсюдження адвентивних видів. У зв'язку із підвищеною флуктуаційною активністю та високою інтенсивністю екологічних процесів новоутворені екотопи мають специфічний флористичний і ценотичний склад, а також особливі механізми стійкості.

Одним із важливих аспектів вивчення піонерної рослинності є порівняльний аналіз ценофлор, переважно їхніх систематичних структур. Загальна

кількість та склад провідних родин, родів, а також співвідношення видів у цих таксонах дають можливість характеризувати флористичний склад кількісно та якісно, робити висновки щодо їхнього багатства й різноманітності, проводити ранжування в системі собі подібних. На відміну від інших показників флористичного аналізу, на систематичні спектри різних ієрархічних рівнів меншою мірою впливають різниця площ виявлення, абсолютні кількісні показники видового складу та неповнота його інвентаризації. Крім того, певна хронологічна консервативність систематичної структури, зокрема щодо впливу факторів навколишнього середовища, перетворюють її на вагомий діагностичну та стійку біологічну ознаку для з'ясування питань флорогенезу, зокрема виявлення історичних зв'язків.

Піонерна рослинність як об'єкт спеціального дослідження в Україні, на відміну від країн Західної та Центральної Європи, тривалий час залишалася поза увагою науковців. Фітоценози новоутворених екотопів розглядалися вітчизняними геобот-

© Д.В. ДУБИНА, Т.В. ДВОРЕЦЬКИЙ, С.М. ЄМЕЛЬЯНОВА, Т.П. ДЗЮБА, П.А. ТИМОШЕНКО, 2017

таніками зазвичай у комплексі з іншими типами організації рослинності й здебільшого в синтаксономічному аспекті. Насамперед, такі дослідження були спрямовані на проведення інвентаризації наявного фітоценорізноманіття. Опубліковано ряд узагальнюючих робіт, в яких на основі критичних ревізій було встановлено синтаксономічний склад та з'ясовано еколого-ценотичні особливості угруповань окремих класів рослинності (Dubyna et al., 2007, 2012, 2014, 2015; Kuzemko, 2009). Натомість досліджень із встановлення систематичної структури флори піонерних фітоценозів України досі не було проведено. Водночас такі дані, крім розв'язання багатьох науково-теоретичних питань, є необхідними для уточнення обсягів та спорідненості синтаксонів піонерної рослинності, зокрема критичних. Велике значення має також з'ясування місця ценофлор виділених синтаксонів в обсязі класів у флорі новоутворених екотопів України в цілому, а також ролі аборигенних видів у їхньому формуванні. Це, в свою чергу, дозволить оцінити ступінь і характер ценотичних зв'язків, їхніх тенденцій, що сприятиме більш глибокому пізнанню даного типу організації рослинності – молодому за місцем і давньому за історією формування.

Метою роботи є виявлення видового складу та встановлення систематичної структури ценофлор (типологічних флор) класів піонерної рослинності.

Матеріали та методи

Об'єктами дослідження є ценофлори класів *Ammophiletea* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946, *Bidentetea* Tx. et al. ex von Rochow 1951, *Cakiletea maritimae* Tx. et Preising in Tx. ex Br.-Bl. et Tx. 1952, *Crithmo-Staticetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952, *Crypsitea aculeatae* Vicherek 1973, *Festucetea vaginatae* Soó ex Vicherek 1972, *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952, *Koelerio-Coryneporetea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941 та *Therosalicornietea* Tx. in Tx. et Oberd. 1958, а також флора новоутворених екотопів України. Для виявлення специфіки та діапазону мінливості екологічних умов проведено порівняння систематичних спектрів ценофлор класів піонерної рослинності та флори новоутворених екотопів України. Останні розглядаються як місцезростання, що утворилися внаслідок алювіальних та еолових процесів, а також під впливом згінно-нагінних явищ.

Основним матеріалом для розроблення класифікації піонерної рослинності України були оригі-

нальні описи, виконані авторами протягом 1984–2015 рр., а також геоботанічні матеріали із численних публікацій, наведені в інших роботах (Dubyna et al., 2016).

Систематична структура ценофлор досліджувалася за підходами, запропонованими О.І. Толмачовим (Tolmachev, 1974). Прийнято монотиповий стандарт виду. Номенклатура таксонів подана переважно відповідно до таксономічного видання "Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist" (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

У роботі використано геоботанічні описи, проведени в місцезростаннях піонерної рослинності. Аналіз подібності флори здійснювали за допомогою коефіцієнтів Жаккара та кластерного аналізу (Vasilevich, 1969; Shmidt, 1980), розрахунки – з використанням статистичної програми R версії 3.3.1, бібліотек CA (Greenacre et al., 2016), та FACTOEXTRA (Kassambara, Mundt, 2017).

Результати та обговорення

За даними польових досліджень авторів, літературними і гербарними матеріалами встановлено, що флора новоутворених екотопів України (зі сформованою і не сформованою рослинністю) нараховує 1690 видів судинних рослин, які належать до 104 родин і 584 родів. У її структурі половина таксономічного складу виявлена у ценофлорах класів піонерної рослинності, які у сукупності представлені 844 видами, що репрезентують 80 родин і 338 родів. Подібність обох груп за коефіцієнтом Жаккара загалом невисока і складає лише 0,28.

Переважна більшість видів флори новоутворених екотопів та ценофлор класів піонерної рослинності України належить до відділу *Magnoliophyta* – 1678 (99,28% загальної кількості) та 837 видів (99,20%) відповідно (табл. 1). На *Liliopsida* у двох проаналізованих групах припадає 263 види (15,56%) – новоутворені екотопи та 166 видів (19,70%) – ценофлори класів; на *Magnoliopsida* – 1415 видів (83,72%) і 671 (79,50%) відповідно. Співвідношення між цими класами становить 1,0:5,4 у флорі новоутворених екотопів та 1:4 у ценофлорах класів піонерної рослинності, що перевищує значення цього ж показника для флор Середньої Європи (1,0:2,9–3,4) (Tolmachev, 1974) і відповідає флорам, які пов'язані із Давнім Середземномор'ям (1,0:4,0–4,5) (Didukh, 1992). Судинні спорові та голонасінні у проаналізованих групах загалом відіграють незначну роль.

Таблиця 1. Кількісний розподіл таксономічних одиниць флори новоутворених екоотопів та ценофлор класів піонерної рослинності України

Table 1. Quantitative distribution of high-tank taxa (divisions and classes) of the flora of newly formed habitats and coenofloras of the classes of pioneer vegetation of Ukraine

Таксон	Кількість/відсоток загальної кількості					
	родин		родів		видів	
	НЕУ*	ЦФ	НЕУ	ЦФ	НЕУ	ЦФ
<i>Equisetophyta</i>	1/0,96	1/1,25	1/0,20	1/0,30	8/0,50	5/0,60
<i>Polypodiophyta</i>	2/1,92	—	2/0,40	—	2/0,10	—
<i>Pinophyta</i>	1/0,96	2/1,50	1/0,20	2/0,60	1/0,06	2/0,20
<i>Lycopodiophyta</i>	1/0,96	—	1/0,20	—	1/0,06	—
<i>Magnoliophyta:</i>	99/95,20	77/96,25	579/99	335/99,10	1678/99,28	837/99,2
<i>Magnoliopsida</i>	86/82,70	64/80	483/83	270/79,90	1415/83,72	671/79,5
<i>Liliopsida</i>	13/12,50	13/16,25	96/16	65/19,20	263/15,56	166/19,7
Усього	104/100	80/100	584/100	338/100	1690/100	844/100

* НЕУ – флора новоутворених екоотопів України, ЦФ – ценофлори класів піонерної рослинності України.

Десять провідних родин флори новоутворених екоотопів України об'єднують 1069 видів (63,2% їхньої загальної кількості). Відповідний показник для ценофлор класів піонерної рослинності дещо вищий – 560 видів (66,3%). На перші три родини у двох групах припадає 534 види (31,5%) та 308 видів (36,4%) відповідно, що вище, ніж для України в цілому (Zaverukha, 1985).

З аналізу родинних спектрів флор видно певні відмінності, які відображають важливі ботаніко-географічні та екологічні і, звичайно, ценотичні особливості піонерної рослинності (рис. 1). Перше місце серед провідних у досліджених групах займає родина *Asteraceae*, що характерно для Голарктики в цілому. У флорі новоутворених екоотопів вона нараховує 237 видів (14% їхньої загальної кількості), у ценофлорах класів піонерної рослинності – 144 (17%). Коефіцієнт подібності між видовим складом родини в обох групах складає 0,37. Питома вага *Asteraceae* значно збільшується в ценозах класів *Ammophiletea* (19,5%), *Festucetea vaginatae* (19,9%), *Crypsitea aculeatae* (20%) та *Crithmo-Staticetea* (20%) (табл. 2).

Друге місце родини *Poaceae* пов'язане в першу чергу із високою екологічною пластичністю та евритопністю її представників. У флорі новоутворених екоотопів України родина нараховує 161 вид (9,5% їхньої загальної кількості), у ценофлорах класів піонерної рослинності – 103 (12,2%). Коефіцієнт подібності між видовим складом родини проаналізованих груп складає 0,38. Частка *Poaceae* в таксономічних спектрах окремих класів змінюється від 12,7% (*Bidentetea*) на перезволожених еко-

топах до 35% (*Crypsitea aculeatae*) за умов змінного засолення субстрату.

Особливості екоотопів, частина яких формується в умовах згінно-нагінних явищ (прибережні ландшафти), алювіальних і еолових процесів, зумовлюють високе таксономічне положення *Brassicaceae*. Багато представників родини є ефемерами, що зростають у різко змінних екологічних умовах, або ж є синантропними видами, які за послабленої конкуренції через відсутність сформованого рослинного покриву, активно поширюються. У флорі новоутворених екоотопів *Brassicaceae* займає третє місце і загалом репрезентована 136 видами (8%). Натомість у ценофлорах класів піонерної рослинності України родина займає четверте місце і налічує 54 види (6,4%). Значення коефіцієнта Жаккара становить 0,3. Найбільше представників *Brassicaceae* відмічено в угрупованнях *Ammophiletea* (11,4%) та *Cakiletea maritimaе* (10,2%).

Четверте місце у флорі новоутворених екоотопів належить *Fabaceae*, яка нараховує 100 (5,9%) видів. У ценофлорах класів піонерної рослинності України її таксономічний ранг відповідає п'ятому місцю (42 види, або 5%). Коефіцієнт подібності видового складу родини для аналізованих груп є найнижчим – 0,19. Багато її представників є синантропними видами, які хоч і поширюються в межах новоутворених екоотопів, але через екстремальні умови місцезростань їхня участь у формуванні ценозів невисока. Найчастіше види з *Fabaceae* зростають у ценозах *Ammophiletea* (5,7%), *Festucetea vaginatae* (5,6%) та *Crithmo-Staticetea* (5,7%).

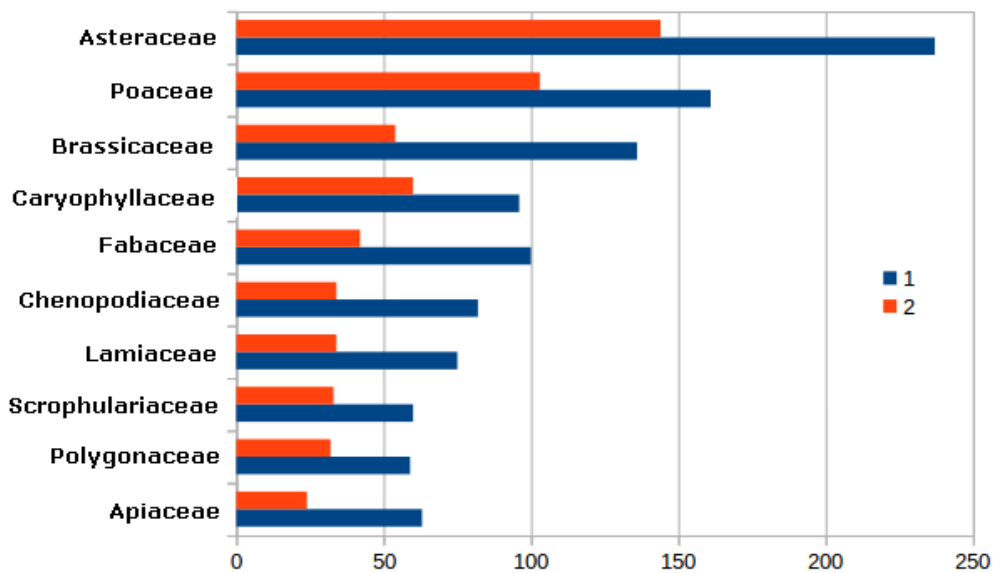


Рис. 1. Спектр провідних родин флори новоутворених екоотпів (1) і ценофлор класів піонерної рослинності (2) України

Fig. 1. Spectrum of the leading families of the flora of newly formed habitats (1) and coenofloras of the classes of pioneer vegetation (2) of Ukraine

Таблиця 2. Розподіл родин у флорах за класами піонерної рослинності України

Table 2. Distribution of families among floras of classes of pioneer vegetation of Ukraine

Родина	Клас									
	АММ*	BID	САК	CRI	CRY	FEV	ISO	COR	THE	
<i>Asteraceae</i>	24 19,5%	28 16,2%	8 13,6%	14 20%	4 20%	82 19,9%	29 15,6%	37 17,9%	12 12,6%	
<i>Poaceae</i>	18 14,6%	22 12,7%	14 23,7%	12 17,1%	7 35%	55 13,3%	25 13,4%	30 14,5%	19 20%	
<i>Caryophyllaceae</i>	6 4,9%	3 1,7%	4 6,8%	3 4,3%	—	34 8,3%	7 3,8%	29 14,4%	6 6,3%	
<i>Brassicaceae</i>	14 11,4%	9 5,2%	6 10,2%	5 7,1%	—	36 8,7%	5 2,7%	6 2,9%	8 8,4%	
<i>Fabaceae</i>	7 5,7%	4 2,3%	3 5,1%	4 5,7%	—	23 5,6%	8 4,3%	11 5,3%	2 2,1%	
<i>Chenopodiaceae</i>	9 7,3%	4 2,3%	8 13,6%	4 5,7%	1 5,0%	13 3,2%	4 2,2%	1 0,5%	24 25,3%	
<i>Lamiaceae</i>	3 2,4%	11 6,4%	—	1 1,4%	—	17 4,1%	8 4,3%	7 3,4%	—	
<i>Scrophulariaceae</i>	2 1,6%	7 4,0%	1 1,7%	—	—	17 4,1%	6 3,2%	12 5,8%	1 1,1%	
<i>Polygonaceae</i>	4 3,3%	13 7,5%	2 3,4%	—	2 10,0%	9 2,2%	15 8,1%	7 3,4%	2 2,1%	
<i>Apiaceae</i>	7 5,7%	6 3,5%	3 5,1%	5 7,1%	—	11 2,7%	3 1,6%	2 1%	1 1,1%	

* Тут і в табл. 3, 4 та на дендрограмах для позначення класів використано мнемокоди, запропоновані Л. Муциною зі співавторами (Mucina et al., 2016): АММ — *Ammophiletea*, BID — *Bidentetea*, САК — *Cakiletea maritimaе*, CRI — *Crithmo-Staticetea*, CRY — *Crypsietea aculeatae*, FEV — *Festucetea vaginatae*, ISO — *Isoëto-Nanojuncetea*, COR — *Koelerio-Coryneporetea canescentis*, THE — *Therosalicornieteа*. Відсотки вказують на частку видів родини у систематичному спектрі класу.

Родина *Caryophyllaceae*, яка є характерною для Південної Європи та Середземномор'я, у флористичному спектрі новоутворених екоотопів займає п'яте місце і має 96 видів (5,7%). Натомість у ценофлорах класів піонерної рослинності України вона репрезентована 61 видом (7,2%) і входить до провідних, займаючи третє місце. Коефіцієнт подібності Жаккара дорівнює 0,23. Найчастіше представники *Caryophyllaceae* виявлені в угрупованнях класу *Koelerio-Corynephoretea canescentis* (14%).

Шосте й сьоме місця відповідно *Chenopodiaceae* та *Lamiaceae* у флорі новоутворених екоотопів та ценофлорах класів піонерної рослинності України пояснюється значною диференціацією екологічних умов. У першій групі родини представлені 82 видами (4,9%) та 75 (4,4%) відповідно. У другій – нараховують по 34 види (4%). Коефіцієнти подібності для обох родин мають середні показники, для *Chenopodiaceae* – 0,33, для *Lamiaceae* – 0,31. Найбільше *Chenopodiaceae* репрезентована у засоленних місцезростаннях. У ценозах *Therosalicornietea* (25,3%) родина очолює систематичний спектр. Представники *Lamiaceae* беруть участь у формуванні не всіх піонерних угруповань. Найбільша частка видів родини притаманна класу *Bidentetea* (6,4%). В інших ценозах вони трапляються рідко.

Восьме місце у спектрі флори новоутворених екоотопів належить *Apiaceae*, яка нараховує 63 види (3,7% їхньої загальної кількості). Натомість у класах, що репрезентують піонерну рослинність України, де частка її представників досягає 2,8% (24 види), родина є останньою серед провідних. Коефіцієнт видової подібності в аналізованих групах невисокий (0,21).

Родина *Scrophulariaceae* (у традиційному розумінні) у флорі новоутворених екоотопів та ценофлорах класів піонерної рослинності України займає дев'яте та восьме місця відповідно. У першій групі частка *Scrophulariaceae* складає 3,6% (60 видів), у другій – 3,9% (33 види). Коефіцієнт подібності Жаккара дорівнює 0,31. Загалом представники родини відіграють незначну роль у формуванні рослинних угруповань. Їхня питома вага дещо збільшується у псамофітних (*Koelerio-Corynephoretea canescentis* – 5,8%) і є найнижчою у приморських засоленних (*Therosalicornietea* – 1,1%) фітоценозах.

На десятому місці у флорі новоутворених екоотопів знаходиться родина *Polygonaceae*. Вона представлена 59 видами (3,5%). У ценофлорах проаналізованих класів родина дев'ята і налічує 31 вид

(3,7%). Коефіцієнт видової подібності дорівнює 0,34. Відносно високе систематичне положення родини зумовлене різноманіттям перезволожених алювіальних екоотопів. В угрупованнях, зокрема *Bidentetea* (7,5%), *Isoëto-Nanojuncetea* (8,1%) та *Crypsietea aculeatae* (10%), представники родини мають найбільшу питому вагу.

Решта родин у розглянутих групах характеризуються значно меншою кількістю видів і складають відповідно 36,7% і 33,6% їхньої загальної кількості.

У ценофлорах окремих класів піонерної рослинності України наведені родини також є переважаючими, але їхній розподіл дещо відмінний (табл. 2). При аналізі родинних спектрів ценофлор, зокрема на рівні першої тріади, яка при порівнянні є найбільш показовою (Shmidt, 1980; Khokhryakov, 2000), встановлено, що розташування трьох провідних родин у класах *Ammophiletea*, *Cakiletea maritimae* та *Festucetea vaginatae* повністю співпадає з їхнім розподілом у спектрі флори новоутворених екоотопів України. Натомість перша тріада ценофлор класів піонерної рослинності повторюється у *Koelerio-Corynephoretea canescentis*. У ценофлорах інших класів рослинності до трьох провідних (крім *Asteraceae* та *Poaceae*) у *Bidentetea*, *Isoëto-Nanojuncetea* і *Crypsietea aculeatae* належить родина *Polygonaceae*, а у *Crithmo-Staticetea* і *Therosalicornietea* – *Chenopodiaceae*.

У цілому спектр провідних родин ценофлор класів піонерної рослинності України, завдяки високому таксономічному положенню *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Scrophulariaceae*, *Chenopodiaceae* та *Apiaceae*, свідчить про її піонерний характер, тобто пониження ценотичної конкуренції сприяє заселенню видів із південних флористичних центрів.

Флора новоутворених екоотопів України відзначається поліморфізмом. Так, 50 родин (або 48% загальної кількості) мають у своєму складі по 5 і більше видів. Для розглянутих класів піонерної рослинності цей показник менший – 30 родин (39,7%). Співвідношення між родинами, родами й видами флори новоутворених екоотопів складає 1,0:5,6:16,3, ценофлор класів піонерної рослинності – 1,0:4,3:10,7. Як і у випадку з розподілом за кількістю видів у родинах, флористичні пропорції в окремих класах також суттєво відрізняються. Найбільш наближеною до загальних виявилася пропорція у *Festucetea vaginatae* – 1,0:3,5:7,6. У *Koelerio-Corynephoretea canescentis* вона складає 1,0:3,0:4,9; *Therosalicornietea* – 1,0:2,9:4,8; *Ammophiletea* – 1,0:2,9:4,2; *Bidentetea* – 1,0:2,9:4,1; *Isoëto-Nanojuncetea* – 1,0:2,5:4,4; *Cakiletea maritimae* –

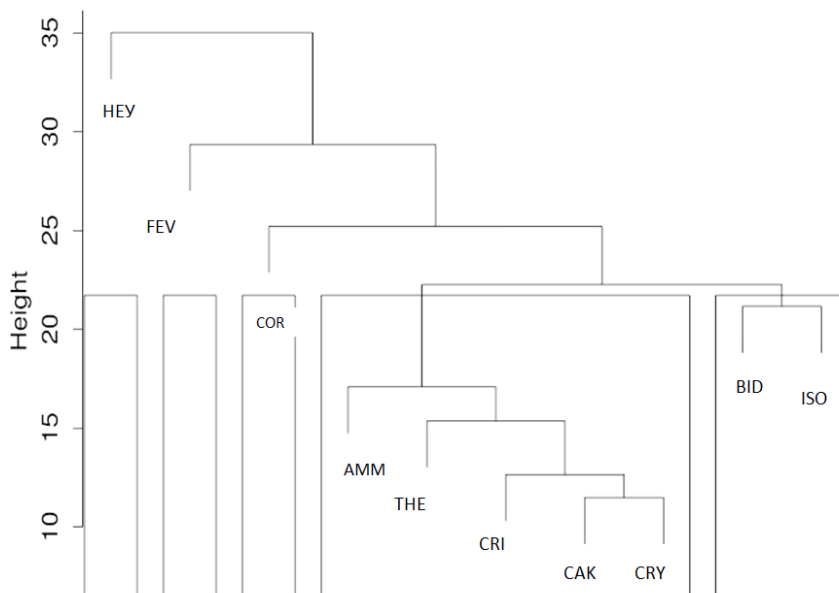


Рис. 2. Дендродіаграма подібності флор новоутворених екоотопів і ценофлор класів піонерної рослинності України за видовим складом

Fig. 2. Similarity dendrogram of the floras of newly formed habitats and coenofloras of the classes of pioneer vegetation of Ukraine according to species composition

1,0:2,4:3,1, *Crithmo-Staticetea* – 1,0:2,3:2,9, *Crypsietea aculeatae* – 1,1,8:2,0. Такі значення відображають своєрідність фізико-географічного середовища, зокрема високу флуктуаційну активність екологічних процесів.

У всіх класах піонерної рослинності України трапляються лише 13 спільних (1,5% загальної кількості) видів (*Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl., *Artemisia santonica* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Cichorium intybus* L., *Cynanchum acutum* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Melilotus albus* Medik., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Plantago*

lanceolata L., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Xanthium albinum* (Widder) H. Scholz). У половини з них трапляються 32 види (3,8%), 271 вид (32,1%) зафіксовано у 2–3 класах. Група видів, яка представлена лише в угрупованнях одного синтаксону найвищого рангу, є найчисельнішою і нараховує 527 видів (62,4%). Найбільша їхня кількість виявлена у *Festucetea vaginatae* (202 види або 49% їхньої загальної кількості у класі).

Спільність видового складу класів піонерної рослинності визначається шляхами їхнього розвитку при різкій зміні екологічних умов, що загалом характерно для даного типу організації. За аналізом дендродіаграми подібності виявлено п'ять груп кластерів (рис. 2). Перший сформований флорою новоутворених екоотопів України, він підтверджує слабку схожість двох розглянутих груп і обґрунтовується ще й низьким значенням коефіцієнта Жаккара при відповідному порівнянні (табл. 3).

Другий і третій кластер формує флора псамофітних екоотопів, зайнятих угрупованнями *Festucetea vaginatae* та *Koelerio-Corynephoretea canescentis*. Отанні відзначаються найрізноманітнішим видовим складом серед усіх розглянутих класів і, як і перший кластер, характеризуються невисокими значеннями коефіцієнта подібності (табл. 3). Четвертий кластер об'єднує ценофлори угруповань, які формуються в межах екоотопів морських узбереж (*Ammophiletea*, *Cakiletea maritimaе*, *Crithmo-*

Таблиця 3. Коефіцієнти Жаккара для флори новоутворених екоотопів і ценофлор класів піонерної рослинності України

Table 3. Jaccard indices of the flora of newly formed habitats and coenofloras of the classes of pioneer vegetation of Ukraine

Мнемо-коди	HEU	AMM	BID	CAK	CRI	CRY	FEV	ISO	COR
AMM	0,11	/	/	/	/	/	/	/	/
BID	0,16	0,09	/	/	/	/	/	/	/
CAK	0,06	0,44	0,06	/	/	/	/	/	/
CRI	0,05	0,32	0,04	0,39	/	/	/	/	/
CRY	0,02	0,08	0,02	0,15	0,11	/	/	/	/
FEV	0,27	0,34	0,10	0,17	0,17	0,03	/	/	/
ISO	0,16	0,11	0,39	0,05	0,04	0,05	0,12	/	/
COR	0,12	0,12	0,13	0,04	0,06	0	0,28	0,14	/
THE	0,08	0,25	0,05	0,25	0,23	0,17	0,15	0,06	0,05

Таблиця 4. Розподіл десяти провідних родин аборигенної фракції по класах піонерної рослинності України
Table 4. Distribution of leading families of the aboriginal fraction among classes of pioneer vegetation of Ukraine

Родина	Клас								
	АММ	BID	САК	CRI	CRY	FEV	ISO	COR	THE
<i>Asteraceae</i>	13 17,8%	7 7,8%	5 16,7%	5 11,6%	3 18,8%	56 20,6%	7 6,7%	27 18,4%	7 9,7%
<i>Poaceae</i>	15 20,5%	17 18,3%	10 33,3%	9 20,9%	7 43,8%	44 16,2%	15 14,3%	26 17,7%	14 19,4%
<i>Caryophyllaceae</i>	4 5,5%	—	3 10,0%	—	—	29 10,7%	1 1,0%	19 12,9%	6 8,0%
<i>Brassicaceae</i>	6 8,2%	6 6,7%	2 6,7%	3 7,0%	—	14 5,1%	4 3,8%	3 8,2%	3 4,2%
<i>Fabaceae</i>	1 1,4%	—	—	3 7,0%	—	12 4,4%	4 3,8%	5 3,4%	1 1,4%
<i>Cyperaceae</i>	1 1,4%	5 5,6%	1 3,3%	—	1 6,3%	4 1,5%	14 13,3%	4 2,7%	2 2,8%
<i>Chenopodiaceae</i>	6 8,2%	—	2 6,7%	3 7%	1 6,3%	6 2,2%	—	1 0,7%	19 26,4%
<i>Scrophulariaceae</i>	2 2,7%	4 4,4%	1 3,3%	—	—	12 4,4%	5 4,8%	5 3,4%	1 1,4%
<i>Polygonaceae</i>	2 2,7%	6 6,7%	1 3,3%	—	—	7 2,6%	9 8,6%	5 3,4%	2 2,8%
<i>Lamiaceae</i>	2 2,7%	2 2,2%	—	—	—	11 4,0%	3 2,9%	6 4,1%	—

Staticetea) та засолених приморських і континентальних ділянок (*Therosalicornietea*, *Crypsietea aculeatae*). У цьому кластері виділяються дві підгрупи (рис. 2). Перша представлена флорою екотопів морських узбереж і характеризується найбільшим значенням коефіцієнта подібності (табл. 3). Друга – репрезентує флору засолених екотопів, із дещо нижчими значеннями коефіцієнта Жаккара (табл. 3). П'ятий кластер формує флора ценозів узбереж континентальних водойм, зокрема *Bidentetea* та *Isoëto-Nanojuncetea*. Коефіцієнт Жаккара для цих класів найвищий – 0,39.

Для оцінки аборигенного ядра ценофлор класів піонерної рослинності України проведено дослідження їхніх відповідних фракцій, які нараховують 560 видів з 252 родів та 70 родин. За аналізом десяти провідних родин, на першому місці родина *Asteraceae*, яка нараховує 87 видів (15,5% їхньої загальної чисельності) в аборигенній фракції ценофлор класів піонерної рослинності. На другому – *Poaceae* з 83 видами (14,8%). Першу тріаду родин завершує *Caryophyllaceae*, яка представлена 46 видами (8,2%). Четверте та п'яте місця в аборигенній фракції ценофлор класів піонерної рослинності України займають типові для аридних територій родини *Brassicaceae* (26 види, 4,6%) та *Fabaceae* (23/4,1%) відповідно. На шостому місці родина *Cyperaceae* (22/3,9%). Сьоме та

восьме місця відповідно займають *Chenopodiaceae* і *Scrophulariaceae* (по 21/3,7%). Дев'яте – *Polygonaceae* (19 видів, 3,4%). Завершує десятку провідних родин *Lamiaceae* – 17 видів (3%).

На відміну від загального розподілу провідних родин ценофлор класів піонерної рослинності України, в аборигенній фракції більш високі позиції займають *Cyperaceae*, *Scrophulariaceae* і *Polygonaceae*, представлені в основному багаторічниками. Нижчі таксономічні ранги мають *Lamiaceae* і *Chenopodiaceae*, серед яких багато адвентивних видів.

У ценофлорах окремих класів піонерної рослинності наведені родини також є провідними (табл. 4). Так, у більшості вищих синтаксонів перша тріада відповідає загальному розподілу. Значно відрізняється вона у систематичному спектрі ценофлори класу *Isoëto-Nanojuncetea*, у якій провідні позиції займають родини *Cyperaceae* і *Polygonaceae*.

Аналіз подібності аборигенних фракцій ценофлор класів піонерної рослинності України за коефіцієнтами Жаккара (табл. 5) виявив їхній розподіл між п'ятьма дендритами, які відповідають окремим кластерам або їхнім групам (рис. 3).

Перші два кластери, як і у відповідній дендрограмі за загальним видовим складом, формують аборигенні фракції ценофлор угруповань алювіальних пісків і піщаних степів (рис. 3). Розпо-

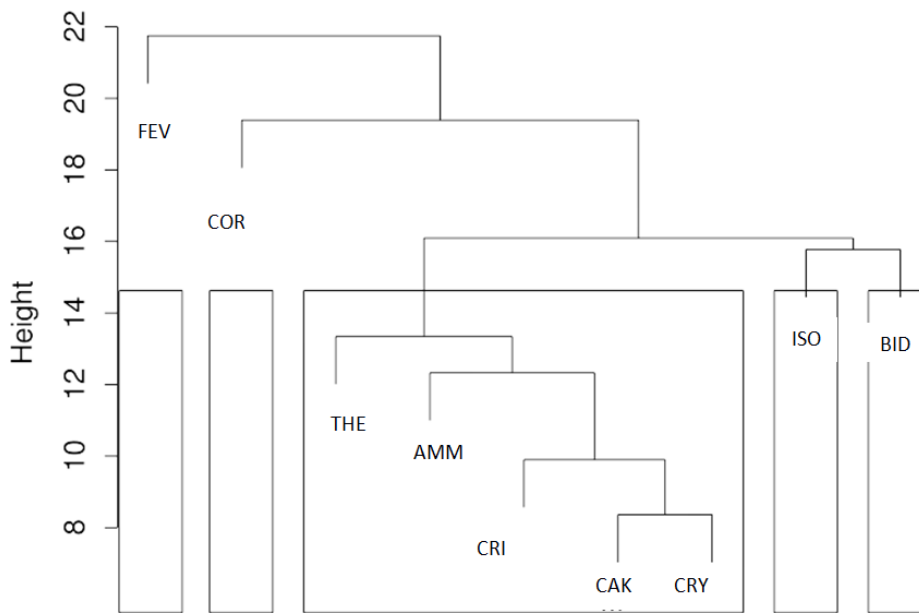


Рис. 3. Дендрограма подібності аборигенної фракції ценофлор класів піонерної рослинності України за видовим складом

Fig. 3. Similarity dendrogram of the aboriginal fraction of coenofloras of the classes of pioneer vegetation of Ukraine according to species composition

діл типологічних флор *Koelerio-Corynephoretea canescentis* та *Festucetea vaginatae* між різними дендритами ще раз підтверджує флористичну відокремленість та екологічну самостійність названих класів. Аборигенні фракції ценофлор угруповань приморських і континентальних засоленних територій (*Crypsieteae aculeatae*, *Therosalicornieteae*), а також екотопів морських узбереж (*Ammophiletea*, *Cakiletea maritima*, *Crithmo-Staticeteae*) мають найвищі значення коефіцієнта Жаккара, є найбільш подібними за видовим складом і об'єднані в окрему групу кластерів, що слабо диференційовані між собою. Четвертий і п'ятий дендрити формують аборигенні фракції типологічних флор класів *Bidentetea* та

Isoëto-Nanojuncetea, які у порівнянні із загальним розподілом утворюють самостійні кластери.

Висновки

Флора новоутворених екотопів України нараховує 1690 видів судинних рослин, що належать до 104 родин і 584 родів. Ценофлори класів піонерної рослинності України загалом включають 844 види із 80 родин і 338 родів. До десяти провідних родин в обох групах відносяться *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae*, *Scrophulariaceae* і *Polygonaceae*. Такий розподіл вказує на середземноморський характер досліджених флор. Аналіз аборигенної фракції ценофлор класів піонерної рослинності України, яка представлена 560 видами з 252 родів та 70 родин, дозволяє зробити висновок про їхній зв'язок також із бореальними центрами видоутворення. Отримані співвідношення між родинами, родами й видами флори новоутворених екотопів вказують на особливості організації та диференціації досліджених флор, а також відображають своєрідність фізико-географічного середовища та високу флуктуаційну активність екологічних процесів.

Розглянуті відмінності та виявлені взаємозалежності з високим ступенем достовірності можна прийняти як еталон для оцінки природної динаміки піонерної рослинності України.

Таблиця 5. Коефіцієнти Жаккара для аборигенних фракцій ценофлор класів піонерної рослинності України

Table 5. Jaccard indices for the aboriginal fractions of the coenofloras of pioneer vegetation of Ukraine

Мнемо-коди	AMM	BID	CAK	CRI	CRY	FEV	ISO	COR
BID	0,03							
CAK	0,29	0,02						
CRI	0,16	0,02	0,22					
CRY	0,06	0,02	0,12	0,07				
FEV	0,19	0,02	0,08	0,08	0,02			
ISO	0,03	0,22	0,02	0,01	0,04	0,04		
COR	0,06	0,03	0,02	0,02	0	0,17	0,04	
THE	0,14	0,02	0,11	0,11	0,11	0,07	0,04	0,01

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Didukh Ya.P. *Rastitelnyi pokrov gornogo Kryma (struktura, dinamika, evolyutsiya i okhrana)*, Kiev: Naukova Dumka, 1992, 256 pp. [Дидух Я.П. *Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана)*, Киев: Наук. думка, 1992, 256 с.].
- Dubyna D., Dziuba T., Iemelianova S. Class *Festucetea vaginatae* Soo ex Vicherek 1972 in Ukraine. In: *9th European Dry Grassland Meeting. Dry Grassland of Europe: grazing and ecosystem services. Abstracts & Excursion Guides*, Prespa, 2012, pp. 44–45.
- Dubyna D., Dziuba T., Iemelianova S. Ecology-coenotic and biogeographic peculiarities of communities of the *Festucetea vaginatae* class in Ukraine. In: *23rd International Workshop of the European Vegetation Survey (8–12 May 2014, Ljubljana, Slovenia). Abstracts*, Ljubljana: ZRC Publ. House, 2014, pp. 159.
- Dubyna D., Dziuba T., Iemelianova S. Syntaxonomy of vegetation of annual wetland herbs in Ukraine. In: *58th Annual Symposium of the IAVS: Understanding broad-scale vegetation patterns (19–24 July 2015, Brno, Czech Republic). Abstracts*, Brno: Masaryk Univ., 2015, pp. 104.
- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Neuhäuslová Z., Solomakha V.A., Tyshchenko O.V., Shelyag-Sosonko Yu.R. *Halophytic vegetation. Vegetation of Ukraine*, Kyiv: Phytosociocentre, 2007, 314 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Нойгойзлова З., Соломаха В.А., Тищенко О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. *Галофитна рослинність. Рослинність України*, Київ: Фітосоціоцентр, 2007, 315 с.].
- Dubyna D.V., Dvoretzkyi T.V., Dzyuba T.P., Tymoshenko P.A. *Chornomorski Bot. J.*, 2016, 12(2): 107–123. [Дубина Д.В., Дворецкий Т.В., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. Біоморфологічна структура ценофлор піонерної рослинності України. *Чорномор. бот. журн.*, 2016, 12(2): 107–123.].
- Greenacre M., Nenadic O., Friendly M. *Package 'CA'*, available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/ca/ca.pdf>.
- Kassambara A., Mundt F. *Package 'factoextra'*, available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/factoextra.pdf>.
- Khokhryakov A.P. *Bot. Zhurn.*, 2000, 85(5): 1–11. [Хохряков А.П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике. *Бот. журн.*, 2000, 85(5): 1–11].
- Kuzemko A. Dry grasslands on sandy soils in the forest and foreststeppe zones of the plains region of Ukraine: present state of syntaxonomy. *Tuexenia*, 2009, 29: 369–390.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999, xxiii + 345 pp.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl. Veget. Sci.*, 2016, 19(1): 1–783.
- Shmidt V.M. *Statisticheskie metody v sravnitel'noy floristike*, Leningrad: Nauka, 1980, 176 pp. [Шмидт В.М. *Статистические методы в сравнительной флористике*, Л.: Наука, 1980, 176 с.].
- Tolmachev A.I. *Vvedenie v geografiju rastenij*, Leningrad: Leningr. Univ. Press, 1974, 244 pp. [Толмачев А.И. *Введение в географию растений*, Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974, 244 с.].
- Vasilevich V.I. *Statisticheskie metody v geobotanike*, Leningrad: Nauka, 1969, 231 pp. [Василевич В.И. *Статистические методы в геоботанике*, Л.: Наука, 1969, 231 с.].
- Zaverukha B.V. *Flora Volyno-Podolii i ee genezis*, Kiev: Naukova Dumka, 1985, 192 pp. [Заверуха Б.В. *Флора Вольно-Подолли и ее генезис*, Киев: Наук. думка, 1985, 192 с.].

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 08.02.2017

Дубина Д.В., Дворецкий Т.В., Емельянова С.М., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. **Систематична структура ценофлор класів піонерної рослинності України.** Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 421–430.

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

Проаналізовано систематичну структуру флори новоутворених екотопів, яка нараховує 1690 видів судинних рослин, що належать до 104 родин і 584 родів, і ценофлору класів піонерної рослинності України, репрезентовану 844 видами із 80 родин і 338 родів. Установлено, що подібність флор обох груп за коефіцієнтом Жаккара складає 0,28. Переважна більшість видів флори новоутворених екотопів України та ценофлор класів піонерної рослинності належить до відділу *Magnoliophyta*. Судинні спорові та голонасінні в обох групах відіграють незначну роль. Десять провідних родин, до яких належать *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae*, *Scrophulariaceae* і *Polygonaceae*, об'єднують 63,2% видів на новоутворених екотопах та 66,3% – у піонерних угрупованнях. Подано аналіз родинних спектрів за класами піонерної рослинності. Встановлено флористичні співвідношення, які вказують на молодий історичний вік відповідних флор та відображають своєрідність фізико-географічного середовища, зокрема високу флуктуаційну активність екологічних процесів. Досліджено аборигенну фракцію, яка нараховує 560 видів, що належать до 252 родів та 70 родин. Проаналізовано подібність видового складу флори новоутворених екотопів, ценофлор класів піонерної рослинності та їхніх аборигенних фракцій за коефіцієнтом Жаккара.

Ключові слова: флора, ценофлора, систематична структура, піонерна рослинність, Україна

Дубина Д.В., Дворецкий Т.В., Емельянова С.Н., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. **Систематическая структура ценофлор классов пионерной растительности Украины.** Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 421–430.

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

Проанализирована систематическая структура флоры новообразованных экотопов, которая насчитывает 1690 видов сосудистых растений, относящихся к 104 семействам и 584 родам, и ценофлор классов пионерной растительности Украины, представленной 844 видами из 80 семейств и 338 родов. Установлено, что сходство обеих групп по коэффициенту Жаккара составляет 0,28. Подавляющее большинство видов флоры новообразованных экотопов Украины и ценофлор классов пионерной растительности относится к отделу *Magnoliophyta*. Сосудистые споровые и голосеменные в обеих группах играют незначительную роль. Десять ведущих семейств, к которым относятся *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae*, *Scrophulariaceae* и *Polygonaceae*, объединяют 63,2% видов на новообразованных экотопах и 66,3% – в пионерных сообществах. Дается анализ спектров ведущих семейств по классам пионерной растительности. Установлены флористические соотношения, которые указывают на молодой исторический возраст соответствующих флор и отражают своеобразие физико-географической среды, в частности высокую флуктуационную активность экологических процессов. Исследована аборигенная фракция, которая насчитывает 560 видов из 252 родов и 70 семейств. Проанализированы сходство видового состава флоры новообразованных экотопов, ценофлор классов пионерной растительности и их аборигенных фракций по коэффициенту Жаккара.

Ключевые слова: флора, ценофлора, систематическая структура, пионерная растительность, Украина



doi: 10.15407/ukrbotj74.05.431

Collemopsidium kostikovii sp. nov. (*Collemopsidales*, *Xanthopyrenaceae*), a new algicolous fungus on terricolous *Nostoc* crust from Ukraine

Olexander Ye. KHODOSOVTSSEV¹, Valeriy V. DARMOSTUK^{1,2}

¹Kherson State University
27, Universytetska Str., Kherson 73000, Ukraine
khodosovtsev@i.ua

²Nyzhniodniprovskiy National Nature Park
18, Petrenka Str., Kherson 73000, Ukraine
valeriy_d@i.ua

Khodosovtsev O.Ye., Darmostuk V.V. *Collemopsidium kostikovii* sp. nov. (*Collemopsidales*, *Xanthopyrenaceae*), a new algicolous fungus on terricolous *Nostoc* crust from Ukraine. Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 431–434.

Abstract. *Collemopsidium kostikovii* Khodos. & Darmostuk sp. nov. (*Collemopsidales*, *Xanthopyrenaceae*) is described as a new for science species of algicolous fungi. The new species is characterized by pseudothecia fully immersed in algal crust, (80–)90–170(–200) µm wide, not widening ostiole, 10–20 µm diam., 8-spored asci and 1-septate hyaline ascospores, (14.8–)16–19.6(–23) × (6.3–)6.4–7.8(–9.0) µm. It is morphologically similar to *C. iocarpum*, but differs by its not widening ostiole and association with terricolous cyanobacterial crust with dominant *Nostoc muscorum*.

Keywords: *Nostoc*, *Pyrenocollema*, saline soil, Poltava Region

Introduction

Collemopsidium Nyl. (*Xanthopyrenaceae*) is a paraphyletic genus within the recently described order *Collemopsidales* (Pérez-Ortega et al., 2016) characterized by pseudothecia with fissitunicate asci, paraphysoids, pale lower part of the ascomatal walls, two-celled hyaline ascospores and association with various genera of cyanobacteria, and rarely with green algae. Most of its species grow within colonial algal crusts, e.g. *Collemopsidium iocarpum* in terrestrial *Xanthocapsa* (Grube, 2005), *C. chlorococcum* in terrestrial chlorococcoid green algae (Aptroot, Boom, 1998), or on seaweed branches, e.g. *C. pelvetiae* on marine *Pelvetia* (Kohlmeyer et al., 2004). This association is named as "borderline lichens" (Kohlmeyer et al., 2004); however, we prefer the term "algicolous" fungi (Brackel, 2015). According to recent studies (Pérez-Ortega et al., 2016), the molecular marine clade of *Collemopsidium* must be separated in a different genus. Poorly known terrestrial species, including *Collemopsidium iocarpum* (type species of the genus), form association with different genera of saxicolous or terricolous cyanobacteria, but not with *Nostoc*. Recently, we collected *Nostoc* films with some unknown *Collemopsidium*, which is described here as a species new for science.

Materials and methods

Specimens were examined using standard light microscopy techniques with LOMO microscopes (MBS–1, Micromed–2). Microscopical examination was done in water, 10% KOH (K), Lugol's iodine, directly (I) or after KOH pretreatment (K/I). We measured its in water to 0.25 µm accuracy for ascospores, asci and ascomatal cells, and to 5 µm accuracy for ascomata. Measurements are given as (min–)mean– SD–mean+SD(–max). Photographs were taken with a Levenhuk C510 NG camera. All examined specimens are deposited in the Lichenological Herbarium of Kherson State University (*KHER*).

Results and discussion

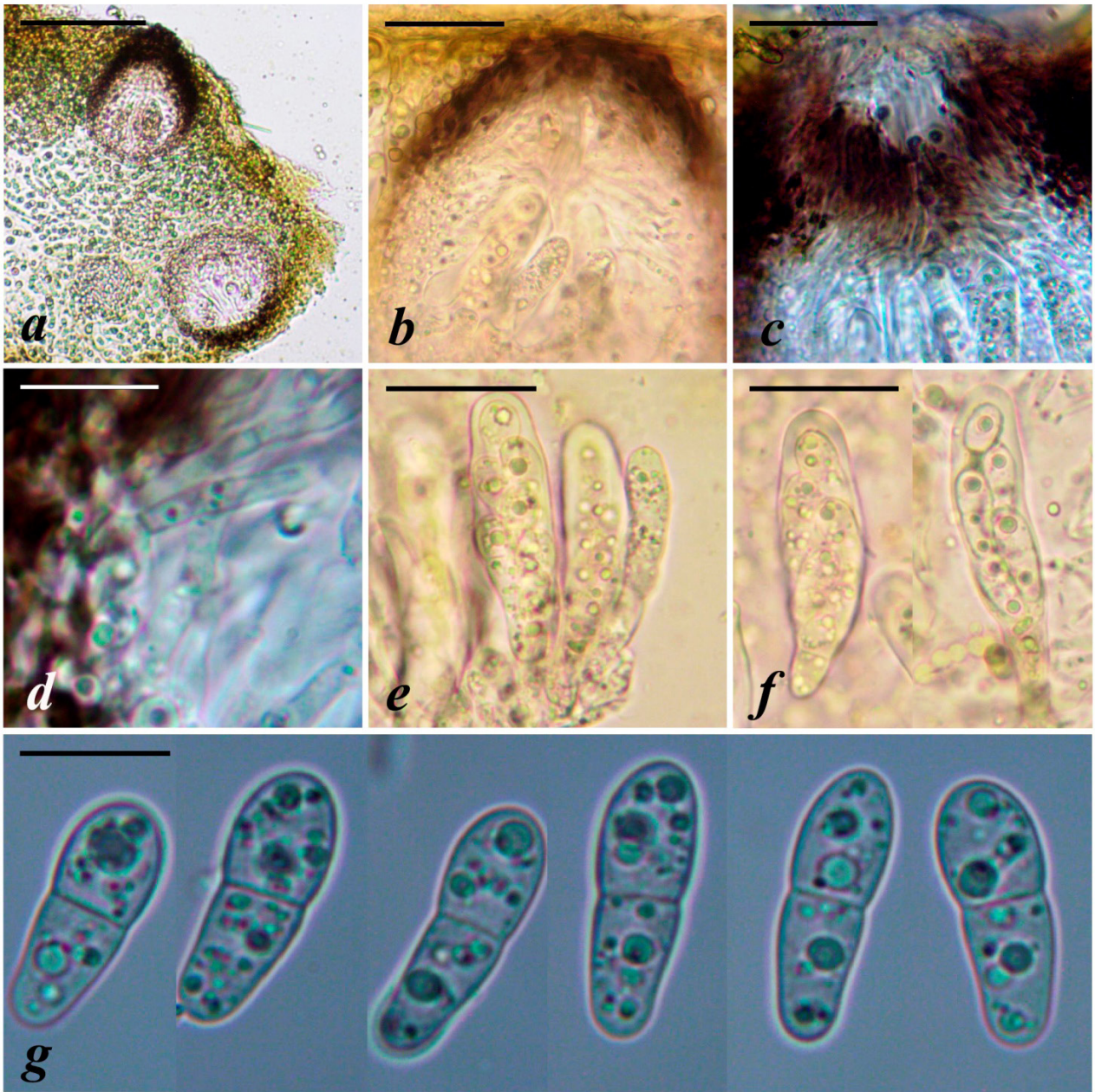
Collemopsidium kostikovii Khodos. & Darmostuk sp. nov. (Figure).

MycoBank 822993

Diagnosis. Morphologically similar to *Collemopsidium iocarpum*, but differs by its not widening ostiole and association with terricolous *Nostoc* cyanobacteria.

Type: Ukraine. Poltava Region. Semenivsky district, near Obolon village, saline soil, on *Nostoc*, 49°33'02.17" N, 32°51'35.8" E, 3 May 2016, A. Khodosovtsev & V. Darmostuk (*KHER* 9867 – Holotype).

© O.Ye. KHODOSOVTSSEV, V.V. DARMOSTUK, 2017



Morphology of *Collemopsidium kostikovii* (all from the holotype): *a* – section through ascomata (scale 100 μm); *b* – upper part of ascomatal wall (scale 50 μm); *c* – ostiole (scale 20 μm); *d* – periphysoids (scale 10 μm); *e, f* – asci (scale 10 μm); *g* – ascospores (scale 15 μm)

Vegetative hyphae hyaline, *c.* 1.5–2.5 μm thick, intermingled with terricolous colonies of *Nostoc*, haustoria not observed. *Pseudothecia* fully immersed in algal crust, grouped in small areas, globose to broadly ellipsoid, (80–)90–170(–200) μm [*n* = 11] wide; ostiole not widening, *c.* 10–20 μm diam; involucrellum absent; pseudothecial wall composed of isodiametric cells, irregularly arranged and more or less wavy in section, 5–20 μm thick, in upper part medium brown, (10–)15–17(–22) μm [*n* = 10] thick, with brown pigment deposited mostly in the intercellular spaces, sometimes finely granular, in lower part hyaline to light brown, (5–)7–8(–10) μm [*n* = 10] thick, cells *c.* 5–7(–10) \times 2–3.5 μm . *Hamathecium* composed of rare filamentous, branched and anastomosing cellular paraphysoids, *c.* 2–2.5(–3.0) μm thick; paraphysoids fine developed in upper part of ascumata, *c.* 25–35 \times 2–2.5 μm . *Asci* bitunicate, (40–)57–51(–65) \times (10–)13–17(–18) μm [*n* = 15], endotunica thickened in the upper half of the ascus, 8-spored. *Ascospores* hyaline, straight to slightly curved, smooth, 1-septate, (14.8–)16–19.6(–23) \times (6.3–)6.4–7.8(–9.0) μm [*n* = 25], constricted at the septum and broader upper cell, cells with 1–3 oil drops. Pycnidia not observed.

Etymology. The epithet "*kostikovii*" honors the Ukrainian algologist Professor Igor Kostikov, a participant of our lichenological excursions, who indicated a biotope with a new species.

Ecology. The species grows on *Nostoc cf. muscorum* C. Agardh ex Bornet & Flahault crust on salt soil with lichenized species *Enchylium tenax* and young squamules of '*Collema*' sp. infected by lichenicolous *Pronectria diplococca*.

Notes. *Collemopsidium kostikovii* is similar to *C. iocarpum* Nyl., but the last one differs by widening disk-like ostiole (60–120 μm diam. vs. 10–20 μm diam. in *C. kostikovii*) and association with saxicolous *Xanthocapsa* cyanobacteria (Grube, 2005). *C. subarenisedum* (G. Salisb.) Coppins & Aptroot has ascospores of similar size, but differs by lichenized immersed whitish or ashy grey thallus, longer asci (70–100 μm long vs. 40–65 μm long in *C. kostikovii*) and interacted with cells of the calcicolous cyanobacteria *Hyella* (Smith et al., 2009). Poorly known terricolous *C. argilospilum* (Nyl.) Coppins & Aptroot has semi-immersed ascumata, grows on inland wet sand banks with unknown cyanobacteria (Smith et al., 2009). The known in Ukraine *Collemopsidium halodytes* (Khodosovtsev, Redchenko, 2002) and other marine taxa differ by developed involucrellum (Mohr

et al., 2004). *Collemopsidium angermannicum* (Degel.) A. Nordin differs by longer asci (up to 100 μm long vs. up to 65 μm long) and slightly larger ascospores (17–26 \times 6–12 μm vs. 14.8–23 \times 6.3–9 μm in *C. kostikovii*) and is lichenized with saxicolous cyanobacteria (Khodosovtsev, 2007). *Pyrenocollema epigloea* (Nyl.) R.C. Harris and *Magmopsis pertenella* Nyl. are algicolous on *Nostoc*-like cyanobacteria. Both species differ from *C. kostikovii* by uniformly brown pigmented in upper and lower parts of the ascumatal wall (Grube, 2005). Moreover, *M. pertenella* has narrow ascospores (5–6 μm thick vs. 6.3–9 μm thick in *C. kostikovii*).

Acknowledgements

Igor Kostikov, Valeriy Polischuk, Yulia Khodosovtseva, Vitalia Didenko, Irena Budzanivska were of indispensable assistance during fieldwork on excursions.

This study was financially supported by the Ministry of Science and Education of Ukraine (project N 0116U004735).

REFERENCES

- Aptroot A., Boom P.P.G. *Pyrenocollema chlorococcum*, a new species with a chlorococcoid photobiont from zinc-contaminated soils and wood. *Cryptogamie, Bryologie-Lichénologie*, 1998, 19: 193–196.
- Brackel W. v. Lichenicolous fungi from Central Italy with notes on some remarkable hepaticolous, algicolous and lichenized fungi. *Herzogia*, 2015, 28: 212–281.
- Grube M. *Frigidopyrenia* – a new genus for a peculiar subarctic lichen, with notes on similar taxa. *Phyton (Horn, Austria)*, 2005, 45(2): 305–318.
- Khodosovtsev O. Ye. *Chornomorski Bot. J.*, 2007, 3(1): 125–126. [Ходосовцев О.Є. *Collemopsidium angermannicum* (Degel.) A. Nordin – новий для України вид лишайника. *Чорномор. бот. журн.*, 2007, 3(1): 125–126.]
- Khodosovtsev O. Ye., Redchenko O. O. An annotated list of the lichen forming fungi of the nature reserve "Mys Martian" (Ukraine). *Ukr. Bot. J.*, 2002, 59(1): 64–71.
- Kohlmeyer J., Hawksworth D., Volkmann-Kohlmeyer B. Observation on two marine and maritime "borderline" lichen: *Mastodia tessellata* and *Collemopsidium pelvetiae*. *Mycol. Progress*, 2004, 3: 51–56.
- Mohr F., Ekman S., Heegaard E. Evolution and taxonomy of the marine *Collemopsidium* species (lichenized *Ascomycota*) in north-west Europe. *Mycol. Res.*, 2005, 108(5): 515–532.
- Pérez-Ortega S., Garrido-Benavent I., Grube M., Olmo R., Ríos A. Hidden diversity of marine borderline lichens and a new order of fungi: *Collemopsidiales* (*Dothideomycetes*). *Fungal Diversity*, 80(1): 285–300.
- Smith C.W., Aptroot B.J., Coppins B.J., Flecher A., Gilbert O.L., James P.W., Wolseley P.A. *The Lichens of Great Britain and Ireland*, Nat. Hist. Mus. Publ., 2009, 1046 pp.

Recommended for publication by Submitted 24.05.2017
S.Ya. Kondratyuk

Ходосовцев О.Є.¹, Дармостук В.В.^{1,2} *Collemopsidium kostikovii* sp. nov. (*Collemopsidales, Xanthopyrenaceae*) – новий вид альгофілних грибів на епігейній кірці *Nostoc* з України. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 431–434.

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

²Національний природний парк "Нижньодніпровський"
вул. Петренка, 18, Херсон 73000, Україна

Уперше для науки описано альгофілний гриб *Collemopsidium kostikovii* Khodos. & Darmostuk sp. nov. (*Collemopsidales, Xanthopyrenaceae*). Він характеризується псевдотеціями (80–)90–170 (–200) μm у діам., які повністю занурені у водоростеву кірку, не розширеною остіолярною частиною 10–20 μm у діам., 8-споровими сумками та двоклітинними безбарвними аскоспорами, (14,8–)16–19,6(–23) × (6,3–)6,4–7,8 (–9,0) μm. Новий вид морфологічно подібний до *S. iocarpum*, але відрізняється вузьким вивідним отвором та асоціацією з ґрунтовими ціанобактеріями *Nostoc muscorum*.

Ключові слова: *Nostoc, Pyrenocollema*, солончаки, Полтавська область

Ходосовцев А.Е.¹, Дармостук В.В.^{1,2} *Collemopsidium kostikovii* sp. nov. (*Collemopsidales, Xanthopyrenaceae*) – новий вид альгофілних грибів на епігейній корке *Nostoc* из Украины. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 431–434.

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

²Национальный природный парк "Нижнеднепровський"
ул. Петренко, 18, Херсон 73000, Украина

Впервые для науки описан альгофильный гриб *Collemopsidium kostikovii* Khodos. & Darmostuk sp. nov. (*Collemopsidales, Xanthopyrenaceae*). Он характеризуется углублёнными в водоростевую корку псевдотециями (80–)90–170 (–200) μm в диам., не расширенной остиолярной частью 10–20 μm в диам., 8-споровыми сумками и двухклеточными бесцветными аскоспорами, (14,8–)16–19,6(–23) × (6,3–)6,4–7,8(–9,0) μm. Новый вид морфологически близок к *S. iocarpum*, однако отличается узким выводным отверстием и ассоциацией с почвенными цианобактериями *Nostoc muscorum*.

Ключевые слова: *Nostoc, Pyrenocollema*, солончаки, Полтавская область

Ліхеноіндикація стану атмосферного повітря в смт Фастів Київської області

Ніна В. ШЕРШОВА

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

Shershova N.V. **Lichen indication of air quality in Fastiv urban settlement, Kiev Region.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 435–441.

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

Abstract. The results of lichen indication studies of the atmospheric air in Fastiv (Kiev Region) are presented. In total, 68 species of lichens have been identified, of which 19 species are indicative. Distribution maps of the indicative species of lichens were produced. Based on the data obtained as a result of calculation of atmospheric purity index (IAP) by Le Blanc & De Sloover, a distribution map of lichen indication zones within the town was prepared. The location of various zones is analyzed. In general, the atmospheric air in the urban settlement of Fastiv is moderately polluted. The area near railway station and the eastern part of Fastiv are more polluted than the rest of its territory. Species with high sensitivity to air pollution were found mostly in the western part of Fastiv.

Keywords: epiphyte lichens, lichen indication, mapping, index of atmospheric purity, Fastiv, Kiev Region

Вступ

Забруднення атмосферного повітря є однією з найважливіших екологічних проблем в Україні. Його джерелами є, перш за все, промислові підприємства, автомобільний і залізничний транспорт, тепло-ві електростанції та сільське господарство. Серед речовин, що забруднюють повітря, основними є діоксид сірки, окиси вуглецю, сірководень, аміак, а також пил, що містить тверді частинки цементу, металів, сланців, кам'яного вугілля і вапна. Всі ці речовини, потрапляючи в атмосферне повітря, негативно впливають на здоров'я людини і стан рослинних організмів. Так, діоксид сірки токсичний для рослин і призводить до руйнування хлорофілу. У людини при вдиханні він уражає верхні дихальні шляхи. Монооксид вуглецю викликає інтоксикацію організму людини і уповільнює фотосинтез у рослин, гальмуючи їхній ріст, і знижує врожайність. У них також знижується стійкість до різних хвороб і несприятливих факторів навколишнього середовища, що призводить до їхньої загибелі.

Для забезпечення контролю над станом атмосферного повітря використовуються різні методи екологічного моніторингу. Першу групу таких складають фізико-хімічні методи з використанням приладів, що дозволяють точно відслідковувати динаміку концентрацій токсичних речовин в атмосферному повітрі різними шляхами. Однак ці ме-

тоди мають недоліки, зокрема потребують значних витрат на складну апаратуру. Крім того, дані фіксуються безпосередньо на момент самого вимірювання, і для їхнього використання необхідно проводити постійний моніторинг (Kondratyuk, 2008).

Другу групу становлять біоіндикаційні методи, засновані на використанні живих організмів як індикаторів стану навколишнього середовища (Martyn, 1984). Одним із пріоритетних біоіндикаційних методів моніторингу атмосферного забруднення є ліхеноіндикація. Вона базується на знанні біології епіфітних лишайників (Hromakova, 2005), які реагують на зміни якісного складу повітря й мікрокліматичних умов, в яких вони ростуть. Такі лишайники чутливі навіть до найнижчих концентрацій багатьох речовин, що забруднюють атмосферне повітря (Kondratyuk, 1999). Метод ліхеноіндикації є високоінформативним, дозволяє у короткий термін оцінити стан атмосферного повітря, має значні переваги над інструментальними методами (Kondratyuk, 1994, 1999, 2008), дозволяє швидко й недорого проводити екологічний моніторинг (Kondratyuk, Virchenko, 1991; Kondratyuk et al., 1991, 1993; Khodosovtsev, 1995; Zelenko, 1999; Nekrasenko, Bayrak, 2002).

Ліхеноіндикаційні дослідження вже проводилися в малих містах та селищах міського типу (смт) Київської обл. (Shershova, 2017). Вони знаходяться під впливом антропогенного навантаження, що розповсюджується на них від обласних центрів, де

зосереджені промислові підприємства і транспортні вузли регіону. При цьому в містах-супутниках склався свій унікальний мікроклімат і є свої умови, що також визначають стан повітряного середовища.

Селище міського типу Фастів (Київська обл.) знаходиться в басейні р. Ірпінь і розташовується на одній з її приток — р. Унаві. Площа міста становить 43 кв. км. Територією міста протікає кілька струмків, що впадають у р. Унава. В межах міста знаходиться водосховище й Снігурівський ставок. Клімат Фастова помірно континентальний, м'який, з достатнім зволоженням. За 65 км на схід від міста знаходиться Трипільська ТЕС, яка є найбільшим забруднювачем атмосферного повітря в Київській області. У місті та його районі переважають західні вітри (Likarchuk, 2001).

Фастів є великим залізничним транспортним вузлом, який приймає пасажирів приміського й далекого сполучення. Крім того, тут щодня формуються й відправляються вантажні поїзди. Через місто проходять дві регіональні траси Р-19 Канів—Фастів та Р-4 Біла Церква—Київ.

На території міста знаходиться багато промислових підприємств, які мають відношення до залізничного транспорту. Найбільшими з них є моторвагонне депо Південно-Західної залізниці та Український Державний центр залізничних рефрижераторних перевезень "Укррефтранс". Основу промисловості Фастова також складають електротехнічні компанії і підприємства важкого машинобудування такі, як заводи: газомазутного горілкового обладнання "Факел", електротермічного обладнання "Електронагрівач", технічних масел "Аріан", "Промгазаппарат", ДП ВАТ "Київський завод металовиробів ім. Письменного" та завод хімічного машинобудування "Червоний Жовтень". Також у місті працюють завод ПАО "Елопак-Фастів", завод сухих будівельних сумішей Kreisel, пивзавод ДП ЗАТ "Оболонь" ("Пивоварня Зібєрта"), нафтобаза, друкарня "Юнівест-Принт", комбінат хлібопродуктів.

Матеріали та методи

Матеріали були зібрані протягом 2015—2016 рр. Для найбільш повного обліку епіфітних лишайників територія Фастова була поділена на квадрати зі стороною 1 км, які були досліджені за допомогою маршрутного методу. Всього було закладено 33 ділянки, на яких дослідили майже 400 дерев різних видів. Для цього були обрані найпоширеніші у

місті *Quercus robur* L. і *Tilia cordata* Mill., які мають близькі фізико-хімічні характеристики кори.

У разі відсутності на ділянках цих видів форофітів досліджували дерева *Quercus rubra* L., *Acer platanoides* L., *A. saccharum* Marshall і *Aesculus hippocastanum* L. Вивчення лишайникового покриву проводили на прямостоячих, не затінених деревах, переважно з південного боку стовбура, від його основи до 2 м над рівнем ґрунту (Hromakova, 2005).

У дослідженні була використана стандартна класифікація індикаторних видів, запропонована для інших міст України (Kondratyuk, 2008). Частота трапляння кожного виду визначалась як відношення кількості дерев, де було виявлено даний вид, до загальної кількості всіх досліджених дерев на ділянці. Після обробки отриманих даних виділено три класи частоти трапляння: 0—10%; 10—30%; понад 30% (Shershova, 2016).

Отримані результати обробляли статистично за допомогою програми Microsoft Excel 2010. Для складання карт і візуалізації просторового розміщення отриманих результатів використовували повнофункціональний пакет 3D візуалізації карт і поверхневого моделювання Surfer 10. GPS-координати фіксували за допомогою програми My GPS Coordinates 1.74.

Для кількісної оцінки забруднення повітря використовували класичний індекс чистоти повітря Ле Бланка і Де Служера (*IAP*) (Kondratyuk, 2008; Shershova, 2017). Індекси Q_i розраховувалися для 68 видів лишайників за результатами обробки даних 33 пробних ділянок.

Межі різних зон виділялися відповідно до різних значень *IAP* (Dumytrova, 2008a, b):

1. дуже забруднена $0 < IAP < 6,0$;
2. середньозабруднена $6,1 < IAP < 15,6$;
3. слабкозабруднена $15,7 < IAP < 25,2$;
4. незабруднена $25,3 < IAP < 82,0$.

Результати та обговорення

У результаті проведених польових досліджень у Фастові виявлено 68 видів епіфітних лишайників. З них 19 видів є індикаторними (5 видів лишайників-індикаторів пилового й кислотного забруднення, 4 види з високою чутливістю до забруднення повітря, 10 — із середньою).

Група видів-індикаторів кислотного й пилового забруднення у смт Фастів складається з 5 видів: *Phaeophyscia orbicularis* (Necker) Moberg, *Lepraria incana* (L.) Ach., *Xanthoria parietina* (L.) Beltr.,

Рис. 1. Поширення видів-індикаторів кислотного й пилового забруднення в смт Фастів

Fig. 1. Distribution of indicator species of acidic and dust pollution in Fastiv urban settlement

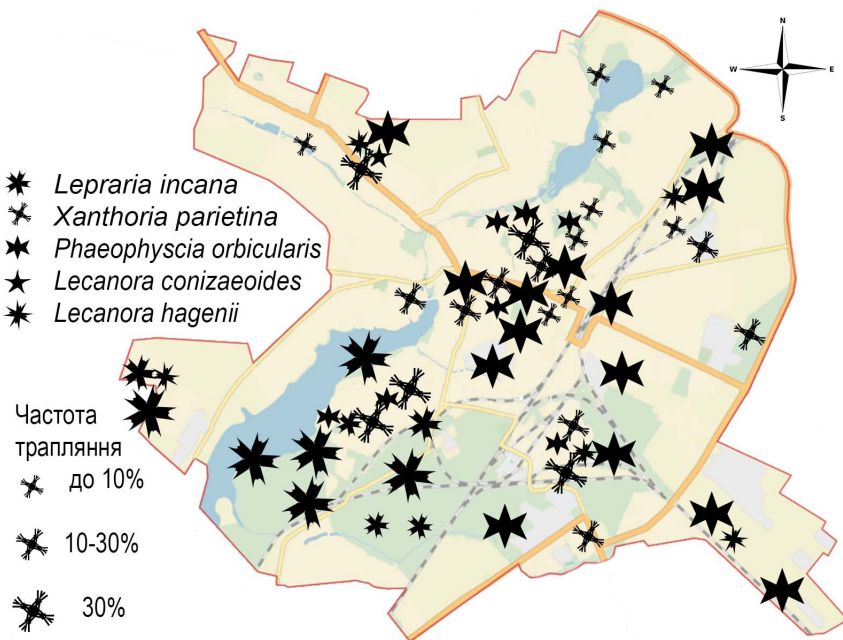
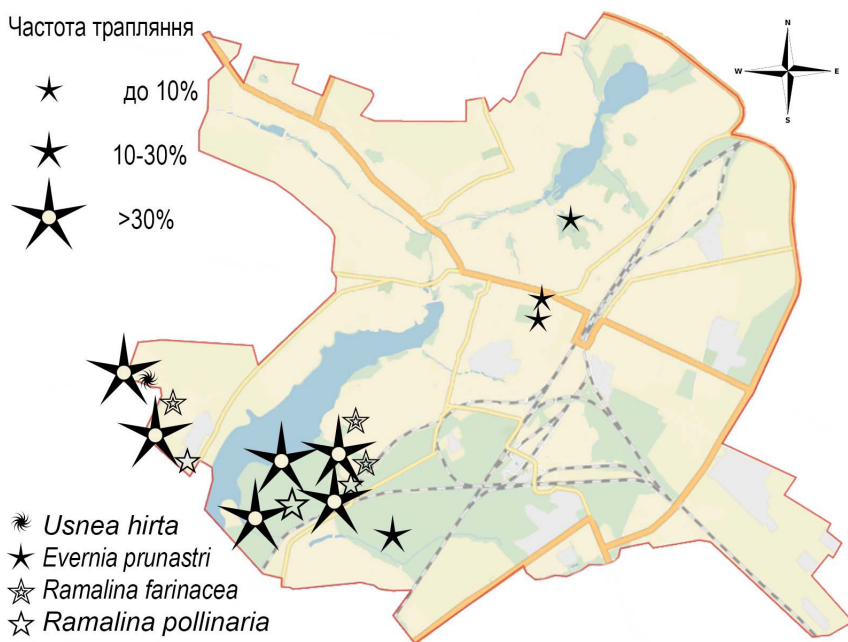


Рис. 2. Поширення кушистих лишайників з високою чутливістю до забруднення повітря в смт Фастів

Fig. 2. Distribution of highly sensitive fruticose lichen indicator species in Fastiv urban settlement



Lecanora conizaeoides Nyl. ex Cromb і *L. hagenii* (Ach.) Ach. (рис. 1).

Phaeophyscia orbicularis є індикатором пилового забруднення, вид часто трапляється на пробних ділянках, прилеглих до автомобільної траси або залізничних колій. Лишайник *Lepraria incana* росте переважно на кислих субстратах, *Lecanora conizaeoides* належить до ацидофільних видів, *L. hagenii* – широко поширений на території промзон та залізнич-

них підприємств. *Xanthoria parietina* – нітрофільний вид, його присутність може свідчити про наявність забруднення сполуками азоту.

Найбільше проективне покриття й частота трапляння *Ph. orbicularis* і *L. hagenii* спостерігаються на форофітах, які ростуть уздовж автомобільної траси Біла Церква–Київ, що проходить через центр міста, поблизу залізничної гілки та промислових підприємств.

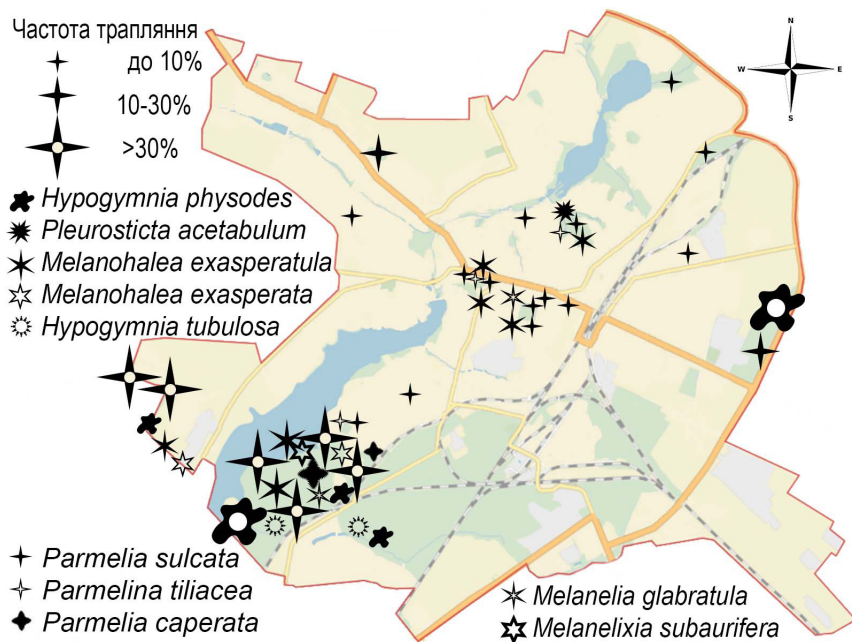


Рис. 3. Поширення листоватих лишайників із середньою чутливістю до забруднення атмосферного повітря в смт Фастів

Fig. 3. Distribution of moderately sensitive foliose lichen indicator species in Fastiv urban settlement

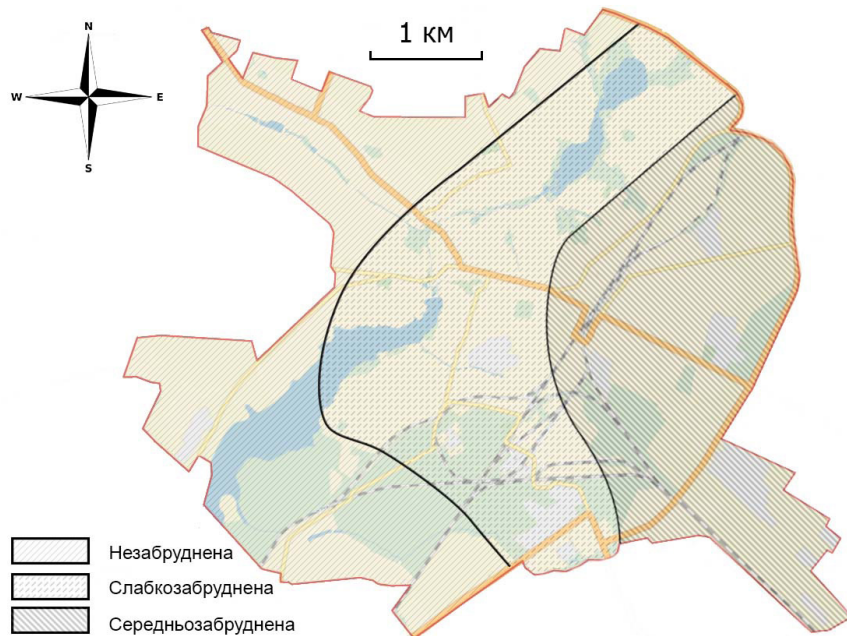


Рис. 4. Зони різних рівнів забруднення повітря на основі індексу чистоти повітря Ле Бланка и де Слувера (IAP)

Fig. 4. Zones of different levels of air pollution based on index of atmospheric purity by Le Blanc & De Sloover (IAP)

Лишайник *L. incana* має високу частоту трапляння в діброві біля р. Унава поруч з великим масивом приватного сектора, і звичайний для досить кислого субстрату (Kondratyuk, 2008). Місцезнаходження виду *L. conizaeoides* приурочено до насаджень поблизу автобусного парку й автомобільної траси Біла Церква—Київ. Цей лишайник характерний для ландшафтів, що перебувають під сильним антропогенним навантаженням (Kondratyuk, Beznis,

1990). *Xanthoria parietina* має високу частоту трапляння вздовж залізниці та автомобільної траси, а також у приватному секторі.

Група куцистих лишайників, що мають високу чутливість до забруднення атмосферного повітря, у Фастові містить 5 видів: *Usnea hirta* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *R. pollinaria* (Westr.) Ach. Найбільша кількість видів, проективно покриття й час-

тота трапляння цих лишайників спостерігаються в лісовому масиві, прилеглому до водосховища, та на кордоні міста з ландшафтним заказником загальнодержавного значення "Урочище Унава" (рис. 2). У центральній частині міста ці лишайники не трапляються, за винятком парків ім. Юрія Гагаріна й Молодіжного, де зареєстровано місцезнаходження *Evernia prunastri* з невисокою частотою трапляння.

Листуваті лишайники з середньою чутливістю до забруднення атмосферного повітря ширше розповсюджені територією міста (рис. 3).

Ця група лишайників містить 10 видів: *Flavoparmelia caperata* (L.) Ach., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *Melanohalea exasperatula* (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch, *M. exasperata* (De Not.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch, *Melanelixia glabrata* (Lamy) Essl., *M. subaurifera* (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch., *Parmelia sulcata* Taylor, *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale і *Pleurosticta acetabulum* (Neck.) Elix & Lumbsch.

Їхнє поширення приурочене до таких зелених зон: лісового масиву біля водосховища, парків ім. Юрія Гагаріна та Молодіжного, масиву листяних дерев у яру між вулицями Унавська й Соборна, старих яблуневих садів на околиці міста. У вуличних насадженнях уздовж автомобільних і залізничних шляхів, а також у прибудинкових скверах і алеях ці лишайники практично не трапляються.

Після обробки отриманих результатів та розрахунків індексу чистоти повітря Де Слувера і Ле Бланка в смт Фастів було виявлено три ліхеноіндикаційні зони, які значно корелюють із даними картування поширення різних видів лишайників-індикаторів (рис. 4).

Середньозабруднена ліхеноіндикаційна зона займає близько 34% усієї території Фастова, її площа становить приблизно 14,7 кв. км. Значна частина цієї зони знаходиться в долині, по якій протікає р. Унава, у південно-східній частині міста. Тут зосереджена більшість промислових підприємств, зокрема: моторовагонне депо Південно-Західної залізниці, заводи газомазутного горілкового обладнання, сухих будівельних сумішей Kreisel, друкарня. На невеликій відстані за кільцевою дорогою знаходиться міське сміттєзвалище, де періодично відбувається загоряння сміття.

У межах цієї зони повністю відсутні лишайники-індикатори з високим та середнім рівнями чут-

ливості до забруднення повітря. Тим часом, на території поширено три види-індикатори кислотного й пилового забруднення. Їхня частота трапляння на деяких пробних ділянках перевищує 30%. Так, поблизу моторовагонного депо, заводу "Факел" і в насадженнях біля регіональної автомобільної траси Біла Церква–Київ частота трапляння індикатора пилового забруднення *Phaeophyscia orbicularis* перевищує 30%. На пробних ділянках поблизу промислових підприємств був знайдений інший вид-індикатор пилового забруднення – *Lecanora hagenii* з частотою трапляння до 10%. На ділянках, що знаходяться між трьома гілками залізниці, розташовується масив приватного сектора. Тут були знайдені *Xanthoria parietina* і *Ph. orbicularis* з частотою трапляння відповідно 10–30% та понад 30%. Ймовірно, джерелом забруднення є залізничний транспорт (Lozhkyn, 2003; Tereshyna et al., 2006).

Слабкозабруднена зона займає центральну частину міста і простягається до його околиць на північний схід. Її площа становить близько 28% всієї території міста або 12 кв. км. Тут розташовані великий масив приватного сектора, завод хімічного машинобудування, меблева фабрика, нафтобаза, завод електротермічного обладнання. На території поряд з лишайниками-індикаторами кислотного й пилового забруднення виявлено також чотири представники середньочутливих до забруднення атмосферного повітря листуватих лишайників: *Pleurosticta acetabulum*, *Melanohalea exasperatula*, *Parmelia sulcata* та *P. tiliacea* з частотою трапляння до 30%. На деяких пробних ділянках ці види представлені тільки поодинокими сланями. Всі місцезнаходження цих лишайників-індикаторів приурочені до парків.

Незабруднена ліхеноіндикаційна зона займає близько 38% усієї території Фастова або 16,3 кв. км. Найбільша її площа знаходиться на заході міста, де розташована значна кількість зелених масивів і відсутні промислові підприємства. Менша – у північній і південно-західній частинах міста і включає великий дубово-сосновий масив, прилеглий до водосховища, ліс на межі із заказником "Урочище Унава" й територію приватного сектору, на якій є кілька ставків і струмок. Для цієї зони характерна найбільша кількість видів лишайників-індикаторів, що мають середню та високу чутливість до забруднення атмосферного повітря. Їхня частота трапляння й проективне покриття, наприклад біля водосховища, вище, ніж на решті території міста.

Що стосується можливості занесення забруднюючих речовин зі сходу, зокрема з Трипільської ТЕС, то, на нашу думку, це підприємство помітно не впливає на стан повітря в місті, оскільки розташоване на досить великій відстані у напрямку, протилежному напрямку переважаючих вітрів.

Висновки

Результати ліхеноіндикаційних досліджень показують, що у смт Фастів найбільш забруднені зони атмосферного повітря розташовані поблизу скупчення промислових підприємств на півдні міста, залізничного вузла, регіональних автомобільних трас з інтенсивним рухом і недостатньою кількістю зелених насаджень.

Слабкозабруднена зона частково приурочена до знижених ділянок рельєфу (долина р. Унава). Ймовірно, лишайники тут знаходяться під впливом забруднених повітряних мас, які зносяться вітром від різних джерел шкідливих викидів і застоюються у долині. Якщо дотримуватися цієї точки зору, можна припустити, що тут спостерігається кумулятивний вплив відразу декількох джерел забруднення атмосферного повітря, який частково нівелюється за рахунок зелених насаджень. Крім того, на стан атмосферного повітря негативно може впливати і те, що населення в приватному секторі періодично спалює побутове й садове сміття.

Незабруднені ділянки знаходяться в зелених масивах, які позитивно впливають на чистоту атмосферного повітря, зокрема, у лісовому масиві, прилеглому до водосховища р. Унава, масиві ландшафтного заповідника "Урочище Унава", а також на північному заході міста.

У Фастові деякі зелені масиви ще зберігають певні риси природних екотопів, наприклад діброва поблизу водосховища. В той самий час, відсутність достатньої кількості зелених насаджень у південно-східній та східній частинах міста, де розташована основна частина промислових підприємств і транспортних вузлів, викликає стурбованість. Такі ділянки потребують благоустрою та озеленення. Це слід було б урахувати при проведенні ландшафтних робіт на території міста.

Подяки

Автор висловлює вдячність доктору біологічних наук, професорові С.Я. Кондратюку (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного) за допомогу у підготовці статті.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Dumytrova L.V. *Ukr. Bot. J.*, 2008a, 65(4): 572–575. [Димитрова Л.В. Ліхеноіндикація забруднення атмосферного повітря м. Києва. *Укр. бот. журн.*, 2008a, 65(4): 572–575].
- Dumytrova L.V. *Ukr. Bot. J.*, 2008b, 65(1): 133–140. [Димитрова Л.В. Ліхеноіндикація забруднення атмосферного повітря м. Полтава. *Укр. бот. журн.*, 2008b, 65(1): 133–140].
- Hromakova A.B. *Lyshaynyky: Metodicheskiye rekomendatsyy po spetskursu Lykhenologiya dlya studentov byolohycheskoho fakulteta*, Kharkov: Vyd-vo Khark. Univ., 2005, 36 pp. [Громакова А.Б. *Лишайники: методические рекомендации по спецкурсу "Лишайнология" для студентов биологического факультета*, Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 2005, 36 с.].
- Khodosovtsev A.E. *Konstanty: Almanakh sotsialnykh doslidzhen*, 1995, 2–4: 52–60. [Ходосовцев А.Е. Ліхеноіндикационная оценка степени загрязненности воздуха в городе Херсоне. *Константи: Альманах соціальних досліджень*, 1995, 2–4: 52–60].
- Klymenko V.M. *Chornomorski Bot. Zhurn.*, 2015, 4: 521–534. [Клименко В.М. [Клименко В.М. Ліхеноіндикаційна оцінка змін якості атмосферного повітря міста Херсон за 20 років. *Чорномор. бот. журн.*, 2015, 4: 521–534].
- Klymenko V.M. *Chornomorski Bot. Zhurn.*, 2016, 2: 191–205. [Клименко В.М. Ліхеноіндикаційна оцінка якості повітря невеликих і середніх міст півдня України. *Чорномор. бот. журн.*, 2016, 2: 191–205].
- Kondratyuk S.Y., Beznis N.H. *Ukr. Bot. J.*, 1990, 47(1): 33–35. [Кондратюк С.Я., Безніс Н.Г. Особливості поширення токсикотолерантного лишайника *Lecanora conizaeoides* на Україні. *Укр. бот. журн.*, 1990, 47(1): 33–35].
- Kondratyuk S.Y. *Biolohiya i khimiya v shkoli*, 1999, 2: 12–13. [Кондратюк С.Я. Лишайники як індикатори стану довкілля. *Біологія і хімія в школі*, 1999, 2: 12–13].
- Kondratyuk S.Y. *Ukr. Bot. J.*, 1994, 51(2–3): 148–153. [Кондратюк С.Я. Ліхеноіндикаційне картування індустріально забруднених районів України. *Укр. бот. журн.*, 1994, 51(2–3): 148–153].
- Kondratyuk S.Y. *Indication of environment state of Ukraine with lichens*, Kyiv: Naukova Dumka, 2008, 336 pp. [Кондратюк С.Я. *Індикація стану навколишнього середовища України за допомогою лишайників*, Київ: Наук. думка, 2008, 336 с.].
- Kondratyuk S.Y., Kucheryavyy V.O., Kramarets V.O. *Ukr. Bot. J.*, 1991, 48(2): 72–76. [Кондратюк С.Я., Кучерявий В.О., Крамарець В.О. Ліхеноіндикаційне забруднення повітря у м. Львові. *Укр. бот. журн.*, 1991, 48(2): 72–76].
- Kondratyuk S.Y., Kucheryavyy V.O., Kramarets V.O. *Ukr. Bot. J.*, 1993, 50(4): 74–83. [Кондратюк С.Я., Кучерявий В.О., Крамарець В.О. Порівняльне ліхеноіндикаційне картування міст України. *Укр. бот. журн.*, 1993, 50(4): 74–83].
- Kondratyuk S.Y., Martynenko V.H. *Likhenindykatsiya*, Kirovohrad: TOV Kod, 2006, 260 pp. [Кондратюк С.Я.,

- Мартиненко В.Г. *Ліхеноіндикація*, Кіровоград: ТОВ Код, 2006, 260 с.].
- Kondratyuk S.Y., Virchenko V.M. *Otsinka antropohennoi porushenosti fiotsenoziv zelenykh zon mist za dopomohoyu lyshaunykiv ta mokhiv*, Львів: Проблеми урбоекології та фітомеліорації, 1991, 131 pp. [Кондратюк С.Я., Вірченко В.М. *Оцінка антропогенної порушеності фітоценозів зелених зон міст за допомогою лишайників та мохів*, Львів: Проблеми урбоекології та фітомеліорації, 1991, 131 с.].
- Likarchuk I.L. *Kyivshchynoznavstvo: posibnyk dlya vchytelya*, Kyiv: Eshke O.M., 2001, 295 pp. [Лікарчук І.Л. *Київщиназнавство: посібник для вчителя*, Київ: Ешке О.М., 2001, 295 с.].
- Lozhkyun V.N. *Avtomobilnyi transport kak istochnik zahryazneniya okruzhayushchey pryrodnoy sredy*, St. Petersburg: Azbuka, 2003, 307 pp. [Ложкин В.Н. *Автомобильный транспорт как источник загрязнения окружающей природной среды*, СПб.: Азбука, 2003, 307 с.].
- Martyn Y.L. In: *Mezhdunarodnaya shkola po lykhenoyndykatsyi (International lichen indication school)*, Tallinn: Eston. State Publ. House, 1984, pp. 15–35. [Мартин Ю.Л. Лихеноиндикационное картирование загрязнения атмосферного воздуха. В кн.: *Международная школа по лихеноиндикации*, Таллин: Эстон. гос. изд-во, 1984, с. 15–35].
- Nekrasenko L.A., Bayrak O.M. *Ukr. bot. J.*, 2002, 59(3): 278–284. [Некрасенко Л.А., Байрак О.М. Аналіз ліхеноіндикаційного картування м. Кременчук. *Укр. бот. журн.*, 2002, 59(3): 278–284].
- Shershova N.V. *Ukr. Bot. J.*, 2016, 73(1): 56–60. [Шершова Н.В. Поширення чутливих до стану атмосферного повітря лишайників у малих містах Київської області. *Укр. бот. журн.*, 2016, 73(1): 56–60].
- Shershova N.V. *Ukr. Bot. J.*, 2017, 74(2): 148–153. [Шершова Н.В. Ліхеноіндикація стану атмосферного повітря у смт Гостомель Київської області. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(2): 148–153].
- Tereshyna N.P., Halaburda V.H., Trykhunkov M.F. *Ekonomika zheleznodorozhnoho transporta*, Moscow: UMTs ZhDT, 2006, 801 pp. [Терешина Н.П., Галабурда В.Г., Трихунков М.Ф. *Економіка залізничного транспорту*, М.: УМЦ ЖДТ, 2006, 801 с.].
- Zelenko S.D. *Ukr. Bot. J.*, 1999, 56(1): 64–67. [Зеленко С.Д. Ліхеноіндикаційна оцінка забрудненості повітря м. Чернігова. *Укр. бот. журн.*, 1999, 56(1): 64–67].

Рекомендує до друку
О.Є. Ходосовцев

Надійшла 08.02.2017

Шершова Н.В. **Ліхеноіндикація стану атмосферного повітря в смт Фастів Київської області**. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(5): 435–441.

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

Наведено результати ліхеноіндикаційних досліджень стану атмосферного повітря в смт Фастів Київської обл. Виявлено 68 видів лишайників, з яких 19 є індикаторними. Складені карти поширення індикаторних видів лишайників. На основі даних, отриманих із розрахунку індексу чистоти повітря Ле Бланка і Де Слувера, створена картосхема розподілу ліхеноіндикаційних зон на території міста. Проаналізовано розташування різних зон. У цілому атмосферне повітря у місті помірно забруднене. Район залізничної станції та східна частина Фастова більш забруднені ніж решта його території. Види з високою чутливістю були знайдені здебільшого у західній частині Фастова.

Ключові слова: лишайники, епіфіти, ліхеноіндикація, картування, індекс чистоти повітря, Фастів, Київська область

Шершова Н.В. **Лихеноиндикация состояния атмосферного воздуха в сгт Фастов Киевской области**. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(5): 435–441.

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

Приведены результаты лихеноиндикационных исследований состояния атмосферного воздуха в пгт Фастов Киевской обл. Виявлено 68 видов лишайников, из которых 19 являются индикаторными. Составлены карты распространения индикаторных видов лишайников. На основе данных, полученных из расчета индекса чистоты воздуха Ле Бланка и Де Слувера, создана картосхема распределения лихеноиндикационных зон на территории города. Проанализировано расположение разных зон. В целом атмосферный воздух в городе умеренно загрязнен. Район железнодорожной станции и восточная часть города более загрязнены, чем остальная его территория. Виды с высокой чувствительностью были найдены в основном в западной части Фастова.

Ключевые слова: лишайники, эпифиты, лихеноиндикация, картирование, индекс чистоты воздуха, Фастов, Киевская область

ДНК з навколишнього середовища як інструмент екологічного моніторингу грибних угруповань

Валентин М. ПОМОГАЙБО, Яна М. МАКАРЕНКО

Полтавський національний педагогічний університет ім. В.Г. Короленка

вул. Остроградського, 2, Полтава 36000, Україна

vmptom@ukr.net

ya_makarenko@ukr.net

Pomohaybo V.M., Makarenko Ya.M. **Environmental DNA as a tool for ecological monitoring of fungal communities.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 442–448.

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

Abstract. An overview of recently published data on fungal communities based on the environmental DNA technology is provided. In most cases, these scarce data result from the wide range biodiversity studies of eukaryotes while detecting species richness of fungi from eDNA is still poorly studied. However, recent eDNA analyses have already revealed numerous undescribed taxa of fungi in various ecosystems. They also demonstrated that eDNA technology may considerably increase the total number of fungal species comparatively with those described so far using traditional methods. Environmental DNA barcoding as an efficient technique for detecting fungal diversity in various ecosystems provides new insights into the evolution of fungi.

Keywords: fungi, environmental DNA, eDNA barcoding, fungal diversity, evolution

Вступ

Гриби широко розповсюджені у природі й відіграють визначальну роль у біосфері (Deacon, 2006). Трапляються на рослинних і тваринних організмах, у воді, ґрунті, на відмерлих рештках, сировині та продуктах харчування тощо. Перш за все, вони є редуцентами, і тому беруть участь у ґрунтоутворювальному процесі та кругообігу речовин і енергії в природі. Чимало видів є збудниками численних захворювань рослин, тварин і людини. Гриби відомі також як симбіонти водоростей, коменсали тварин і як важлива складова частина мікоризних структур на коренях наземних рослин. Значна кількість грибів є джерелом важливих речовин, корисних для людини, – антибіотиків, вітамінів, ферментів, органічних кислот тощо.

Сучасна класифікація грибів розроблена переважно на основі вивчення знайдених у природі плодових тіл або культивованих у лабораторних умовах видів. При цьому поза увагою залишаються численні види грибів, які розвиваються в ґрунті, відкладеннях, воді, осадах тощо. Такі гетерогенні середовища є часто малодоступними, що ускладнює безпосередні мікроскопічні дослідження (Arnold et al., 2000; O'Brien et al., 2005).

Донедавна налічувалось близько 98 тис. видів грибів (Kirk et al., 2008), але реальна їхня різноманітність залишається невідомою. Наприкінці минулого століття було висловлене припущення про 1,5 млн видів (Hawksworth, 1991, 2001), основане на екстраполяції кількості нових видів, виявлених на суходольних рослинах Західної Європи. Багато дослідників вважають, що видів грибів значно більше, ніж описано (O'Brien et al., 2005; Suh et al., 2005). Так, лише за допомогою молекулярно-генетичного аналізу ДНК вмісту кишківника твердокрилих із 27 родин, зібраних у різних географічних регіонах (із врахуванням морфологічних і метаболічних особливостей цих комах), було виявлено 650 видів одноклітинних аско- і базидіоміцетів, у т.ч. близько 200 неописаних таксонів, що становить 30% кількості описаних видів (Suh et al., 2005). Серед них домінують аскоміцети, що брунькуються, з класу *Saccharomycetes*, які споріднені з відомим видом пекарських дріжджів *S. cerevisiae* Meuell ex E.C. Hansen. За даними авторів, найбільше генотипів кишечних грибів (близько 50) виявлено в жуків родини чорнотілок (*Tenebrionidae*) та грибовиків (*Erotylidae*).

Загалом метод молекулярно-генетичного аналізу вільної ДНК з навколишнього середовища, започаткований мікробіологами ще у 80-х роках минулого століття (Olsen et al., 1986; Ogram et al., 1987),

виявився надзвичайно ефективним у вивченні як сучасного, так і давнього біорізноманіття на Землі. ДНК з навколишнього середовища (environmental DNA, або eDNA) – це ДНК, яка може бути виділена із зразків ґрунту, води, осади, льоду чи повітря без попереднього видалення будь-яких живих організмів. Вона містить складну суміш клітинної (геномної) та позаклітинної (деградованої в результаті загибелі клітин та подальшого руйнування) ДНК різних організмів (Taberlet et al., 2012). За певних умов eDNA різноманітних організмів може залишатися у довкіллі протягом досить тривалого часу. Наприклад, у воді її період напіврозпаду становить лише кілька годин (Paul et al., 1987, 1989) або тижнів (Poté et al., 2009; Dejean et al., 2011; Thomsen et al., 2011, 2012), а в осадах, ґрунтах і льодовиках вона може зберігатися набагато довше – від кількох тисяч (Haile et al., 2007) до півмільйона років (Willerslev et al., 2003, 2007). ДНК з навколишнього середовища, особливо із давніх зразків, є надзвичайно фрагментованою та хімічно зміненою під дією різноманітних фізичних, хімічних і біологічних чинників довкілля (Willerslev et al., 2004; Deagle et al., 2006; Gilbert et al., 2007; Pietramellara et al., 2009; Briggs et al., 2010; Allentoft et al., 2012; Overballe-Petersen et al., 2013). У більшості випадків вивільнена з організму ДНК руйнується, переважно внаслідок дії бактеріальних і грибних екзонуклеаз (Blum et al., 1997).

Приналежність eDNA до того чи іншого виду організмів визначається, якщо в генетичному матеріалі зразка із навколишнього середовища наявні особливий короткий ДНК-маркер або штрих-код (DNA barcode). Таким штрих-кодом може бути специфічна некодуєча ділянка певного гена довжиною близько 600 пар нуклеотидів. При цьому найчастіше використовують мітохондріальні гени, наприклад ген цитохромоксидази чи ген рибосомної РНК або хромосомний ген рибосомної РНК (Hebert et al., 2003; Kress et al., 2005; Epp et al., 2012). У зразках ґрунту, осаду чи води кількість eDNA звичайно незначна, тому її необхідно клонувати до обсягу, необхідного для подальшого аналізу, за допомогою так званої полімеразної ланцюгової реакції (polymerase chain reaction, PCR) (Kolmodin et al., 2002; Garibyan et al., 2013). Оскільки технологія ДНК-маркерів виявилася вельми корисною для моніторингу давнього і сучасного біорізноманіття різних екосистем, наразі відбувається перехід від одномаркерного аналізу видів та угруповань орга-

нізмів до метагеномних обстежень цілих екосистем (eDNA metabarcoding), в т. ч. й для прогнозування просторових і часових моделей біорізноманіття (Thomsen, Willerslev, 2015).

Гриби в екосистемах суходолу

У XXI ст. вивчення грибних угруповань за допомогою eDNA-аналізу набуло поширення. Деякі мікологи досліджували наявність і різноманітність грибних таксонів у ґрунті та на рослинах з метою виявлення важливих екологічних факторів, які впливають на рослини (Horton et al., 2001; Buchan et al., 2002; Vandenkoornhuysen et al., 2002). Інші вчені зосереджувались на вивченні різноманітності ґрунтових евкаріотів (Lawley et al., 2004; Lesaulnier et al., 2008) та грибів (Schadt et al., 2003; O'Brien et al., 2005) з метою пізнання складної структури їхніх угруповань. Ці напрямки досліджень засвідчили, що гриби є надзвичайно важливою частиною ґрунтових екосистем. Навіть у зразках ґрунту з Антарктиди частка генотипів грибів у загальній масі одноклітинних евкаріотів (грибів, водоростей та найпростіших) становить близько 20% (Lawley et al., 2004), а в ґрунтах помірного клімату частка грибів серед усіх організмів – 30% (Lesaulnier et al., 2008).

Виявлено також, що у зразках польового ґрунту із різних континентів домінують представники відділу *Ascomycota*. Їхня частка у загальній масі грибів (4747 грибних філотипів, які належать до 173 родин) становить 23–77% залежно від типу ґрунту та географічної зони (Prober et al., 2015). В окремих випадках переважають гриби з відділів *Basidiomycota* та/або *Zygomycota*.

Традиційно вважалося, що у покритому снігом ґрунті тундри не може бути активних форм життя. Однак за методом генетичного аналізу eDNA із зразків такого ґрунту виявлено ознаки досить активної та динамічної життєдіяльності численних видів аскоміцетів, 40% яких були невідомі (Schadt et al., 2003). Останні утворюють два великі відгалуження у філогенезі аскоміцетів. Подальше вивчення однієї з цих груп аскоміцетів показало, що вони досить розповсюджені в ґрунтах різних регіонів Землі – від Північної Америки і Європи до Австралії (Porter et al., 2008). Оскільки в досліджених зразках близько двох третин eDNA не вдалося ідентифікувати через недостатню кількість матеріалу, було висловлене припущення, що реальне

різноманіття грибів цієї групи значно більше, ніж вдалося визначити.

Як відомо, численні види грибів утворюють мікоризу з коренями рослин. Дослідження eDNA показали, що наявна інформація про поширеність мікоризних видів грибів та їхній філогенез також обмежена. Наприклад, на коренях лише одного виду рослин – райграсу французького (*Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl) – було виявлено 50 видів грибів, із яких 23 досі невідомі (Vandenkoornhuuse et al., 2002). Вони належать до відділів: *Ascomycota* – 25 видів, *Basidiomycota* – 16, *Zygomycota* – 8 і *Chytridiomycota* – 1. Нещодавно описано новий клас ґрунтових аскоміцетів – *Archaeorhizomycetes* (підвідділ *Taphrinomycotina*), який нараховує сотні видів. Ці гриби, хоча й розвиваються у кореневій зоні рослин, не формують мікориз і є сапротрофами (Rosling et al., 2011). Оскільки значна частина видів грибів стала відома лише завдяки аналізу eDNA, припускається, що дотепер описана зовсім невелика частина реального різноманіття грибів.

Цікаві дослідження грибів-ендофітів з використанням eDNA технології були здійснені в тропічному лісі Папуа Нової Гвінеї (Vincent et al., 2016). Виявлена чітка видова специфічність цих грибів, при цьому просторовий фактор не впливав на структуру системи "живитель-паразит". Угрупування грибів з класу *Dacrymycetes* (*Agaricomycotina*, *Basidiomycota*), які розкладають деревину в лісових екосистемах, досліджували за трьома методами: обстеження колекції плодових тіл, лабораторне культивування та аналіз eDNA (Shirouzu et al., 2016). Виявлено відповідно 11, 10 та 16 таксономічних одиниць, із них ідентифіковано 3, 7 і 7 нових ліній, які можна використовувати для з'ясування шляхів еволюції *Dacrymycetes*. Для продуктивного та достовірного виявлення невідомих ланок філогенезу грибів автори рекомендують комбінувати два методи – лабораторне культивування та аналіз ДНК з навколишнього середовища.

Гриби у водних екосистемах

Морські гриби. Видова різноманітність і роль грибів у водних екосистемах також недостатньо вивчені. При дослідженні ізолюваних культур морських грибів виявлена незначна їхня кількість – всього 467 описаних видів, що складає близько 0,5% усіх відомих видів грибів (Damare et al., 2008; Burgaud et al., 2009). Найбільш поширеними морськими

грибами є дріжджі (одноклітинні аско- та базидіоміцети), які розвиваються у забрудненій воді, планктоні, на макроводоростях тощо (Kohlmeier et al., 1979).

Гриби в морському середовищі відіграють важливу роль редуцентів (Mann, 1988; Raghukumar, 2004). Вони забезпечують інші організми важливими поживними сполуками – амінокислотами, вітамінами тощо (Mann, 1988). Наприклад, ракоподібні для росту потребують ненасичених жирних кислот, які надходять у поживні ланцюги бентосу лише завдяки життєдіяльності мікроскопічних грибів (Raghukumar, 2004). Встановлено також, що хоча гриби досить поширені в морських осадах та нижніх шарах води з низьким вмістом кисню, вони майже відсутні у верхньому шарі не лише відкритого океану, а й біля берегів (Richards et al., 2005; Massana et al., 2008).

eDNA-аналіз зразків води з Аравійського моря та осадів із глибини 25 м, де недостатній вміст кисню, показав значну різноманітність грибів різних типів (Jebaraj et al., 2010). Було ідентифіковано 48 нових філотипів, із яких 27 належать до *Ascomycota*, 20 – до *Basidiomycota* та 1 – до *Zygomycota*. Представників відділу *Chytridiomycota* у цих зразках не виявлено. Показано також, що зі збільшенням глибини моря наявність грибів зменшується (Soumya et al., 2013).

За допомогою eDNA-аналізу в зразках морських осадів із глибини 640 м були виявлені угруповання різноманітних одноклітинних еукаріотів, переважно дріжджових видів грибів (Takishita et al., 2006). За результатами іншого дослідження, у морській воді на глибині 500–4200 м та поблизу гідротермальних джерел видове різноманіття грибів виявилось незначним, з домінуванням аско- та базидіоміцетів, які на філогенетичній схемі розташовуються поруч із групою дріжджів. При цьому було виявлено сім унікальних філотипів із групи задньоджгутикових грибів, шість з яких раніше були невідомі (Bass et al., 2007). Ці філотипи за морфологічними ознаками переважно нагадують відомі патогенні гриби і, можливо, є збудниками мікозів глибоководних тварин (Dover et al., 2007).

Подальші дослідження зразків морської води поряд із гідротермальними джерелами теж показали наявність ДНК у кількох нових філогенетичних ліній грибів. Наприклад, було виявлено три філотипи базидіоміцетів та два – хитридіоміцетів (Le Calvez et al., 2009). Результати цього дослідження,

як і попередніх, підтверджують, що глибоководні угруповання морських грибів за видовим складом досить бідні і серед них домінують дріжджові види аско- та базидіоміцетів.

Прісноводні гриби. Обстеження угруповань евкаріотичних мікроорганізмів у прісноводному середовищі нещодавно також розпочали здійснювати на основі аналізу ДНК з навколишнього середовища. Найчастіше використовують зразки води, взяті з водойми (Amaral-Zettler et al., 2002; Berney et al., 2004; Lefranc et al., 2005; Šlapeta et al., 2005; Lefèvre et al., 2007). Деякі дослідники вивчали відмерлі таломі водоростей, інокульованих у лабораторних умовах мікроорганізмами із озерної води (Hannep et al., 1999). На відміну від морського середовища (Massana et al., 2008), у прісноводних екосистемах співвідношення грибів і евкаріотів досить високе і варіює в межах 19–33% (Berney et al., 2004; Lepère et al., 2006; Lefèvre et al., 2007, 2008). До того ж, у прісній воді більша частка так званих "нижчих" грибів та/або хитридіоміцетів (Lefranc et al., 2005; Šlapeta et al., 2005; Lefèvre et al., 2007, 2008), а в морській – справжніх (дикаріотичних) грибів (*Dikarya*) (Bass et al., 2007; Jebaraj et al., 2010). Це однозначно підтверджується і результатами дослідження надзвичайно різноманітного угруповання споріднених із грибами одноклітинних евкаріотів (*Cryptomycota*), виділених переважно з екосистем прісної води та водних осадів. Припускається, що ця клада представляє одну з базальних гілок у філогенії грибів (Jones et al., 2011).

Висновки

Отже, на основі огляду літературних джерел, які висвітлюють результати вивчення угруповань грибів за допомогою аналізу ДНК зразків з навколишнього середовища, встановлено, що у більшості випадків вони представляють частину більш широких досліджень евкаріотичного біорізноманіття. Роботи, присвячені виключно eDNA-аналізу грибів, є поки що малочисленими. Однак ці дослідження переконливо свідчать, що у природі значно більше видів грибів, ніж описано на сьогодні з використанням традиційних методів візуального та мікроскопічного обстеження і лабораторного культивування. Цілком очевидно, що подальше використання новітніх методів eDNA-аналізу грибів значно доповнить сучасні уявлення про біорізноманітність та еволюцію грибів.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Allentoft M.E., Collins M., Harker D., Haile J., Oskam Ch.L., Hale M.L., Campos P.F., Samaniego J.A., Gilbert M.Th.P., Willerslev E., Zhang G., Scofield R.P., Holdaway R.N., Bunce M. The half-life of DNA in bone: measuring decay kinetics in 158 dated fossils. *Proc. R. Soc. B.*, 2012, 279(1748): 4724–4733. doi:10.1098/rspb.2012.1745.
- Amaral-Zettler L.A., Gómez F., Zettler E., Keenan B.G., Amils R., Sogin M.L. Eukaryotic diversity in Spain's river of fire. *Nature*, 2002, 417(6885): 137.
- Arnold A.E., Maynard Z., Gilbert G.S., Coley P.D., Kursar T.A. Are tropical fungal endophytes hyperdiverse? *Ecol. Lett.*, 2000, 3(4): 267–274.
- Bass D., Howe A., Brown N., Barton H., Demidova M., Michelle H., Li L., Sanders H., Watkinson S.C., Willcock S., Richards T.A. Yeast forms dominate fungal diversity in the deep oceans. *Proc. Biol. Sci.*, 2007, 274(1629): 3069–3077. doi:10.1098/rspb.2007.1067.
- Berney C., Fahrni J., Pawlowski J. How many novel eukaryotic «kingdoms»? Pitfalls and limitations of environmental DNA surveys. *BMC Biol.*, 2004, 2(13): 1–13.
- Blum S.A.E., Lorenz M.G. Mechanism of retarded DNA degradation and prokaryotic origin of DNases in non-sterile soils. *Syst. Appl. Microbiol.*, 1997, 20(4): 513–521.
- Briggs A.W., Stenzel U., Meyer M., Krause J., Kircher M., Pääbo S. Removal of deaminated cytosines and detection of in vivo methylation in ancient DNA. *Nucleic Acids Res.*, 2010, 38(6), e87. doi:10.1093/nar/gkp1163.
- Buchan A., Newell S.Y., Moreta J.I., Moran M.A. Analysis of internal transcribed spacer regions of rRNA genes in fungal communities in a southeastern U.S. salt marsh. *Microbiol. Ecol.*, 2002, 43(3): 329–340. doi:10.1007/s00248-001-1062-0
- Burgaud G., Le Calvez T., Arzur D., Vandenkoornhuyse P., Barbier G. Diversity of culturable marine filamentous fungi from deep-sea hydrothermal vents. *Environ. Microbiol.*, 2009, 11(6): 1588–1600. doi:10.1111/j.1462-2920.2009.01886.x.
- Damare S., Raghukumar C. Fungi and macroaggregation in deep-sea sediments. *Microbiol. Ecol.*, 2008, 56(1): 168–177.
- Deacon J. *Fungal biology*. 4 ed., Oxford: Wiley-Blackwell, 2006, vii+372 pp.
- Deagle B.E., Eveson J.P., Jarman S.N. Quantification of damage in DNA recovered from highly degraded samples – a case study on DNA in faeces. *Front. Zool.*, 2006, 3(11): 1–10.
- Dejean T., Valentini A., Duparc A., Pellier-Cuit S., Pompanon F., Taberlet P., Miaud C. Persistence of environmental DNA in freshwater ecosystems. *PLoS ONE*, 2011, 6(8), e23398. doi:10.1371/journal.pone.0023398.
- Dover C.L. van, Ward M.E., Scott J.L., Underdown J., Andersen B., Gustafson C., Whalen M., Carnegie R.B. A fungal epizootic in mussels at a deep-sea hydrothermal vent. *Mar. Ecol.*, 2007, 28(1): 54–62. doi:10.1111/j.1439-0485.2006.00121.x.
- Epp L.S., Boessenkool S., Bellemain E.P., Haile J., Esposito A., Riaz T., Erséus C., Gusarov V.I., Edwards M.E., Johnsen A., Stenøien H.K., Hassel K., Kausarud H., Yoccoz N.G., Bråthen K.A., Willerslev E., Taberlet P.,

- Coissac E., Brochmann C. New environmental metabarcodes for analysing soil DNA: potential for studying past and present ecosystems. *Mol. Ecol.*, 2012, 21(8): 1821–1833. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05537.x.
- Garibyan L., Avashia N. Polymerase Chain Reaction. *J. Investig. Derm.*, 2013, 133(3), e6: 1–4. doi:10.1038/jid.2013.1.
- Gilbert M.Th.P., Djurhuus D., Melchior L., Lynnerup N., Worobey M., Wilson A.S., Andreasen C., Dissing J. mtDNA from hair and nail clarifies the genetic relationship of the 15th century Qilakitsoq Inuit mummies. *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 2007, 133(2): 847–853. doi:10.1002/ajpa.20602.
- Haile J., Holdaway R., Oliver K., Bunce M., Gilbert M.Th.P., Nielsen R., Munch K., Ho S.Y.W., Shapiro B., Willerslev E. Ancient DNA chronology within sediment deposits: are paleobiological reconstructions possible and is DNA leaching a factor? *Mol. Biol. Evol.*, 2007, 24(4): 982–989. doi:10.1093/molbev/msm016.
- Hannan E.J. van, Mooij W., van Agterveld M.P., Gons H.J., Laanbroek H.J. Detritus-dependent development of the microbial community in an experimental system: qualitative analysis by denaturing gradient gel electrophoresis. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1999, 65(6): 2478–2484.
- Hawksworth D.L. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycol. Res.*, 1991, 95(6): 641–655.
- Hawksworth D.L. The magnitude of fungal diversity: the 1,5 million species estimate revisited. *Mycol. Res.*, 2001, 105(12): 1422–1432. doi:10.1017/S0953756201004725.
- Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball Sh.L., Ward J.R. de. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. Roy. Soc. B.*, 2003, 270(1512): 313–321. doi:10.1098/rspb.2002.2218.
- Horton T.R., Bruns T.D. The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. *Mol. Ecol.*, 2001, 10(8): 1855–1871.
- Jebaraj C.S., Raghukumar C., Behnke A., Stoeck T. Fungal diversity in oxygen-depleted regions of the Arabian Sea revealed by targeted environmental sequencing combined with cultivation. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 2010, 71(3): 399–412. doi:10.1111/j.1574-6941.2009.00804.x.
- Jones M.D.M., Forn I., Gadelha C., Egan M.J., Bass D., Massana R., Richards T.A. Discovery of novel intermediate forms redefines the fungal tree of life. *Nature*, 2011, 474(7350): 200–203. doi:10.1038/nature09984.
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. *Dictionary of the Fungi*. 10th ed., UK: CABI Europe, 2008, xi+748 pp.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. *Marine mycology: the higher fungi*. New York: Acad. Press, 1979, xiv+690 pp.
- Kolmodin L.A., Birch D.E. Polymerase chain reaction: Basic principles and routine practice. In: *Methods in molecular biology*. 2 ed. Eds B.-Y. Chen, H.W. Janes, Totowa (NJ): Humana Press Inc., 2002, vol. 192, pp. 3–18.
- Kress W.J., Wurdack K.J., Zimmer E.A., Weigt L.A., Janzen D.H. Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2005, 102(23): 8369–8374. doi:10.1073/pnas.0503123102.
- Lawley B., Ripley S., Bridge P., Convey P. Molecular analysis of geographic patterns of eukaryotic diversity in Antarctic soils. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2004, 70(10): 5963–5972. doi:10.1128/AEM.70.10.5963–5972.2004.
- Le Calvez T., Burgaud G., Mahé S., Barbier G., Vandenkoornhuysen P. Fungal diversity in deep-sea hydrothermal ecosystems. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2009, 75(20): 6415–6421. doi:10.1128/AEM.00653-09.
- Lefèvre E., Bardot C., Noël C., Carrias J.F., Viscogliosi E., Amblard C., Sime-Ngando T. Unveiling fungal zooflagellates as members of freshwater picoeukaryotes: evidence from a molecular diversity study in a deep meromictic lake. *Environ. Microbiol.*, 2007, 9(1): 61–71. doi:10.1111/j.1462-2920.2006.01111.x.
- Lefèvre E., Roussel B., Amblard C., Sime-Ngando T. The molecular diversity of freshwater picoeukaryotes reveals high occurrence of putative parasitoids in the plankton. *PLoS ONE*, 2008, 3(6), e2324: 1–10. doi:10.1371/journal.pone.0002324.
- Lefranc M., Thénot A., Lepère C., Debroas D. Genetic diversity of small eukaryotes in lakes differing by their trophic status. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2005, 71(10): 5935–5942. doi:10.1128/AEM.71.10.5935–5942.2005.
- Lepère C., Boucher D., Jardillier L., Domaizon I., Debroas D. Succession and regulation factors of small eukaryote community composition in a lacustrine ecosystem (Lake Pavin). *Appl. Environ. Microbiol.*, 2006, 72(4): 2971–2981. doi:10.1128/AEM.72.4.2971–2981.2006.
- Lesaulnier C., Papamichail D., McCorkle S., Ollivier B., Skiena S., Taghavi S., Zak D., van der Lelie D. Elevated atmospheric CO₂ affects soil microbial diversity associated with trembling aspen. *Environ. Microbiol.*, 2008, 10(4): 926–941. doi:10.1111/j.1462-2920.2007.01512.x.
- Mann K.H. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limn. Oceanogr.*, 1988, 33(4(2)): 910–930.
- Massana R., Pedrós-Alió C. Unveiling new microbial eukaryotes in the surface ocean. *Curr. Opin. Microbiol.*, 2008, 11(3): 213–218. doi:10.1016/j.mib.2008.04.004.
- O'Brien H.E., Parrent J.L., Jackson J.A., Moncalvo J.-M., Vilgalys R. Fungal community analysis by large-scale sequencing of environmental samples. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2005, 71(9): 5544–5550. doi:10.1128/AEM.71.9.5544–5550.2005.
- Ogram A., Sayler G.S., Barkay T. The extraction and purification of microbial DNA from sediments. *J. Microbiol. Methods*, 1987, 7(2–3): 57–66.
- Olsen G.J., Lane D.J., Giovannoni S.J., Pace N.R., Stahl D.A. Microbial ecology and evolution: a ribosomal RNA approach. *Annu. Rev. Microbiol.*, 1986, 40: 337–365.
- Overballe-Petersen S., Harms K., Orlando L.A.A., Mayar V.M., Rasmussen S., Dahl T.W., Rosing M.T., Poole A.M., Sicheritz-Ponten Th., Brunak S., Inselmann S., Vries J. de, Wäckernagel W., Pybus O.G., Nielsen B., Johnsen P.J., Nielsen K.M., Willerslev E. Bacterial natural transformation by highly fragmented and damaged DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2013, 110(49): 19860–19865. doi:10.1073/pnas.1315278110.
- Paul J.H., Jeffrey W.H., DeFlaun M.F. Dynamics of extracellular DNA in the marine environment. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1987, 53(1): 170–179.

- Paul J.H., Jeffrey W.H., David A.W., DeFlaun M.F., Cazares L.H. Turnover of extracellular DNA in eutrophic and oligotrophic freshwater environments of southwest Florida. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1989, 55(7): 1823–1828.
- Pietramellara G., Ascher J., Borgogni F., Ceccherini M.T., Guerri G., Nannipieri P. Extracellular DNA in soil and sediment: fate and ecological relevance. *Biol. Fertil. Soils*, 2009, 45(3): 219–235. doi:10.1007/s00374-006-0156-8.
- Porter T.M., Schadt C.W., Rizvi L., Martin A.P., Schmidt S.K., Scott-Denton L., Vilgalys R., Moncalvo J.M. Widespread occurrence and phylogenetic placement of a soil clone group adds a prominent new branch to the fungal tree of life. *Mol. Phylogen. Evol.*, 2008, 46(2): 635–644. doi:10.1016/j.ympev.2007.10.002.
- Poté J., Mavingui P., Navarro E., Rosselli W., Wildi W.P., Vogel T.M. Extracellular plant DNA in Geneva groundwater and traditional artesian drinking water fountains. *Chemosphere*, 2009, 75(4): 498–504. doi:10.1016/j.chemosphere.2008.12.048.
- Prober S.M., Leff J.W., Bates S.T., Scott T., Borer E.T., Firm J., Harpole W.S., Lind E.M., Seabloom E.W., Adler P.B., Bakker J.D., Cleland E.E., DeCrappeo N.M., DeLorenze E., Hagenah N., Hautier Y., Hofmockel K.S., Kirkman K.P., Knops J.M.H., La Pierre K.J., MacDougall A.S., McCulley R.L., Mitchell Ch.E., Risch A.C., Schuetz M., Stevens C.J., Williams R.J., Fierer N., Klironomos J. Plant diversity pre-dicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. *Ecol. Lett.*, 2015, 18(1): 85–95. doi:10.1111/ele.12381.
- Raghukumar S. *The role of fungi in marine detrital processes*. In: *Marine microbiology: Facets and opportunities*. Ed. N. Ramaiah, India: Natl. Inst. of Oceanography, 2004, pp. 91–101.
- Richards T.A., Bass D. Molecular screening of free-living microbial eukaryotes: diversity and distribution using a meta-analysis. *Curr. Opin. Microbiol.*, 2005, 8(3): 240–252. doi:10.1016/j.mib.2005.04.010.
- Rosling A., Cox F., Cruz-Martinez K., Ihrmark K., Grelet, G.-A., Lindahl B. D., Menkis A., James T. Y. Archaeorhizomycetes: Unearthing an ancient class of ubiquitous soil fungi. *Science*, 2011, 333(6044): 876–879. doi:10.1126/science.1206958
- Schadt C.W., Martin A.P., Lipson D.A., Schmidt S.K. Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils. *Science*, 2003, 301(5638): 1359–1361.
- Shirouzu T., Uno K., Hosaka K., Hosoya T. Early-diverging wood-decaying fungi detected using three complementary sampling methods. *Mol. Phyl. Evol.*, 2016, 98: 11–20. doi:10.1016/j.ympev.2016.01.015.
- Šlapeta J., Moreira D., López-García P. The extent of protist diversity: insights from molecular ecology of freshwater eukaryotes. *Proc. R. Soc. B*, 2005, 272(1576): 2073–2081. doi:10.1098/rspb.2005.3195.
- Soumya K.S., Jimly C.J., Neil S.C., Smitha S.L., Ramya K.D., Anil Kumar P.R., Manuel Th., Rosamma Ph. Filamentous fungal isolates from the continental shelf and slope sediments of Arabian Sea. *Int. J. Res. Mar. Sci.*, 2013, 2(1): 26–32.
- Suh S.-O., McHugh J.V., Pollock D.D., Blackwell M. The beetle gut: a hyperdiverse source of novel yeasts. *Mycol. Res.*, 2005, 109(3): 261–265. doi:10.1017/S0953756205002388.
- Taberlet P., Prud'Homme S.M., Campione E., Roy J., Miquel C., Shehzad W., Gielly L., Rioux D., Choler P., Clément J.-C., Melodelima C., Pompanon F., Coissac E. Soil sampling and isolation of extracellular DNA from large amount of starting material suitable for metabarcoding studies. *Mol. Ecol.*, 2012, 21(8): 1816–1820. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05317.x.
- Takishita K., Tsuchiya M., Reimer J.D., Maruyama T. Molecular evidence demonstrating the basidiomycetous fungus *Cryptococcus curvatus* is the dominant microbial eukaryote in sediment at the Kuroshima Knoll methane seep. *Extremophiles*, 2006, 10(2): 165–169. doi:10.1007/s00792-005-0495-7.
- Thomsen Ph.F., Kielgast J., Iversen L.L., Wiuf C., Rasmussen M., Gilbert M.Th.P., Orlando L., Willerslev E. Monitoring endangered freshwater biodiversity using environmental DNA. *Mol. Ecol.*, 2011, 21(11): 2565–2573. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05418.x.
- Thomsen Ph.F., Kielgast J., Iversen L.L., Møller P.R., Rasmussen M., Willerslev E. Detection of a diverse marine fish fauna using environmental DNA from seawater samples. *PLoS ONE*, 2012, 7(8), e41732. doi:10.1371/journal.pone.0041732.
- Thomsen Ph.F., Willerslev E. Environmental DNA – An emerging tool conservation for monitoring past and present biodiversity. *Biol. Conserv.*, 2015, 183: 4–18. doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.019
- Vandenkoornhuyse P., Baldauf S.L., Leyval C., Straczek J., Young J.P.W. Extensive fungal diversity in plant roots. *Science*, 2002, 295(5562): 2051.
- Vincent J.B., Weiblen G.D., May G. Host associations and beta diversity of fungal endophyte communities in New Guinea rainforest trees. *Mol. Ecol.*, 2016, 25(3): 825–841. doi:10.1111/mec.13510.
- Willerslev E., Hansen A.J., Binladen J., Brand T.B., Gilbert M.Th.P., Shapiro B., Bunce M., Wiuf C., Gilichinsky D.A., Cooper A. Diverse plant and animal genetic records from Holocene and Pleistocene sediments. *Science*, 2003, 300(5620): 791–795. doi:10.1126/science.1084114.
- Willerslev E., Hansen A.J., Rønn R., Brand T.B., Barnes I., Wiuf C., Gilichinsky D.A., Mitchell D., Cooper A. Long-term persistence of bacterial DNA. *Curr. Biol.*, 2004, 14(1): R9–R10.
- Willerslev E., Cappellini E., Boomsma W., Nielsen R., Hebsgaard M.B., Brand T.B., Hofreiter M., Bunce M., Poinar H.N., Dahl-Jensen D., Johnsen S., Steffensen J.P., Bennike O., Schwenninger J.-L., Nathan R., Armitage S., Hoog C.-J. de, Alifimov V., Christl M., Beer J., Muscheler R., Barker J., Sharp M., Penkman K.E.H., Haile J., Taberlet P., Gilbert M.Th.P., Casoli A., Campani E., Collins M.J. Ancient biomolecules from deep ice cores reveal a forested southern Greenland. *Science*, 2007, 317(5834): 111–114. doi:10.1126/science.1141758.

Рекомендує до друку
В.П. Гайова

Надійшла 25.05.2016

Помогайбо В.М., Макаренко Я.М. ДНК з навколишнього середовища як інструмент екологічного моніторингу грибних угруповань. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 442–448.

Полтавський національний педагогічний університет ім. В.Г. Короленка
вул. Остроградського, 2, Полтава 36000, Україна

Подано огляд літературних джерел, які висвітлюють результати вивчення угруповань грибів за допомогою технологій аналізу ДНК з навколишнього середовища. Показано, що у більшості випадків вони є частиною більш широких досліджень еваріотичного біорізноманіття. Роботи, присвячені eDNA-аналізу грибів, є поки що нечисленними. Однак уже ці перші дослідження виявили значну кількість нових таксонів грибів у різних екосистемах. Вони також свідчать про те, що у природі існує значно більше видів грибів, ніж описано за допомогою традиційних методів досліджень. Використання сучасних методів аналізу eDNA суттєво збагачує наші уявлення про видове різноманіття та еволюцію грибів.

Ключові слова: гриби, ДНК навколишнього середовища, eDNA, біорізноманіття грибів, еволюція

Помогайбо В.М., Макаренко Я.Н. ДНК из окружающей среды как инструмент экологического мониторинга грибных сообществ. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 442–448.

Полтавский национальный педагогический университет им. В.Г. Короленко
ул. Остроградского, 2, Полтава 36000, Украина

Представлен обзор литературных источников, которые освещают результаты изучения сообществ грибов с помощью технологий анализа ДНК из окружающей среды. Показано, что в большинстве случаев они являются частью более широких исследований биоразнообразия эукариотов. Работы, посвященные eDNA-анализу грибов, пока немногочисленны. Однако уже эти первые исследования выявили большое количество новых таксонов грибов в различных экосистемах. Они также свидетельствуют о том, что в природе существует значительно больше видов грибов, чем описано с помощью традиционных методов исследований. Использование современных методов анализа eDNA существенно обогащает наши представления о биоразнообразии и эволюции грибов.

Ключевые слова: грибы, ДНК окружающей среды, eDNA, биоразнообразии грибов, эволюция



doi: 10.15407/ukrbotj74.05.449

Рудеральна рослинність Кривого Рогу. I. Клас *Artemisietea vulgaris*

Наталія С. ЄРЕМЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
nathaly5755@gmail.com

Yeremenko N.S. **Ruderal vegetation of Kryvyi Rih. I. Class *Artemisietea vulgaris*.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 449–477.

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

Abstract. The article presents results of the studies of ruderal vegetation of the class *Artemisietea vulgaris* in Kryvyi Rih. Ruderal plant communities composed of tall biennial and perennial species in the open, moderately moistened and dry ecotopes are characterized. Vegetation of the class *Artemisietea vulgaris* is represented by 11 associations and 5 communities, 3 alliances and 2 orders. Their features in comparison to the communities in other regions of Ukraine are established. Results of the ordination analysis indicate that ecological differentiation of syntaxa of the investigated class in Kryvyi Rih is defined by a set of basic environmental factors, including variability of soil humidity, acidity, salt regime, and nitrogen content.

Keywords: syntaxonomy, classification, *Artemisietea vulgaris*, ecological differentiation, Kryvyi Rih

Вступ

Клас *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. in Tx. ex Von Rochow 1951 об'єднує угруповання високорослих трав'яних, переважно, дво- та багаторічних рудеральних видів в антропогенних і напівприродних екотопах. Його ценози як типові синантропні характеризуються великою часткою адвентивних видів: археофітів (*Artemisia absinthium* L., *Ballota nigra* L., *Carduus acanthoides* L., *Cichorium intybus* L., *Conium maculatum* L., *Fallopia convolvulus* (L.) Á. Löve, *Onopordum acanthium* L. та ін.) і кенофітів (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Bromus squarrosus* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal., *Solidago canadensis* L. та ін.). Серед них значну кількість становлять інвазійні види, які часто розглядаються як діагностичні для синтаксонів різного рангу. Також угруповання за їхньою участю виділяються багатьма авторами як варіанти асоціацій утворених аборигенними видами (Matuszkiewicz, 2001).

Синтаксономія класу зазнавала певної корекції протягом останніх років. Зокрема, клас *Agropyreteae repentis* Oberdorfer et al. 1967 не виділяється дослідниками через відсутність власних діагностичних видів. Його віднесено на рівні порядку *Agropyretalia intermedio-repentis* T. Müller et Gürs 1969 до класу

Artemisietea vulgaris. В.А. Соломаха зі співавторами (Solomakha et al., 1992) рудеральні угруповання, які сьогодні об'єднані у клас *Artemisietea vulgaris*, розглядав у трьох окремих класах (*Agropyreteae repentis*, *Artemisietea vulgaris* і *Meliloto-Artemisietea absinthii* Eliás 1979), що не є цілком обґрунтованим. Угруповання союзу *Arction lappae* Tx. 1937 – перехідні між *Artemisietea vulgaris* і *Galio-Urticeteae* Passarge ex Корецьк 1969. Але, оскільки їхній флористичний склад подібний до інших синтаксонів досліджуваного класу, українські й зарубіжні дослідники відносять його до *Artemisietea vulgaris* (Matuszkiewicz, 2001; Solomakha, 2008; Vegetace Česke..., 2009).

На Криворіжжі вивчалися лише угруповання техногенних екотопів, які займають великі площі; також була розроблена класифікація рослинності на еколого-флористичній основі (Derpolyuk, 2002; Smetana, 2002). Виділено 29 асоціацій класу. Серед них лише чотири (*Cirsio setosi-Lathyretum tuberosi* Smetana 2002, *Erigeretum canadensi-acris* Smetana 2002, *Epilobio tetragoni-Achilleteum nobilis* Smetana 2002, *Euphorbio virgultosae-Lathyretum tuberosi* Smetana 2002) визнані українськими дослідниками. Деякі асоціації зведено в синоніми, інші вважаються невалідними. М.Г. Сметана (Smetana, 2002) виділив у ранзі асоціацій окремі угруповання, що є стадіями заростання та відновлення трав'яних ценозів, і вузьколокальні асоціації, які в даній роботі розглядаються як дериватні угруповання. На тери-

© Н.С. ЄРЕМЕНКО, 2017

торії власне міста синтаксономічні дослідження рудеральної рослинності досі не проводилися.

Метою нашої роботи є еколого-ценотична характеристика синтаксонів класу *Artemisietea vulgaris*, їхні синфітоіндикаційний та ординаційний аналізи.

Територія м. Кривий Ріг належить до атлантико-континентальної європейської недостатньо вологої, теплої області помірної кліматичної зони (Alisov, 1969). Атмосферні опади тут розподіляються нерівномірно, найбільше їх випадає влітку. Середньорічна норма опадів становить 400–450 мм (Мухайленко, 1982). Основу ґрунтового покриву міста складають надмірно трансформовані чорноземи (3,5–5,5% гумусу) (Тухоненко, 2001).

Матеріали і методи

Об'єктами дослідження були рудеральні фітоценози, що займають території з різним ступенем порушення ґрунтового покриву – пустирі, узбіччя доріг, рудералізовані газони, відвальні ландшафти, селітебні та інші ділянки (всього 23), які виділені в процесі рекогносцирувального етапу досліджень. На відвалах (ділянки плато, схили, внутрішні частини, гребні берм, заглиблення, мікрозападни, відсипи ґрунтів) формуються екотопи, що відрізняються за мікрокліматичними показниками (вологість, температура, освітлення).

Протягом польового сезону – з червня до вересня 2016 р. автором виконано 200 геоботанічних описів на території Кривого Рогу, з яких 110 представлено у фітоценотичних таблицях. Геоботанічні описи здійснено на стандартних ділянках, які відповідають мінімальній площі у трав'яних фітоценозах (Westhoff, Maarel, 1978) – від 4–9 м² до 50–100 м² (на плато відвалів). Розмір пробної ділянки залежав від однорідності угруповання. Проективне покриття оцінювали у відсотках, які переводили в бали за шкалою Браун-Бланке: г – дуже рідко, вид трапляється поодинокими екземплярами, проективне покриття менше 1%; + – рідко, проективне покриття ≤ 1%; 1 – особини численні, з незначним покриттям 1–5%; 2 – площа покриття 5–25%; 3 – 25–50%; 4 – 50–75%; 5 – більше 75%. Постійність видів оцінювали за п'ятибальною шкалою: I – 1–20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – 81–100%. Середню висоту травостою визначали на етапі оптимального його розвитку.

Класифікацію рослинності проведено за еколого-флористичним методом. Створено базу даних у

програмі TURBOVEG (Hennekens, 2008). Оброблення описів здійснено за допомогою модифікованого алгоритму TWINSpan, який входить до пакета програм JUICE 7.0 (Tichý, 2002). Діагностичні види синтаксонів визначали відповідно до значень коефіцієнта вірності *phi* (Chytrý et al., 2002). Для виділення базальних та дериватних угруповань використано метод Копецьки-Гейни (Корецькі & Hejný, 1974).

Особливості екологічної диференціації угруповань виявляли за методом DCA-ординації (Hill, Gauch, 1980) із застосуванням програми R-project (Venables et al., 2011). Для з'ясування екологічних оптимумів та амплітуд ценозів за їхнім відношенням до провідних факторів середовища використовували базовий статичний аналіз у програмі STATISTICA 10.0 на основі екологічних шкал Я.П. Дідуха (Didukh, 2012).

Назви синтаксонів наведено відповідно до правил третього видання Міжнародного кодексу фітосоціологічної номенклатури (Weber et al., 2000), номенклатура таксонів – за чек-листом (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Установлені в місті синтаксони порівнювалися з аналогічними, виділеними в різних регіонах України. Флористичну подібність синтаксонів оцінювали за коефіцієнтом Жаккара. Для порівняння використані найінформативніші описи з територій України.

Результати та обговорення

Рослинність класу *Artemisietea vulgaris* на території Кривого Рогу представлена 11 асоціаціями і 5 угрупованнями, які об'єднані в 4 союзи і 2 порядки (див. таблицю).

Класифікаційна схема рослинності класу *Artemisietea vulgaris* у м. Кривий Ріг:

Artemisietea vulgaris Lohmeyer et al. in Tx. ex von Rochow 1951

Agropyretalia intermedio-repentis T. Müller et Görs 1969

Convolvulo arvensis-Agropyrion repentis Görs 1967

Anisantho-Artemisietum austriacae Kostylev 1985

Convolvulo arvensis-Agropyretum repentis Felföldy 1943

Convolvulo-Brometum inermis Eliáš 1979

Onopordetalia acanthii Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944

Arction lappae Tx. 1937

Arctietum lappae Felföldy 1942

Dauco-Melilotum Görs et Rostanski et Gutte 1967
Berteroetum incanae Sissingh et Tidemann ex Sissingh 1950

Dauco-Centauretum diffusae Bagrikova 2002
Melilotum albo-officinale Sissingh 1950
Plantagini lanceolatae-Chondriletum juncea
Levon 1997

DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis*
[*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*]
BC *Tussilago farfara* [*Dauco carotae-Melilotum albi*]

Onopordion acanthii Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1936
Achilleo millefoliae-Grindelietum squarrosae
Kostylev in V. Solomakha et al. 1992

Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii
Jarolimek et al. 1997

Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii
Falicski 1965

DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*]
DC *Grindelia squarrosa* [*Artemisietea vulgaris*]
DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris*]/
Festuco-Brometea

Клас *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer, Preising et Tüxen ex von Rochow 1951

Діагностичні види (Д. в.): *Achillea submillefolium* Klokov & Krytzka, *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris* L., *Ballota nigra*, *Carduus acanthoides*, *C. crispus* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Galium aparine* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Tanacetum vulgare* L., *Tussilago farfara* L.

Клас включає термофілну рослинність відкритих, помірно зволжених і сухих екоотопів. Угруповання формуються практично на всіх типах субстратів. Особливостями ценоструктури є щільність травостою, чітка вираженість під'ярусів, стійке положення домінуючих видів і досить висока флористична насиченість ценозів. У сукцесійних рядах означені угруповання класу з часом замінюються на ценози *Stellarietea mediae* Tx. et al. in Tx. 1950.

Порядок *Agropyretalia intermedio-repentis* T. Müller et Görs 1969

Д. в.: *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Calamagrostis epigeos* (L.) Roth, *Convolvulus arvensis* L., *Elytrigia repens*, *Falcaria vulgaris* Bernh., *Poa angustifolia* L.

Порядок об'єднує угруповання, сформовані переважно злаками у вторинно-порушених екоотопах, приурочених до сухих ущільнених ґрунтів. На території міста представлений одним союзом.

Союз *Convolvulo arvensis-Agropyron repentis* Görs 1967

Д. в. союзу = Д. в. порядку.

Союз об'єднує рудеральні угруповання на трансформованих чорноземах звичайних з домішками щебеню. Іноді вони приурочені до ґрунтів з високим вмістом кварцитів. У ценозах досить часто трапляються кенофіти. Виділені угруповання союзу є проміжною стадією сукцесії рудеральної рослинності. В межах міста ценози досить поширені обабіч автошляхів, на пустирях, селітебних територіях, занедбаних ділянках біля промислових підприємств. Періодично рослини викошуються. В місті союз представлений трьома асоціаціями.

Асоціація *Anisantho-Artemisietum austriacae* Kostylev 1985

Д. в.: *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Artemisia austriaca* Jacq., *Bromus squarrosus*.

Асоціацію вперше в Україні описано О.В. Костильовим поблизу с. Шабо Білгород-Дністровського р-ну Одеської обл. на чорноземах (Kostylev, 1985). Угруповання формуються на територіях випасання худоби та особливо на перелогах (Solomakha et al., 1992). Ценози у Кривому Розі відзначаються домінуванням діагностичних інвазійних видів злакових зі значною участю *Ambrosia artemisiifolia*, *Grindelia squarrosa*, *Lactuca serriola* L. Травостій середньої висоти (до 50 см), загальне проективне покриття 55–100%. У ньому виділяються два під'яруси. Перший (висота 30–50 см) формують види класу *Artemisietea vulgaris*: *Achillea submillefolium*, *Carduus acanthoides*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Melilotus alba* Medik., *Tragopogon major* Jacq., а також класу *Stellarietea mediae*: *Lactuca serriola*, *Atriplex prostrata* Boucher ex DC. У другому під'ярусі (висота 10–30 см) виявлені діагностичні види означеної асоціації та порядків класу *Stellarietea mediae*: *Atriplex tatarica* L., *Amaranthus retroflexus* L., *Chenopodium album* L., *Diploxys muralis* (L.) DC., і *Plantaginetea majoris* Tx. et Preising ex von Rochow 1951: *Polygonum aviculare* L., *Portulaca oleracea* L. Кількість видів в угрупованнях невелика, в середньому 10 на описову ділянку. Всього в ценофлорі 35 видів.

У межах Кривого Рогу асоціація *Anisantho-Artemisietum austriacae* описана на новоутворених ділянках поблизу Криворізького кладовища. Крім того, трапляється обабіч доріг, на пустирях у центральній та північній частинах міста. За відсутності антропогенного впливу змінюється на ценози з домінуванням *Elytrigia repens*.

Асоціацію наводили В.В. Осипенко (Osypenko, 2006) для Черкас і Ю.А. Бредіхіна (Bredikhina, 2015) – для Мелітополя. Коефіцієнт Жаккара між угрупованнями, описаними відповідно в місті та на Північному Причорномор'ї, становить 60,4%.

Асоціація *Convolvulo arvensis-Agropyretum repentis* Felföldy (1942) 1943

Д. в.: *Anisantha tectorum*, *Convolvulus arvensis*, *Crepis tectorum* L., *Elytrigia repens*, *Trifolium arvense* L.

З найбільшим покриттям трапляються види *Anisantha tectorum* та *Elytrigia repens*. Крім діагностичних високою постійністю відзначаються *Achillea submillefolium*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Galium aparine* L. Травостій середньої висоти (30–40 см), з високим загальним проективним покриттям > 85%. Він диференційований на два під'яруси. В першому (20–40 см) виявлені названі види, у другому (10–20 см) переважають *Convolvulus arvensis*, *Galium aparine*, *Taraxacum officinale* F.H. Wigg. agg. Середня кількість видів в описах 16. У ценофлорі домінують види класу *Artemisietea vulgaris*, всього 34 види.

Elytrigia repens за умови послаблення антропоїчного впливу формує суцільні зарості. На територіях з відсутнім або нерегулярним викошуванням (на занедбаних ділянках садово-дачних кооперативів) спостерігається збільшення частки видів родів *Cirsium* Mill., *Carduus* L. та ін.

У Кривому Розі угруповання описані на розі вулиць Старовокзальна та Єгорова, а також звичайно трапляються обабіч доріг, на занедбаних ділянках.

В Європі асоціація *Convolvulo arvensis-Agropyretum repentis* Felföldy (1942) 1943 відмічена в Польщі (Görski, Janyszek, 2005), Угорщині (Dancza, 2007) і Румунії (Bită-Nicolae, Indreica, 2016). У Чехії аналогічні угруповання названі *Convolvulo arvensis-Elytrigietum repentis* (Vegetace Česke..., 2009), у Боснії та Герцоговині (Kovačević et al., 2017) й Україні (Кримський п-ів) виявлені *Convolvulo-Agropyretum repentis* (Bagrikova, 2004, 2016).

На території Лівобережного Лісостепу України О.В. Костильовим описана та віднесена до класу *Agropyreteae repentis* асоціація *Convolvulo-Agropyretum* Felf. 1943 (Solomakha et al., 1986). Однак її назва не відповідає вимогам останнього видання Міжнародного кодексу (ст. 10). Угруповання виявлені М.Г. Сметаною на промисловому майданчику Північного гірничо-збагачувального комбінату (ГЗК) та на старих відвалах на Криворіжжі (Smetana, 2002), І.В. Папучею – у Чернігові (Papucha, 1991),

В.О. Кучерявим – у Львові (Kucheryavyi et al., 1991), В.В. Осипенко – у Черкасах (Osypenko, 2006), Ю.Л. Бредіхіною (Bredikhina, 2015) – у Мелітополі. Всі автори асоціацію *Convolvulo arvensis-Agropyretum repentis* наводять у складі класу *Agropyreteae repentis*. В.В. Осипенко виділив варіанти: *typicum*; var. *Capsella bursa-pastoris*; var. *Achillea submillefolium*. Цим автором пізніше описано та віднесено вже до класу *Artemisietea vulgaris* угруповання асоціації на прибережних територіях Кременчуцького водосховища (Kopohray, Osypenko, 2015). У Криму виявлені *Convolvulo-Agropyretum repentis* (Bagrikova, 2004, 2016).

При порівнянні флористичного складу угруповань Мелітополя, відвальних екоотопів Криворіжжя й Кривого Рога встановлені коефіцієнти Жаккара < 50%.

Асоціація *Convolvulo-Brometum inermis* Eliáš 1979

Д. в.: *Bromopsis inermis*, *Carduus acanthoides*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*.

Угруповання формують здебільшого суцільний травостій з домінуванням діагностичних видів злаків, які є рудеральними. Крім них, ценози сформовані за участі інших рудеральних видів: *Achillea submillefolium*, *Cichorium intybus*, *Chondrilla juncea* L., *Ambrosia artemisiifolia*, *Lactuca serriola* та ін. Рослинність з високим проективним покриттям 95%. Травостій висотою 50–60 см диференційований на два під'яруси. Перший (30–60 см) сформований діагностичними та названими видами, другий (10–30 см) – видами класу *Stellarieteae mediae*: *Hordeum murinum* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Atriplex tatarica*, а також *Centaurea diffusa* Lam., *Polygonum aviculare*. Кількість видів у ценозах варіює від 10 до 21. У ценофлорі асоціації виявлено 38 видів.

У місті угруповання описані на занедбаній ділянці по вул. Хостинська, а також поширені вздовж ліній електропередач та на стихійних смітниках. При викошуванні формуються монодомінантні угруповання за участі *Bromopsis inermis*.

Асоціація наводиться для Чехії (Vegetace Česke..., 2009).

О.В. Костильовим виявлені угруповання на о-ві Хортиця та на схилах Хаджибейського лиману на Одещині (Solomakha et al., 1992). На Криворіжжі асоціація *Convolvulo-Brometum inermis* описана М.Г. Сметаною на північних рекультивованих схилах дамб шламосховища Північного ГЗК (Smetana, 2002). Також наводиться В.А. Соломахою (Solomakha, 2008).

При флористичному порівнянні угруповань, описаних О.В. Костильовим і М.Г. Сметаною в техногенних екотопах на півночі Криворіжжя і в місті, встановлені коефіцієнти Жаккара < 50 і 57,2% відповідно.

Порядок *Onopordetalia acanthii* Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944

Д. в.: *Ballota nigra*, *Carduus acanthoides*, *Daucus carota* L., *Onopordum acanthium*, *Verbascum densiflorum* Bertol.

Порядок об'єднує ксеромезофітні й ксерофітні угруповання в різноманітних, за часом порушення і типом субстрату, екотопах міста. Він представлений трьома союзами.

Союз *Arctium lappae* Tx. 1937

Д. в.: *Arctium lappa* L., *A. tomentosum* Mill., *Ballota nigra*, *Carduus acanthoides*, *Elytrigia repens*.

Союз охоплює угруповання, сформовані переважно дворічниками, що поширені на ділянках з помірно вологими, до сухих, ґрунтами. На території Кривого Рогу спорадично трапляються по берегах річок, обабіч доріг, а також на занедбаних гральних майданчиках, біля парканів та інших господарських забудов. Виявлені частіше на деградованих чорноземах з різним ступенем механічного порушення. В ценозах кількісно більш представлені археофіти. У сукцесійних рядах ці угруповання змінюються на ценози *Malvion neglectae* Gutte 1972, *Sisymbrium officinalis* Tx. et al. ex von Rochow 1951 порядку *Sisymbrietalia* J. Tx. ex Matuszkiewicz 1962 *Stellarietea mediae*. На сухих ґрунтах нерідко формують перехідні угруповання до *Onopordion acanthii* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1936. У межах Кривого Рогу представлений однією асоціацією.

Асоціація *Arctietum lappae* Felföldy 1942

Д. в. асоціації = Д. в. союзу.

Угруповання визначаються високим проективним покриттям *Arctium lappa*, *Ballota nigra*, *Elytrigia repens*. Виявлені сіянци *Ulmus minor* Mill., *Acer negundo* L., *Robinia pseudacacia* L. Ценози з густим (проективне покриття до 95%) високорослим травостоем (65 см). В їхній структурі виділяють два під'яруси. Перший (30–75 см) формують сіянци деревних видів та діагностичні види *Artemisietea vulgaris*: *Achillea submillefolium*, *Daucus carota*, *Melilotus alba* та *Stellarietea mediae*: *Chenopodium album*, *Cyclachaena xanthiifolia*. У другому під'ярусі (10–30 см) представлені *Atriplex tatarica*, *Berteroa incana* (L.) DC., *Diploxys muralis*, *Lactuca serriola*, *Taraxacum officinale*. Середня кількість видів в описах 15. Усього ценофлору формують 34 види.

Завдяки сильній конкурентоздатності й можливості значного поширення насіння *Arctium lappa*, його угруповання утримують ценотичні позиції протягом тривалого часу. За умови послаблення антропогенного впливу відбувається формування чагарникових угруповань *Robinietea* Jurko 1963.

У місті асоціацію описано на ділянці біля музичного коледжу, спорадично трапляються по занедбаних ігрових майданчиках, селітебних ділянках, обабіч доріг.

Arctietum lappae відмічена в Словаччині (Medvecká et al., 2006), Чехії (Vegetace Česke..., 2009), Угорщині (Dancza, 2007), Польщі (Szrama, Brzeg, 2011).

Визначена асоціація наводиться для Лівобережного Лісостепу України (Solomakha et al., 1986). Описана в межах м. Львова (Kucheryavyi et al., 1991) з варіантами *Ballota nigra* та *Urtica dioica*, та в околицях Києва й Донецька В.О. Костильовим (Solomakha et al., 1992). На той час автор відносить *Arctium lappae* до порядку *Artemisietalia vulgaris* Lohmeyer in Tx. 1947. В.В. Осипенко на території Черкас визначив варіанти: *typicum* та var. *Arctium tomentosum* (Osypenko, 2006). Також наводиться автором для території островів Кременчуцького водосховища (Konohray, Osypenko, 2015). Асоціація описана в Криму (Bagrikova, 2004, 2016).

Коефіцієнт Жаккара між ценофлорами угруповань, виявлених О.В. Костильовим у Кривому Розі, становить 52,3 %.

Союз *Dauco-Melilotion* Görs et Rostanski et Gutte 1967

Д. в.: *Crepis rhoeadifolia* M. Bieb., *Cichorium intybus*, *Daucus carota*, *Echium vulgare*, *Melilotus albus*, *Verbascum lychnitis*.

Союз охоплює угруповання з переважанням дво- та багаторічних видів на сухих і бідних ґрунтах. У Кривому Розі поширені по занедбаних спортивних та дитячих майданчиках, насапах на відвалах, пустирях, ділянках обабіч доріг, біля житлових забудов, приурочені до трансформованих щебенистих чорноземів і ґрунтів з високим вмістом кварцитів. Вони включають значну частку археофітів і кенофітів, серед яких за кількістю переважають перші. Угруповання започатковують формування рослинності на порушених субстратах. Рідше змінюються на ценози *Panico-Setarion* Sissingh in Westhoff et al. 1946, *Polygono-Chenopodion* Koch 1926 порядку *Atriplici-Chenopodietalia albi* (Tx. 1937) Nordhagen 1940 і *Sisymbrium* порядку *Sisymbrietalia* класу *Stellarietea mediae*. З часом вони змінюють-

ся на угруповання з домінуванням багаторічних злаків *Agropyretalia intermedio-repentis*. На території Кривого Рогу союз представлений чотирма асоціаціями і дериватним угрупованням.

Асоціація *Berteroetum incanae* Sissingh et Tidemann ex Sissingh 1950

Д. в.: *Achillea submillefolium*, *Berteroa incana*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*, *Plantago lanceolata* L.

В угрупованнях домінують *A. submillefolium*, *E. repens*, *P. lanceolata*. Високою постійністю відзначаються *B. incana*, *Convolvulus arvensis*. Травостій з середньою висотою 45 см, загальним проективним покриттям 50–95%. Зовні виділяються два під'яруси. Перший (30–60 см) формують *Melilotus alba*, *Cichorium intybus*, *Poa angustifolia*, *Crepis tectorum*, *E. repens*, *Grindelia squarrosa*, другий (10–20 см) – *B. incana*, *P. lanceolata*, *Polygonum aviculare*, *Centaurea diffusa*. Кількість видів в описах 11–18 (середнє 13). У ценофлорі виявлено 34 види.

Угруповання ценотично сформовані, але за умови послаблення антропоічного впливу й за рахунок збільшення частки злакових змінюються на ценози *Agropyretalia intermedio-repentis*.

Berteroetum incanae виявлена у місті на спортивному майданчику біля школи № 70, спорадично трапляються обабіч доріг, по занедбаних і селітебних ділянках у різних частинах міста.

На території Європи асоціація наводиться для Чехії (Vegetace Česke..., 2009). Авторами Л. Муциною та Д. Брандесом (Mucina, Brandes, 1985) досліджувалась географічна диференціація угруповань, встановлені західна та східна раси.

В Україні асоціація наводиться О.В. Костилювим (Solomakha et al., 1992) для Біляївського р-ну Одеської обл., М.Г. Сметаною – для техногенних екоотопів Кривбасу (Smetana, 2002), В.В. Осипенко (Konohray, Osypenko, 2015) – для берегових ділянок Кременчуцького водосховища.

При порівнянні флористичного складу угруповань, виявлених у верхній частині Кременчуцького водосховища та на промислових майданчиках на півночі Криворіжжя й в Кривому Розі, встановлені коефіцієнти Жаккара < 50%.

Асоціація *Dauco-Centauretum diffusae* Bagrikova 2002

Д. в.: *Centaurea diffusa*, *Daucus carota*.

Описана з Криму (Bagrikova, 1996, 2004). Представлена ксерофільними угрупованнями плодкових садів, виноградників на коричневих і бу-

рих гірсько-лісових ґрунтах Південного берега. Зовнішній вигляд угруповання визначають види класу *Artemisietea vulgaris*: *Melilotus alba*, *Artemisia absinthium*, *Achillea submillefolium*. Діагностичні види частіше розріджені. Травостій угруповань невисокий (до 50 см) з проективним покриттям 15–90% (середнє 75%). Перший під'ярус (30–50 см) представлений названими видами, другий (10–30 см) формують *Lotus ucrainicus* Klokov, *Polygonum aviculare*, *Plantago major* L., *Consolida regalis* S.F. Gray, *Bromus squarrosus*, *Linaria biebersteinii* Besser, *Euphorbia agraria* M. Bieb., *Reseda lutea*. Середня кількість видів в описах 15. Ценофлора налічує 38 видів.

У сукцесійних рядах угруповання змінюються на ценози *Sisymbrietalia* класу *Stellarietea mediae*. Вони у свою чергу змінюються на *Dauco-Crepidetum rhoeadifoliae* Hejný et Grull in Hejný et al. 1979. У межах міста асоціація описана на Інгулецькому відвалі, де займає плато берм і схили відсіпки на суглинках зі щебенем, гранітах та вапнякових ґрунтах.

Коефіцієнт Жаккара між ценофлорами *Dauco-Centauretum diffusae* з Криму та Кривого Рогу складає < 50%.

Асоціація *Melilotetum albo-officinalis* Sissingh 1950

Д. в.: *Melilotus alba*, *M. officinalis*, *Achillea submillefolium*, *Cichorium intybus*, *Medicago lupulina* L.

Угруповання визначаються за наявністю *Melilotus officinalis* і *M. alba*, останній частіше виступає домінантом. З високою постійністю трапляються види *Onopordetalia acanthii*: *Ballota nigra* L., *Daucus carota* та *Artemisietea vulgaris*: *Achillea submillefolium*, *Artemisia absinthium*, *Elytrigia repens*. Травостій висотою 55 см і середнім загальним проективним покриттям 85%. Перший під'ярус (70–110 см) формують діагностичні види асоціації, а також *Artemisia absinthium*, *Daucus carota*. В другому (20–40 см) виявлені види *Medicago lupulina*, *Elytrigia repens*, *Plantago lanceolata*. Середня кількість видів в описах 17. Ценофлора налічує 37 видів.

Рослини обабіч доріг періодично викошуються. За відсутності антропоічного впливу в них зменшується частка одно- та дворічних видів, формуються угруповання *Tanaceto-Artemisietum vulgaris* Br.-Bl. (1931) 1949.

У місті угруповання описані на спортивному майданчику в мікрорайоні "Піонер", досить поширені на пустирях, селітебних ділянках, смітниках.

Асоціація виявлена в Чехії (Vegetace Česke..., 2009), Польщі (Woch, 2012). У Словаччині виділя-

ють *Melilotus alba* community (Medvecká, 2006; Šilc, Košir, 2006).

На території України наводиться для Львова (Kucheryavii, 1991), Вінницької обл. (Solomakha et al., 1992), Криму (Levon, 1999; Bagrikova, 2016), трапляється в межах Кривого Рогу на старих, за часом відсипання, відвалах змішаного субстрату, на кам'янистих схилах дамб шламосховищах, промислового майданчику Північного ГЗК (Smetana, 2002).

При порівнянні ценофлор *Melilotetum albo-officinale*, описаної О.Ф. Левонем в Криму і М.Г. Сметаною на відвальних ектопах Криворіжжя і з міста, встановлені коефіцієнти Жаккара < 50 %.

Асоціація *Plantagini lanceolatae-Chondriletum junceaе* Levon 1997

Д. в.: *Plantago lanceolata*, *Chondrilla juncea*.

Описана О.Ф. Левонем (Levon, 1997, 1999) на території Великої Ялти. Домінантом угруповання виступає *Plantago lanceolata*, іноді з *Chondrilla juncea*. Травостій частіше невисокий, середня висота 40 см, з досить високим проективним покриттям (середнє значення 85%). У першому під'ярусі (30–50 см) виявлені такі види класу *Artemisietea vulgaris*: *Chondrilla juncea*, *Achillea submillefolium*, *Carduus acanthoides*, *Melilotus alba*, *Grindelia squarrosa*, *Poa angustifolia*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Verbascum lychnitis* L. У другому (10–30 см) – *Reseda lutea* L., *Medicago romanica* Prodan, *Setaria viridis* (L.) P. Beauv., *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense* L. Середня кількість видів в описах 12. Всього ценофлора асоціації налічує 31 вид.

За умови відсутності антропогенного впливу в угрупованнях збільшується частка інвазійних видів, особливо *Grindelia squarrosa*. Часто змінюються на ценози *Onopordion acanthii*.

На території міста угруповання описані на занедбаній ділянці по вул. Старовокзальна, спорадично трапляються обабіч доріг, на пустирях.

Наводилася Ю.Л. Бредіхіною (Bredikhina, 2015) для Мелітополя, Н.О. Багріковою – для Криму (Bagrikova, 2016).

Коефіцієнт Жаккара між ценофлорами угруповань міст Ялта та Кривий Ріг складає < 50%.

М.Г. Сметаною в техногенних ектопах на півночі Криворіжжя виявлені угруповання, що віднесені до асоціації *Artemisio absinthii-Phragmitetum australis* Smetana 2002. Вони розглядаються в ранзі

дериватного угруповання DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*].

Дериватне угруповання DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*]

Д. в.: *Artemisia absinthium*, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

У ценозах домінують діагностичні види. З високою постійністю трапляються види досліджуваного класу: *Crepis rhoeadifolia*, *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *Centaurea diffusa*, *Achillea submillefolium*, *Bromus squarrosus*, *Melilotus alba*. Травостій розріджений, висотою 50–70 см, середнє проективне покриття 65%. Перший під'ярус (35–70 см) сформований *Phragmites australis*, *Melilotus alba*, *Achillea submillefolium*, *Artemisia absinthium*, *Cirsium setosum*. У другому (висота 10–35 см) представлені *Capsella bursa-pastoris*, *Euphorbia seguierana*, *Potentilla argentea*, *Galium aparine*. Кількість видів в угрупованнях змінюється від 10 до 30, в середньому 18. Ценофлора налічує 47 видів.

Угруповання трапляються в техногенних ектопах на схилах відвалів, на плато берм. Субстрати змішані, переважно кам'янисті, представлені суглинками зі значними домішками сланців, кварцитів, також піщаними й вапняковими ґрунтами. В ценозах виявлено *Linaria biebersteinii*.

М.Г. Сметана відніс названу асоціацію до союзу *Phragmition australis* порядку *Meliloto-Artemisietalia absinthii* Eliáš 1979 (відповідно до сучасної синтаксономії – *Onopordetalia acanthii*). За коефіцієнтом вірності *phi* діагностичними видами також є *Cirsium setosum* (Wild.) Besser (40.0), *Gypsophila perfoliata* L. (46.9). Очевидною є необхідність більш детально дослідити угруповання та їхнє місце в синтаксономії рудеральної рослинності.

Базальне угруповання BC *Tussilago farfara* [*Daucus-Melilotion*]

Д. в.: *Tussilago farfara*.

Угруповання визначаються домінуванням *Tussilago farfara*. В їхньому складі поодинокі трапляються види класу *Artemisietea vulgaris*: *Melilotus alba*, *Senecio erucifolius*, *Grindelia squarrosa*, *Daucus carota*, *Achillea submillefolium*, *Linaria biebersteinii*, *Hieracium echinoides*. Травостій висотою до 50 см, у ньому виділяється перший під'ярус (20–45), сформований названими видами та другий (10–20) – *Tussilago farfara*. Ценози флористично збіднені

Синоптична таблиця синтаксонів *Artemisietea vulgaris* з Кривого Рогу за коефіцієнтом вірності *phi*
 Synoptic table of syntaxa of *Artemisietea vulgaris* in Kryvyi Rih with fidelity *phi* coefficient

Номер синтаксону	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Кількість описів	6	6	6	8	7	7	7	7	13	3	8	7	8	4	3	5
D. sp. ass. <i>Anisantho-Artemisietum austriacae</i>																
<i>Anisantha tectorum</i>	26.8	32.8	14.9	–	–	11.9	1.5	–	–	–	–	–	1.5	–	–	–
<i>Artemisia austriaca</i>	43.8	7.1	–	–	26.0	–	3.3	8.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bromus squarrosus</i>	38.3	–	–	–	–	–	–	–	1.1	–	32.1	–	–	–	19.7	38.3
D. sp. ass. <i>Convolvulo arvensis-Agropyretum repentis</i>																
<i>Elytrigia repens</i>	–	28.2	28.6	29.2	24.5	–	4.5	–	6.0	–	–	18.2	11.4	18.2	18.2	–
<i>Convolvulus arvensis</i>	–	42.2	23.9	–	25.9	1.2	13.2	15.8	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Crepis tectorum</i>	–	60.3	–	–	6.8	–	–	21.4	–	–	–	–	6.8	–	–	–
<i>Trifolium arvense</i>	–	39.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
D. sp. ass. <i>Convolvulo-Brometum inermis</i>																
<i>Bromopsis inermis</i>	–	–	90.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12.3
<i>Carduus acanthoides</i>	–	–	25.8	30.8	–	–	–	–	1.5	–	0.5	38.8	24.8	5.2	1.5	–
D. sp. ass. <i>Arctietum lappae</i>																
<i>Arctium lappa</i>	0.7	–	0.7	55.0	–	–	–	–	–	–	–	40.5	–	5.1	–	–
<i>A. tomentosum</i>	–	–	–	52.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ballota nigra</i>	–	–	–	33.1	–	–	5.4	–	–	–	–	12.6	31.8	29.9	–	–
D. sp. ass. <i>Berteroetum incanae</i>																
<i>Achillea submillefolium</i>	0.9	14.5	8.3	–	25.9	–	29.0	–	–	–	25.1	–	10.1	–	–	–
<i>Berteroa incana</i>	–	–	–	5.2	84.1	–	3.6	–	–	–	2.3	–	–	–	–	–
<i>Plantago lanceolata</i>	1.6	4.4	–	–	28.9	–	6.8	43.7	–	–	24.0	–	–	–	–	–
D. sp. ass. <i>Dauco-Centauretum diffusae</i>																
<i>Centaurea diffusa</i>	3.8	–	19.2	–	7.7	34.6	–	–	–	–	–	–	–	–	24.6	13.0
<i>Daucus carota</i>	–	–	–	–	–	54.4	–	29.4	–	21.1	–	–	–	14.4	–	–
D. sp. ass. <i>Melilotetum albo-officinalis</i>																
<i>Melilotus alba</i>	–	–	–	–	–	–	36.4	–	–	36.4	–	–	–	–	–	14.5
<i>M. officinalis</i>	–	–	–	–	–	–	69.6	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cichorium intybus</i>	–	–	23.5	–	2.9	–	42.9	–	8.2	–	1.1	–	–	–	8.2	–
<i>Medicago lupulina</i>	–	–	–	–	–	–	25.0	–	17.3	–	–	–	–	–	–	–

Номер синтаксону	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Кількість описів	6	6	6	8	7	7	7	7	13	3	8	7	8	4	3	5
<i>D. sp. ass. Plantagini lanceolatae-Chondriletum junceae</i>																
<i>Chondrilla juncea</i>	4.1	7.0	13.0	—	1.8	—	—	48.6	7.0	—	14.0	—	—	—	—	—
<i>D. sp. comm. DC Artemisia absinthium-Phragmites australis</i>																
<i>Phragmites australis</i>	—	—	—	—	—	—	1.1	—	72.7	—	—	—	—	—	25.4	—
<i>Artemisia absinthium</i>	—	—	—	—	—	19.2	—	—	40.6	—	—	12.1	32.1	—	2.6	—
<i>Cirsium setosum</i>	—	—	7.0	—	—	—	17.6	—	37.0	—	—	—	5.2	—	—	12.7
<i>Gypsophila perfoliata</i>	—	—	—	—	—	14.9	—	—	47.2	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. sp. comm. BC Tussilago farfara</i>																
<i>Tussilago farfara</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—
<i>D. sp. ass. Achilleo millefoliae-Grindelietum squarrosae</i>																
<i>Grindelia squarrosa</i>	0.8	—	0.8	—	—	24.2	—	—	—	30.8	30.8	—	4.6	—	30.8	—
<i>Lotus ucrainicus</i>	—	—	—	—	—	10.3	10.3	—	—	—	43.5	—	—	—	26.7	—
<i>Poa angustifolia</i>	—	—	18.4	—	—	—	6.8	6.2	—	—	43.6	—	—	—	24.0	—
<i>D. sp. ass. Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii</i>																
<i>Onopordum acanthium</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	7.5	—	—	74.2	—	—	—	—
<i>D. sp. ass. Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii</i>																
<i>Potentilla argentea</i>	—	—	5.3	—	—	—	—	0.5	2.4	—	—	—	49.8	—	—	29.0
<i>D. sp. comm. DC Solidago canadensis</i>																
<i>Solidago canadensis</i>	—	—	—	—	—	6.2	6.2	—	—	—	—	—	—	76.6	—	—
<i>D. sp. comm. Xeranthemum annuum</i>																
<i>Xeranthemum annuum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	21.9	—	—	—	—	—	—	82.0

Цифрами позначені синтаксони: 1 – *Anisantho-Artemisietum austriacae*, 2 – *Convolvulo arvensis-Agrophyretum repentis*, 3 – *Convolvulo-Brometum inermis*, 4 – *Arctietum lappae*, 5 – *Berteroetum incanae*, 6 – *Dauco-Centauretum diffusae*, 7 – *Melilotetum albo-officinale*, 8 – *Plantagini lanceolatae-Chondriletum junceae*, 9 – DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], 10 – BC *Tussilago farfara* [*Dauco-Melilotion*], 11 – *Achilleo millefoliae-Grindelietum squarrosae*, 12 – *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii*, 13 – *Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii*, 14 – DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*], 15 – DC *Grindelia squarrosa* [*Artemisietea vulgaris*], 16 – DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris/Festuco-Brometea*]

Figures indicate syntaxa: 1 – *Anisantho-Artemisietum austriacae*, 2 – *Convolvulo arvensis-Agrophyretum repentis*, 3 – *Convolvulo-Brometum inermis*, 4 – *Arctietum lappae*, 5 – *Berteroetum incanae*, 6 – *Dauco-Centauretum diffusae*, 7 – *Melilotetum albo-officinale*, 8 – *Plantagini lanceolatae-Chondriletum junceae*, 9 – DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], 10 – BC *Tussilago farfara* [*Dauco-Melilotion*], 11 – *Achilleo millefoliae-Grindelietum squarrosae*, 12 – *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii*, 13 – *Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii*, 14 – DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*], 15 – DC *Grindelia squarrosa* [*Artemisietea vulgaris*], 16 – DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris/Festuco-Brometea*]

(середня кількість видів 8). Рослинність розріджена, із загальним проективним покриттям до 60%.

Угруповання описані в Кривому Розі на Інгулецькому відвалі на схилі відсипання залізистих кварцитів і суглинків.

М.Г. Сметаною (Smetana, 2002) в техногенних екотопах виділені невалідні асоціації *Tussilago-Phragmitetum australis* Smetana 2002, *Meliloto albi-Phragmitetum australis* Smetana 2002 та *Tussilaginatum farfarae* Oberd. 1949, які є синонімами *Poa compressae-Tussilaginatum farfarae* Тх. 1931.

Союз *Onopordion acanthii* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1936

Д. в.: *Artemisia absinthium*, *Onopordum acanthium*, *Potentilla argentea* L., *Reseda lutea*.

Включає угруповання, сформовані термофільними дво- або багаторічними видами. У ценофлорі велика частка археофітів, які досить поширені на пустирях, обабіч доріг, де рослини періодично викошуються, іноді – на селітебних ділянках у приватних секторах на деградованих чорноземах зі щебенем або ущільнених піщаних ґрунтах. Приурочені до ксерофітних умов місцезростань. У ході вторинної сукцесії в антропогенних екотопах змінюються на ценози *Atriplicion nitensis* Passarge 1978, *Malvion neglectae*, *Sisymbrium officinalis*. На території Кривого Рогу союз представлений трьома асоціаціями.

Асоціація *Achilleo millefoliae-Grindelietum squarrosae* Kostylev in V. Solomakha et al. 1992

Д. в.: *Achillea submillefolium*, *Bromus squarrosus*, *Grindelia squarrosa*, *Lotus ucrainicus*, *Poa angustifolia*.

Описана В.О. Костильовим на лівому березі Куяльницького лиману на піщано-черепашково-лесовому агломератному субстраті антропогенного походження поблизу сільськогосподарських угідь (Smetana, 2002). Угруповання визначаються домінуванням діагностичних видів *Achillea submillefolium*, *Grindelia squarrosa*, *Poa angustifolia*. Травостій із середньою висотою 45 см і загальним проективним покриттям 85%. В ньому виділяються два під'яруси. Перший (30–55 см) формують переважно діагностичні види асоціації та види класу *Artemisietea vulgaris*: *Cichorium intybus*, *Chondrilla juncea*, *Tragopogon major*, *Odontites vulgaris* Moench, L., *Centaurea diffusa* та *Sisymbrium officinalis* класу *Stellarietea mediae*: *Lactuca serriola*, *Diplotaxis muralis*. У другому під'ярусі виявлені види класу *Plantaginetea majoris*: *Polygonum aviculare*, *Portulaca oleracea* та *Galium aparine*. Їхня кількість в угрупованнях 9–19, середня 13. У ценофлорі зафіксовано 36 видів.

За відсутності антропогенного впливу збільшується частка інвазійних видів (*Grindelia squarrosa*, *Ambrosia artemisiifolia*) та злакових у ценозах і відбувається їхня зміна на угруповання порядку *Agropyretalia intermedio-repentis*.

У місті угруповання описані на пустирі біля Шахтоуправління "АрселорМіттал Кривий Ріг", звичайно трапляються обабіч доріг, на занедбаних ділянках у різних частинах міста. Виявлені в техногенних екотопах Криворіжжя, віднесені до *Ambrosio artemisiifoliae-Grindelietum squarrosae* Smetana 2002, остання є синонімом визначеної асоціації.

Коефіцієнт Жаккара між ценофлорами угруповань, описаних О.В. Костильовим і в місті, становить < 50%.

Асоціація *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii* Jarolimek et al. 1997

Д. в.: *Arctium lappa*, *Carduus acanthoides*, *Onopordum acanthium* L.

Зовнішній вигляд угруповань визначають домінанти *C. acanthoides*, *O. acanthium*, окремо або разом. Формують високорослі суцільні зарості (середня висота 90 см) з проективним покриттям 95%. Виявлені сіянці *Ulmus minor*. Перший під'ярус (45–100 см) представлений діагностичними видами асоціації та класу: *Artemisia absinthium*, *Cyclachaena xanthiifolia* Nutt., *Tragopogon major*, *Melilotus alba*. В другому під'ярусі (10–45 см) виявлені *Poa angustifolia*, *Ballota nigra*, *Lactuca serriola*, *Hordeum murinum*, *Polygonum aviculare*. Кількість видів в угрупованнях не перевищує 15, середнє значення 13. У ценофлорі виявлено 25 видів.

Займають затінені зволожені місцезростання з деградованими чорноземами та відкриті сухі – з піщаними ґрунтами. Описані на насипах на Інгулецькому відвалі, субстрат представлений лесовидними суглинками. Угруповання досить стійкі у часі за рахунок конкурентно сильних видів *Arctium lappa*, *Artemisia absinthium*, *Ballota nigra*. При відсутності антропогенного впливу формуються ценози *Robinietae*.

У місті угруповання описані на занедбаній селітебній ділянці, спорадично поширені в центральній і північній частинах міста, трапляються в техногенних екотопах.

Угруповання наводяться авторами під різними назвами. Для Чехії (Vegetace Česke..., 2009), Болгарії (Tzonev et al., 2009) подається асоціація *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii*. В Румунії виді-

ляють варіант — *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii-centauretosum solstitialis* (Coroi & Coroi 1998) Sanda & al. 2001 (Cristea, Gafta, 2015). У Сербії описана асоціація з домінуванням *Carduus acanthoides* — *Carduetum acanthoidis* Felföldy 1942 (Jovanović et al., 2013). Угрупування з *Onopordum acanthium* об'єднані в асоціацію *Onopordetum acanthii* Вг.-ВІ. in Вг.-ВІ. et al. 1936 (Ninot et al., 2010). Остання поширена також в Іспанії (Rivas-Martinez, 2001). В Угорщині виділяють асоціацію *Onopordetum acanthii* (Діагностичні види: *Onopordum acanthium* (клас постійності V), *Artemisia vulgaris* (V), *Urtica dioica* L. (V)) та *Carduo-Onopordetum acanthii* Soy 1947 (*Onopordum acanthium* (V), *Carduus acanthoides* (V), *Artemisia absinthium* (III), *A. vulgaris* (III)) (Dancza, 2009). Для м. Кетсхей (Угорщина) *Onopordetum acanthii* віднесена до *Onopordion acanthii*, а *Carduetum acanthoidis* — до *Arctium lappae* порядку *Onopordetalia acanthii* (Dancza, 2007). У Німеччині угруповання зі значною участю *Carduus acanthoides* віднесені до *Onopordetum acanthii* (Brandes, 1996). У Словаччині описані *Onopordetum acanthii* та *Carduus acanthoides-community* (Zaliberova, Jarolimek, 1995).

В Україні асоціація *Onopordetum acanthii* описана на території Лівобережного Лісостепу зі значною постійною участю *Carduus acanthoides* (клас постійності IV) (Solomakha et al., 1986). Так, В.А. Соломаха зі співавторами розглядає окремо асоціації *Carduetum acanthoiditis* (Allorge 1922) Morariu 1939 (написання збережене авторське) та *Onopordetum acanthii* (Solomakha et al., 1992). Для Львова наводиться асоціація *Carduetum acanthoidis* Мораріу 1943 (Kucheryavyi et al., 1991). М.Г. Сметаною на Кривоїріжжі на відвалах біля стаціонару "Петрово" та на промисловому майданчику Інгулецького ГЗК описана асоціація *Carduetum acanthoidis* (Allorge 1922) Мораріу 1939. Її угруповання формуються також на рекультивацийному плесі шламосховища Північного ГЗК з насипним шаром суглинку. Автором наводиться асоціація *Onopordetum acanthii* Braun-Blanquet 1926 на схилах дамб шламосховища Північного ГЗК. Субстрат кам'янистий з домішками суглинку або ґрунти з малопотужним горизонтом. В.А. Соломаха в „Продромусі рослинності України” (Solomakha, 2008) наводить 2 асоціації: *Carduetum acanthoidis* (Allorge 1922) Мораріу 1939 з діагностичними видами *Carduus acanthoides* і *Onopordetum acanthii* (*Arctium tomentosum* Mill., *Artemisia vulgaris*, *Onopordum acanthium*) (Solomakha, 2008). У Криму

наведені асоціації *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii* та *Onopordetum acanthii* (Вагрикова, 2016).

При флористичному порівнянні угруповань *Carduetum acanthoidis* (Allorge 1922), описаних О.В. Костильовим і М.Г. Сметаною, і *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii*, виявлених у місті, встановлені коефіцієнти Жаккара відповідно 59,5 і 65%.

Асоціація *Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii* Falicski 1965

Д. в.: *Artemisia absinthium*, *Ballota nigra*, *Carduus acanthoides*, *Potentilla argentea*.

В угрупованнях переважають види класу *Artemisietea vulgaris*. Діагностичні види не завжди виступають домінантами. Середня висота травостою 55 см. Загальне проективне покриття високе, середнє значення 85%. Перший під'ярус (40–60 см) сформований діагностичними видами *A. absinthium*, *B. nigra*, *C. acanthoides*, а також *Melilotus alba*, *Achillea submillefolium*, *Echium vulgare* L. У другому під'ярусі (10–30 см) виявлені *P. argentea*, *Polygonum aviculare*, *Taraxacum officinale*, *Galium aparine*. Середня кількість видів на описову ділянку 14. Ценофлора налічує 35 видів.

За відсутності антропогенного впливу угруповання тривалий час утримують ценотичні позиції. Домінантами виступають *A. absinthium* та *B. nigra*.

У місті угруповання описані обабіч дороги, вул. Тарапаківська, а також спорадично трапляються на витоптуваних, занедбаних ділянках у різних частинах міста.

Асоціація *Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii* виділена в Словаччині (Šilc, Košir, 2006), Чехії (Vegetace Česke..., 2009), Словенії (Šilc, Košir, 2006) та Румунії (Danza, 2007).

Для України В.А. Соломахою наводиться асоціація *Artemisietum absinthii* Schubert et Mahn 1959 ex Eliáš 1982, яка є синонімом до *Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii* в союзі *Potentillo-Artemision absinthii* Eliáš (1979) 1980, відповідно до сучасної синтаксономії — *Onopordion acanthii* (Solomakha et al., 1992; Solomakha, 2008). На Інгулецьких відвалах змішаного типу, складених із залізистих кварцитів, мергелистих та лесовидних суглинків, М.Г. Сметаною також виділена асоціація *Artemisietum absinthii* (Smetana, 2002).

Коефіцієнти Жаккара між ценофлорами *Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii*, виявленими О.В. Костильовим в техногенних ектопах

Донбасу, М.Г. Сметаною на відвалах Криворіжжя і в м. Кривий Ріг, складають < 50 і 69,7% відповідно.

Дериватне угруповання DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*]

Д. в.: *Solidago canadensis*.

В угрупованнях домінує *S. canadensis*, з високою константністю виявлені *Ballota nigra*, *Elytrigia repens*, *Lactuca serriola*. Середня висота травостою 65 см, проективне покриття рослинності 85%. У першому під'ярусі (40–70 см) трапляються названі види та *Achillea submillefolium*, *Daucus carota*, *Sonchus arvensis* L., *Atriplex prostrata*. Другий під'ярус сформований видами *Stellarietea mediae*: *Atriplex tatarica*, *Hordeum murinum*. Кількість видів в описах 7–21, середня 14. Ценофлора налічує 27 видів.

Угруповання трапляються на занедбаних ділянках поблизу селітебних територій, обабіч доріг, на зволжених місцях, біля смітників на шебеністих чорноземних ґрунтах.

У продромусі рудеральної рослинності Чехії наводиться асоціація *Rudbeckio laciniatae-Solidaginetum canadensis* Tüxen et Raabe ex Anioi-Kwiatkowska 1974 з домінантом *Solidago canadensis* (Vegetace Česke..., 2009) у союзі *Daucus carotae-Melilotion albi*.

Дериватне угруповання DC *Grindelia squarrosa* [*Artemisietea vulgaris*]

Д. в.: *Grindelia squarrosa*.

Домінантом в угрупованнях виступає *G. squarrosa*. Травостій висотою до 60 см, середнє проективне покриття 70%. Значну участь у ценозах беруть види класу *Artemisietea vulgaris*: *Artemisia absinthium*, *Cichorium intybus*, *Centaurea diffusa*, *Poa angustifolia*, *Tanacetum vulgare*, *Melilotus alba* та класу *Stellarietea mediae*: *Atriplex tatarica*, *Lactuca serriola*. Названі види формують перший під'ярус (20–60 см). У другому (10–20 см) представлені *Galium humifusum* M. Bieb., *Plantago major*. Середня кількість видів в описах становить 12. Ценофлору формують 29 видів.

Угруповання описані з плато Інгулцького та біля підніжжя Бурщицького відвалів, що прилягають до міського сміттєзвалища на субстратах, представлених дрібним шебеном.

Дериватне угруповання DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris*/*Festuco-Brometea*]

Д. в.: *Xeranthemum annuum*.

В угрупованнях домінує *X. annuum*. З високою постійністю в травостій трапляються види класу *Festuco-Brometea*: *Medicago falcata*, *Artemisia marschalliana*, *Salvia verticillata*, *Galatella villosa* та класу *Artemisietea vulgaris*: *Melilotus alba*, *Centaurea*

diffusa. Травостій угруповань із середньою висотою 40 см і середнім значенням загального проективним покриття 85%. У першому під'ярусі (висота 30–50 см) виявлені види класу *Artemisietea vulgaris*: *Bromus squarrosus*, *Achillea submillefolium*, а також *Xeranthemum annuum*, *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv. і сіянці *Ulmus minor*. У другому (висота 10–30 см) представлені *Potentilla argentea*, *P. pilosa* Willd., *Teucrium polium* L. Кількість видів на ділянках 10–21. У ценофлорі виявлено 44 види.

Угруповання займають схили і плато відвалів, а також ділянки біля затопленого кар'єру. Субстрат представлений піщаними або глинисто-піщаними ґрунтами.

Для встановлення ступеня екологічної специфіки місцезростань угруповань та оцінки відмінності екологічних характеристик досліджуваних ділянок здійснений ординаційний аналіз. Результати DCA-ординації угруповань класу *Artemisietea vulgaris* показують, що їхня диференціація відбувається головним чином уздовж показників едафічних факторів: змінності зволоження ґрунту (Fh), кислотності (Rc), режиму засолення (Sl) та вмісту мінерального азоту (Nt), вектори яких є найближчими до осі DCA2 (рис. 1).

Фітоіндикаційний аналіз угруповань за вологістю ґрунту (Hd) виявив, що рослинність класу є ксеромезофітною (рис. 2.1). Найбільші діапазони розсіювання (1,62 балів) показників зафіксовано в угрупованнях *Anisantho-Artemisietum austriacae*, *Arctietum lappae*, DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii*, DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*], найменші діапазони розсіювання (1,0–1,3 бали) відмічено у BC *Tussilago farfara* [*Daucus-Melilotion*], що свідчить про незначні запаси вологи в ґрунті. Результати екологічної диференціації за змінністю зволоження (Fh) доводять, що ценози зростають переважно в умовах із незначною її змінністю (середні показники 3,0–4,0) (рис. 2.2). Найбільший діапазон розсіювання (2,2–3,5 балів) значень за цим фактором мають угруповання DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], BC *Tussilago farfara* [*Daucus-Melilotion*], DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris/Festuco-Brometea*], що пояснюється їхнім зростанням у відвальних ектопах, які відзначаються нестабільністю водного режиму, а також DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*], *Anisantho-*

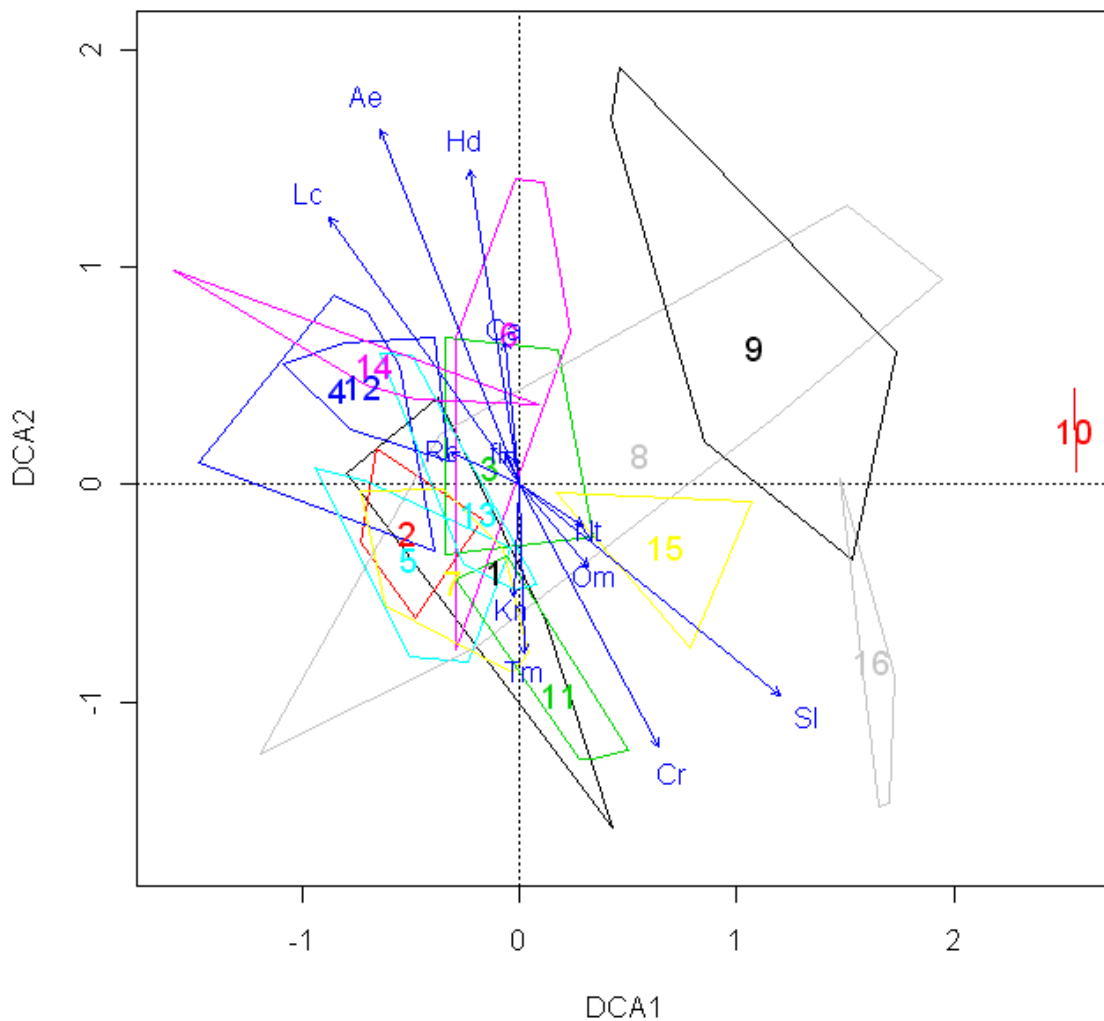


Рис. 1. Результати DCA-ординації синтаксонів класу *Artemisietea vulgaris* за екологічними факторами: Hd – вологість, Fh – змінність зволоження, Rc – кислотність ґрунту, Sl – сольовий режим, Ca – вміст карбонатів, Nt – вміст сполук азоту, Ae – аерація ґрунту, Tm – термічність кліматичних умов, Om – омброрежим, Kn – континентальність клімату, Cr – криоклімат, Lc – світловий режим. Тут і далі цифрами позначені синтаксони: 1 – *Anisantho-Artemisietum austriacae*, 2 – *Convolvulo arvensis-Agropyretum repentis*, 3 – *Convolvulo-Brometum inermis*, 4 – *Arctietum lappae*, 5 – *Berteroetum incanae*, 6 – *Melilotetum albo-officinale*, 7 – *Plantagini lanceolatae-Chondrillietum junceae*, 8 – *Dauco-Centauretum diffusae*, 9 – DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], 10 – BC *Tussilago farfara* [*Dauco-Melilotion*], 11 – *Achilleo millefoliae-Grindelietum squarrosae*, 12 – *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii*, 13 – *Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii*, 14 – DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*], 15 – DC *Grindelia squarrosa* [*Artemisietea vulgaris*], 16 – DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris/Festuco-Brometea*]

Fig. 1. Results of DCA-ordination of syntaxa of the class *Artemisietea vulgaris* by ecological factors: Hd – soil humidity, Fh – variability of damping, Rc – acidity, Sl – salt regime, Ca – carbonate content, Nt – nitrogen content, Ae – soil aeration, Tm – thermal climate, Om – humidity, Kn – continental climate, Cr – cryoclimate, Lc – light. Legend: figures indicate syntaxa: 1 – *Anisantho-Artemisietum austriacae*, 2 – *Convolvulo arvensis-Agropyretum repentis*, 3 – *Convolvulo-Brometum inermis*, 4 – *Arctietum lappae*, 5 – *Berteroetum incanae*, 6 – *Melilotetum albo-officinale*, 7 – *Plantagini lanceolatae-Chondrillietum junceae*, 8 – *Dauco-Centauretum diffusae*, 9 – DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], 10 – BC *Tussilago farfara* [*Dauco-Melilotion*], 11 – *Achilleo millefoliae-Grindelietum squarrosae*, 12 – *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii*, 13 – *Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii*, 14 – DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*], 15 – DC *Grindelia squarrosa* [*Artemisietea vulgaris*], 16 – DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris/Festuco-Brometea*]

Artemisietum austriacae. Найменші — *Arctietum lappae*, *Berteroetum incanae*, DC *Grindelia squarrosa* [*Artemisietea vulgaris*]. Екологічна диференціація асоціацій класу за кислотністю (Rc) і сольовим режимом (Sl) продемонструвала, що оптимальними для їхнього розвитку є екотопи із близькою до нейтральної реакцією середовища (рис. 2.3) та низьким вмістом мінеральних солей (рис. 2.4). Середнє значення Rc-фактора становить 7–8 балів, що відповідає проміжному типу між слабкокислими та нейтральними ґрунтами (Didukh, 2012). Загальні межі значень кислотності ґрунтів становлять 6–9 балів, що відповідає слабкокислим (рН 5,5–6,5) та проміжному між слабкокислими та нейтральними ґрунтами (рН 6,5–7,2). Кислотність ґрунтів характеризується неспецифічним характером, що пояснюється особливостями процесів ґрунтоутворення під трав'яною рослинністю (Alekhin, 1986; Lysenko et al., 2012). Загальний сольовий режим є важливою характеристикою ґрунтів, оскільки впливає на ґрунтоутворювальні процеси і визначає можливості адаптації рослинних організмів. Найбільшу різницю вмісту солей у ґрунті (1,8–3,1 балів) мають синтаксони DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], BC *Tussilago farfara* [*Dauco-Melilotion*], DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris*], DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*]. Розподіл асоціацій за показниками вмісту сполук азоту (Nt) показав, що більшість угруповань формується на відносно бідних, щодо його мінеральних форм, ґрунтах (рис. 2.6). Широку екологічну амплітуду (2–3 бали) за названим фактором мають BC *Tussilago farfara* [*Dauco-Melilotion*], DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*]. Екологічна диференціація угруповань відносно вмісту карбонатів у субстраті (Ca) (рис. 2.5) засвідчила, що вони формуються в ектопах із середнім їхнім вмістом. Найбільший діапазон розсіювання (1,8–3,1) значень за названим фактором мають *Anisantho-Artemisietum austriacae*, *Dauco-Centauretum diffusae*, DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], BC *Tussilago farfara* [*Artemisietea vulgaris*], DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris*], що показує досить велику розбіжність едафічних умов. Результати синфітоіндикації рослинності за фактором аерації ґрунту (Ae) виявили, що асоціації класу формуються на середньоаерованих ґрунтах (рис. 2.7). Найбільший діапазон розсіювання значень (2,5–3,0) ма-

ють угруповання DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], *Potentillo argenteae-Artemisietum absinthii*, DC *Grindelia squarrosa* [*Artemisietea vulgaris*], найменший (1,0–1,1) — *Arctietum lappae*, DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*].

Кліматичні параметри розуміються, насамперед, як прояв впливу мікроклімату на рослинні угруповання. В поняття клімату включають мікрокліматичні особливості режиму інсоляції, температури повітря, викликані формою рельєфу, характером рослинності (висота, щільність, зімченість), типом субстрату тощо. Екологічна диференціація відповідно до показників терморезиму (Tm) (рис. 2.8) показала, що угруповання формуються за субмезотермних умов, при цьому широкі амплітуду (2,2–4,4) мають BC *Tussilago farfara* [*Dauco-Melilotion*], *Achilleo millefoliae-Grindelietum squarrosae*, DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*], DC *Grindelia squarrosa* [*Artemisietea vulgaris*], DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris*], що пов'язано з коливанням температури в різних місцях на відвальних ландшафтах. Вузкою екологічною амплітудою (1,0–1,1) відзначаються угруповання *Arctietum lappae*, союзу *Dauco-Melilotion*, *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii*. Перерозподіл показників за омброрежимом (Om) на конкретній місцевості відбувається за рахунок рельєфу. За значеннями омброрежиму (рис. 2.9) ценози приурочені до мезоаридофітних умов. Найбільший діапазон розсіювання значень (2,3 балів) мають угруповання DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*]. Угруповання класу зростають в континентальних умовах (рис. 2.10). Фактор континентальності (Kn) має найбільший діапазон розсіювання (1,6–2,5) показників у ценозах *Anisantho-Artemisietum austriacae*, DC *Artemisia absinthium-Phragmites australis* [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], BC *Tussilago farfara* [*Dauco-Melilotion*], союзу *Onopordion acanthii*, DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*], DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris*]/*Festuco-Brometea*. Оцінка морозостійкості клімату (кріорежим, Cr) (рис. 2.11) відповідає помірному типу, її показники становлять 7,8–9. За ступенем освітленості екотопу (рис. 2.12) угруповання формуються при незначному затіненні, що створюється в ярусах рослинності. Найбільші діапазони розсіювання значень (1,7–3,1) мають угруповання *Anisantho-Artemisietum austriacae*, DC *Artemisia*

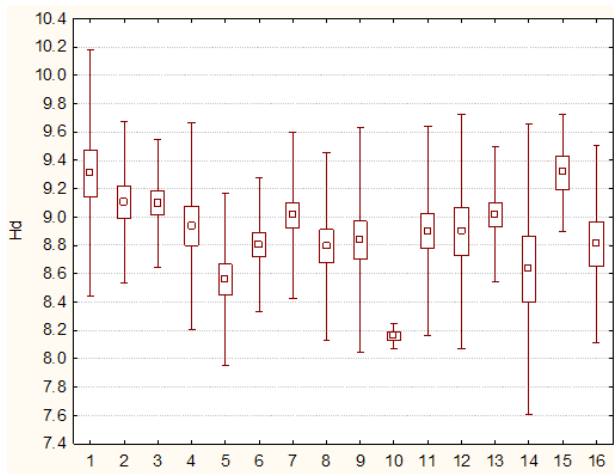


Рис. 2.1. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за вологістю (цифри на осі абсцис на рис. 2.1–2.12 відповідають номерам асоціацій на рис. 1)

Fig. 2.1. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by soil humidity (figures on the abscissa in Figs 2.1–2.12 correspond to association numbers in Fig. 1)

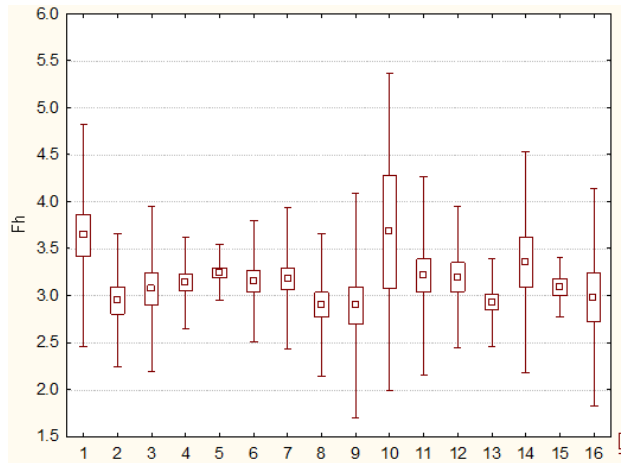


Рис. 2.2. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за змінністю зволоження

Fig. 2.2. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by variability of humidity

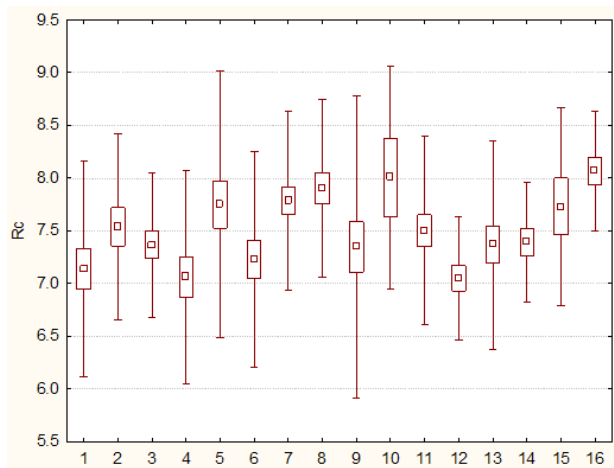


Рис. 2.3. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за кислотністю

Fig. 2.3. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by acidity

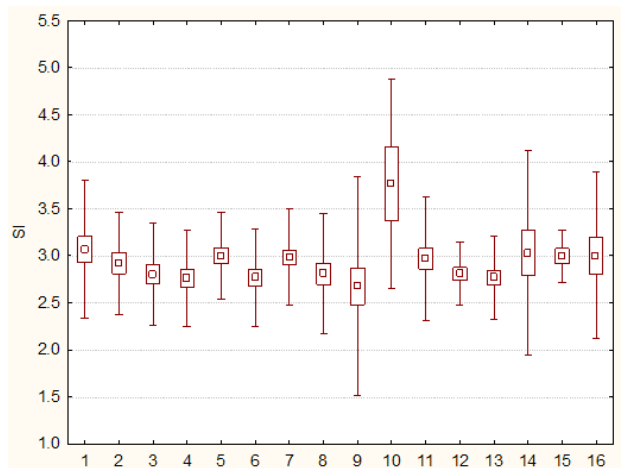


Рис. 2.4. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за режимом засолення

Fig. 2.4. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by salt regime

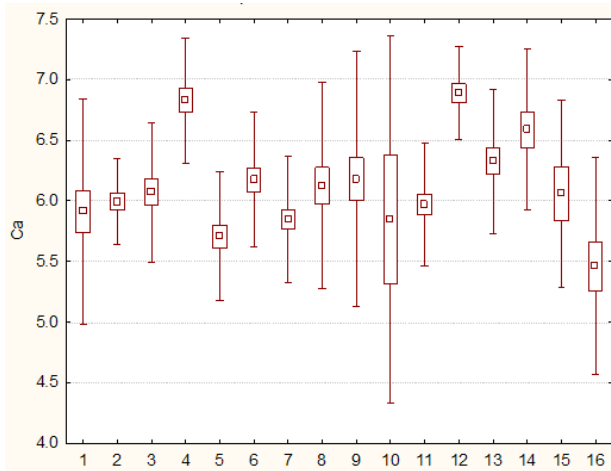


Рис. 2.5. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за вмістом карбонатів

Fig. 2.5. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by carbonate content

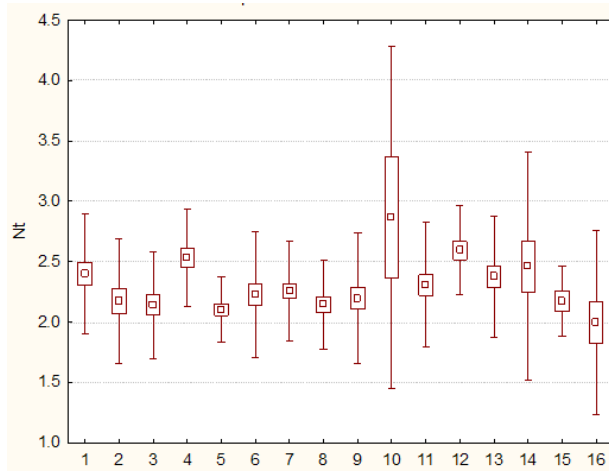


Рис. 2.6. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за вмістом сполук азоту

Fig. 2.6. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by nitrogen content

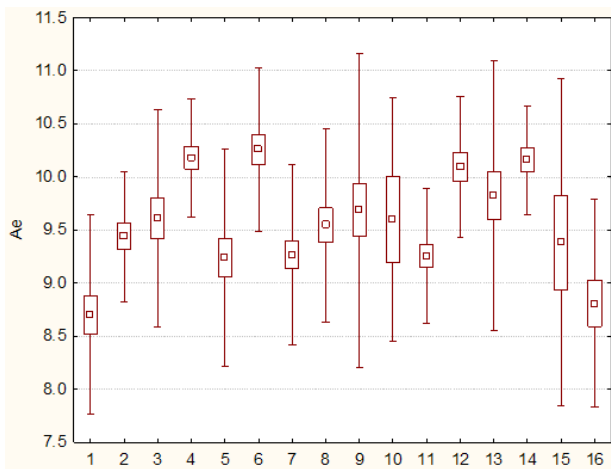


Рис. 2.7. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за ступенем аерації екооту

Fig. 2.7. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by soil aeration

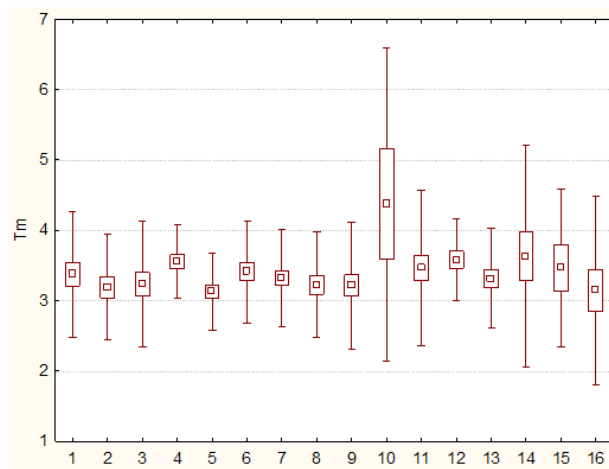


Рис. 2.8. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за терморезимом

Fig. 2.8. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by thermal climate regime

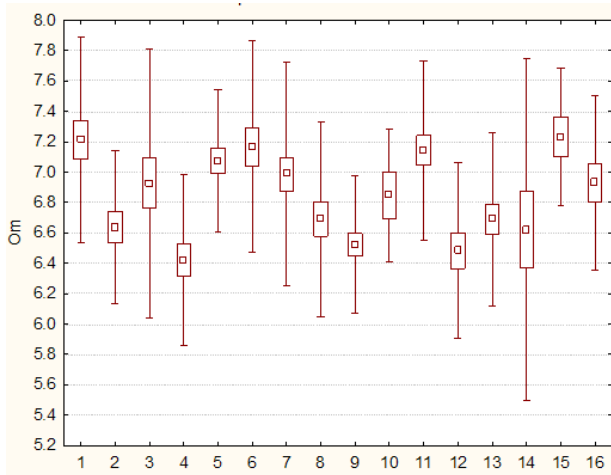


Рис. 2.9. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за омброрежимом
 Fig. 2.9. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by climate humidity regime

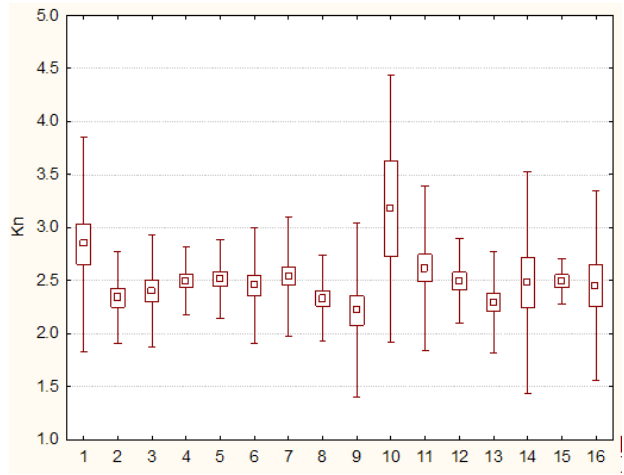


Рис. 2.10. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за континентальністю клімату
 Fig. 2.10. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by climate continentality

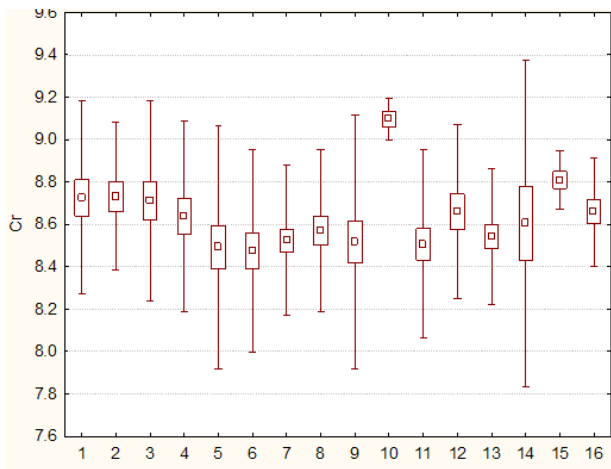


Рис. 2.11. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за кріокліматом
 Fig. 2.11. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by cryoclimate

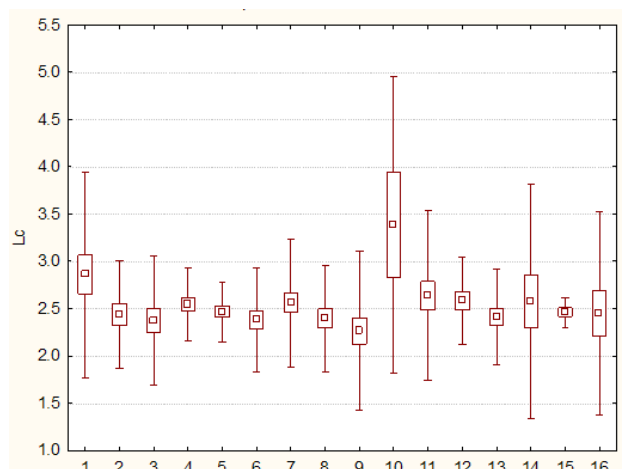


Рис. 2.12. Розподіл асоціацій класу *Artemisietea vulgaris* за світловим режимом
 Fig. 2.12. Distribution of associations of the class *Artemisietea vulgaris* by light regime

absinthium-Phragmites australis [*Onopordetalia acanthii/Phragmitetalia australis*], BC *Tussilago farfara* [*Dauco-Melilotion*], *Achilleo millefoliae-Grindelietum squarrosae*, DC *Solidago canadensis* [*Artemisietea vulgaris*], DC *Xeranthemum annuum* [*Artemisietea vulgaris/Festuco-Brometea*]. Результати синфітоіндикації свідчать про невибагливість названих синтаксонів до світла і здатність зростати в затінених екотопах.

Висновки

Здійснено фітоценотичний аналіз та розроблена схема рослинності класу *Artemisietea vulgaris* у Кривому Розі. Виділено 11 асоціацій, 5 угруповань, що складає 18,5% загальної кількості асоціацій класу в Україні, які належать до 4 союзів і 2 порядків. Встановлено, що рудеральна рослинність є однорідною в синтаксономічному відношенні і різноманітною – за складом ценофлор, що зумовлено широкою екологічною амплітудою їхніх представників і різноманітністю екотопів. Визначено високу подібність ценофлор асоціацій *Anisantho-Artemisietum austriacae*, *Arctietum lappae*, *Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii*.

Проведена фітоіндикаційна оцінка умов місцезростань та встановлені провідні фактори екологічної диференціації описаних синтаксонів класу *Artemisietea vulgaris*, якими є змінність зволоження ґрунту, кислотність, режим засолення та вміст мінерального азоту. В межах міста екотопи, зайняті рудеральною рослинністю, характеризуються недостатнім зволоженням ґрунту і незначною його змінністю. Виняток становлять відвальні ландшафти центральної та південної частини міста, але вони відзначаються нестабільністю водного режиму. На пустирях, селітебних ділянках, насипах, смітниках, у центральній і північній частинах міста сформовані ґрунти з нормальною аерацією. Відвальні екотопи відзначаються субстратами з низьким вмістом сполук азоту. На території міста ґрунти характеризуються слабкою мінералізацією. Збільшення вмісту мінеральних солей виявлено в субстратах на селітебних територіях, смітниках, пустирях, ділянках біля кладовищ та господарських забудов у різних частинах міста. На занедбаних ігрових майданчиках, селітебних ділянках, біля річок, обабіч доріг ґрунти мають середній вміст карбонатів, що визначає слабколужну реакцію ґрунтового розчину. Кліматичні фактори, пов'язані з терморежимом (термо-, кріорежим), на території міста не мають

суттєвих коливань. На окремих ділянках відвалів спостерігається значне підвищення температури, зумовлене нагріванням субстрату, представленого залізистими кварцитами й сланцями.

Наступні дослідження мають бути спрямовані на подальше критичне опрацювання синтаксономії рослинності, зокрема обсягу виділених одиниць з використанням новітніх методів досліджень та порівняння класифікаційних схем з європейськими. Залишаються нерозв'язаними дискусійні питання статусу інвазійних видів у синтаксонах. На часі вдосконалення методів фітоіндикаційних досліджень, зокрема в напрямку інтегральної ідентифікації подібності умов місцезростань, з огляду на широкі екологічні амплітуди синантропних видів, що здатні формувати подібні за флористичним складом ценози в різних екотопах. Значний інтерес становить також з'ясування динаміки рудеральної рослинності на різних стадіях її розвитку та розроблення прогнозу змін.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Alekhin V.V. *Teoreticheskie problemy fitotsenologii i stepovedeniya*, Moscow: Izd-vo MGU, 1986, 216 pp. [Алехин В.В. *Теоретические проблемы фитоценологии и степоведения*, М.: Изд-во МГУ, 1986, 216 с.].
- Alisov V.P. *Klimat SSSR*, Moscow: Vysshaya shkola, 1969, 104 pp. [Алисов Б.П. *Климат СССР*, М.: Высш. шк., 1969, 104 с.].
- Bagrikova N.A. *Sbornyk nauchnykh trudov HNBS*, 2016, 143: 25–58. [Багрикова Н.А. Изучение синантропной растительности Крымского полуострова с позиций эколого-флористического подхода: состояние вопроса, классификация сообществ и перспективы исследований. *Сборник науч. трудов ГНБС*, 2016, 143: 25–58].
- Bagrikova N.A. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 2004, 1(21): 188. [Багрикова Н.А. Сорно-полевая растительность Крыма. *Укр. фитоценол. зб.*, Сер. А, 2004, 1(21): 188].
- Bagrikova N.A. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1996, 3: 81–92. [Багрикова Н.А. Сегетальные сообщества виноградарей Крыма. *Укр. фитоценол. зб.*, Сер. А, 1996, 3: 81–92].
- Biță-Nicolae C., Indreica A. *Artemisietea vulgaris* in Romania – An overview. *Plant Biosystems*, 2016, 150: 512–518. doi: 10.1080/11263504.2014.987185.
- Brandes D. Burgruinen als Habitatsinseln Ihre Flora und Vegetation sowie die Bedeutung für Sukzessionsforschung und Naturschutz dargestellt unter besonderer Berücksichtigung der Burgruinen des Harzgebietes. *Braunschw. naturkdi*, Sehr. 5, 1996, 1: 125–163.
- Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl.*, Wien; New York: Springer Verlag, 1964, 865 pp.

- Bredikhina Yu.L. *Spontanna roslynnist' m. Melitopolya: syntaksonomiya, fitomelioratyvne znachennya i shchlyakhy optymizatsii*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Lviv, 2015, 18 pp. [Бредіхіна Ю.Л. *Спонтанна рослинність м. Мелітополя: синтаксономія, фітомеліоративне значення і шляхи оптимізації*: автореф. дис. ... канд. с.-г. наук: спец. 06.03.01 "Лісові культури та фітомеліорація", Львів, 2015, 18 с.].
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Z. Botta-Dukát. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *J. Veget. Sci.*, 2002, 13: 79–90.
- Cristea V., Gafta D. The Mediterranean floristic element in the flora and vegetation of Romania. *Flora Mediter.*, 2015, 25 (Spec. issue): 65–76. doi: 10.7320/FIMedit25SI.065.
- Dancza I. *Ruderalis Nxvenutarsulasok A Delnyugat-Denuntulon*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Keszthely, 2007, 89 pp.
- Dancza I. Syntaxonomic studies on the ruderal plant communities in Southwest Transdanubia (Hungary). *Acta Bot. Hungarica*, 2009, 51(1): 35–59. doi: 10.1556/ABot.51.2009.1–2.7.
- Derpolyuk S.V. *Struktura osnovnykh typiv roslynnnykh uhrupuvan zakhidnykh rayoniv Kryvorizkoho zalizorudnoho baseynu, stan ta prohoz rozvytku*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Yalta, 2002, 29 pp. [Дерполук С.В. *Структура основних типів рослинних угруповань західних районів Криворізького залізорудного басейну, стан та прогноз розвитку*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 – "Ботаніка", Ялта, 29 с.].
- Didukh Ya.P. *Osnovy bioindykatsii*, Kyiv: Naukova Dumka, 2012, 343 pp. [Дідух Я.П. *Основи біоіндикації*, Київ: Наук. думка, 2012, 343 с.].
- Hennekens S. *Turboveg for Windows. 1998–2007*. Version 2, 2008, 78 pp.
- Hill M.O., Gauch H.G. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio*, 1980, 42: 47–58.
- Jovanović S., Jakovljević K., Djordjević V., Vukojičić S. Ruderal flora and vegetation of the town of Žabljak (Montenegro) – an overview for the period 1990–1998. *Bot. Serbica*, 2013, 37(1): 55–69.
- Kazakov V.L., Smetana M.H., Shyrunova V.O., Paranko I.S. *Pryrodnycha heohrafiya Kryvbasu*, Kryvyi Rih: Oktan-Print, 2000, 137 pp. [Казаков В.Л., Сметана М.Г., Шипунова В.О., Паранько І.С. *Природнича географія Кривбасу*, Кривий Ріг: Оксан-Принт, 2000, 137 с.].
- Konohray V.A., Osypenko V.V. *Visnyk Cherkas. univ.*, 2015, 2(335): 48–54. [Конограй В.А., Осипенко В.В. Синтаксономія рудеральної рослинності (клас *Artemisia vulgaris*) території Кременчуцького водосховища. *Вісн. Черкаськ. ун-ту*, 2015, 2(335): 48–54].
- Korečky K., Hejný S. A new approach to the classification of anthropogenic plant communities. *Vegetatio*, 1974, 29: 17–20.
- Kostylev A.V. In: *Fitotsenologiya antropogennoy rastitelnosti*, 1985, pp. 91–97. [Костылев А.В. О двух ассоциациях рудеральной растительности Северо-Западного Причерноморья. В кн.: *Фитоценология антропогенной растительности*, 1985, с. 91–97].
- Kovačević Z., Nikolić L., Nikolić-Đorić E. Vegetation of the classes *Stellarietea mediae* and *Agropyretea repentis* in the vineyards of Bosnia and Herzegovina. *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus*, 2017, 16(1): 163–181.
- Kucheryavyy V.O., Solomakha V.A., Solomakha T.D., Shelyah-Sosonko Yu.R., Kramarets V.O. *Ukr. Bot. J.*, 1991, 48(3): 48–55. [Кучерявий В.О., Соломаха В.А., Соломаха Т.Д., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Крамарець В.О. Синтаксономія рудеральної рослинності м. Львова. *Укр. бот. журн.*, 1991, 48(3): 48–55].
- Levon A.F. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1997, 1: 57–75. [Левон А.Ф. Синтаксономія рудеральної растительности Ялты. IV. Класс *Artemisietea vulgaris*. *Укр. фітоценол. зб.*, Сер. А, 1997, 1: 57–75].
- Levon O.F. *Synantropna roslynnist' terytoriyi Velykoyi Yalty*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Kyiv, 1999, 16 pp. [Левон О.Ф. *Синантропна рослинність території Великої Ялти*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка", Київ, 1999, 16 с.].
- Lysenko H.M., Danylyk I.M., Kish R.Ya., Bednarska I.O. *Visnyk Lviv. un-tu*, Ser. biolohichna, 2012, 59: 52–65. [Лисенко Г.М., Данилик І. М., Кіш Р. Я., Беднарська І.О. Екологічні особливості осередків ксеротермної рослинності Закарпатської низовини. *Вісн. Львів. ун-ту*, Сер. біологічна, 2012, 59: 52–65].
- Matuszkiewicz W. *Przewonik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski*, Warszawa: PWN, 2001, 537 pp.
- Medvecká J., Zaliberova M., Jarolimek I. Ruderal Vegetation of the Horná Orava Region 1. *Bidentetea tripartitae*, *Polygono arenastri-Poetea annuae*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Stellarietea mediae* and *Artemisietea vulgaris*. *Thaiszia*, 2006, 19: 91–129.
- Mosyakin S.L. *Ukr. Bot. J.*, 1999, 56(1): 79–88. [Мосякін С.Л. Рослини України у Світовому Червоному списку. *Укр. бот. журн.*, 1999, 56(1): 79–88].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999, xxiii + 345 pp.
- Mukhaylenko M.M. *Osnovy ahrometeorolohii*, Kyiv: Vyshcha Shkola, 1982, 192 pp. [Михайленко М.М. *Основи агрометеорології*, Київ: Вища шк., 1982, 192 с.].
- Ninot J.M., Font X., Masalles R.M., Vigo J. Syntaxonomic conspectus of the vegetation of Catalonia and Andorra. II: Ruderal communities. *Acta Bot. Barcelona*, 2010–2011, 53: 113–189.
- Osyenko V.V. *Spontanna roslynnist' m. Cherkasy*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Kyiv, 2006, 20 pp. [Осипенко В.В. *Спонтанна рослинність м. Черкаси*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка", Київ, 2006, 20 с.].
- Parucha I.V. *Ukr. Bot. J.*, 1991, 48(2): 39–41. [Папуча І.В. Рудеральна рослинність м. Чернігова. *Укр. бот. журн.*, 1991, 48(2): 39–41].
- Rivas-Martínez S., Fernández-González F., Loidi J., Lousã M., Penas A. Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. *Itinera Geobot.*, 2001, 14: 5–341.
- Šilc U., Košir P. Synanthropic vegetation of the city of Kranj (Central Slovenia). *HACQUETIA*, 2006, 5(1): 213–231.

- Smetana M.H. *Syntaksonomiya stepovoi ta ruderalnoi roslynnosti Kryvorizhzhya*, Kyiv: Rih: I.V.I., 2002, 131 pp. [Сметана М.Г. *Синтаксономія степової та рудеральної рослинності Криворіжжя*, Кривий Ріг: I.V.I., 2002, 131 с.].
- Solomakha T.D., Solomakha V.A., Shelyah-Sosonko Yu.R. *Ukr. Bot. J.*, 1986, 43(3): 70–75. [Соломаха Т.Д., Соломаха В.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Основні асоціації рудеральної рослинності Лівобережного Лісостепу. *Укр. бот. журн.*, 1986, 43(3): 70–75].
- Solomakha V.A. *Syntaksonomiya roslynnosti Ukrainy. Tretye nablyzheniya*, Kyiv: Fitosotsiotsentr, 2008, 296 pp. [Соломаха В.А. *Синтаксономія рослинності України. Третє наближення*, Київ: Фітосоціоцентр, 2008, 296 с.].
- Solomakha V.A., Kostylov O.V., Shelyah-Sosonko Yu.R. *Synantropna roslynnist Ukrainy*, Kyiv: Naukova Dumka, 1992, 252 pp. [Соломаха В.А., Костильов О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. *Синантропна рослинність України*, Київ: Наук. думка, 1992, 252 с.].
- Szrama K., Brzeg A. Zbiorowiska ruderalnych zioio i traworxli z rzdku *Onopordetalia acanthii* Br.-Bl. et R. Tx. 1943 em. R. Tx. 1950 Siurcy i okolic. *Badania Fizjograficzne R. II*, Ser. B, Botanika (B60), 2011: 103–135.
- Tichý L. JUICE, software for vegetation classification. *J. Veget. Sci.*, 2002, 13: 451–453.
- Tykhonenko D.H. *Gruntoznavstvo*, 2001, 1(1–2): 15–22. [Тихоненко Д.Г. До питання про класифікацію ґрунтів України. *Ґрунтознавство*, 2001, 1(1–2): 15–22].
- Tzonev R.T., Dimitrov M.A. Roussakova V.H. Syntaxa according to the Braun-Blanquet approach in Bulgaria. *Phytologia Balcanica*, 2009, 15(2): 209–233.
- Vegetace Ceske republiky 2009. 2. Ruderální, plevelová, skalni a sukova vegetace*. Ed. M. Chytry, Praha, 2009, 520 pp.
- Venables W.N. An introduction to R notes on R: An programming environment foer data analysis and graphics version 2.13.2. W.N. Venables, D.M. Smith, 2011, available at: <http://www.R-project.org>.
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3-rd edition. *J. Veget. Sci.*, 2000, 11: 739–768.
- Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach. In: *Classification of plant communities*. Ed. R.H. Whittaker, The Hague, 1978, pp. 287–399.
- Woch M.W. Nowe i rzadkie gatunki synantropijne flory Polski na nieczynnych hydroosadnikach Elektrowni Siersza w Trzebini. *Fragm. Flor. et Geobot. Pol.*, 2012, 19(1): 29–38.
- Zaliberova M., Jarolimek I. Ruderal plant communities of north-eastern Slovakia I. *Artemisietea, Galio-Urticetea, Bidentetea. Thaiszia*, 1995, 5: 31–59.
- Еременко Н.С. Рудеральна рослинність Кривого Рогу. **І. Клас *Artemisietea vulgaris***. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 449–468.
- Институт ботаники ім. М.Г. Холодного НАН України ул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
- У статті представлені результати дослідження рудеральної рослинності класу *Artemisietea vulgaris* в Кривому Розі. Охарактеризовані угруповання високорослих двота багаторічних видів відкритих, помірно зволжених і сухих екоотопів. Рослинність класу *A. vulgaris* представлена 11 асоціаціями та 5 угрупованнями, що належать до 3-х союзів та 2-х порядків. Встановлені їхні особливості при порівнянні з угрупованнями, поширеними в інших регіонах України. В результаті проведеного ординаційного аналізу геоботанічних матеріалів встановлено, що екологічна диференціація синтаксонів досліджуваного класу в межах Кривого Рогу визначається сукупністю основних факторів середовища, провідними серед яких є змінність зволоження ґрунту, кислотність, режим засолення та вміст мінерального азоту.
- Ключові слова:** синтаксономія, класифікація, *Artemisietea vulgaris*, екологічна диференціація, Кривий Ріг
- Еременко Н.С. Рудеральная растительность Кривого Рога. **І. Класс *Artemisietea vulgaris***. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 449–468.
- Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина
- В статье представлены результаты исследований рудеральной растительности класса *Artemisietea vulgaris* в Кривом Роге. Охарактеризованы рудеральные сообщества двух- и многолетних видов открытых, умеренно увлажненных и сухих экотопов. Растительность класса *A. vulgaris* представлена 11 ассоциациями и 5 сообществами, которые входят в состав 3-х союзов и 2-х порядков. Установлены их особенности на основе сравнения с сообществами, распространенными в других регионах Украины. В результате проведенного ординационного анализа геоботанических материалов установлено, что экологическая дифференциация синтаксонов исследуемого класса на территории Кривого Рога определяется совокупностью основных факторов среды, ведущими из которых являются изменчивость увлажнения почвы, кислотность, режим засоления и содержание минерального азота.
- Ключевые слова:** синтаксономия, классификация, *Artemisietea vulgaris*, экологическая дифференциация, Кривой Рог

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 13.06.2017



doi: 10.15407/ukrbotj74.05.469

Поширення в Україні *Morchella steppicola* (Pezizales, Ascomycota) – гриба, внесеного до Червоної книги України

Василь П. ГЕЛЮТА

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

Heluta V.P. **Distribution of *Morchella steppicola* (Pezizales, Ascomycota), a fungus listed in the Red Data Book of Ukraine, within the country.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 469–474.

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

Abstract. *Morchella steppicola* (Pezizales, Ascomycota) was described by the Ukrainian mycologist M.Ya. Zerova on the basis of a sample collected by D.K. Zerov in 1930 in the outskirts of Karlivka town, Poltava Region. From the 1950s to 1990s, the fungus was found in Donetsk, Kherson, Kirovohrad, and Luhansk Regions. Since it was occasionally encountered, it was included in the second edition of the *Red Data Book of Ukraine* as a xeromeridional species with a disjunctive range in category III (a rare species). However, in 1991–2010, *M. steppicola* was recorded in a number of new localities in Cherkasy, Donetsk, Luhansk, Odesa, Sumy, and Zaporizhzhia Regions. The fungus was found not only in the virgin steppe, but also in disturbed plant communities: on burnt lands, sites used by off-road motor vehicles, pastures including those heavily trampled by cattle, along railroad tracks, on fire places in forest plantations, neglected lands. The third edition of the *Red Data Book of Ukraine* reports that *M. steppicola* was found in at least 12 regions of Ukraine. At present the fungus is also known in other countries, namely in Azerbaijan, Germany, Hungary, Kazakhstan, Moldova, Russia (Rostov Region), Serbia, Slovakia, Tajikistan, Turkmenistan, and Uzbekistan. Recently, the information flow about the distribution of *M. steppicola* in Ukraine has increased significantly. Therefore, the article contains all available data about the localities of this fungus registered after publication of the third edition of the *Red Data Book of Ukraine*. It is concluded that *M. steppicola* is a common species in the South of Ukraine. The fungus occurs quite often primarily in the steppe, but it is also widespread in the forest-steppe zone of Ukraine, producing numerous fruit bodies. Despite the fact that *M. steppicola* is listed in the *Red Data Book of Ukraine*, it is traditionally collected in large numbers by local population, which does not affect the condition of the fungus. Considering that neither *M. steppicola*, which is humus saprotroph, nor its habitats are threatened, it should be excluded from the *Red Data Book of Ukraine*. However, in the areas near the northern border of the *M. steppicola* range (Cherkasy, Khmelnysky, Kirovohrad, Kyiv, Odesa, Poltava, and Sumy Regions), the species should be protected at the regional level. It is noted that *M. steppicola* was apparently described in Hungary as *M. hungarica* Bánhegyi, as macroscopic features of the fruit bodies of the latter fully correspond to the ascumata of *M. steppicola* recorded in Ukraine. In addition, microscopic features of both species given in their descriptions completely coincide. Since the article by Zerova was published earlier than the one in which *M. hungarica* was described, the priority of Zerova as the author of the species is undeniable and the species name of this fungus should be *M. steppicola*.

Keywords: fungi, rare species, exclusion from the Red Data Book, South of Ukraine, Hungary, *Morchella hungarica*

Morchella steppicola (Pezizales, Ascomycota) описана українським мікологом М.Я. Зеровою (Zerova, 1941) на основі зразка, зібраного Д.К. Зеровим 1930 р. на околиці м. Карлівка Полтавської обл. Пізніше цей гриб був знайдений і поза межами України – в Казахстані, Росії (Ростовська обл.), Таджикистані, Туркменистані й Узбекистані, але траплявся там зрідка, поодиночними плодовими тілами, через що був занесений до "Красной

книги СССР" (Schwarzman, 1984). Зараз він відомий і в інших країнах: Азербайджані, Молдові, Німеччині, Сербії, Словаччині та Угорщині (Yatsiuk et al., 2016).

Після описання виду тривалий час про *M. steppicola* в Україні не було жодних відомостей. Вдруге він був виявлений лише у квітні 1950 р., В.Є. Балковським у дендропарку "Веселі Боковеньки" (Долинський р-н Кіровоградської обл.) (Andrianova et al., 2006). Через п'ять років, у квіт-

© В.П. ГЕЛЮТА, 2017

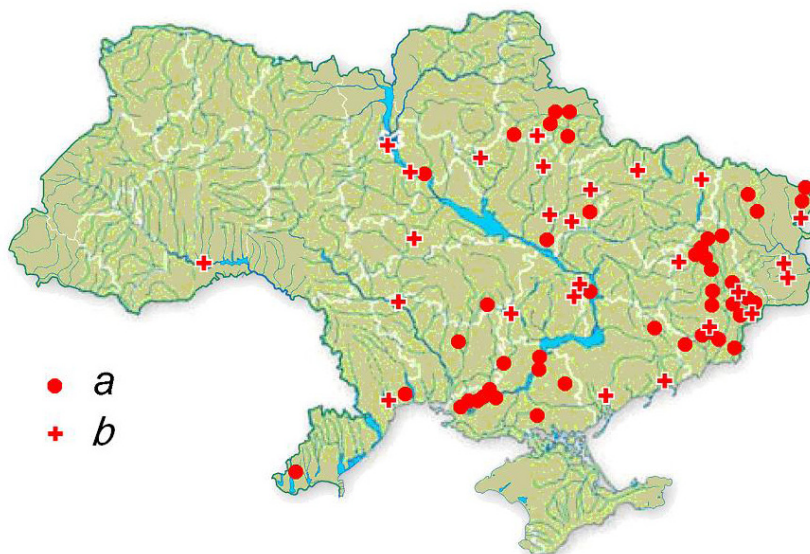


Рис. 1. Поширення *Morchella steppicola* на території України: *a* – відповідно до схеми, наведеної у Червоній книзі України (Heluta, Voiko, 2009), *b* – новіші додаткові відомості

Fig. 1. Distribution of *Morchella steppicola* in Ukraine: *a* – localities listed in the Red Data Book of Ukraine (Heluta, Voiko, 2009), *b* – recent additional data

ні–травні 1955 р., гриб знайдено в степових заповідниках „Стрільцівський степ” (Луганська обл.) (Andrianova et al., 2006), „Кам'яні Могили” й „Хомутовський степ” (Донецька обл., Запорізька обл.) (Zerova, 1956; Andrianova et al., 2006). Після значної перерви наводиться інформація про його знахідки в п'яти локалітетах Херсонської обл. (Smitska, Voiko, 1988). При цьому зазначається, що плодове тіла трапляються групами та можуть утворювати „відьомські кільця” з 15–20 аском. Оскільки пізніше про *M. steppicola* в Україні не було відомостей, склалося враження про рідкісність даного гриба. З огляду на це вид був занесений до другого видання „Червоної книги України” як ксеромеридіональний з диз'юнктивним ареалом зі статусом III категорії (рідкісний вид) (Smitska, 1996).

Звичайно, включення *M. steppicola* до „Червоної книги України” привернуло до цього виду увагу ботаніків і мікологів, що працювали в степовій і лісостеповій зонах. Гриб було знайдено в ряді нових локалітетів у Донецькій, Запорізькій, Луганській, Одеській, Сумській та Черкаській областях (Solomakha, Prudenko, 1998; Karpenko, 2004, 2009; Hayova, 2005; Kutkova, Sukhomlyn, 2007; Sukhomlyn et al., 2007; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2009; Tkachenko et al., 2009). Чи не найбільше місцезнаходжень *M. steppicola* (понад 20) наводиться для Донецької обл. (Kutkova, Sukhomlyn, 2007; Sukhomlyn et al., 2007). При цьому зазначається, що гриб зростає в порушених екотопах: на

згаріщах, ділянках, які зазнавали дії механічних транспортних засобів, пасовищах, особливо значно вибитаних великою рогатою худобою, уздовж залізничних колій, на згаріщах у насаджених лісах. Наведена вище інформація була узагальнена при підготовці третього видання „Червоної книги України”. У результаті вказується (Heluta, Voiko, 2009), що *M. steppicola* була знайдена щонайменше в 12 областях України – крім вищезазначених семи, ще у Дніпропетровській, Київській, Кіровоградській, Миколаївській та Полтавській (рис. 1).

Розширення доступу до електронних ресурсів в Україні дозволило значно збільшити обсяг відомостей про поширення *M. steppicola*. Так, тільки впродовж весни 2017 р. отримані повідомлення про знахідки гриба у багатьох місцях Дніпропетровської, Донецької, Запорізької, Київської, Луганської, Миколаївської, Одеської, Харківської, Хмельницької та Черкаської областей (рис. 1). Наводимо перелік цих нових місцезнаходжень (з точністю до рівня району, оскільки поширення детальної інформації про місцезростання видів, внесених до „Червоної книги України”, заборонено Законом України про Червону книгу України (стаття 12). До переліку також включені нещодавні відомості, отримані з нечисленних літературних джерел (Besedina, Stetsiuk, 2010; Dzhagan et al., 2010; Sukhomlyn, 2010; Yatsiuk et al., 2016).

Дніпропетровська обл.: м. Кривий Ріг, весна 2015 р., Д. Ганжа; там само і тоді ж, В. Селідов;

там само, 01.04.2017, В. Тротнер (вапнякові схили, вкриті різнотрав'ям); Солонянський р-н, кінець травня 2016 р., В. Суслов (значна кількість плодівих тіл на площі 1 га); там само, 13–16.04.2017, Д. Фабрикант, Л. Фабрикант (горби, вкриті степовою рослинністю, закинутий шовковичний сад; сотні плодівих тіл на багатьох гектарах).

Донецька обл.: Амвросіївський р-н, 19.04.2017, Ю. Журба (біля сотні плодівих тіл); Волноваський р-н, Великоанадольський ліс (Сухомлин, 2010); Олександрівський р-н, 18.04.2017, Є. Руденко; Харцизька міська рада, м. Іловайськ, 18 квітня, Ю. Журба (масово).

Запорізька обл.: Бердянський р-н, Мелітопольський р-н, весна 2014–2016 рр., С. Кисіль (біля сосняків, щорічно, десятки плодівих тіл).

Київ, Голосіївський парк, 16.04.2016, З. Косинська.

Київська обл.: Кагарлицький р-н, 15.04.2017, М.М. Сухомлин (уздовж ґрунтових доріг, на схилах степових ділянок).

Луганська обл.: Біловодський р-н, 16.04.2017, О. Логунов (декілька десятків плодівих тіл); Лутугинський р-н, щорічно навесні, А. Джос (степові схили, днища балок, багаторічні посіви кормових трав, уздовж лісосмуг, масово); Свердловський р-н, квітень 2011 р., А. Біатов (Yatsiuk et al., 2016); там само, 20.04.2014, А.О. Пономарева, І.І. Морозова (Yatsiuk et al., 2016); там само, 25.04.2014, травень 2014 р., А.О. Пономарева (Yatsiuk et al., 2016).

Миколаївська обл., м. Первомайськ, травень 2016 р., І. Куликова.

Одеська обл., за 25 км на північ від м. Одеса, 31.03, 07.04.2017, Ю. Неживий (плодівих тіл багато).

Полтавська обл.: Гадяцький р-н, 05.05.2006, Н.О. Стецюк (декілька екземплярів) (Besedina, Stetsiuk, 2010); Кобеляцький р-н, степові схили, 02.05.1996, І.С. Беседіна (одне плодове тіло), там само навесні 2006 і 2007 рр. плодоносив масово, у 2008 і 2010 рр. зареєстровано лише декілька екземплярів (Besedina, Stetsiuk, 2010); квітень 2009 р., Н.О. Гуріненко, І.С. Беседіна (5 екземплярів) (Besedina, Stetsiuk, 2010); Пирятинський р-н, крутий схил із лучно-степовою рослинністю, квітень 2007 р., О.О. Сенчило (декілька екземплярів) (Besedina, Stetsiuk, 2010); там само, 22.04.2009, О.О. Сенчило (Dzhagan et al., 2010); там само, 04.05.2009, В.В. Джаган (свіже згарище на місці ковилового степу) (Dzhagan et al., 2010); Чутівський р-н, степовий схил, квітень 2008 р.,

Н.О. Стецюк (декілька екземплярів) (Besedina, Stetsiuk, 2010); Шишацький р-н, степовий схил, 15.04.2006, Н.О. Стецюк (декілька екземплярів, плодіві тіла дрібні) (Besedina, Stetsiuk, 2010).

Харківська обл.: Дворічанський р-н, степова ділянка, 24.04.2017, Г. Височина; Харків, 01.04.17, І. Козицький (степова ділянка, одне плодове тіло, в попередні роки було чимало, тут та в інших місцях міста).

Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, 09.04.2017, Ю. Стороженко.

Черкаська обл., Звенигородський р-н, 17.04.2017, В. Козленко (близько 20–30 плодівих тіл в одному місці діаметром близько 10 м).

Отже, за нашими спостереженнями та зібраними нами новими відомостями, *M. steppicola* є звичайним видом на Півдні України. Він трапляється досить часто насамперед у Степу, однак поширений і в лісостеповій зоні України. Гриб займає відкриті схили, пасовища, перелоги, розріджені лісосмуги, згарища, утворюючи масово плодіві тіла. Незважаючи на те, що він занесений до "Червоної книги України", традиційно у великій кількості збирається населенням (рис. 2), що аж ніяк не позначається на його кількості.

З огляду на те, що грибу *M. steppicola*, який є екологічно малоспеціалізованим гумусовим сапротрофом, та його місцезростанням (за виключенням степових, які потребують охорони через наявність рідкісних видів судинних рослин) ніщо не загрожує, він має бути виключеним з Червоної книги України. Однак в областях, через які проходить північна межа ареалу *M. steppicola* (Київська, Кіровоградська, Одеська, Полтавська, Сумська, Черкаська та Хмельницька), вид необхідно охороняти на регіональному рівні.

Цікаво зазначити, що *M. steppicola*, очевидно, була описана і в Угорщині як *Morchella hungarica Bánhegyi* (Bánhegyi, 1941), оскільки за макроскопічними ознаками плодіві тіла цього виду цілком відповідають аскомам *M. steppicola*, які ми спостерігаємо в Україні, а мікроскопічні ознаки обох видів, які наведені в першоописах, повністю збігаються. Опис *M. hungarica* базується на зразку, зібраному 7 травня 1941 р., отже вид був описаний не раніше травня згаданого року. Стаття ж М.Я. Зерової була опублікована в першому номері "Ботанічного журналу АН УРСР", який було видано до травня 1941 р. Таким чином, пріоритет М.Я. Зерової як автора виду є незаперечним і гриб має називатися *M. steppicola*.



Рис. 2. Плодові тіла *Morchella steppicola* (у відрах) та *Lepista personata* (Fr.) Cooke (на поверхні стола), зібрані в Донецькій обл. з метою вживання в їжу (фото Ю. Журби)

Fig. 2. Fruit bodies of *Morchella steppicola* (in buckets) and *Lepista personata* (Fr.) Cooke (on the table) collected in Donetsk Region for the purpose of eating (photo by Yu. Zhurba)

Подяки

Автор щиро вдячний проф. М.М. Сухомлин та всім грибникам-аматорам, які надали інформацію про нові місцезнаходження *M. steppicola*, а також пану В. Вороніну та пану Є. Руденку за створення у "Фейсбуці" відповідно груп "Грибне місце" і "Гриби України", які були використані як додаткове джерело інформації для підготовки цієї статті.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Andrianova T.V., Dudka I.O., Hayova V.P., Heluta V.P., Isikov V.P., Kondratiuk S.Ya., Krivomaz T.I., Kuzub V.V., Minter D.W., Minter T.J., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya. *Fungi of Ukraine*, 2006, available at: <http://www.cybertruffle.org.uk/ukrafung/eng> [website, version 1.00].
- Bánhegyi J. Néhány érdekes *Morchella* a Vértesszegységben. *Borbásia*, 1941, 3(4–7): 84–90.
- Besedina I.S., Stetsiuk N.O. In: *Roslynniy svit u Chervoniy knyzi: vprovadzhennia Hlobalnoi stratehii zberezhennia roslin: mat. mizhnar. nauk. konf. (11–15 zhovtnia 2010 r., Kyiv)*, Kyiv: Alterpress, 2010, pp. 215–217. [Беседина І.С., Стецюк Н.О. Стан збереження та охорони раритетної мікобіоти на території Полтавської області (Україна). В кн.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: мат. міжнар. наук. конф. (11–15 жовтня 2010 р., Київ)*, Київ: Альтерпрес, 2010, с. 215–217].

- Dudka I.O., Heluta V.P., Andrianova T.V., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Prydiuk M.P., Golubtsova Yu.I., Kryvomaz T.I., Dzhagan V.V., Leontiev D.V., Akulov O.Yu., Syvokon O.V. *Hryby zapovidnykiv ta natsionalnykh pryrodnykh parkiv Livoberezhnoi Ukrainy*, Kyiv: Aristei, 2009, vol. 2, 428 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Андрианова 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. 2, 428 с.].
- Dzhagan V.V., Prudenko M.M., Heluta V.P. *Hryby Kanivskoho pryrodnoho zapovidnyka*, Kyiv: VPTs Kyiv. universytet, 2008, 271 pp. [Джаган В.В., Пруденко М.М., Гелюта В.П. *Гриби Канівського природного заповідника*, Київ: ВПЦ "Київ. університет", 2008, 271 с.].
- Dzhagan V.V., Prydiuk M.P., Senchylo O.O. *Ukr. Bot. J.*, 2010, 67(4): 587–595. [Джаган В.В., Придюк М.П., Сенчило О.О. Нові знахідки макроміцетів, занесених до "Червоної книги України". *Укр. бот. журн.*, 2010, 67(4): 587–595].
- Hayova V.P. *Zbirn. nauk. prats Luhansk. nats. ahrar. un-tu*, Ser. Biol. nauky, 2005, 56(79): 117–129. [Гайова В.П. Аскоміцети Луганського природного заповідника (крім порядку *Erysiphales*). *Зб. наук. праць Луганськ. нац. агр. ун-ту*, Сер. Біол. науки, 2005, 56(79): 117–129].

- Heluta V.P., Boiko M.F. Zmorshok stepovyi. *Morchella steppicola* Zerova. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalconsulting, 2009, p. 783. [Гелюта В.П., Бойко М.Ф. Зморшок степовий. *Morchella steppicola* Zerova. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, с. 783].
- Karpenko K.K. *Ukr. Bot. J.*, 2004, 61(2): 34–35. [Карпенко К.К. Нові та рідкісні для України види макроміцетів із північно-східної частини Лівобережного Лісостепу. *Укр. бот. журн.*, 2004, 61(2): 34–35].
- Karpenko K.K. *Makromitsety zapovidnykh terytoryi Sums'koї oblasti*, Sumy: PP Vynnychenko M.D., 2009, 356 pp. [Карпенко К.К. *Макроміцети заповідних територій Сумської області*, Суми: ПП Вінниченко М.Д., 2009, 356 с.].
- Kutkova O.V., Sukhomlyn M.M. *Nauk. visnyk Volyn. univ.*, 2007, 11(2): 122–124. [Куткова О.В., Сухомлин М.М. Поширення представників родини *Morchellaceae* на території України. *Наук. вісн. Волин. ун-ту*, 2007, 11(2): 122–124].
- Schwarzman S.R. *Smorchok stepnoi*. In: *Krasnaya kniga SSSR*, Moscow: Lesnaya promyshlennost, 1984, vol. 2, p. 410 [Шварцман С.Р. Смorchок степной. В кн.: *Красная книга СССР*, М.: Лесная пром-сть, 1984, т. 2, с. 410].
- Smitska M.F. *Zmorshok stepovyi*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit*, Kyiv: Ukr. entsykl., 1996, p. 534 [Сміцька М.Ф. Зморшок степовий. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*, Київ: Укр. енцикл., 1996, с. 534].
- Smitska M.F., Boiko M.F. *Ukr. Bot. J.*, 1988, 45(2): 71–72. [Сміцька М.Ф., Бойко М.Ф. Нове місцезнаходження *Morchella steppicola* Zerova в УРСР. *Укр. бот. журн.*, 1988, 45(2): 71–72].
- Solomakhina V.V., Prudenko M.M. *Pratsi Kaniv. zapovidnyka*, 1998, 11: 1–107. [Соломашина В.М., Пруденко М.Н. Грибы (Mycobiota) Каневского заповедника. В зб.: *Праці Канів. запов.*, 1998, 11: 1–107].
- Sukhomlyn M.M. *Pryroda Zakhidnogo Polissia ta prylehlykh terytoryi*, 2010, 7: 102–107. [Сухомлин М.М. Колекція грибів-макроміцетів як основа стратегії збереження генофонду базидіальних й аскоміцетних грибів. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*, 2010, 7: 102–107].
- Sukhomlyn M.M., Kutkova O.V., Panina Z.O. *Ukr. Bot. J.*, 2007, 64(6): 867–874. [Сухомлин М.М., Куткова О.В., Паніна З.О. *Morchella steppicola* Zer.: морфологічні особливості, ультраструктура та поширення в Південно-Східній Україні. *Укр. бот. журн.*, 2007, 64(6): 867–874].
- Tkachenko F.P., Popova O.M., Babenko O.A. *Ukr. Bot. J.*, 2009, 66(2): 250–253. [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): 250–253].
- Yatsiuk I., Saar I., Kalamees K., Sulaymonov S., Gafforov Y., O'Donnell K. Epitypification of *Morchella steppicola* (*Morchellaceae*, *Pezizales*), a morphologically, phylogenetically and biogeographically distinct member of the Esculenta Clade from central Eurasia. *Phytotaxa*, 2016, 284(1): 31–40.
- Zakon Ukrainy pro Chervonu knyhu Ukrainy* [Закон України про Червону книгу України (Редакція від 05.03.2017)], available at: <http://zakon5.rada.gov.ua/laws/show/3055-14>
- Zerova M.Ya. *Bot. J. AN URSR*, 1941, 2(1): 155–159. [Зерова М.Я. Новый зморшок з цілинного степу (*Morchella steppicola* Zerova sp. nov.). *Бот. журн. АН УРСР*, 1941, 2(1): 155–159].
- Zerova M.Ya. *Ukr. Bot. J.*, 1956, 13(2): 68–76. [Зерова М.Я. Наземні гриби цілинних степів Української РСР. *Укр. бот. журн.*, 1956, 13(2): 68–76].

Рекомендує до друку
В.П. Гайова

Надійшла 07.08.2017

Гелюта В.П. Поширення в Україні *Morchella steppicola* (Pezizales, Ascomycota) – гриба, внесеного до Червоної книги України. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 469–474.

Morchella steppicola (Pezizales, Ascomycota) описаний українським мікологом М.Я. Зеровою на основі зразка, зібраного Д.К. Зеровим у 1930 р. на околиці м. Карлівка Полтавської обл. У 1950–1990 рр. гриб знайдено в Донецькій, Кіровоградській, Луганській та Херсонській обл. Оскільки він траплявся зрідка, його було внесено до другого видання "Червоної книги України" як ксеромеридіональний вид з диз'юнктивним ареалом зі статусом III категорії (рідкісний вид). Однак у 1991–2010 рр. *M. steppicola* був зареєстрований в ряді нових локалітетів у Донецькій, Запорізькій, Київській, Луганській, Одеській, Сумській та Черкаській обл. Вид траплявся не лише в природних степових, а й у порушених ектопах: на степових згарищах, перелогах, ділянках, які називали дії механічних транспортних засобів, пасовищах, особливо витоптаних великою рогатою худобою, уздовж залізничних колій, на згарищах у насаджених лісах тощо. У третьому виданні "Червоної книги України" повідомляється, що *M. steppicola* було знайдено щонайменше в 12 областях України. На сьогодні гриб відомий і в інших країнах: Азербайджані, Казахстані, Молдові, Німеччині, Росії (Ростовська обл.), Сербії, Словаччині, Таджикистані, Туркменістані, Угорщині та Узбекистані. Останнім часом кількість інформації про поширення *M. steppicola* в Україні значно збільшилася. Тому в статті наведено відомості про локалітети цього гриба, зареєстровані після виходу в світ 3-го видання "Червоної книги України". Робиться висновок, що *M. steppicola* є звичайним видом на півдні України, трапляється досить часто, насамперед у Степу, однак поширений і в лісостеповій зоні України. Не зважаючи на те, що вид внесений до "Червоної книги України", його плодове тіла традиційно у великій кількості збираються населенням, що аж ніяк не позначається на стані популяції цього виду. З огляду на те, що ні грибу *M. steppicola*, який є екологічно малоспеціалізованим гумусовим сапротрофом, ні переважній кількості його місцезростань ніщо не загрожує, він має бути виключеним з "Червоної книги України". Однак в областях, через які проходить північна межа ареалу *M. steppicola* (Київська, Кіровоградська, Одеська, Полтавська, Сумська, Черкаська та Хмельницька), вид потребує охорони на регіональному рівні. Зазначається, що цей же вид, очевидно, був описаний і в Угорщині як *M. hungarica* Bánhegyi, оскільки за макроскопічними ознаками плодове тіла останнього цілком відповідають аскомам *M. steppicola*, які ми спостерігаємо в Україні, а мікроскопічні ознаки обох видів, наведені в першоописах, повністю збігаються. Оскільки стаття М.Я. Зерової була опублікована раніше (до травня 1941 р.), ніж був описаний вид *M. hungarica* (травень 1941 р.), пріоритет М.Я. Зерової як автора виду є незаперечним і цей гриб має називатися саме *M. steppicola*.

Ключові слова: гриби, рідкісний вид, виключення з Червоної книги, південь України, Угорщина, *Morchella hungarica*

Гелюта В. П. Распространение в Украине *Morchella steppicola* (Pezizales, Ascomycota) – гриба, занесенного в Красную книгу Украины. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 469–474.

Morchella steppicola (Pezizales, Ascomycota) описан украинским микологом М.Я. Зеровой на основе образца, собранного Д.К. Зеровым в 1930 г. на окраине г. Карловка Полтавской обл. В 1950–1990 гг. гриб был найден в Донецкой, Кіровоградской, Луганской и Херсонской обл. Поскольку он встречался изредка, был включен во второе издание "Красной книги Украины" как ксеромеридиональный вид с диз'юнктивным ареалом со статусом III категории (редкий вид). Однако в 1991–2010 гг. *M. steppicola* был зарегистрирован в ряде новых локалитетов в Донецкой, Запорожской, Киевской, Луганской, Одесской, Сумской и Черкасской обл. Вид встречался не только в естественных степных, но и в нарушенных экотопах: на степных пожарищах, заброшенных землях, участках, которые испытывали действия механических транспортных средств, пастбищах, особенно вытоптанных крупным рогатым скотом, вдоль железнодорожных путей, на пожарищах в насаженных лесах. В третьем издании "Красной книги Украины" сообщается, что *M. steppicola* был найден по меньшей мере в 12 областях Украины. Сейчас гриб известен и в других странах: Азербайджане, Венгрии, Германии, Казахстане, Молдове, России (Ростовская обл.), Сербии, Словакии, Таджикистане, Туркменистане и Узбекистане. В последнее время количество информации о распространении *M. steppicola* в Украине значительно возросло. Поэтому в статье приведены данные о локалитетах этого гриба, зарегистрированных после выхода в свет 3-го издания "Красной книги Украины". Делается вывод о том, что *M. steppicola* является обычным видом на юге Украины. Он встречается довольно часто прежде всего в Степи, однако распространен и в лесостепной зоне Украины. Не смотря на то, что вид занесен в "Красную книгу Украины", его плодовые тела традиционно в большом количестве собирает население, что отнюдь не сказывается на состоянии популяции этого вида. Учитывая то, что ни грибу *M. steppicola*, который является экологически малоспециализированным гумусовым сапротрофом, ни большинству его местопроизрастаний ничто не угрожает, он должен быть исключен из Красной книги Украины. Однако в областях, через которые проходит северная граница ареала *M. steppicola* (Киевская, Кіровоградская, Одесская, Полтавская, Сумская, Черкасская и Хмельницкая), вид должен охраняться на региональном уровне. Отмечается, что этот же вид, очевидно, был описан и в Венгрии как *M. hungarica* Bánhegyi, поскольку по макроскопическим признакам плодовые тела последнего вполне соответствуют аскомам *M. steppicola*, которые мы находим в Украине, а микроскопические признаки обоих видов, приведенные в их описаниях, полностью совпадают. Поскольку статья М.Я. Зеровой была опубликована раньше (до мая 1941 г.), чем был описан вид *M. hungarica* (май 1941 г.), пріоритет М.Я. Зеровой как автора вида является неоспоримым и этот гриб должен называться *M. steppicola*.

Ключевые слова: грибы, редкий вид, исключение из Красной книги, юг Украины, Венгрия, *Morchella hungarica*



doi: 10.15407/ukrbotj74.05.475

Ультраструктурні особливості та стан фотосинтетичного апарату листків *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) на весняних етапах онтогенезу

Ольга М. ФЕДЮК, Нінель О. БІЛЯВСЬКА, Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА

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

Fediuk O.M., Bilyavska N.O., Zolotareva O.K. **Ultrastructural peculiarities and state of the photosynthetic apparatus in leaves of *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) in its spring stage of ontogenesis.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 475–487.

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

Abstract. The morphometric data on areas of leaves, mesophyll cells, chloroplasts, granae and thylakoids of the early ephemeroïd snowdrop (*Galanthus nivalis*) are given. The ultrastructural features of cells and chloroplasts have been analysed in *G. nivalis* leaves during germination and in vegetative and generative stages of development. The observed characteristics of the chloroplasts (small number of thylakoids in grana, developed system of stromal thylakoids) are typical for sun species. These features are more pronounced at the germination stage. During the vegetative period in chloroplasts, the amount and areas of the grana and thylakoids in grana increased. The starch grains were absent in the *G. nivalis* chloroplasts, unlike in the chloroplasts of sun species. Photochemical activity of the leaves was determined by the method of the delayed fluorescence of chlorophyll. It has been shown that, like other spring ephemeroïds, *G. nivalis* is characterized by high activity of photosynthetic electron transport at low level of non-photochemical quenching of fluorescence, which indicates the adaptation of the photosynthetic apparatus of leaves to development under full sunlight and low above-zero temperatures in early spring.

Keywords: *Galanthus nivalis*, leaf, mesophyll, cell ultrastructure, chloroplast, thylakoid, induction of chlorophyll fluorescence

Вступ

Освітленість як один із факторів навколишнього середовища здатна суттєво впливати на розвиток фенотипічних ознак рослин. У ході адаптації до змін інтенсивності й спектру діючого світла в рослин можуть спостерігатись різноманітні анатомо-морфологічні зміни: специфічно трансформовані структура і склад листків й хлоропластів (Boardman, 1977; Anderson et al., 1996; Voloshina, Bilyavska, 2009; Lichtenthaler et al., 2013).

Під впливом високої інтенсивності світла, як правило, збільшуються кількість клітинних шарів у палисадній паренхімі та довжина клітин, що зумовлює зростання товщини мезофілу (Paiva et al., 2003). У рослин, що зростають в затінку, листки зазвичай тонкіші. При цьому в клітинах їхнього мезофілу спостерігаються численні великі хлоропласти, розташовані паралельно поверхні листка, що забезпечує максимальну ефективність поглинання світла. Якщо рослина розвивається за умов переважання

високої інтенсивності освітлення, тоді навпаки, листки в неї досить потовщені, а клітини мезофілу мають меншу кількість хлоропластів, розташованих перпендикулярно до поверхні листка. У тіньовитривалих рослин хлоропласти характеризуються більшими об'ємом гран, кількістю тилакоїдів у грані та вищим рівнем стекингу, тоді як хлоропласти світлолюбних рослин, що зростають при високій освітленості, мають менші за об'ємом і кількістю грані й тилакоїди, а також великі зерна крохмалю. За цими структурними ознаками відрізняють "тіньові" й "світлові" (або "сонячні") хлоропласти (Boardman 1977; Lichtenthaler et al., 2013).

Надмірна освітленість у природних умовах здебільшого перевищує здатність рослин використовувати її в процесі фотосинтезу. Надлишкова енергія призводить до утворення високореактивних радикалів, які можуть пошкоджувати різні клітинні компоненти, зокрема білки й пігменти фотосистем (Krieger-Liszkay et al., 2008). При цьому знижується здатність рослин до фотосинтезу, що, в кінцевому результаті, може перешкоджати їхньому росту.

© О.М. ФЕДЮК, Н.О. БІЛЯВСЬКА, О.К. ЗОЛОТАРЬОВА, 2017

Раніше було виявлено, що у світлових рослин, які зростають за умов високої інтенсивності світла, фотосинтез насичується при вищих рівнях освітленості та є стійкішим до фотоінгібування порівняно з рослинами тіньовими або адаптованими до низької інтенсивності освітлення (Öquist et al., 1992; Dos Anjos et al., 2012; Lichtenthaler et al., 2013).

Процес фотоінгібування у більшості рослин значно посилюється за низьких температур і яскравого освітлення (Krause et al., 1994). Проте для таких екологічних груп, як весняні ефемероїди, характерна висока інтенсивність потенційного фотосинтезу протягом весняного періоду життєвого циклу за умов низьких температур і високої інсоляції (Mamushina et al., 2002, 2011). Фізіологічні механізми, які дозволяють таким рослинам уникати фотопшкодження, вивчені фрагментарно для обмеженої кількості видів.

Об'єктом дослідження в даній роботі обрано багаторічний ефемероїд *Galanthus nivalis* L., етап проростання листків якого у 2017 р. починався на початку лютого, а надземний розвиток закінчувався наприкінці травня. Вид поширений в багатьох країнах Європи, де його використовують у фенологічних дослідженнях як індикатор початку весняної активізації життєвих процесів у рослин після зимового стану спокою (Weryszko-Chmielewska, Chwil, 2016). На території України, зокрема в Рівненській обл., *G. nivalis* поширений в широколистяних мішаних лісах з помірним континентальним кліматом. Раніше нами (Fediuk, Bilyavska, 2015) виявлено, що низькі температури атмосферного повітря зумовлюють появу ультраструктурних змін мітохондрій в клітинах мезофілу листків *G. nivalis*. Ці зміни спрямовані на адаптацію функціонування енергетичних систем клітин мезофілу листків за гіпотермальних умов.

Метою роботи було визначення ультраструктурних показників і фізіологічного стану фотосинтетичного апарату листків *G. nivalis*, які в природних умовах весняного надземного розвитку зазнали впливу низьких плюсових температур та потоку фотонів різної щільності.

Матеріали та методи

Листки

Об'єктом дослідження слугував *Galanthus nivalis*, поширений на ділянках лісництва Рівненської обл. України. Ранньою весною 2017 р. досліджували листки у рослин п'ятого року вегетації, для яких в

онтогенезі характерним є не тільки проростання (Gr) і вегетативний (Vg) етапи, але й поява генеративного (Gn) етапу, тобто бутонізації та квітнення.

Трансмісійна електронна мікроскопія

У день проведення попередньої фіксації фрагментів листових пластинок з середньої частини листків вирізали фрагменти довжиною 2–3 мм, шириною 1 мм. Попередню фіксацію здійснювали за методом вакуумної інфільтрації дослідних зразків у 2,5%-му розчині глютарового альдегіду (ГА) на 0,1 М фосфатному буфері (рН 7,2) і 2%-вої сахарози при температурі 18–22 °С. У свіжому розчині цього фіксатора дослідний матеріал тримали добу в холодильнику за температури 4 °С, після чого матеріал тричі промивали розчином 0,1 М какодилатного буферу. Для подальшої постфіксації використовували розчин 1%-го OsO₄ на 0,1 М какодилатному буфері (рН 7,2), в якому залишали матеріал на 12–14 год при 4 °С. Після цього матеріал ополіскували дистильованою водою та зневоднювали, послідовно обробляючи розчинами етанолу різної концентрації (30%, 50%, 70%, 80%, 96%, 100%), при цьому 70%-вий етанол був насичений 2%-вим ураніацетатом. Зневоднення матеріалу здійснювали тричі 100%-вим етанолом з додаванням на кінцевому етапі пропіленоксиду. Після цього матеріал спочатку насичували сумішшю епоксидних смол з пропіленоксидом, а потім заливали епон-аралдитною смолою за методикою, використаною в попередніх дослідженнях (Fediuk, Bilyavska, 2015). Полімеризацію смоли здійснювали в термостаті протягом 3 діб при температурі 37 і 60 °С.

Ультратонкі зрізи клітин листків, отримані із застосуванням ультрамікроскопа LKB-V (LKB, Швеція), розміщували на одношліпінні бленди з формваровою плівкою з вугільним напиленням. Надалі зрізи контрастували спочатку 1%-вим розчином ураніацетату протягом 1 год у темряві, а потім розчином цитрату свинцю ще 3–5 хв.

Підготовлені рослинні препарати досліджували й фотографували на плівку типу EB19H (AGFA, Бельгія) у трансмісійному електронному мікроскопі JEM-1300 (JEOL, Японія) з напругою 80 кВ. Фотографічні зображення ультраструктури клітин мезофілу, хлоропластів і тилакоїдів листків під час проростання, а також вегетативного й генеративного етапів розвитку рослин отримували при оптичному збільшенні в 10000, 15000 та 100000 разів.

Для створення цифрових зображень негативи фотографій сканували на сканері Epson Perfection 3200 Photo. Подальше опрацювання растрових зображень клітин мезофілу, хлоропластів і тилакоїдів здійснювали із застосуванням комп'ютерної програми Corel Photo Paint 11.

Морфометрія

Весною, протягом проростання, на вегетативному й генеративному етапах розвитку *G. nivalis*, листки сканували з роздільною здатністю 1200 dpi на сканері Epson Perfection 3200 Photo. На кожному етапі розвитку рослини для дослідження відбирали до 30 листків. Морфометричні показники останніх вимірювали у 9-кратній повторності.

На створених оцифрованих фотографічних зображеннях лінійні розміри та площу листків, ультраструктуру клітин мезофілу, хлоропластів і тилакоїдів вимірювали за допомогою засобів програми Micro-Manager 1.4 (National Institutes of Health, USA).

Зміни структури та ультраструктури листків *G. nivalis* протягом проростання, на вегетативному й генеративному етапах розвитку рослин при різній щільності освітлення визначали в лабораторних умовах, порівнюючи середні значення лінійних розмірів та площі із застосуванням засобів Microsoft Excel.

Флуоресценція хлорофілу

Функціональний стан фотосинтетичного апарату (ФСА) в інтактних листках *G. nivalis* оцінювали за методом індукції флуоресценції хлорофілу. Флуоресценцію хлорофілу *a* вимірювали флуорометром ХЕ-РАМ (Heinz Walz GmbH, Німеччина) при температурі 20 °С. Дані записували у форматі файлів Excel із застосуванням мултиметра UT-60E (Uni-trend International Ltd., Тайвань), з'єднаного з комп'ютером (Torchiy et al., 2005; Polishchuk, 2017).

Вимірювання проводили в такій послідовності. Досліджувані листки попередньо інкубували в темряві протягом 20 хв. Після цього вмикали вимірююче (з частотою 2 кГц) світло низької щільності ($0,2$ мкмоль фотонів \cdot м $^{-2}$ \cdot с $^{-1}$) і вимірювали мінімальний рівень флуоресценції F_0 в адаптованих до темряви листків. Після цього через 100 с вмикали галогенову лампу на 1 с, здійснюючи спалах насичуючого світла (з щільністю 3000 мкмоль фотонів \cdot м $^{-2}$ \cdot с $^{-1}$), і вимірювали максимальний рівень флуоресценції F_m в адаптованих до темряви листків. Через 200 с, після зниження флуоресценції до F_0 , вмикали актинічне світло (з щільністю 40 мкмоль фотонів \cdot м $^{-2}$ \cdot с $^{-1}$) для

індукції флуоресценції хлорофілу *a*. Значення цього показника в подальшому змінювали на 80, 180, 350, 700, 1000 мкмоль фотонів \cdot м $^{-2}$ \cdot с $^{-1}$, відповідно до значень щільності потоку фотонів у природних умовах протягом періоду розвитку листків.

Через 20 хв знову повторювали спалах насичуючого світла (з щільністю 3000 мкмоль фотонів \cdot м $^{-2}$ \cdot с $^{-1}$) тривалістю 1 с і вимірювали максимальний рівень флуоресценції F'_m в адаптованих до світла листків. Після цього через 20 с вимикали актинічне світло й визначали мінімальний рівень флуоресценції F'_m в адаптованих до світла листків.

На основі виміряних вище показників флуоресценції хлорофілу *a* листків *G. nivalis* обчислювали потенційний квантовий вихід фотохімії комплексів ФСII в адаптованому до темряви стані F_0/F_m та потенційний квантовий вихід в адаптованому до світла стані F'_0/F'_m за К. Максвелл та Г. Джонсон (Maxwell, Johnson, 2000), фотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу (qP) за У. Шрейбер та ін. (Schreiber et al., 1986), нефотохімічного гасіння флуоресценції (qN) за У. Білгер та У. Шрейбер (Bilger, Schreiber, 1986), реальний квантовий вихід електронного транспорту (Φ_{PSII}) за Б. Дженті та ін. (Genty et al., 1989).

Для визначення швидкості перенесення електронів використовували величини ефективного квантового виходу ФСII (Φ_{PSII}) і ЩПФ за формулою: $ETp = \Phi_{PSII} \cdot \text{ЩПФ} \cdot 0,5 \cdot \text{коефіцієнт поглинання}$. Припускали, що рівномірний розподіл фотосинтетичного активного випромінювання між ФСI і ФСII відображається коефіцієнтом поглинання 0,84 (Bjorkman, Demmig, 1987).

Інтенсивність освітлення

Щільність потоку фотонів (ЩПФ) над листками в природних та лабораторних умовах вимірювали за допомогою пристрою LI-250 Light Meter (Li-Cor Inc., США), який оснащено сферичним квантовим сенсором.

Результати та обговорення

Весняний цикл надземного розвитку рослин *Galanthus nivalis* розпочинався на початку лютого і завершувався наприкінці травня. В його межах визначено 6 фізіологічних етапів: 1) проростання листків (Gr1), перші два тижні лютого; 2) ранній вегетативний (Vg1) – 10–11 днів у другій половині лютого, період розвитку листків; 3) пізній вегетативний етап (Vg2) – 7–8 днів в останній тиждень лютого і на початку березня, який закінчувався з

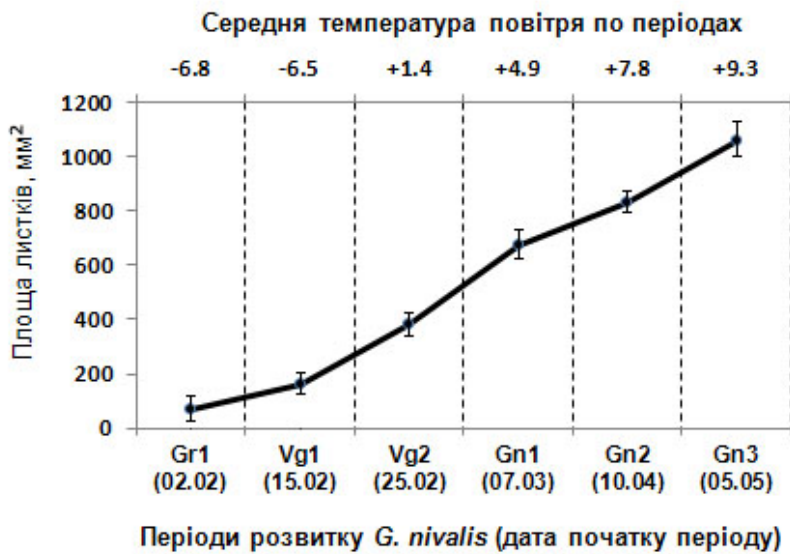


Рис. 1. Морфометричні значення розмірів площі листків *Galanthus nivalis* протягом проростання (Gr1), раннього вегетативного (Vg1), пізнього вегетативного (Vg2), раннього генеративного (Gn1), середнього генеративного (Gn2) і пізнього генеративного (Gn3) етапів весняного надземного розвитку за природних умов

Fig. 1. Morphometric values of leaf areas of *Galanthus nivalis* during germination (Gr1), early vegetative (Vg1), late vegetative (Vg2), early generative (Gn1), middle generative (Gn2) and late generative (Gn3) stages of spring aboveground development

появою бутонів; 4) ранній генеративний (Gn1) – з другого тижня березня до другого тижня квітня, бутонізація й початок цвітіння; 5) середній генеративний (Gn2) – з другого тижня квітня до другого тижня травня, період цвітіння; 6) пізній генеративний (Gn3) – протягом другого й третього тижня травня, період завершення цвітіння й поява плодів.

На етапі проростання листків середня добова температура атмосферного повітря була мінусовою й варіювала від $-6,8$ до $-6,5$ °C (рис. 1). Подальший розвиток листків протягом вегетативного етапу розвитку, тобто до початку цвітіння рослини, відбувався при температурах від $-6,5$ до $+4,9$ °C. Цвітіння й плодоношення на генеративному етапі розвитку – за температур повітря від $+4,9$ до $+9,3$ °C. На всіх етапах весняного розвитку середня добова температура повітря не перевищувала $+10$ °C.

У результаті аналізу середніх значень площі листків *G. nivalis* виявлено, що протягом всіх етапів весняного розвитку в досліджуваних рослин розміри площі збільшувались нерівномірно. На етапі проростання (Gr1) листків середні значення їхньої площі становили $7,0 \cdot 10^4$ мкм², а максимальні $1,1 \cdot 10^6$ мкм² – на пізньому генеративному етапі (Gn3) розвитку (рис. 1). Швидкість збільшення площі листків була незначною на початковому етапі проростання (Gr1) і найбільше зростала на ранньому (Vg1) та пізньому (Vg2) вегетативному етапах розвитку до початку цвітіння рослин. Надалі, під час цвітіння й плодоношення, тобто протягом генеративного (Gn) етапу, збільшення площі листків уповільнювалося порівняно з вегетативним етапом.

Ультраструктурні особливості клітин, хлоропластів, гран і тилакоїдів мезофілу в листках *G. nivalis* досліджувались протягом їхнього весняного розвитку із застосуванням методів морфометрії на основі мікрофотографій, отриманих за допомогою електронної трансмісійної мікроскопії. Середні значення площі клітин мезофілу в листках *G. nivalis* на початковому етапі проростання (Gr1) не перевищували $7,2 \cdot 10^2$ мкм² і досягали максимуму $1,1 \cdot 10^3$ мкм² на пізньому генеративному етапі (Gn3) розвитку (рис. 2, a). У загальній тенденції до поступового збільшення площі клітин мезофілу протягом весняного розвитку простежувалось зменшення значень цього показника на середньому генеративному етапі (Gn2) порівняно з раннім генеративним (Gn1).

Протягом весняного розвитку листків *G. nivalis* форма й розташування хлоропластів у клітинах мезофілу змінювались нерівномірно. На ранньому етапі розвитку, під час проростання листків, хлоропласти були лінзоподібної форми (рис. 3, a), іноді з виростами, і розташовувались переважно поблизу клітинних органел.

Особливою ознакою хлоропластів клітин мезофілу листків *G. nivalis* є їхня незвичайна амебоїдна форма. Хлоропласти з виступаючими виростами зовнішніх мембран (так званими струмулами) раніше виявлені в клітинах листків та пелюсток також у інших представників *Amaryllidaceae* (Ščeránková, Hudák, 2004). Амебоїдна форма пластид розглядається як наслідок метаболічних змін, які відбуваються під впливом факторів оточуючого середо-

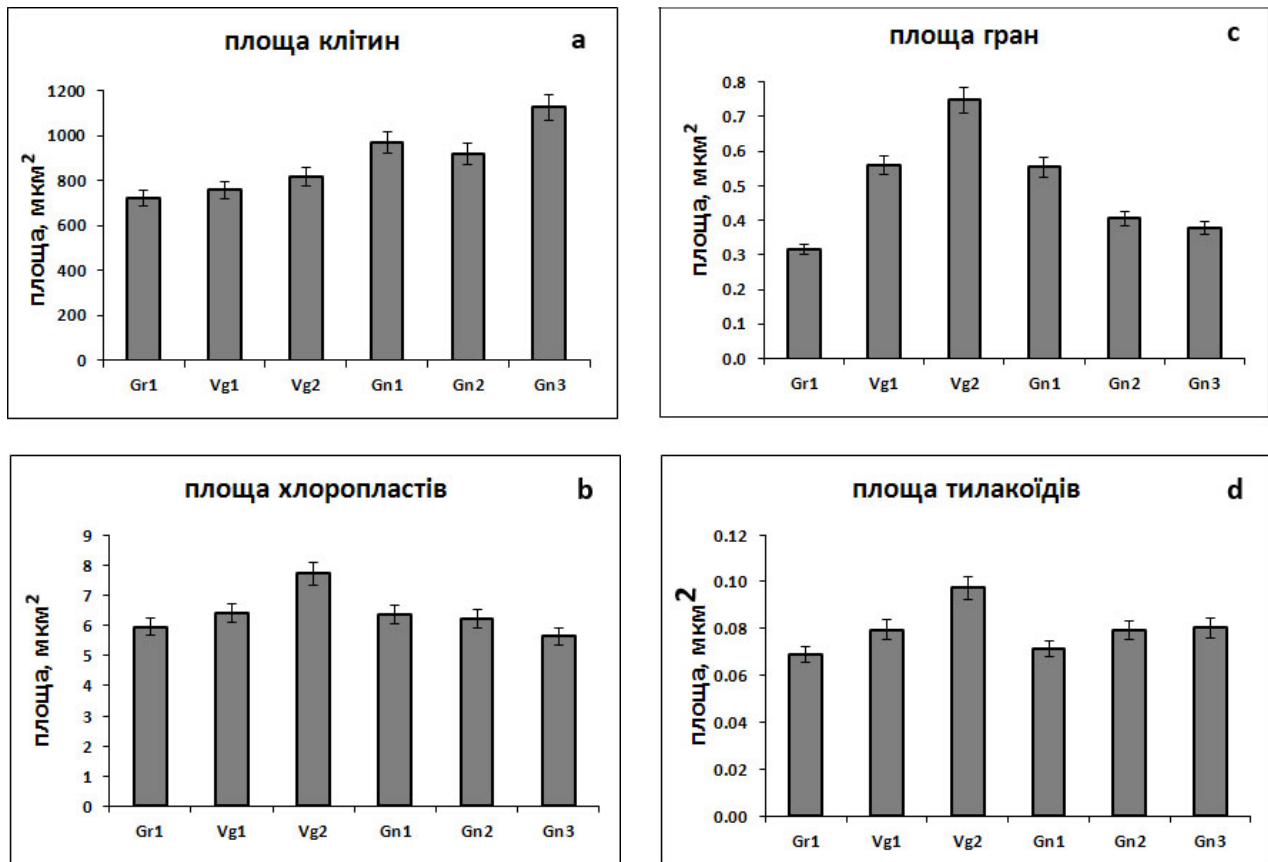


Рис. 2. Морфометричні значення розмірів площ клітин мезофілу (a), хлоропластів (b), гран (c) і тилакоїдів (d) в листках *Galanthus nivalis* протягом проростання (Gr), вегетативного (Vg) і генеративного (Gn) етапів весняного розвитку за природних умов

Fig. 2. Morphometric size values of the areas of mesophyll cells (a), chloroplasts (b), grana (c), and thylakoids (d) in leaves of *Galanthus nivalis* during germination (Gr), vegetative (Vg) and generative (Gn) periods of spring development

вища (Wise, 2007). Наявність численних амебоїдних пластид у *G. nivalis* під час вегетації, очевидно, можна пояснити реакцією на низьку температуру. Вважається, що низькі температури сприяють появі якісних і кількісних модифікацій в структурі мембран та призводять до зміни форми пластид (Biswal, 1997).

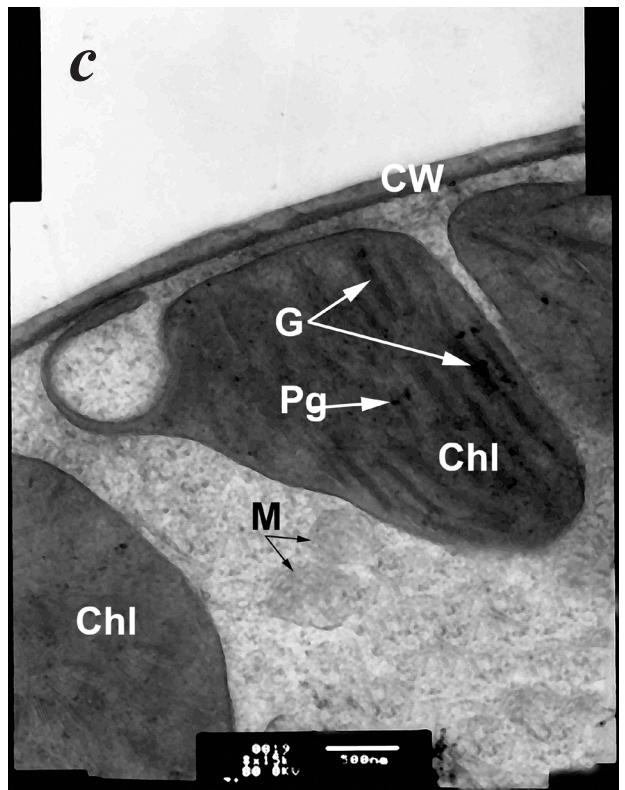
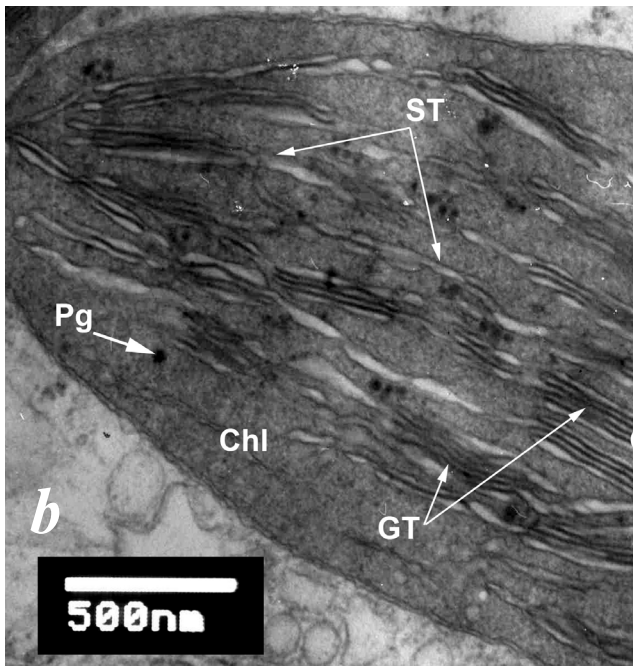
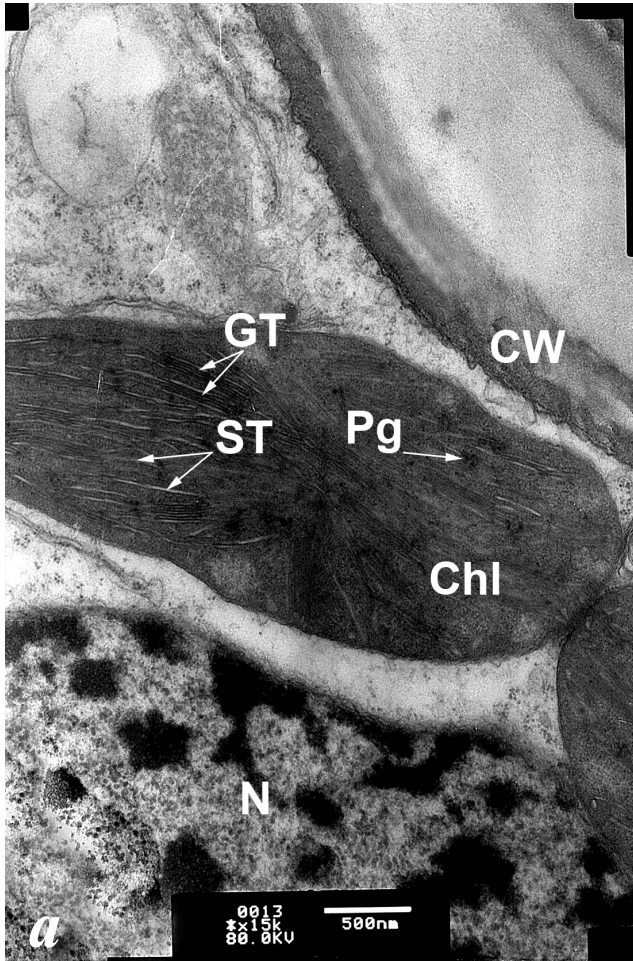
Площа хлоропластів *G. nivalis* поступово збільшувалась протягом проростання і вегетативного етапу та досягала максимального значення 7,7 мкм² на пізньому вегетативному етапі розвитку (Vg2), до початку цвітіння (рис. 2, b). При цьому хлоропласти змінювали свою форму на округлу і розташовувались уздовж клітинної стінки (рис. 3, c). Надалі, протягом генеративного етапу розвитку, тобто під час цвітіння й плодоношення, площа хлоропластів зменшувалась до мінімального значення 5,6 мкм² наприкінці пізнього генеративного етапу

(Gn3) розвитку. Хлоропласти поступово набували більш видовженої форми (рис. 3, f).

Площа гран змінювалась подібно до площі хлоропластів. Зокрема, на початкових етапах весняного розвитку листків, тобто протягом проростання (Gr1) і пізнього вегетативного етапу (Vg2), за низької температури атмосферного повітря від $-6,8^{\circ}\text{C}$ до $+1,4^{\circ}\text{C}$, площа гран збільшувалась до максимального значення $7,5 \cdot 10^{-1}$ мкм² (рис. 2, c).

Протягом цвітіння й плодоношення, при середніх значеннях температури атмосферного повітря $+9,3^{\circ}\text{C}$, площа гран у листках зменшувалась, не перевищуючи $3,8 \cdot 10^{-1}$ мкм².

У працях деяких авторів (Horyshyna, 1965a, b; Skrypchynskyi, Skrypchynskyi, 1968, 1976; Lambrects et al., 1994; Van der Toorn et al., 2000), присвячених особливостям розвитку ранньовесняних ефемероїдів, дослідники дійшли висновку, що вплив



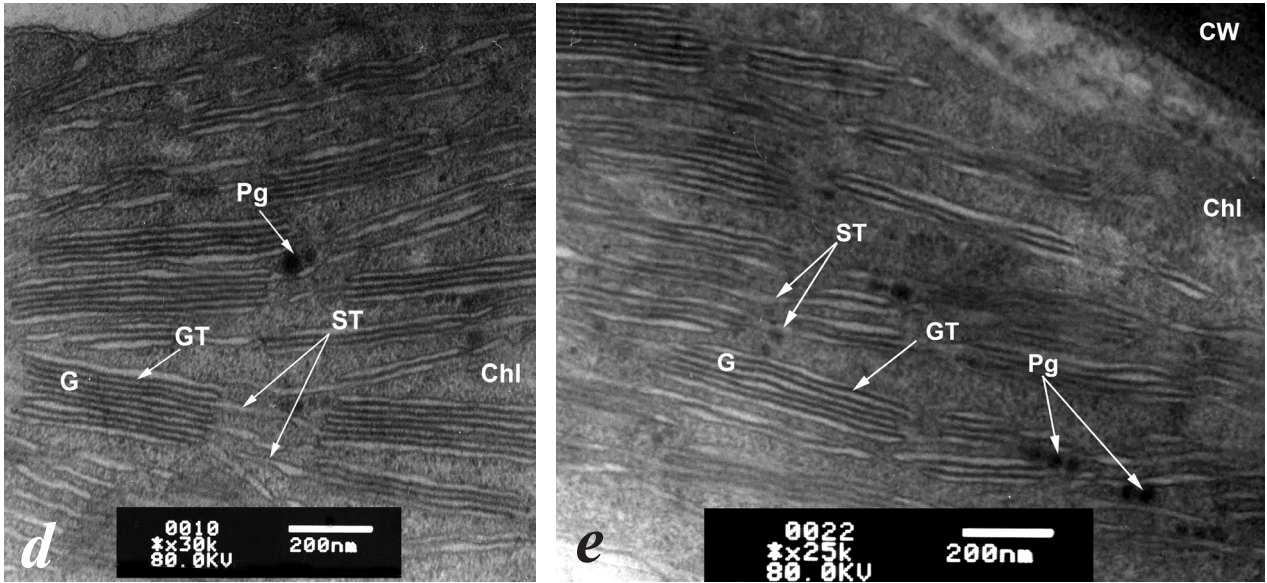
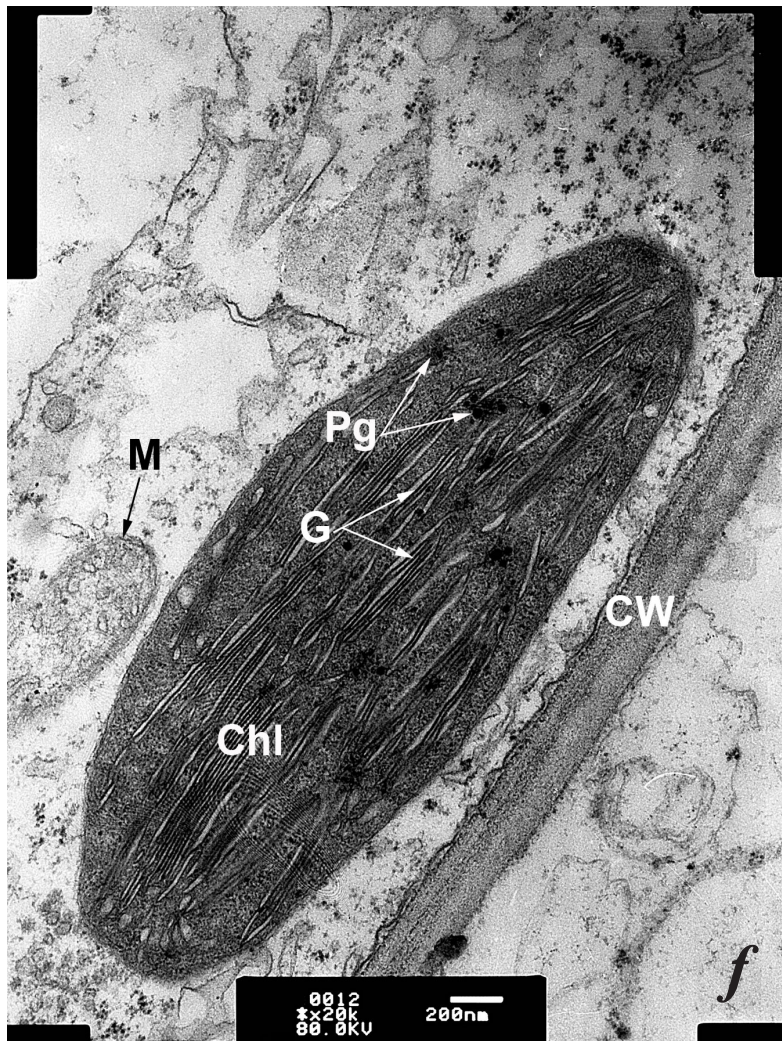


Рис. 3. Форма хлоропластів мезофілу листків *Galanthus nivalis* протягом проростання (a), на вегетативному (c) і генеративному (f) етапах розвитку. Фрагменти ультраструктури хлоропластів протягом проростання (b), вегетативного (d) та генеративного (e) етапів. Масштаб: c – 500 nm

Умовні скорочення: клітинна стінка (CW), ядро (N), мітохондрія (M), хлоропласт (Chl), грана (G), тилакоїд грани (GT), тилакоїди строми (ST), пластоглобула (Pg)

Fig. 3. Chloroplast shapes in leaf mesophyll cells of *Galanthus nivalis* during germination (a), in vegetative (c) and generative (f) growth periods. Fragments of the chloroplast ultrastructure during germination (b), vegetative (d), and generative (e) periods. Bar: c – 500 nm

Abbreviations: cell wall (CW), nucleus (N), mitochondria (M), chloroplast (Chl), grana (G), granal thylakoid (GT), stromal thylakoid (ST), plastoglobule (Pg)



низьких температур є необхідною й важливою умовою для проходження повного весняного циклу їхнього розвитку. Це підтверджено експериментами з проліском. Зокрема на досліджуваних рослинах, переміщених у холодну пору року в оранжерею, цибулини значно відрізнялись від контролю (Myroslavov et al., 2005).

Збільшення площі хлоропластів і гран у листках на початкових етапах розвитку *G. nivalis*, ймовірно, також пов'язано із впливом низьких температур атмосферного повітря, які активують адаптивні енергетичні процеси в листках.

Площа тилакоїдів гран на початковому етапі проростання листків, була мінімальною і не перевищувала $6,9 \cdot 10^{-2}$ мкм² (рис. 2, *d*). Між тилакоїдами строми крохмальні зерна не спостерігались. Складна тилакоїдна система в хлоропластах формувалась з перших днів появи листків над поверхнею ґрунту. Подібна закономірність спостерігалася раніше при вивченні ранньовесняних ефемероїдів *Scilla siberica* Haw. і *Chionodoxa luciliae* Boiss (Mamushina et al., 2002).

На вегетативному етапі розвитку *G. nivalis* площа тилакоїдів гран збільшувалась у 1,2 рази порівняно з попереднім періодом проростання (див. рис. 2, *d*). При цьому, на пізньому вегетативному етапі (Vg2) грани й тилакоїди строми щільно заповнювали хлоропласти (рис. 3, *d*). На пізньому генеративному етапі (Gn3) (рис. 3, *e*), за умов активування процесів старіння листків, кількість тилакоїдів у гранях зменшувалась, а їхня довжина збільшувалась, що забезпечувало збереження розмірів площі гран.

У подібних дослідженнях при порівнянні параметрів фотосинтетичного апарату (ФСА) весняних ефемероїдів з іншими ФСА дерев і лісових трав, адаптованих до екологічних ніш з невисокою освітленістю, автори Речія та ін. (Recchia et al., 2017) дійшли висновку, що швидкість фотосинтезу значно вища у весняних ефемероїдів. При цьому за сукупністю визначених показників деякі з весняних ефемероїдів (*Leucojum vernum* L., *Anemone ranunculoides* L., і *G. nivalis*) були віднесені авторами до видів проміжної групи з ознаками як "світлових", так і "тіньових" хлоропластів.

На відміну від більшості теплолюбних видів рослин, які розвиваються протягом тривалого весняно-літнього періоду, *G. nivalis* як представник весняних ефемероїдів з короткотривалим періодом вегетації здатний розвиватися за низьких плюсових і незначних мінусових температур атмосферного повітря. Порівняння ультраструктури хлоропластів

даного ефемероїда з іншими видами теплолюбних рослин, не адаптованих до низьких температур, надає змогу виявити особливості та закономірності ультраструктурних перебудов, спрямованих на адаптацію до низьких плюсових температур атмосферного повітря.

У хлоропластах теплолюбних рослин за сприятливих температур атмосферного повітря, як правило, спостерігаються непошкоджені дві зовнішні мембрани, значна кількість зерен крохмалю та стовпці гран з численними тилакоїдами гран, які з'єднані між собою тилакоїдами строми (Kratsch, Wise, 2000). Ультраструктурні пошкодження хлоропластів є найбільш раннім симптомом холодного стресу в рослинній клітині. Здебільшого, першими проявами холодного стресу є набрякання хлоропластів, викривлення й набрякання тилакоїдів, зменшення розміру та кількості крохмальних зерен і утворення везикул у зовнішній мембрані хлоропласта, так званого периферичного ретикулуму (Wise et al., 1983). Тривале значне охолодження може призвести до накопичення пластоглобул, ущільнення строми, зникнення гран, розпаду оболонки хлоропласта, перемішування вмісту строми з цитоплазмою. Зерна крохмалю можуть з часом поступово зменшуватися, а в рослинах, стійких до охолодження, повністю зникати (Kratsch, Wise, 2000). Крім цього, може спостерігатись дезорієнтація гран по відношенню одна до одної, деформація та викривлення стовпців гран з подальшим руйнуванням і зникненням тилакоїдів строми (Wise et al., 1983; Kratsch, Wise, 2000).

Таким чином, зафіксовані на мікрофотографіях (рис. 3, *b*) невисокі грани, незначне набрякання тилакоїдів гран і тилакоїдів строми, відсутність крохмальних зерен у хлоропластах листків весняного ефемероїда *G. nivalis* протягом етапу проростання, подібно як і у рослин з весняно-літнім довготривалим періодом розвитку, можна вважати особливостями ультраструктурних змін, пов'язаних із впливом низьких температур атмосферного повітря. Виявлені ультраструктурні перебудови хлоропластів у *G. nivalis*, ймовірно, відіграють важливу роль в універсальній стратегії адаптації ФСА до впливу низьких температур атмосферного повітря.

Функціональні характеристики фотосинтетичного апарату *G. nivalis*

Фотохімічна активність хлоропластів залежить переважно від стану фотосистеми (ФСII) – ключової

Параметри індукції флуоресценції хлорофілу листків *Galanthus nivalis* на різних етапах весняного розвитку
Parameters of chlorophyll fluorescence induction in *Galanthus nivalis* leaves at different stages of spring development

Період*	ЩПФ, мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹	Fv/Fm	qP	qN	Φ _{PSII}
Gr	80	0,795±0,010	0,756±0,059	0,110±0,082	0,607±0,031
Vg	40	0,802±0,006	0,867±0,010	0,217±0,025	0,630±0,007
	80	0,779±0,005	0,692±0,002	0,121±0,007	0,589±0,008
	180	0,811±0,007	0,843±0,017	0,112±0,014	0,643±0,007
	350	0,797±0,001	0,702±0,003	0,312±0,004	0,510±0,008
	700	0,801±0,003	0,549±0,013	0,448±0,016	0,367±0,010
Gn	350	0,791±0,004	0,628±0,032	0,345±0,036	0,438±0,023
	700	0,787±0,011	0,439±0,038	0,517±0,038	0,270±0,028
	1000	0,772±0,015	0,269±0,022	0,632±0,029	0,147±0,008

* Етапи весняного розвитку: Gr – проростання (germination); Vg – вегетативний (vegetative); Gn – генеративний (generative); Fv/Fm – максимальний квантовий вихід фотохімічного перетворення енергії в адаптованих до темряви листках; qP – коефіцієнт фотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу; qN – коефіцієнт нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу; Φ_{PSII} – ефективний квантовий вихід фотохімічного перетворення енергії.

чового трансмембранного пігмент-білкового комплексу хлоропластів, якій забезпечує поглинання і трансформацію світлової енергії, а також відіграє провідну роль у захисті фотосинтезу від фотоінгібування (Krall, Edwards, 1992).

Застосування методу сповільненої флуоресценції хлорофілу в адаптованих до темряви листків при активації фотосинтезу різною інтенсивністю світла (40, 80, 150, 350, 700, 1000 мкмоль · м⁻² · с⁻¹) надало можливість оцінити функціональний стан ФСПІ у листках *G. nivalis*. У нашому дослідженні визначались максимальний квантовий вихід фотохімічного перетворення енергії в адаптованих до темряви листках *G. nivalis* (F_v/F_m); коефіцієнт фотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу (qP), якій є наближеною мірою ступеню окислення первинних акцепторів Q_A, тобто частки відкритих реакційних центрів ФСПІ; коефіцієнт нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу qN, якій характеризує зміни теплової дисипації в комплексах ФСПІ (Maxwell, Johnson, 2000) (таблиця).

За даними, наведеними у таблиці видно, що на ранньовесняному етапі надземного розвитку, під час проростання листків *G. nivalis*, навіть при переважанні низьких плюсових температур атмосферного повітря ФСА залишався непошкодженим, повністю сформованим і функціонуючим. Його фотосинтетичні параметри були близькі до показників ФСА на вегетативному етапі розвитку рослин. Цей факт узгоджується з результатами дослідження, проведеного Н. Мамушиною та ін. (Mamushina et al., 2002), які дійшли висновку,

що формування розвиненої тилакоїдної системи у ранньовесняних ефемероїдів *Scilla sibirica* Haw. і *Chionodoxa luciliae* Boiss відбувається вже в перші дні появи надземної частини рослин на поверхні ґрунту.

Величина показника F_v/F_m у листків *G. nivalis* протягом їхнього розвитку варіювала незначно, тому можна вважати, що ФСА листків не зазнавав руйнівного впливу несприятливих умов. Цей висновок базується на величині показника F_v/F_m для нестресованих листків (0,82), якій отримали при вивченні параметрів флуоресценції багатьох видів рослин (Björkman, Demmig, 1987). Проте, зі збільшенням інтенсивності актинічного світла до 1000 мкмоль · м⁻² · с⁻¹ величина максимального квантового виходу знижувалася на 5,8%, що може бути ознакою початку фотоінгібування.

Ефективність роботи ФСПІ оцінювалась за величиною коефіцієнту фотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу qP, якій закономірно зменшувався при підвищенні інтенсивності діючого світла (див. таблицю). Величина qP залежить як від надходження електронів до первинного хінонового акцептора Q_A, так і від їхнього відтоку до пластохінонового пулу. Збільшення інтенсивності світла зумовлює підвищення ступеня відновлення пулу хінонових акцепторів електронів, при цьому значення параметра qP зменшується (Maxwell, Johnson, 2000; Korneeve et al., 2002).

Світлова енергія, що поглинається ФСПІ, розподіляється між фотосинтетичним перенесенням електронів і нефотохімічними процесами. Нефо-

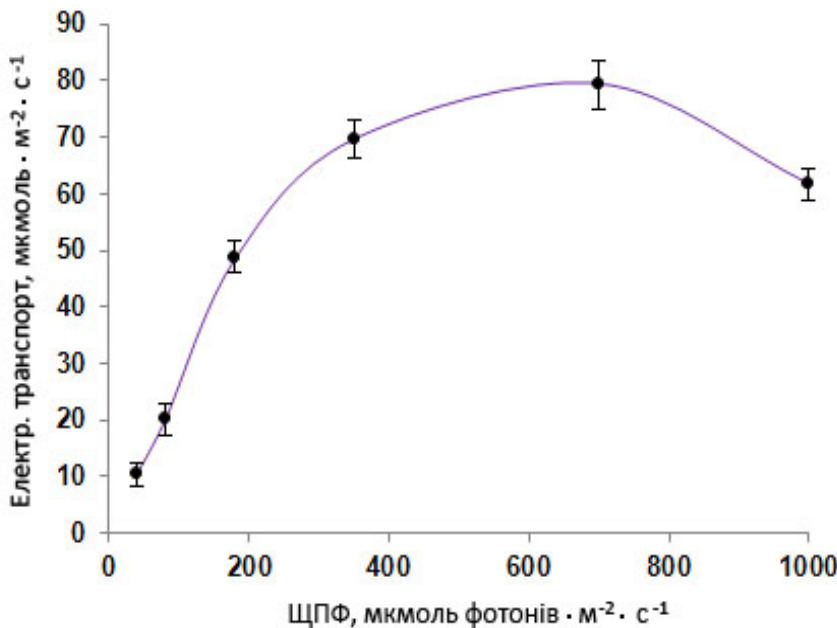


Рис. 4. Швидкість перенесення електронів при активації фотосинтезу за умов впливу різної інтенсивності актинічного світла в листках *Galanthus nivalis* (за даними сповільненої флуоресценції хлорофілу *a*)

Fig. 4. The electron transfer rate at activation of photosynthesis under the influence of different intensity of the actinic light in leaves of *Galanthus nivalis* (according to data of slow fluorescence of chlorophyll *a*)

тохімічне гасіння (qN) — це перетворення у тепло надлишку енергії, яка не може бути використана при асиміляції CO_2 . Здатність рослини розсіювати надлишок енергії світла відіграє провідну роль у захисті рослин від фотопшкодження. При збільшенні інтенсивності діючого світла значення показника qN , тобто дисипації енергії у ФСЦ, зростали і досягали максимуму на генеративному етапі розвитку листків *G. nivalis* (див. таблицю) при ЩПФ 1000 мкмоль · м² · с⁻¹.

Згідно з наведеними у таблиці даними, фотохімічні параметри листків *G. nivalis* на вегетативному й генеративному етапах розвитку дещо відрізнялися. Зокрема, при активації фотосинтезу світлом з ЩПФ 350 мкмоль · м² · с⁻¹ у листків на вегетативному етапі коефіцієнт qP досягав 0,7, тоді як на генеративному він становив 0,6, тобто знижувався на 10,3%. При більшому рівні освітлення (700 мкмоль · м² · с⁻¹) на генеративному етапі розвитку qP знижувався на 20,2% порівняно з вегетативним. Коефіцієнт нефотохімічного гасіння qN при інтенсивності освітлення 350 мкмоль · м² · с⁻¹ у листків на генеративному етапі розвитку перевищував величину qN на вегетативному етапі на 10,6%, а при показнику освітлення 700 мкмоль · м² · с⁻¹ — на 15,4%. Це вказує на активну трансформацію фотосинте-

тичного апарату в ході онтогенезу. Порівняно з іншими видами рослин, для яких характерний довготривалий весняно-літній вегетаційний розвиток, у *G. nivalis* рівень нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу *a* в листах за високих рівнів освітлення був значно нижчим.

Подібну закономірність раніше виявлено також і в пустельних ефемероїдів короткотривалого весняного розвитку. Зокрема зазначається, що у досліджуваних рослин за умов високого рівня освітлення нефотохімічне гасіння залишалось на низькому рівні і корелювало з високою швидкістю електронного транспорту (Tu et al., 2012).

У нашому дослідженні швидкість електронного транспорту (рис. 4) визначали на основі значень сповільненої флуоресценції хлорофілу з використанням параметру Дженті Φ_{PSII} (Genty et al., 1989) (див. таблицю), який надає змогу оцінити ефективність функціонування ФСА, зокрема величину реального квантового виходу електронного транспорту.

За даними, відображеними на рис. 4, помітно, що швидкість перенесення електронів підвищувалася при збільшенні ЩПФ до 700 мкмоль · м² · с⁻¹, але при подальшому збільшенні інтенсивності освітлення до 1000 мкмоль · м² · с⁻¹ швидкість електронно-

го транспорту дещо знижувалась, що, ймовірно, пов'язано з початком фотоінгібування.

Отримані в нашому дослідженні значення швидкості електронного транспорту (рис. 4) вказують на високу фотосинтетичну активність листків *G. nivalis* на ранньовесняних етапах їхнього розвитку при незначних мінусових та плюсових температурах атмосферного повітря. Зміни фотосинтетичних характеристик листків *G. nivalis* за різних значень інтенсивності діючого світла дуже подібні до параметрів ФСА інших весняних ефемероїдів (Mamushina et al., 2002, 2011; Tu et al., 2012; Recchia et al., 2017). Це дає підстави вважати такі зміни характерною адаптивною ознакою весняних ефемероїдів, що не суперечить висновкам інших авторів (Recchia et al., 2017).

Весняні ефемероїди розглядаються як високопродуктивні рослини на відміну від інших повільно зростаючих лісових трав (Sparling, 1967; Tu et al., 2012; Recchia et al., 2017). У природних умовах ранньовесняного розвитку і прямому сонячному освітленні у ефемероїдів реєструються дуже високі потенційні швидкості фотосинтезу та стійкість до фотоінгібування (Mamushina et al., 2002, 2011; Tu et al., 2012). Коливання інтенсивності світла протягом вегетації можуть зумовлювати відповідні адаптивні зміни в активності фотосинтетичних процесів (Hikosaka, 2005). У лісових ценозах крони багаторічних дерев, поглинаючи значну кількість сонячного світла, сприяють тривалішому збереженню снігового покриву на поверхні ґрунту, особливо на північних схилах. Унаслідок нерівномірності поглинання, розсіювання та відбивання сонячних променів кронами дерев і сніговим покривом щільність потоку фотонів, який надходить до поверхні ґрунту, тобто до листків ранньовесняних ефемероїдів, що проростають, може значно змінюватись.

З формуванням листя на верхніх ярусах лісової рослинності інтенсивність освітлення трав знижується, тому подібно рослинам з тривалим весняно-літнім вегетаційним етапом (Voloshina et al., 2008) у весняних ефемероїдів виникає необхідність застосування гнучкої стратегії адаптації, в якій зміни функціонального стану фотосинтетичного апарату впливають на ультраструктуру хлоропластів. Це підтверджується результатами досліджень стану ФСА листків у різні періоди розвитку рослин (Olekseichenko et al., 2013; Venzhik, 2014), а також результатами даної роботи.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Anderson B., Barber J. Mechanisms of photodamage and protein degradation during photoinhibition of Photosystem II. *Photosynthesis and the Environment*, 1996, 5: 101–121.
- Bilger W., Schreiber U. Energy-dependent quenching of dark-level chlorophyll fluorescence in intact leaves. *Photosynth.*, 1986, 10: 303–308.
- Biswal B. Chloroplast pigments and molecular responses of photosynthesis under stress. In: *Handbook of Photosynthesis*. Ed. M. Pessaraki, New York, 1997, pp. 877–885.
- Björkman O., Demmig B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 1987, 170(4): 489–504.
- Boardman N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Plant Physiol.*, 1977, 28: 355–377.
- Dos Anjos L, Oliva M.A., Kuki K.N. Fluorescence imaging of light acclimation of Brazilian Atlantic Forest tree species. *Photosynthetica*, 2012, 50: 95–108.
- Fediuk O.M., Bilyavska N.O. *Visn. Kharkiv. nats. agrar. un-tu*, Ser. Biology, 2015, 2(35): 58–63. [Федюк О.М., Білявська Н.О. Ультраструктурні зміни мітохондрій листків *Galanthus nivalis* L. при вегетації за умов гіпотермії. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту*, Сер. Біологія, 2015, 2(35): 58–63].
- Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta*, 1989, 990: 87–90.
- Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Ann. Bot.*, 2005, 95(3): 521–533.
- Horyshyna T.K. *J. Plant Physiol.*, 1965a, 12(3–4): 549–550. [Горышина Т.К. Регулирование ритма сезонного развития ранне-весенних дубравных эфемероидов в экспериментальных условиях. *Физиол. раст.*, 1965a, 12(3–4): 549–550].
- Horyshyna T.K. *Nauch. dokl. vyssh. shk. byol. nauk*, 1965b, 2: 136–139. [Горышина Т. К. О динамике температурных оптимумов у гусиного лука (*Gagea lutea* (L.) Ker.-Cawl.) в период покоя. *Науч. докл. высш. shk. биол. наук*, 1965b, 2: 136–139].
- Korneev D.Yu., Nyzhnyk T.P., Hryhoryuk Y.A., Kochubey S.M. *Physiol. and biochem. cultivated plants*, 2002, 34(1): 3–10. [Корнеев Д.Ю., Нижник Т.П., Григорюк И.А., Кочубей С.М. Индукция флуоресценции хлорофилла листьев картофеля в условиях водного дефицита. *Физиол. биохим. культур. раст.*, 2002, 34(1): 3–10].
- Krall J.P., Edwards G.E. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiol. Plant.*, 1992, 86(1): 180–187.
- Kratsch H.A., Wise R.R. The ultrastructure of chilling stress. *Plant, Cell Environ.*, 2000, 23(4): 337–350.
- Krause G.H., Baker N.R., Bowyer J.R. Photoinhibition induced by low temperatures. In *Photoinhibition of Photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. BIOS Scientific, 1994, pp. 331–348.
- Krieger-Liszkay A., Fufezan C., Trebst A. Singlet oxygen production in photosystem II and related protection mechanism. *Photosynth. Res.*, 2008, 98: 551–564.

- Lambrechts H., Rook F., Kollöffel Chr. Carbohydrate Status of Tulip Bulbs during Cold-Induced Flower Stalk Elongation and Flowering. *Plant Physiol.*, 1994, 104: 515–520.
- Lichtenthaler H.K., Babani F., Navratil M., Buschmann C. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity, and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves as compared to sun and shade leaves of different trees. *Photosynthetika*, 2013, 117(1–3): 355–366.
- Mamushina N.S., Voznesenskaya E.V., Zubkova E.K., Maslova T.G., Miroslovov E.A. *J. Plant Physiol.*, 2002, 49(2): 171–178. [Мамушина Н.С., Вознесенская Е.В., Зубкова Е.К., Маслова Т.Г., Мирославов Е.А. Структурно-функциональные изменения клеток мезофилла в процессе роста листа у двух ранневесенних эфемероидов. *Физиол. раст.*, 2002, 49(2): 171–178].
- Mamushina N.S., Zubkova E.K., Bubolo L.S., Tyutereva E.V. *Bot. Zhurn.*, 2011, 96(7): 906–916. [Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Буболо Л.С., Тютерева Е.В. Структурно-функциональная характеристика эфемероидов бореальной зоны. *Бот. журн.*, 2011, 96(7): 906–916].
- Maxwell K., Johnson G.N., Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.*, 2000, 51: 659–666.
- Myroslovov E.A., Varmycheva E.M. *Tsitologiya*, 2005, 47: 1035–1038. [Мирославов Е.А., Бармичева Е.М. Сезонная ритмика структуры лейкопластов чешуй лукавицы *Scilla sibirica* L. *Цитология*, 2005, 47: 1035–1038].
- Myroslovov E.A., Varmycheva E.M., Khodorova N.V. *Bot. Zhurn.*, 2005, 90: 1430–1435. [Мирославов Е.А., Бармичева Е.М., Ходорова Н.В. Сезонные изменения структуры клеток основной ткани донца лукавицы *Scilla sibirica* (Liliaceae). *Бот. журн.*, 2005, 90: 1430–1435].
- Oleksiychenko N.O., Kytayev O.I., Sovakova M.O., Sovakov O.V., Borshchevskiy M.O. *Bioresursy i pryrodokorystuvannya*, 2013, 5(5–6): 107–112. [Олексійченко Н.О., Китаєв О.І., Совакова М.О., Соваков О.В., Борщевський М.О. Особливості індукції флуоресценції хлорофілу в листках деревних рослин в умовах урбанізованого середовища. *Біоресурси й природокористування*, 2013, 5(5–6): 107–112].
- Öquist G., Anderson J.M., McCaffery S., Chow W.S. Mechanistic differences in photoinhibition of sun and shade plants. *Planta*, 1992, 188(3): 422–431.
- Raiva É.A.S., dos Santos Isaias R.M., Vale F.H.A. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. CV. *purpurea* Boom (*Commelinaceae*) leaves. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, 2003, 46: 617–624.
- Polishchuk O.V. *Ukr. Bot. J.*, 2017, 74(1): 86–93. [Поліщук О.В. Методи лабораторних і польових досліджень флуоресценції хлорофілу. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(1): 86–93].
- Recchia I., Sparla F., Pupillo P. Photosynthetic properties of spring geophytes assessed by chlorophyll fluorescence analysis. *Plant Physiol. Biochem.*, 2017, 118: 510–518.
- Ščepánková I., Hudák J. Leaf and tepal anatomy, plastid ultrastructure and chlorophyll content in *Galanthus nivalis* L. and *Leucojum aestivum* L. *Plant System. Evol.*, 2004, 243(3): 211–219.
- Schreiber U., Schliwa U., Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth. Res.*, 1986, 10(1–2): 51–62.
- Skrypchyński V.V., Skrypchyński V.I.V. *Trudy MOIP*, 1976, 42: 167–185. [Скрипчинський В.В., Скрипчинський В.І.В. Морфологічні основи онтогенеза геофітів і проблема його еволюційного становлення. *Тр. МОИП*, 1976, 42: 167–185].
- Skrypchyński V.V., Skrypchyński V.I.V., Shevchenko H.T. *Bot. Zhurn.*, 1968, 53(9): 1233–1245. [Скрипчинський В.В., Скрипчинський В.І.В., Шевченко Г.Т. Роль температури в річному циклі розвитку весняних геофітів Северного Кавказу. *Бот. журн.*, 1968, 53(9): 1233–1245].
- Sparling J.H. Assimilation rates of some woodland herbs in Ontario. *Bot. Gazette*, 1967, 128(3–4): 160–168.
- Topchii N.M., Sytnik S.K., Syvash O.O., Zolotareva O.K. The effect of additional red irradiation on the photosynthetic apparatus of *Pisum sativum*. *Photosynthetika*, 2005, 43(3): 451–456.
- Tu W.F., Li Y., Zhang Y.M., Zhang L., Liu H.Y., Liu C., Yang C. Diminished photoinhibition is involved in high photosynthetic capacities in spring ephemeral *Berberoa incana* under strong light conditions. *J. Plant Physiol.*, 2012, 169: 1463–1470.
- Van der Toorn A., Zemah H., Van As H., Bende P., Kamenetsky R. Developmental changes and water status in tulip bulbs during storage: Visualization by NMR Imaging. *J. Exp. Bot.*, 2000, 51: 1277–1287.
- Venzhyk Yu.V., Talanova V.V., Tytov A.F., Myroslovov E.A. *Trudy Karel. NTs RAN*, 2014, 5: 102–107. [Венжик Ю.В., Таланова В.В., Титов А.Ф., Мирославов Е.А. Ультроструктура хлоропластов пшениці (*Triticum aestivum* L.) при холодової адаптації і дії абсцизової кислоти. *Тр. Карел. НЦ РАН*, 2014, 5: 102–107].
- Voloshyna N.Yu., Bilyavska N.O. *Dopovidi Nats. Akad. nauk Ukrainy*, 2009, 6: 173–177. [Волошина Н.Ю., Білявська Н.О. Анатомічні ознаки листків з різних рівнів крони та їх пластичність у *Acer platanoides* і *A. tataricum*. *Доп. НАН України*, 2009, 6: 173–177].
- Voloshyna N.Yu., Topchii N.M., Bilyavska N.O., Didukh Ya.P. *Dopovidi Nats. Akad. nauk Ukrainy*, 2008, 8: 153–158. [Волошина Н.Ю., Топчій Н.М., Білявська Н.О., Дідух Я.П. Морфологічні ознаки та стан фотосинтетичного апарату листків *Acer platanoides* і *A. tataricum* з різних рівнів крони. *Доп. НАН України*, 2008, 8: 153–158].
- Weryszko-Chmielewska E., Chwil M. Flowering biology and structure of floral nectaries in *Galanthus nivalis* L. *Acta Soc. Bot. Polon.*, 2016, 85(1): 1–20.
- Wise R.R. The diversity of plastid form and function. *The structure and function of plastids*, 2007, pp. 3–26.
- Wise R.R., McWilliam J., Naylor A.W. A comparative study of low-temperature-induced ultrastructural alterations of three species with differing chilling sensitivities. *Plant, Cell and Environ.*, 1983, 6: 525–535.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 25.09.2017

Федюк О.М., Білявська Н.О., Золотарьова О.К. Ультраструктурні особливості та стан фотосинтетичного апарату листків *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae) на весняних етапах онтогенезу. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 475–487.

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

Наведено морфометричні дані щодо площі листків, клітин мезофілу, хлоропластів, гран і тилакоїдів ранньовесняного ефемероїда підсніжника білосніжного (*Galanthus nivalis*). Ультраструктурні особливості клітин і хлоропластів листків *G. nivalis* були проаналізовані протягом проростання, вегетативного та генеративного етапів розвитку. Хлоропласти мають деякі ознаки, характерні для світлолюбних видів (невелика кількість тилакоїдів у гранах, розвинена система тилакоїдів стромы). Ці ознаки більшою мірою проявлялися на етапі проростання. Протягом вегетативного етапу в хлоропластах кількість і площі гран та тилакоїдів у гранах збільшувалися. На відміну від хлоропластів більшості світлолюбних видів у хлоропластах *G. nivalis* були відсутні зерна крохмалю. Фотохімічну активність листків визначали за методом сповільненої флуоресценції хлорофілу. Показано, що для *G. nivalis* характерна висока активність фотосинтетичного електронного транспорту за низьких рівнів нефотохімічного гасіння флуоресценції, що свідчить про пристосованість фотосинтетичного апарату листків до ранньовесняного розвитку при повному сонячному освітленні й низьких плюсових температурах.

Ключові слова: *Galanthus nivalis*, листок, мезофіл, ультраструктура клітин, хлоропласт, тилакоїд, індукція флуоресценції хлорофілу

Федюк О.М., Белявская Н.А., Золотарёва Е.К. Ультраструктурные особенности и состояние фотосинтетического аппарата листьев *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae) на весенних этапах онтогенеза. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 475–487.

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

Приведены морфометрические данные о размерах листьев, клеток мезофилла, хлоропластов, гран и тилакоидов ранневесеннего эфемероида подснежника белоснежного (*Galanthus nivalis*). Ультраструктурные особенности клеток и хлоропластов листьев *G. nivalis* были проанализированы на протяжении прорастания, вегетативного и генеративного этапов развития. Хлоропласты имеют некоторые признаки, характерные для светолюбивых видов (небольшое количество тилакоидов в гранах, развитая система тилакоидов стромы). Эти признаки в основном проявлялись на этапе прорастания. На протяжении вегетативного периода в хлоропластах количество и площади гран и тилакоидов в гранах увеличивались. В отличие от хлоропластов светолюбивых видов, в хлоропластах *G. nivalis* отсутствовали зерна крахмала. Фотохимическую активность листьев определяли методом замедленной флуоресценции хлорофилла. Показано, что для *G. nivalis* характерна высокая активность фотосинтетического электронного транспорта при низких уровнях нефотохимического тушения флуоресценции, что свидетельствует о приспособленности фотосинтетического аппарата листьев к ранневесеннему развитию при полном солнечном освещении и низких плюсовых температурах.

Ключевые слова: *Galanthus nivalis*, листок, мезофил, ультраструктура клеток, хлоропласт, тилакоид, индукция флуоресценции хлорофилла

Гравізалежна модифікація репродуктивного розвитку мохів

Оксана В. ЛОБАЧЕВСЬКА, Наталя Я. КИЯК, Ярослава Д. ХОРКАВЦІВ, Надія А. КІТ

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

Lobachevska O.V., Kyyak N.Ya., Khorkavtsiv Ya.D., Kit N.A. **Gravity-dependent modification of reproductive development of mosses.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 488–496.

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

Abstract. The peculiarities of the generative and vegetative reproduction of some species of mosses depending on environmental factors were determined. It was established that different gravireactions of two ecomorphs of *Bryum pseudotriquetrum* depend on climatic conditions of the region. It was shown that the gravity polarizing effect can be an active osmotic regulatory factor for renewal vegetative reproduction and development acceleration of *Leptobryum pyriforme* during seasonal water shortage in natural environment. Under conditions of hypoxia and horizontal clinorotation, alcohol dehydrogenase (ADH) activity is a precondition for more rapid maturation of male gametangia rather than female ones, which provides a higher possibility of fertilization. At the stage of formation of sexual organs in *Bryum argenteum*, increasing sensitivity to the oxidative stress initiated by clinorotation was established. Reversibility of physiological processes after restoring the gravity vector can be considered as adaptation of the reproductive system to imitation of microgravity.

Keywords: gravisensitivity, reproduction, gametangium, mosses

Вступ

Тривалі дослідження гравіморфогенезу бріофітів сприяли детальному експериментальному вивченню гравіреакцій на різних стадіях онтогенезу мохоподібних (Ripetskyj et al., 1998; Demkiv et al., 2009; Lobachevska, Khorkavtsiv, 2014). Встановлено, що гравіреакції є видоспецифічними та змінюються залежно від стадій розвитку гаметофіту й екологічних факторів. Загалом, отримані результати підтвердили роль мохів як експериментальної моделі у дослідженнях гравіморфогенезу і є важливим доповненням для з'ясування участі сили тяжіння в життєвій стратегії бріофітів.

Продовжуються дослідження довготривалого вирощування рослин у Космосі з метою успішної реалізації послідовних генерацій та отримання дозрілого насіння, що обмежено умовами літальних апаратних засобів і мікрогравітації (Kordyum, 2014). Тому важливо проаналізувати найбільш вразливі до стресорного впливу стадії репродуктивного розвитку різних рослин та визначити потенційно стійкі цикли генеративної системи до умов мікрогравітації.

© О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА, Н.Я. КИЯК, Я.Д. ХОРКАВЦІВ, Н.А. КІТ, 2017

Метою даної роботи було дослідити вплив гравітації на формування органів вегетативного й генеративного розмноження деяких видів мохів, проаналізувати гравічутливість жіночих і чоловічих особин, визначити стійкість різностатевих рослин до гіпоксії та окиснювального стресу в умовах зміненої гравітації.

Матеріали та методи

Об'єктом дослідження були природні зразки та лабораторні культури видів мохів: *Bryum argenteum* Hedw., *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb., *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson, *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch & Schimp., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. Усі зразки відібрано з околиць Львова в однакових кліматичних умовах, окрім *B. pseudotriquetrum*, один зразок якого був зібраний в Антарктиці, а інший – у Львівській області. Всього було проаналізовано 250 рослин.

Лабораторну культуру всіх видів отримували зі спор, які висівали на живильне агаризоване середовище Кнопа в чашки Петрі та вирощували в люмінестаті в контрольованих умовах температури та освітлення (Demkiv et al., 1997).

Листостеблові пагони *B. pseudotriquetrum*, які сформувалися за 20–25 днів на протонемі, перено-

сили на середовище Кнопа з 0,2%-вою глюкозою у вертикально розміщені чашки Петрі, де пагони регенерували, потім витримували впродовж 14 днів у темряві. Спочатку отримували регенеративну вторинну протонему, а ще за 5–7 днів листостеблові пагони. Для аналізу гравічутливості двох зразків *B. pseudotriquetrum* визначали кути згину протонемі і пагонів через 12 год після гравістимуляції.

На 20-денній протонемі *L. pyriforme* у двох варіантах (після гравістимуляції та кліностатування) підраховували кількість ризоїдних бульбочок. Для моделювання мікрогравітації використовували горизонтальний кліностат зі швидкістю 2 об./хв.

У лабораторній культурі *P. patens* і *B. argenteum* проаналізовано статеву структуру й продуктивність: визначено кількість жіночих і чоловічих рослин, статевих органів (жіночих і чоловічих гаметангіїв) та спорогонів за умов сталої дії 1 г і після кліностатування. Для визначення життєздатності спор *P. patens*, що утворилися у лабораторних умовах, їх висівали на агаризоване середовище, підраховували кількість пророслих спор та аналізували ріст і розвиток протонемних дернин.

Для визначення активності алкогольдегідрогенази (АДГ) у *B. argenteum* використали стандартні методики (Porterfield et al.; 2003; Rohozhyn, Rohozhyna, 2016). Для стимуляції гіпоксії чашки з культурами заливали дистильованою водою, а через добу переносили на 12 год на кліностат. АДГ-активність аналізували окремо у жіночих і чоловічих рослин моху після гіпоксії й кліностатування на спектрофотометрі Analytic Jena Specord 210 Plus при $\lambda = 510$ нм.

Для аналізу стану антиоксидантної системи в пагонах *B. argenteum* перед формуванням гаметангіїв і на стадії їхнього утворення визначали вміст пероксиду водню, дієнових кон'югатів (ДК) та малонового діальдегіду (МДГ) за стандартними методиками (Musyenko et al., 2001).

Досліди повторювали тричі, вірогідність різниці між середніми значеннями показників встановлювали за критерієм Стьюдента. Відмінності вважали вірогідними при значенні $p < 0,05$ (Lakyn, 1990).

Результати та обговорення

Аналіз репродуктивного розвитку деяких видів мохів завершує цикл робіт про вплив земного тяжіння на онтогенез бріофітів (Demkiv et al., 2009; Lobachevska, Khorkavtsiv, 2014; Khorkavtsiv et al., 2016). Як правило, більшість мохів розмножується

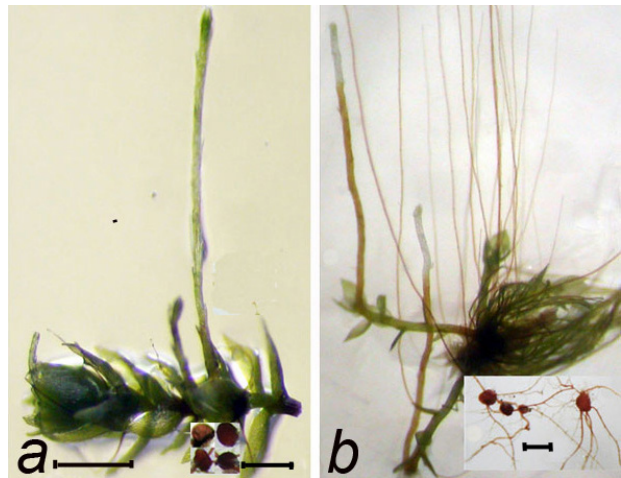


Рис. 1. Дві екоморфи *Bryum pseudotriquetrum* з різною гравічутливістю органів гаметофіту: *a* – антарктична, з гравічутливими пагонами, в основі яких утворилися бульбочки; *b* – львівська, з гравічутливою протонемою й менш чутливими пагонами та ризоїдними бульбочками на протонемних столонах. Масштаб: *a*, *b* – 1,5 см, на врізках *a*, *b* – 400 мкм

Fig. 1. Two ecomorphs of *Bryum pseudotriquetrum* with different gravisensitivity of gametophyte organs: *a* – Antarctic, with gravisensitive shoots, which formed brood tubers at the base; *b* – Lviv, with gravisensitive protonemata, less sensitive shoots and rhizoid tubers on protonemata stolons. Bar: *a*, *b* – 1,5 cm; bar on the inserts – 400 μ m

вегетативно й генеративно. Однак, статеве розмноження та розсівання спор мохів часто обмежене кліматичними умовами, і тоді безстатєва репродукція стає визначальною стадією життєвої стратегії та ефективним механізмом швидкого локального заселення й закріплення моху на певній території (Glime, 2006; Frey, Kürschner, 2010).

Установлено, що гравічутливість органів гаметофіту двох зразків *Bryum pseudotriquetrum* із кліматично відмінних природних локалітетів (Антарктики і Львівської обл.) відрізняється. Зазвичай для багатьох видів мохів гравічутливою є ювенільна стадія – протонема, тоді як пагони можуть і не проявляти тропізму. Проте, у культури *B. pseudotriquetrum* зі зразка з Антарктики гравічутливими були пагони (рис. 1, *a*), а в такої з околиць Львова гравітропно росла протонема, причому пагони менше реагували на гравітацію (рис. 1, *b*). Після гравістимуляції в пазухах листків пагонів антарктичної екоморфи моху утворювалися численні ризоїдні бульбочки, а у львівської – вони формувалися на видовжених ризоїдних столонах (рис. 1, *a*, *b*).

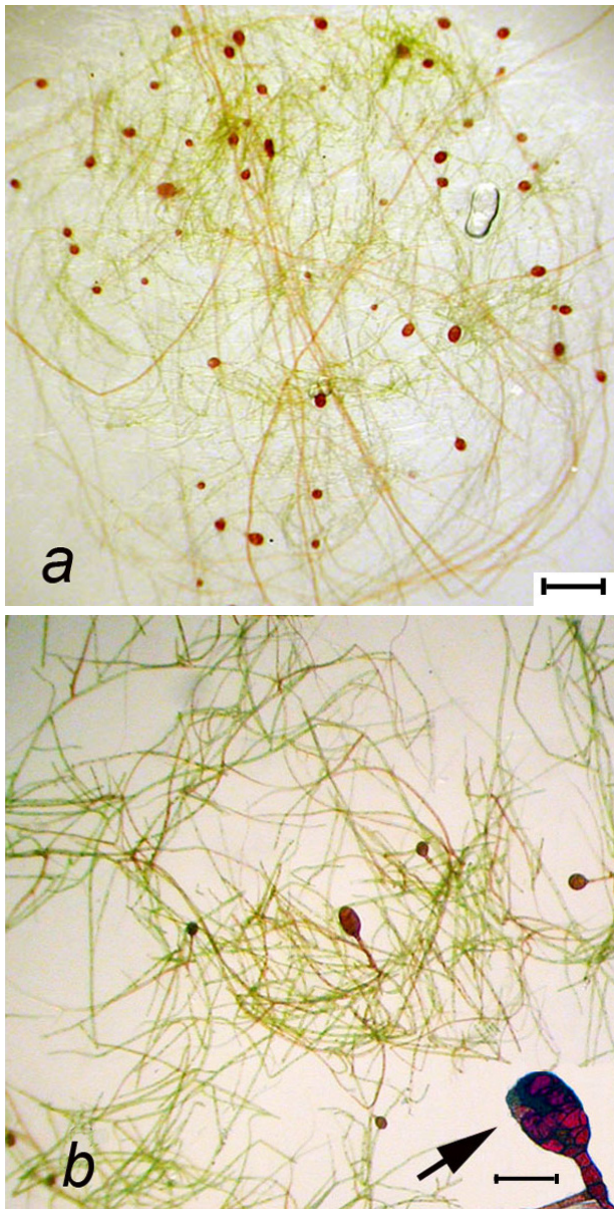


Рис. 2. Протонема *Leptobryum pyriforme* з виводковими тільцями: більша їхня кількість на протонемі під час гравістимуляції (а), ніж без такої (б); стрілкою вказано на виводкове тільце моху. Масштаб: а, б – 500 мкм, на врізці б – 100 мкм

Fig. 2. Protonema of *Leptobryum pyriforme* with brood bodies: a – more numerous brood bodies on gravitropic protonema, than on not gravitropically stimulated protonema (b); arrow points the brood body. Bar: a, b – 500 μ m; bar on the insert b – 100 μ m

Таблиця 1. Вплив гравітації на величину кута згину верхівки протонеми та пагонів моху *Bryum pseudotriquetrum* (культури зі зразків з різних кліматичних зон)

Table 1. Influence of gravity on the angle of bending of protonemata apex and shoots of the moss *Bryum pseudotriquetrum* (cultures of moss samples from various climatic zones)

Варіанти дослідів	<i>B. pseudotriquetrum</i> (кут, градуси)	
	Антарктика	околиці Львова
Протонема	0	84,7 \pm 2,1
Пагони	79,3 \pm 4,3	2,8 \pm 0,2

У відповідь на переорієнтацію гравітропної протонеми і пагонів *B. pseudotriquetrum* з вертикального на горизонтальне положення поступово згиналася верхівка протонеми або пагона внаслідок зміщення ростової зони. Величина кута згину верхівок пагонів і апікальних клітин протонеми була показником чутливості рослин до гравітації, яка тривала 12 год (табл. 1).

Отже, встановлено, що протонема й пагони зразків *B. pseudotriquetrum* по-різному реагували на вплив гравітації. Негативний гравітропізм властивий пагонам антарктичної та протонемі львівської екоморфи, тоді як протонема й пагони зразків, відповідно, з Антарктики і околиць Львова не проявляли чіткого тропізму.

Отже, гравічутливість протонеми й гаметофорів *B. pseudotriquetrum* сформувалася залежно від екологічних умов. Мабуть, адаптація до умов короткого вегетаційного періоду Антарктики сприяла підвищенню гравічутливості гаметофорів моху, на яких закладалися органи вегетативного розмноження. Різні гравіреакції набули переваги у життєвій стратегії *B. pseudotriquetrum* у стресових умовах Антарктики, наприклад під час потепління або затоплення. Можна припустити, що лише утворення над субстратом негативно гравітропних гаметофорів дало змогу енергетично забезпечити швидке вегетативне розмноження ризоїдними бульбочками й сприяло виживанню й розмноженню рослин під час короткотривалого весняного періоду Антарктики. Тобто, у відмінних екологічних умовах сформувалися спеціалізовані гравіреакції, що було вирішальним для стратегії виживання, утворення мохового покриву й поширення *B. pseudotriquetrum* у різних кліматичних умовах. У трав'яних рослин, наприклад у *Deschampsia antarctica* Desv., за умов Антарктики сформувалася специфічна атипова структура мезофілу з численними везикулами, що

Таблиця 2. Вплив осмотично активних речовин на гравізальне формування виводкових тілець на 20-денній протонемі *Leptobryum pyriforme*

Table 2. Effect of osmotic active substances on the gravity-dependent formation of brood bodies on 20-day protonema of *Leptobryum pyriforme*

Умови досліду	Кількість виводкових тілець / 1 дернина, шт.		
	після гравістимуляції	після кліностакування	на світлі
Пролін, 1 мМ	70,3 ± 1,3	61,6 ± 3,3	65,4 ± 2,1
ПЕГ, 3 %	84,1 ± 2,7	56,4 ± 3,1	40,2 ± 2,5
ПЕГ, 5 %	18,2 ± 0,9	9,0 ± 0,7	4,6 ± 0,2
Пролін + 5 %-й ПЕГ	50,3 ± 3,1	32,4 ± 1,2	30,7 ± 2,8
Гравітропна протонема	60,8 ± 2,4	37,3 ± 2,9	—
Протонема на світлі (контроль)	—	—	30,4 ± 2,0

екранують УФ-радіацію, та інші морфогенетичні захисні реакції (Tagan et al., 2007). Унаслідок того, що в Антарктиці рослини протягом вегетаційного періоду зазнають тривалого впливу низьких температур, надмірного УФ-опромінення, затоплення (Ozheredova et al., 2015), в них могли розвинутися комплексні механізми стійкості до екстремальних факторів, які забезпечили їхнє виживання за таких умов.

Для іншого гравічутливого виду *Leptobryum pyriforme* уперше експериментально встановлено, що розвиток виводкових тілець, які є органами вегетативного розмноження і запасання поживних речовин, явище гравізальне. Після гравістимуляції виводкові тільця *L. pyriforme* утворювалися швидше й удвічі більшої кількості, ніж, якщо протонему не піддавали векторній дії гравітації (рис. 2). Після кліностакування виводкові тільця *L. pyriforme* закладалися із запізненням і в меншій кількості, порівняно з гравістимульованою протонемою дерниною.

Отже, унаслідок різної чутливості стадій онтогенезу й акселерації вегетативного розмноження гравітація модифікує репродуктивну стратегію мохів, сприяючи їхньому виживанню за несприятливих умов.

В екстремальних умовах водного дефіциту вегетативне розмноження спеціалізованими виводковими органами забезпечує не лише локальне поширення моху, полегшуючи поглинання й утримання води, а й підтримку популяції завдяки тривалому збереженню банку життєздатних діаспор (Lobachevska, Rabyk, 2012). За стресових умов посухи осмотично активний пролін сприяє підвищенню водного потенціалу клітин рослин, зменшуючи рівень їхнього пошкодження (Kordyum et al., 2003; Vayner et al., 2014). Визначено взаємовплив

проліну та ПЕГ-6000 на гравізальне утворення виводкових тілець моху *L. pyriforme*, що здебільшого трапляється на зволоженому ґрунті (табл. 2).

Визначено, що після гравістимуляції виводкових тілець утворювалося більше в усіх варіантах досліду (табл. 2). Формування їх на гравітропній протонемі стимулював 3%-вий ПЕГ, порівняно з негравістимульованою протонемою та після кліностакування. Відзначено, що незначна втрата води в субстраті стимулює утворення спеціалізованих органів вегетативного розмноження, проте вплив 5%-вого ПЕГу на формування виводкових тілець *L. pyriforme* був набагато токсичнішим. Його інгібуюча дія зменшувалася завдяки проліну та гравітації (табл. 2). Раніше для *B. argenteum* встановлено, що ПЕГ, АБК та сахароза ініціювали утворення гем на повітряній розгалуженій хлоронемі на світлі (Lobachevska, Rabyk, 2012).

Отже, за умов водного дефіциту поляризуюча дія гравітації може виконувати осморегуляторну функцію та призводити до ініціації відновлення й посилення вегетативного розмноження. У такий спосіб більша всмоктувальна сила численних апікальних клітин гравітропної протонемі до певної міри могла підтримати водний баланс і, очевидно, стимулювати розвиток спеціалізованих виводкових органів. За несприятливих екологічних умов це сприяє підвищенню осмотичного тиску клітин на ранніх етапах розвитку рослин, оптимізує репродуктивну спроможність та забезпечує збільшення мохового покриву.

Моделлю для дослідження генеративного розмноження в умовах зміненої гравітації був одноклітинний вид *Physcomitrella patens*, онтогенетичний цикл якого у лабораторній культурі тривав два місяці. Для моху властива висока гравічутливість та специфічні гравіреакції на різних стадіях розвитку:

Таблиця 3. Оцінка статеві продуктивності моху *Physcomitrella patens*

Table 3. Evaluation of sexual productivity of the moss *Physcomitrella patens*

Умови досліджу	Кількість статевих органів, шт.		Кількість, %	
	архегонії	антеридії	фертильні пагони	спорогони
Контроль	85,2 ± 2,4	230,0 ± 3,5	67,8 ± 1,7	88,6 ± 3,9
Кліноостатування	79,7 ± 1,8	158,6 ± 2,7	59,7 ± 2,1	79,9 ± 4,1

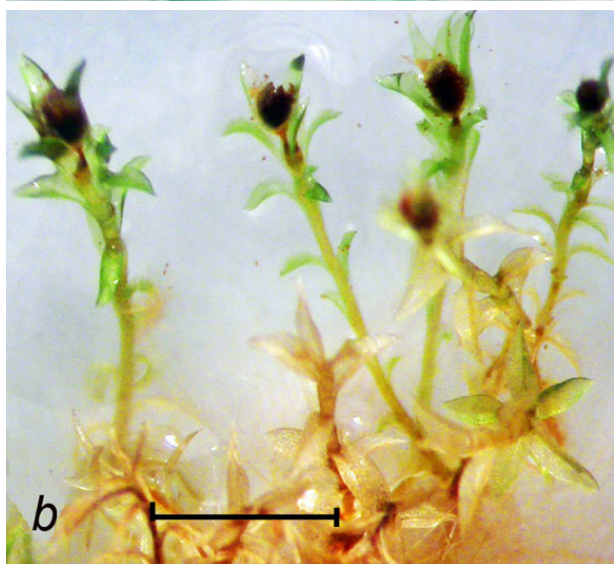
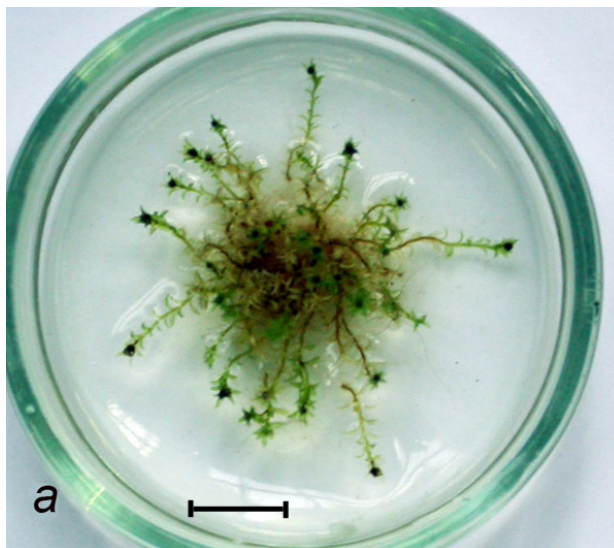


Рис. 3. Дернина *Physcomitrella patens* із зануреними у перихетяльні листки круглястими коробочками: *a* – контроль, *b* – після кліноостатування. Масштаб – 2 мм

Fig. 3. Turf of *Physcomitrella patens* with roundish capsules immersed in perichaetial leaves: *a* – control; *b* – after clinorotation. Bar: 2 mm

Таблиця 4. Статеві структура та продуктивність дводомного виду моху *Bryum argenteum*

Table 4. Sexual structure and productivity of the dioecious species *Bryum argenteum*

Умови досліджу	Кількість фертильних рослин, шт.		Кількість гаметагіїв / 1 пагін, шт.	
	♀	♂	♀	♂
Контроль	95,6 ± 3,2	110	7,2 ± 0,1	11,0 ± 0,2
Кліноостатування	79,4 ± 2,7	125	7,0 ± 0,5	12,4 ± 0,4

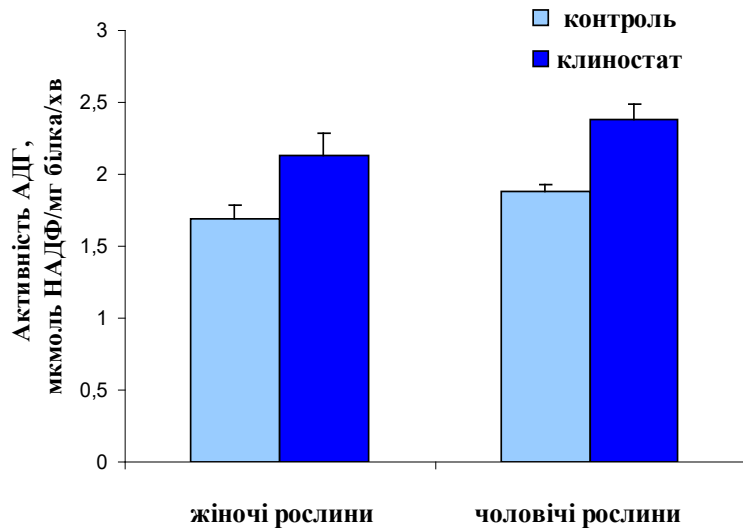
в умовах 1 g *P. patens* утворювала гравітропні протонемні stolони, гравічутливі гаметофори та спіральну дернину (Demkiv et al., 2009). Фенотипні модифікації гравіреакцій, без сумніву, розширили систему адаптації виду до специфічних умов місцезростань, зокрема на вологих переораних ґрунтах.

Гравічутливість *P. patens* визначали в стаціонарних умовах 1 g та після 14-денного горизонтального кліноостатування. Як у контролі, так і після кліноостатування, на пагонах дернини переважали чоловічі голі статеві органи (табл. 3), хоча їхнє утворення затримувалося на 9–10 днів.

Як свідчать наведені у табл. 4 результати аналізу розвитку генеративних органів та статеві структури дводомного виду *Bryum argenteum*, після кліноостатування кількість чоловічих рослин із гаметагіїми збільшувалася, а жіночих зменшувалася, хоча кількість фертильних рослин не змінювалася. Крім того, антеридії закладалися швидше, порівняно з контролем та жіночими рослинами з архегоніями. На відміну від *P. patens*, елімінація векторної дії гравітації виявилася навіть ефективною для чоловічих рослин *B. argenteum* – після кліноостатування архегоніїв у мохових дернинах утворилося менше, а антеридіїв більше. Відомо, що як для однодомних, так і дводомних бріофітів характерною є протандрія – антеридіїв закладається більше і дозрівають вони раніше за архегонії, саме в такий спосіб гарантується більша ймовірність запліднення.

Рис. 4. Активність алкогольдегідрогенази (АДГ) різностатевих рослин *Bryum argenteum* залежно від зміни вектора гравітації

Fig. 4. Alcohol dehydrogenase (ADG) activity of heterosexual plants of *Bryum argenteum* depending on change of the gravity vector



Для *B. argenteum* гравітропізм властивий регенеративній протонемі та спорофіту (Lobachevska, 2006), хоча зазвичай у бріофітів гравічутливими є протонемна дернина зі спор і гаметофори. Встановлено, що швидкість росту й кут гравізігнутої протонемі, отриманої унаслідок регенерації жіночих гаметофорів, були дещо більшими, ніж у чоловічих. Слід зазначити, що вторинна протонема швидше дедиференціює у хлоронему й каулонему, значно толерантніша до висушування та затримує більше вологи, що сприяє галуженню й утворенню бруньок у несприятливих природних умовах. Окрім того, гравітація індукує морфогенетичні процеси, стимулюючи гравіморфози бруньок на апікальних клітинах вторинної гравітропної протонемі мохів (Ripetskyj et al., 1998). Отже, гравіреакції є видоспецифічними і не виключено, що гравічутливість вторинної регенеративної протонемі *B. argenteum* і *P. patens* може бути адаптивною функцією у життєвій стратегії бріофітів.

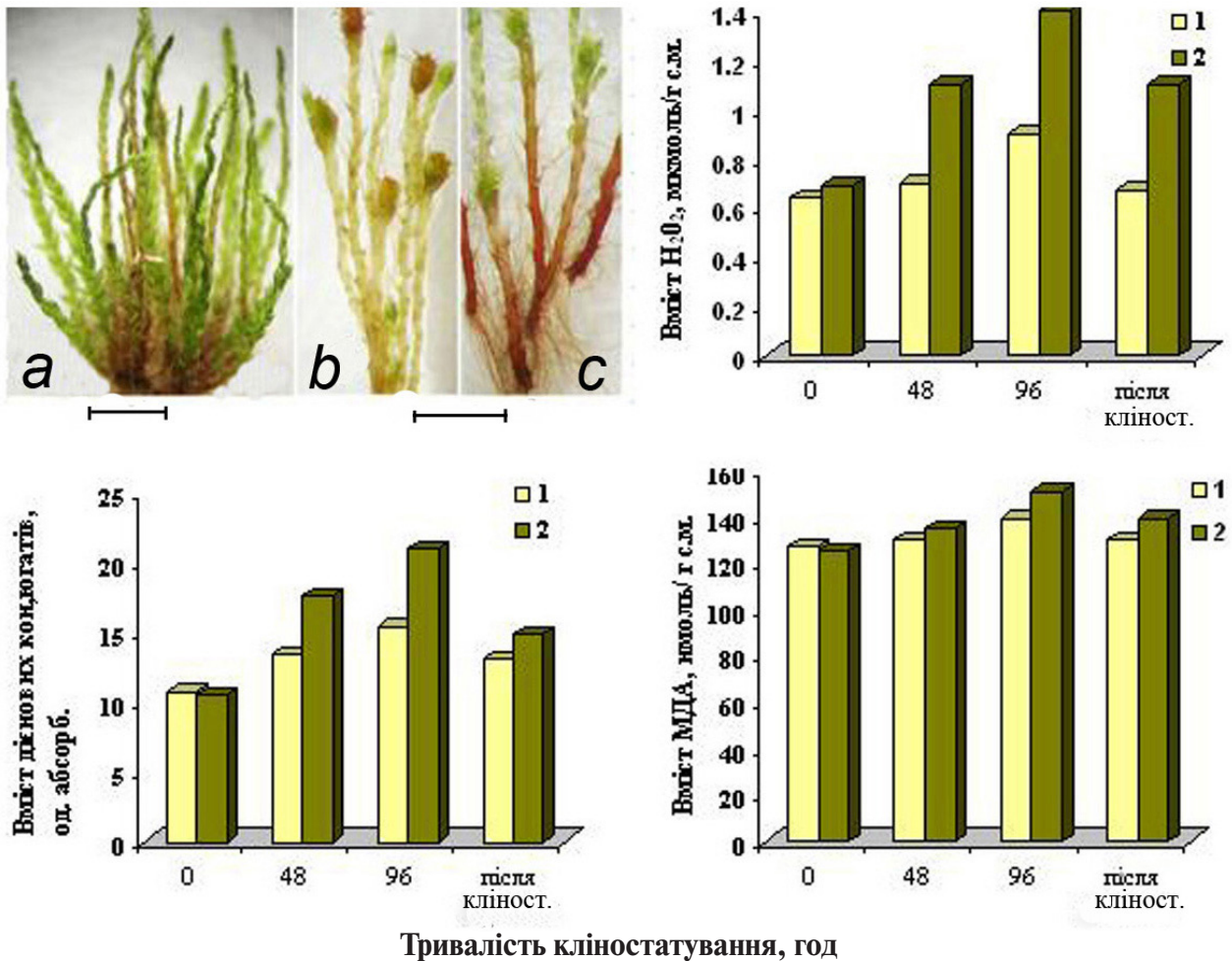
У багатьох видів мохів статеве розмноження можливе лише за наявності водної плівки, тому висока вологість середовища є об'єктивною необхідністю їхньої життєдіяльності (Glime, 2006). Часто рослини моху знаходяться під водою, відчуваючи нестачу кисню. Гіпоксія як стресовий чинник певною мірою нівелюється активністю дегідрогеназ пентозного циклу, зокрема алкогольдегідрогеназою (АДГ).

У затоплених зразках *B. argenteum* активність АДГ була вища, порівняно з рослинами, які росли у звичних умовах зволоження. Нами проаналізова-

но ефект кліноостатування на АДГ-активність чоловічих і жіночих рослин *B. argenteum* після гіпоксії (рис. 4).

Установлено, що активність АДГ фертильних рослин відрізняється. Вища ферментативна активність у чоловічих рослин, очевидно, зумовлена більшими енергетичними витратами на формування антеридіїв, яких утворюється значно більше, ніж архегоніїв. Після кліноостатування активність ферменту обох статей підвищувалася приблизно в 1,4 рази. Відомо (Stark et al., 2000), що статевий диморфізм мохів, зумовлений різною швидкістю росту, метаболізмом, біомасою й тривалістю дозрівання гаметангіїв, забезпечується насамперед процесами фотосинтезу та дихання, а більша кількість у дернині чоловічих рослин залежить якраз від їхньої інтенсивності. Очевидно, завдяки активності АДГ за умов гіпоксії відбулася перебудова фізіологічних функцій, що сприяло швидшому утворенню чоловічих рослин з антеридіями та розвитку толерантності моху.

Як свідчать результати експериментальних досліджень та оглядових робіт, мікрогравітація як стресовий чинник ініціює збільшення активності компонентів антиоксидантної системи (Porterfield, 2003; Chebli, Geitmann, 2011; Kordyum, 2014; Nedukha, 2015). Одним з модуляторів метаболізму в умовах стресу є активація пероксидного окислення ліпідів (ПОЛ), яка є першою ланкою у розвитку реакцій, що запускають системи захисту клітин та організму (Kordyum et al., 2003). На сьогодні відсутня інформація про зміни активності антиокси-



Тривалість кліностаування, год

Рис. 5. Вміст перексиду водню, дієнових кон'югатів та малонового діальдегіду (МДА) у пагонах *Bryum argenteum* залежно від тривалості кліностаування: 1 – перед формуванням статевих органів, 2 – на стадії дозрівання гаметагіїв; дернина без гаметагіїв (a), з антеридіями (b) та архегоніями (c). Масштаб – 2,5 мм

Fig. 5. Content of hydrogen peroxide, diene conjugates and malonic dialdehyde (MDA) in shoots of *Bryum argenteum* depending on clinorotation duration: 1 – before formation of sexual organs; 2 – at the stage of gametangia maturation; turf without gametangia (a), with antheridia (b) and archegonia (c). Bar: 2.5 mm

дантної системи у мохів залежно від сили тяжіння. З цією метою визначили вміст перексиду водню як індуктора антиоксидантної захисної системи та динаміку первинних і кінцевих продуктів ліпопероксидації у гаметофорах *B. argenteum* без гаметагіїв і на стадії формування статевих органів.

Результати аналізу вмісту перексиду водню у гаметофорах свідчать про залежність кількості перексиду від стадій онтогенезу й тривалості кліностаування та вищу чутливість пагонів до зміни гравітації під час формування статевих органів (рис. 5).

У контролі вміст H_2O_2 у гаметофорах з гаметагіїями не відрізнявся від рослин, які не утворювали статевих органів (рис. 5). Однак, вже 48-годинне кліностаування виявилось стресовим чинником, особливо для рослин з гаметагіїями, унаслідок чого різко підвищився вміст перексидів.

Про активацію окисних процесів свідчить істотне збільшення вмісту первинних продуктів – дієнових кон'югатів та незначне підвищення маркера розвитку деструктивних процесів у ліпідній компоненті мембран МДА після 96 год кліностаування (рис. 5).

Встановлено, що впродовж усього періоду кліностатування вміст дієнових кон'югатів на стадії формування статевих органів був на 40–50% вищим, ніж у рослин без гаметангіїв, а збільшення концентрації МДА розпочиналося на 4 добу в двох варіантах досліду (рис. 5). Тобто, під впливом зміненої сили тяжіння збільшився вміст початкових продуктів ПОЛ, а кількість кінцевих метаболітів ліпопероксидації впродовж 2 діб кліностатування зберігалася на рівні контролю. Очевидно, така тривалість гравітаційного стресу ще знаходилася в межах толерантності *B. argenteum* до окиснювальних процесів. Вірогідне збільшення кількості МДА було зафіксовано лише на 4 добу кліностатування, що, очевидно, зумовлено частковим виснаженням ресурсів антиоксидантної системи внаслідок утворення нових радикалів. Значно чутливіші до гравітаційного стресу були пагони на пізнішій стадії розвитку – з гаметангіями, через що, відповідно, інтенсивність оксидантних реакцій була вищою.

Отже, залежно від стадії розвитку рослин і впливу гравітації на диференціацію гаметангіїв змінювалася реакційність системи окиснення *B. argenteum*. Після дистресу активність прооксидантного пулу зменшилася майже до рівня контролю, що є показником зворотності деструктивних процесів, які виникли в зв'язку зі зміною векторної дії гравітації та розвитком толерантності до підвищення окиснювального потенціалу.

Висновки

Генеративне (статева структура і продуктивність) та вегетативне розмноження різних видів мохів є гравізаляжним процесом. Отримані результати є вагомим доповненням для з'ясування природи репродуктивної стратегії й біології розвитку бріофітів в умовах сталої та зміненої векторної дії гравітації.

Формування статевих рослин і органів, переважно чоловічих, є чутливішим до впливу екологічних чинників – зміни гравітації та окиснювального стресу, оскільки потребує значних енергетичних ресурсів.

За умов водного дефіциту поляризуюча дія гравітації оптимізує осморегулюючу функцію клітин, сприяючи розвитку спеціалізованих виводкових органів та акселерації розвитку мохових дернин.

Установлено, що після тривалого кліностатування морфогенетичні й фізіологічні процеси у різних видів мохів повертаються до норми, що свідчить про поступовий розвиток стійкості до імітованої мікрогравітації.

Визначено, що гравіреакції сприяють фенотипній пластичності бріофітів і мають адаптивне значення у життєвій стратегії виду.

Подяки

Висловлюємо подяку к.б.н., с.н.с. І.С. Данилківу за визначення зразків *Bryum pseudotriquetrum*.

Робота виконана в рамках Цільової комплексної програми НАН України з наукових космічних досліджень на 2012–2016 рр.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Chebli Y., Geitmann A. Gravity research on plants: use of single-cell experimental models. *Frontiers in Plant Science*, 2011, 56(2): 1–10. doi: 10.3389/fpls.2011.00056.
- Frey W., Kürschner H. Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes. *Flora*, 2010, 4(20): 1–12. doi: 10.1016/j.flora.2010.04.020.
- Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D., Kardash A.R., Chaban Kh.I. *Fiziol. rasteniy*, 1997, 44(2): 205–211. [Демків О.Т., Хоркавців Я.Д., Кардаш А.Р., Чабан Х.И. Взаємодія світла і гравітації в ростових движениях протонемы мхов. *Физиол. растений*, 1997, 44(2): 205–211].
- Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D., Pundiak O.I. Hravitatsiya yak formotvorchyi faktor rozvytku mokhiv. In: *Fiziolohiya roslin: problemy ta perspektyvy rozvytku*. Ed. V.V. Morhun, Kyiv: Logos, 2009, vol. 2, pp. 403–408. [Демків О.Т., Хоркавців Я.Д., Пундяк О.И. Гравітація як формотворчий фактор розвитку мохів. В кн.: *Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку*. Ред. В.В. Моргун, Київ: Логос, 2009, т. 2, с. 403–408].
- Glime G.M. *Physiological Ecology. Chapter 5 – Ecology of Development*. In: *Bryophyte ecology*, 2006, vol. 1, 268 pp., available at: <http://www.bryoecol.mtu.edu> (accessed 15.08.2015).
- Khorkavtsiv Ya.D., Kordyum E.L., Lobachevska O.V., Kyyak N.Ya., Kit N.A. *Ukr. Bot. J.*, 2016, 72(6): 588–595. [Хоркавців Я.Д. Кордюм Є.Л., Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Кіт Н.А. Галуужена протонема *Ceratodon purpureus* в умовах зміненої сили тяжіння. *Укр. бот. журн.*, 2016, 72(6): 588–595].
- Kletochnye mekhanizmy adaptatsii rasteniy k neblagopriyatnym vozdeystviyam ekologicheskikh faktorov v estestvennykh usloviyakh*. Ed. E.L. Kordyum, Kiev: Naukova Dumka, 2003, 290 pp. [*Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях*. Ред. Е.Л. Кордюм, Киев: Наук. думка, 2003, 290 с.].
- Kordyum E.L. Plant cell gravisensitivity and adaptation to microgravity. *Plant Biology*, 2014, 16(1): 79–90. doi: 10.1111/plb.12047.
- Lakyn H.F. *Biomertia*, Moscow: Vysshaya shkola, 1990, 352 pp. [Лакин Г.Ф. *Биометрия*, М.: Высш. шк., 1990, 352 с.].
- Lobachevska O.V. In: *Naukovi osnovy zberezheniya biotichnoyi riznomanitnosti. Tematychnyy zbirnyk Instytutu ekolohiyi Karpat NAN Ukrainy*, Lviv: Liha-Press, 2006, v. 7, pp. 137–143. [Лобачевська О.В. Нові види

- мохів з гравітропною протонеєю. В кн.: *Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Тематичний збірник Інституту екології Карпат НАН України*, Львів: Ліґа-Прес, 2006, вип. 7, с. 137–143].
- Lobachevska O.V., Rabyk I.V. *Visn. Lviv. un-tu, Ser. Biol.*, 2012, 60: 75–88. [Лобачевська О.В., Рабик І.В. Особливості вегетативного розмноження мохоподібних на відвалах сірчаного видобутку. *Вісн. Львів. ун-ту, Ser. Biol.*, 2012, 60: 75–88].
- Lobachevska O.V., Khorkavtsov Ya.D. *Kosm. nauka i tekhnol.*, 2014, 20(5): 55–60. [Лобачевська О.В., Хоркавців Я.Д. Гравічутливість в онтогенезі мохів. *Косм. наука і технол.*, 2014, 20(5): 55–60].
- Musyenko M.M., Parshykova T.V., Slavnyy P.S. *Spektrofotometricheskie metody v praktike fiziologii, biokhimiti i ekologii rasteniy*, Kiev: Phytosociocentre, 2001, 200 pp. [Мусяненко М.М., Паршикова Т.В., Славный П.С. *Спектрофотометрические методы в практике физиологии, биохимии и экологии растений*, Киев: Фитосоциосентр, 2001, 200 с.].
- Nedukha O.M. *Klitynna obolonka roslyn i factory sere-dovyshcha*. Ed. H.O. Bilyavska, Kyiv: Alterpress, 2015, 289 pp. [Недуха О.М. *Клітинна оболонка рослин і фактори середовища*. Відпов. ред. Н.О. Білявська, Київ: Альгерпрес, 2015, 289 с.].
- Ozheredova I.P., Parnikoza I.Yu., Poronnik O.O., Kozheretska I.A., Demidov S.V., Kunakh V.A. Mechanisms of Antarctic vascular plant adaptation to abiotic environmental factors. *Cytology and Genetics*, 2015, 49(2): 139–145.
- Porterfield D.M., Dreschel T.W., Musgrave E. A ground-based comparison of nutrient delivery technologies originally developed for growing plants in the spaceflight environment. *Hort Technology*, 2003, 10(1): 179–185.
- Ripetskyj R.T., Kit N.A., Chaban C.I. Gravity effects on the growth and development of moss secondary protonemata. *Adv. Space Res.*, 1998, 21(8/9): 1135–1139.
- Rogozhin V.V., Rogozhina T.V. *Praktikum po biokhimiti selskokhozyaystvennoy produkcii*, St. Petersburg: NIORD, 2016, 480 pp. [Рогожин В.В., Рогожина Т.В. *Практикум по биохимии сельскохозяйственной продукции*, СПб.: ГИОРД, 2016, 480 с.].
- Taran N.Yu., Batsmanova L.M., Okanenکو O.A. *Ukr. Bot. J.*, 2007, 64(2): 279–289. [Таран Н.Ю., Батманова Л.М., Оканенко О.А. Адаптаційні реакції *Deschampsia antarctica* Desv. за умов Антарктики на дію оксидного стресу. *Укр. бот. журн.*, 2007, 64(2): 279–289].
- Vayner A.A., Kolupaev Yu.E., Oboznii A.I. *Fiziol. rasteniy i genetika.*, 2014, 46(30): 252–258. [Вайнер А.А., Колупаев Ю.Е., Обозный А.И. Влияние экзогенного пролина на содержание пероксида водорода в проростках пшеницы и формирование индуцированной теплоустойчивости. *Физиол. растений и генетика*. 2014, 46(3): 252–258].
- 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 caniner-vis*. *Bryologist*, 2005, 108: 186–193. doi:10.1639/0007-2745(2005)108[0183:SEPSAS] 2.0.CO;2.
- Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д., Кит Н.А. **Граві залежна модифікація репродуктивного розвитку мохів**. *Укр. бот. журн.*, 2016, 74(5): 488–496.
Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79005, Україна
- Визначено особливості генеративного і вегетативного розмноження деяких видів мохів залежно від екологічних чинників. Виявлено відмінні гравіреакції двох екоморф *Bryum pseudotriquetrum*, які сформувалися за різних кліматичних умов. Показано, що поляризуюча дія гравітації може бути активним осморегуляторним чинником для посилення вегетативного розмноження та акселерації розвитку *Leptobryum pyriforme* під час сезонної нестачі води у природному середовищі. В умовах гіпоксії та горизонтального кліностакування активність алкогольдегідрогенази (АДГ) є передумовою швидшого дозрівання чоловічих гаметангіїв, ніж жіночих, що забезпечує вищу ймовірність запліднення. Встановлено підвищену чутливість *B. argenteum* на стадії формування статевих органів до окиснювального стресу, ініційованого кліностакуванням. Зворотність фізіологічних процесів у *B. argenteum* після відновлення гравітаційного вектора можна розглядати як адаптацію репродуктивної системи до умов імітованої мікрогравітації.
- Ключові слова:** гравічутливість, розмноження, гаметангії, мохи
- Лобачевская О.В., Кияк Н.Я., Хоркавцев Я.Д., Кит Н.А. **Гравизависимая модификация репродуктивного развития мхов**. *Укр. бот. журн.*, 2016, 74(5): 488–496.
Інститут екології Карпат НАН України
ул. Стефаника, 11, Львов 79005, Украина
- Изучены особенности генеративного и вегетативного размножения некоторых видов мхов в зависимости от экологических факторов. Установлено, что в разных климатических условиях у двух экоморф *Bryum pseudotriquetrum* сформировались различные гравиреакции. Выявлено, что поляризующее действие гравитации может быть активным осморегуляторным фактором, влияющим на возобновление вегетативного размножения и усиленного развития *Leptobryum pyriforme* в условиях сезонного недостатка влажности в естественной среде. В условиях гипоксии и горизонтального клиностаирования активность алкогольдегидрогеназы (АДГ) может оказывать большее влияние на созревание мужских гаметангиев, чем женских, что обеспечивает высокую вероятность оплодотворения. Определена повышенная чувствительность *B. argenteum* на стадии формирования половых органов к окислительному стрессу, вызываемого клиностаированием. Обратимость физиологических процессов у *B. argenteum* после возобновления гравитационного вектора можно рассматривать как адаптацию репродуктивной системы к условиям имитированной микрогравитации.
- Ключевые слова:** гравичувствительность, размножение, гаметангии, мхи



Збори Д.І. Сосновського з Тбілісі (Грузія) у гербарії Одеського національного університету імені І.І. Мечникова

Світлана Г. КОВАЛЕНКО, Володимир В. НЕМЕРЦАЛОВ, Тетяна В. ВАСИЛЬЄВА,
Олена Ю. БОНДАРЕНКО

Одеський національний університет імені І.І. Мечникова
Шампанський пров., 2, Одеса 65058, Україна
nemertsalov@onu.edu.ua

Kovalenko S.G., Nemertsalov V.V., Vasylyeva T.V., Bondarenko O.Yu. **The collection of D.I. Sosnowsky from Tbilisi (Georgia) in the Herbarium of Odesa I.I. Mechnikov National University.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 497–502.

Odesa I.I. Mechnikov National University
2, Shampansky Prov., Odesa 65058, Ukraine

Abstract. The herbarium collection of D.I. Sosnowsky deposited in the Herbarium in Odesa I.I. Mechnikov National University (*MSUD*) is analyzed. D.I. Sosnowsky (1886–1953), an Academician of the Georgian Academy of Sciences, Director of the Institute of Botany of Georgia, a leading expert in ampelography, made his collections as a student of Novorossian (Odesa) University in 1904–1906. The collection consists of 309 specimens of higher plants which include 254 species of 161 genera and 46 families. The largest numbers of species belong to the families *Compositae* (*Asteraceae*), *Cruciferae* (*Brassicaceae*), *Labiatae* (*Lamiaceae*), *Leguminosae* (*Fabaceae*), *Liliaceae*, *Ranunculaceae* and to the genera *Trifolium* and *Ranunculus*; 117 genera are represented by a single species each. The specimen localities and collection dates were analyzed. D.I. Sosnowsky founded Georgian school of botanists and A.L. Takhtajan was one of his students. In honour of D.I. Sosnowsky, 58 species of higher plants were named, of which two species are known in the Ukrainian flora.

Keywords: Herbarium *MSUD*, historical collection, Sosnowsky, flora, Georgia

Вступ

Українські та грузинські ботаніки здавна мають досвід плідної співпраці та спільних досліджень. Це у повній мірі стосується ботаніків Новоросійського університету – нині Одеського національного університету імені І.І. Мечникова (ОНУ), якому щойно виповнилося 150 років. Серед вчених, ім'я яких пов'язане з кафедрою ботаніки та Ботанічним садом імені В.І. Липського ОНУ, є чимало дослідників флори Кавказу та Грузії зокрема, про що свідчать збори рослин з фондів Гербарію ОНУ (*MSUD*).

Гербарій *MSUD* на сьогодні складається з основного фонду та історичних колекцій, серед них: «Травник Середньої Європи 1759 р.», іменні зібрання Е.Е. Ліндеманна, Й.К. Пачоського, П.С. Шестерикова, Г.Й. Потапенка, Гербарій Вищих Жіночих Педагогічних Курсів та ін. (Гербарії..., 2011; Kovalenko et al., 2013; Kovalenko et al., 2014a; Kovalenko et al., 2014b). Його фонди містять матеріали, які датовані починаючи з XVIII ст. і охо-

плюють майже усі материки земної кулі, кількість колекторів перевищує 800 прізвищ. У 2004 році історичні зібрання гербарію *MSUD*, які разом нараховують близько 50 тисяч аркушів, отримали статус «Національного надбання України».

Серед колекторів Гербарію Вищих Жіночих Педагогічних Курсів (ВЖПК) є імена не лише вчених, відомих на кінець XIX – початок XX ст., але й студентів, чиї збори також увійшли до складу колекцій. Одним з них був Дмитро Іванович Сосновський, 130 років від дня народження якого виповнилося у 2016 р. Його студентські збори і сьогодні привертають до себе увагу ретельністю й акуратністю оформлення. Досліджені зразки зібрані у Тифлісі (тепер Тбілісі, Грузія) та його околицях у 1904–1906 рр. На той час Д.І. Сосновський був студентом першого – третього курсів Новоросійського університету і активно збирав гербарні матеріали, вивчаючи флору. Його вчителями були професори кафедри ботаніки В.А. Ротерт, Ф.М. Каменський, асистент А.О. Сапегін та лаборант І.В. Новопокровський – майбутні відомі вчені, які були прикладом для молоді.

Дмитро Іванович Сосновський (19.06.1886 – 20.04.1953) народився у м. Александрополі (нині м. Гюмрі, Армения) в родині військового. Після закінчення середньої школи у Тифлісі з 1904 р. по 1909 р. навчався у Новоросійському університеті, який закінчив з дипломом першого ступеня зі спеціальності «ботаніка». Він не лише здобув глибокі знання з низки обов'язкових предметів, але й опанував декілька європейських мов. Ще в юності майбутній вчений захоплювався театром, а в роки революції навіть виступав як актор та режисер. Тому всі, кому доводилось з ним працювати, відмічали його глибоку ерудицію, людську привабливість та почуття гумору, що часто допомагало вирішувати найскладніші проблеми.

По закінченню університету Д.І. Сосновський працював у Тифлісі спочатку консерватором гербарію, а потім пройшов шлях від наукового співробітника до директора Інституту ботаніки Грузинської РСР (1934–1937 рр.), до кінця життя завідував відділом систематики та географії рослин. Пізніше, у 1934 р. Д.І. отримав звання професора, а у 1936 р. – вчений ступінь доктора біологічних наук за сукупність робіт з вивчення флори та рослинності Кавказу. У 1945 р. він був обраний членом-кореспондентом, а у 1950 р. – дійсним членом Грузинської академії наук. Єдине справжнє фото Д.І. Сосновського можна побачити на сайті АН Грузії.

Д.І. Сосновський був одним з авторів і редактором фундаментального восьмитомного видання «Флора Грузії» (1941–1953 рр.). Як провідний спеціаліст у галузі ампелографії він підготував обробку родини *Vitaceae* до «Флори ССРСР» (Sosnowsky, 1949), разом із О.О. Гроссгеймом підготував визначник флори Тифлісу (Sosnowsky, Grossheim, 1920; Kovalenko et al., 2015). Д.І. Сосновський став засновником грузинської ботанічної школи систематиків і флористів. Одним з його учнів був Армен Леонович Тахтаджян, який назвав на честь свого вчителя один з родів родини *Asteraceae* – *Sosnovskya* Takht. За своє життя Д.І. опублікував понад 160 наукових робіт, в яких описав близько 130 нових видів квіткових рослин, особливо увагу приділяючи родині *Compositae* (*Asteraceae*) (Grossheim, 1947; Gudkov, 2001; Kovalenko et al., 2005; Potapenko, 2010). За виняткові заслуги в науці на його честь названі 58 видів судинних рослин, серед яких: *Agropyron sosnowskyi* Hack., *Alcea sosnowskyi* Pjlin, *Allium sosnovskyanum* Miscz. ex

Grossh., *Anthriscus sosnowskyi* Schischk., *Bupleurum sosnowskyi* Manden., *Cerastium sosnowskyi* Schischk., *Chenopodium sosnowskyi* Kapeller, *Cirsium sosnowskyi* Kharadze, *Crucianella sosnowskyi* Grossh. ex Mikheev, *Galactella sosnovskyana* Kem.-Nath., *Juncus sosnowskyi* Novikov, *Muscari sosnowskyi* Schchian, *Nepeta sosnovskyi* Askerova, *Pinus sosnowskyi* Nakai, *Psephellus sosnowskyi* Tschuchr., *Pyrus sosnovskii* Fed., *Rosa sosnovskyana* Tamamsch., *Rosa sosnovskyi* Chrshan., *Scorzonera sosnovskyi* Lipsch., *Scutellaria sosnowskyi* Takht., *Sempervivum sosnowskyi* Ter-Chatsch., *Senecio sosnowskyi* Sofieva, *Sonchus sosnowskyi* Schchian, *Stipa sosnowskyi* Seregin, *Tragopogon sosnowskyi* Kuth., *Tulipa sosnowskyi* Achv. & Mirzoeva та ін. (<http://ipni.org>). Більшість зазначених видів описані з Кавказу, Закавказзя та прилеглих до них територій. Для флори України за видовим епітетом «*sosnowskyi*» відомі два види: *Pinus sosnowskyi* Nakai (*Pinaceae*), що природньо зростає в Криму (Opredelitel..., 1987), та *Heracleum sosnowskyi* Manden. – чужорідний експансивний вид, що потребує прискіпливого моніторингу з боку спеціалістів (Vichor, Prots, 2012; Moshkivska, 2016).

Матеріали та методи

Метою нашої роботи був аналіз матеріалів Д.І. Сосновського, зібраних ним під час студентських практик у Тифлісі, що зберігаються у колекції ВЖПК гербарію ОНУ (*MSUD*) (рис. 1).

Досліджені матеріали відповідають всім правилам оформлення. Етикетки на зразках заповнені колектором від руки, на них чітко вказано місце і час збору. У ході дослідження нами узагальнено фітогеографічні та хронологічні дані етикеток, встановлено кількісний та систематичний склад зборів автора. Перелік виявлених зразків колектора уніфіковано за формою: назва родини (така, що була прийнята на початку ХХ сторіччя), назва виду зазначена на етикетці та при потребі сучасний синонім, місце і час збору зразка, примітка (при потребі). Для прикладу, наведемо запис щодо кількох зразків – представників родини *Compositae* (*Asteraceae*): «*Doronicum Caucasicum* M.B. 2292.1. Тифліс. Дико в Ботаническом саду. 10 IV.1906»; «*Helichrysum arenarium* L. 2316.1. Тифліс. Арсенальная гора. In siccis. 23 VI.1906»; «*Inula britanica* L. 2325.1. Тифліс. Ущелье р. Дабаханки. 29 VI.1906». Приклад гербарної авторської етикетки наведений на рис.2.

Результати та обговорення

В результаті вивчення колекції ВЖПК (*MSUD*) встановлено, що гербарні матеріали Д.І. Сосновського в ній складають 309 зразків судинних рослин, що належать до 254 видів з 161 роду та 46 родин. Найчисельнішими є матеріали з родин *Fabaceae* (29 видів), *Asteraceae* (24), *Lamiaceae*, *Brassicaceae* (по 23 види), *Caryophyllaceae* (17), *Boraginaceae*, *Ranunculaceae* (по 11), *Liliaceae* (10), *Rosaceae* (9), *Poaceae* (8). Одновидовими у зборах є 14 родин (табл. 1). Найбільшими за кількістю представлених в колекції видів є роди *Trifolium* L. (7) та *Ranunculus* L. (6). П'ятьма видами в колекції представлені чотири роди: *Astragalus* L., *Euphorbia* L., *Geranium* L., *Silene* L. 3 роду *Allium* L. в колекції є 4 види. По три види у зборах належать до 16 родів: *Cerastium* L., *Convolvulus* L., *Coronilla* L., *Daphne* L., *Dianthus* L., *Gagea* Salisb., *Iris* L., *Lepidium* L., *Papaver* L., *Salvia* L., *Sinapis* L., *Sisymbrium* L., *Teucrium* L., *Tragopogon* L., *Vicia* L., *Viola* L. По два види зібрано з 23 родів: *Alyssum* L., *Brunella* L., *Cuscuta* L., *Delphinium* L., *Gypsophila* L., *Holosteum* L., *Echinosperrum* Lehm., *Echium* L., *Lamium* L., *Linum* L., *Lithospermum* L., *Malcolmia* R.Br., *Malva* L., *Medicago* L., *Muscari* Mill., *Onobrychis* Mill., *Ornithogalum* L., *Potentilla* L., *Primula* L., *Rumex* L., *Scorzonera* L., *Stachys* L., *Ziziphora* L. Інші роди представлені у зборах одним видом.

У хронологічному відношенні досліджені матеріали охоплюють період з 22 липня 1904 по 27 серпня 1906 рр. Серед них в *MSUD* найчисельнішими є зразки, датовані 1906 роком, у той час як збори 1905 року складають 18 видів (26 зразків), а 1904 – 1 вид (1 зразок). По місяцях збори 1906 р. розподілились так: лютий – 3, березень – 54, квітень – 68, травень – 79, червень – 54, липень – 5, серпень – 3 (усього 282 зразки). Ми розглядаємо цей факт як свідчення поглиблення інтересу до ботаніки та початок формування власної гербарної колекції.

Більшість виявлених зразків Д.І. була зібрана, згідно з даними етикеток, на г. Арсенальній (135 зразків) і г. Сололакській (31 зразок), в ущелині річки Дабаханки (43 зразки) та у ботанічному саду і його околицях (52). Серед інших місць збору зазначені також смт Мангліс (тепер Мангли) – курортне селище, розташоване у Тетрицкарійському районі у 63(57) км на захід від Тбілісі на схилах Тріалітського хребта на висоті 1204 м над рівнем моря (15 зразків), м. Мцхеті, яке знаходиться при впадінні р. Арагві у р. Куру на північ від Тбілісі (8 зраз-



Рис. 1. Приклад гербарного зразка, зібраного Д.І. Сосновським, з Гербарію Вищих Жіночих Педагогічних Курсів.

Fig. 1. A herbarium specimen collected by D.I. Sosnowsky, from the Herbarium of High Pedagogical Courses for Women

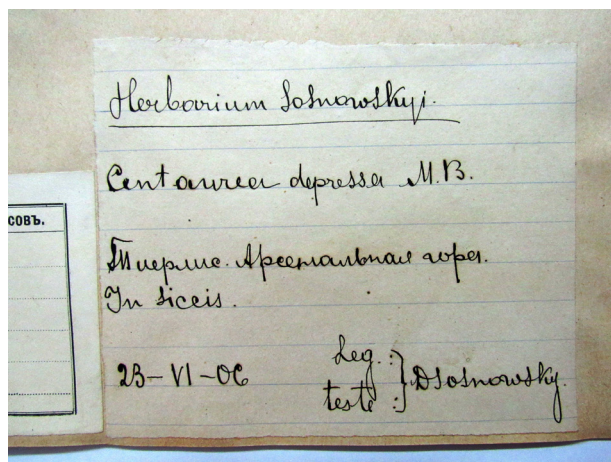


Рис.2. Приклад гербарної етикетки, написаної Д.І. Сосновським.

Fig.2. A herbarium label, handwriting by D.I. Sosnowsky

Таблиця 1. Систематичний спектр рослин з гербарних зборів Д.І. Сосновського
 Table 1. Taxonomic spectrum of plants from the Herbarium collection of D.I. Sosnowsky

Родина	Кількість		
	родів	видів	зразків
<i>Alliaceae</i>	1	4	5
<i>Anacardiaceae</i>	1	1	1
<i>Asclepiadaceae</i>	1	1	1
<i>Berberidaceae</i>	1	1	1
<i>Boraginaceae</i>	8	11	13
<i>Campanulaceae</i>	1	4	6
<i>Capparaceae</i>	1	1	5
<i>Caryophyllaceae</i>	7	17	19
<i>Celastraceae</i>	1	1	1
<i>Compositae (Asteraceae)</i>	19	24	28
<i>Convolvulaceae</i>	1	3	3
<i>Cornaceae</i>	1	1	2
<i>Crassulaceae</i>	1	1	1
<i>Cruciferae (Brassicaceae)</i>	16	23	28
<i>Cucurbitaceae</i>	1	1	1
<i>Cuscutaceae</i>	1	2	2
<i>Cyperaceae</i>	1	1	1
<i>Dipsacaceae</i>	2	3	3
<i>Euphorbiaceae</i>	3	7	8
<i>Geraniaceae</i>	1	5	7
<i>Graminaeae (Poaceae)</i>	8	8	8
<i>Hypericaceae</i>	1	1	1
<i>Iridaceae</i>	2	4	9

Родина	Кількість		
	родів	видів	зразків
<i>Juncaceae</i>	1	1	1
<i>Labiatae (Lamiaceae)</i>	14	23	27
<i>Leguminosae (Fabaceae)</i>	13	29	36
<i>Liliaceae</i>	6	10	15
<i>Linaceae</i>	1	2	2
<i>Malvaceae</i>	4	5	5
<i>Oleaceae</i>	2	2	2
<i>Papaveraceae</i>	5	7	9
<i>Peganaceae</i>	1	1	1
<i>Polygalaceae</i>	1	1	2
<i>Polygonaceae</i>	3	4	4
<i>Primulaceae</i>	3	4	5
<i>Ranunculaceae</i>	4	11	12
<i>Resedaceae</i>	1	1	1
<i>Rosaceae</i>	7	9	9
<i>Rutaceae</i>	2	2	4
<i>Scrophulariaceae</i>	1	1	1
<i>Solanaceae</i>	3	3	3
<i>Thymelaeaceae</i>	1	3	4
<i>Umbelliferae (Apiaceae)</i>	4	4	4
<i>Vincaceae</i>	1	1	1
<i>Violaceae</i>	1	3	5
<i>Zygophyllaceae</i>	2	2	3
Разом	161	254	309

ків), та смт Коджори, що знаходилось у 10,7 км від Тбілісі на висоті 1372 м, а нині увійшло до складу міста (8 зразків), Телетський хребет (6). По одному зразку зібрано в 9 окремих локалітетах; на двох етикетках неможливо розібрати місце збору рослин.

Серед представників природної флори, зібраних Д.І. Сосновським, є бур'яни (*Sisymbrium irio* L., *S. loeselii* L., *Caucalis daucoides* L., *Cynanchum acutum* L. тощо) та рідкісні рослини (*Stipa barbata* Desf., *Coronilla cappadocica* Willd. (*Securigera orientalis* (Mill.) Lassen)). Серед іншого представлені весняні рослини з Тбіліського ботанічного саду (зараз – Національний ботанічний сад Грузії) та його околиць, а саме: *Primula acaulis* Hill var. *sibthorpii* (Rchb.) Pax. (= *Primula sibthorpii* Hort. ex Rchb.), *Daphne oleoides* Schreb., *D. pontica* L., *D. sericea* Vahl тощо.

Висновки

Таким чином, проаналізовані гербарні матеріали, зібрані студентом Одеського (Новоросійського) університету Д.І. Сосновським в околицях Тбілісі, дають змогу ознайомитись з першими кроками у науці майбутнього видатного вченого – академіка Грузинської АН, автора низки класичних робіт з флори Кавказу. Ці збори є складовою колекції ВЖПК – історичної колекції гербарію ОНУ, що внесена до переліку об'єктів, які становлять Національне надбання України. Досліджені збори Д.І. Сосновського періоду 1904–1906 рр. є раритетними, бо на території України достовірно зберігаються лише у гербарії MSUD.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*, Kiev: Naukova Dumka, 1987, 548 pp. [*Определитель высших растений Украины*. Отв. ред. Ю.Н. Прокудин, Киев: Наук. думка, 1987, 548 с.].
- Flora of Georgia* (საქართველოს ფლორა), Tbilisi: AS Georg. SR, 1941–1953, vols 1–8.
- Flora Gruzii: Prospect*. Ed. D.I. Sosnowsky, Tbilisi: Georgian branch of the AS USSR, 1938, 12 pp. [*Флора Грузии: Проспект*. Глав. ред. Д.И. Сосновский, Тбилиси: Груз. филиал Акад. наук СССР, 1938, 12 с.].
- Gerbarii Ukrainy. Index Herbariorum Ucrainicum (Herbaria of Ukraine)*. Ed. N.M. Shiyani, Kyiv, 2011, 442 p. [*Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum*. Ред.-укл. Н.М. Шиян, Київ, 2011, 442 с.].
- Vichor V., Prots V. *Studia bioigica*, 2012, 3(6): 185–196. [Вихор Б.І., Проць Б.Г. Борщівник Сосновського (*Heraclium sosnowskiy* Manden) на Закарпатті: екологія, поширення та вплив на довкілля. *Біологічні Студії*, 2012, 3(6): 185–196].

- Grossheim A.A. *Soviet botany*, 1947, 1: 5–8. [Гроссгейм А.А. Дмитрий Иванович Сосновский (К 60-летию со дня рождения). *Советская ботаника*, 1947, 1: 5–8].
- Grossheim A.A., Sosnowsky D.I., Schischkin B.K. *Flora Tiflisa. Ch. 1. Polypodiaceae – Caryophyllaceae (Flora of Tiflis. Part 1. Polypodiaceae – Caryophyllaceae)*, Tiflis, 1925, 211 pp. [Гроссгейм А.А., Сосновский Д.И., Шишкин Б.К. *Флора Тифлиса. Ч. 1. Polypodiaceae – Caryophyllaceae*, Тифлис, 1925, 211 с.].
- Gudkov G.V. *Chje imya ty nosish rastenie? 150 kratykh biografiy (Whose name you wear, plant? 150 short biography)*, Vladivostok: Dalnauka, 2011, 400 pp. [Гудков Г.В. *Чье имя ты носишь растение? 150 кратких биографий*, Владивосток: Дальнаука, 2011, 400 с.].
- Kovalenko S.G., Bondarenko O.Yu., Vasylyeva T.V. *Skarby gerbariyu ONU (MSUD). Gerbarna kolekcija I.K. Pachoskogo (Treasures of herbarium ONU (MSUD). Herbarium collection by I.K. Pachoskiy)*, Odessa: Osvita Ukrainy, 2013, 331 pp. [*Скарби гербарію ОНУ (MSUD). Гербарна колекція Й. К. Пачоського*. Укл. С.Г. Коваленко, О.Ю. Бондаренко, Т.В. Васильєва, Одеса: Освіта України, 2013, 331 с.].
- Kovalenko S.G., Bondarenko O.Yu., Nemertsalov V.V., Gerasymyuk N.V., Vasylyeva T.V. *Skarby gerbariyu ONU (MSUD). Gerbarna kolekcija G.I. Potapenko (Treasures of herbarium ONU (MSUD). Herbarium collection by G.I. Potapenko)*, Odessa: Osvita Ukrainy, 2014, 112 pp. [*Скарби гербарію ОНУ (MSUD). Гербарна колекція Г.І. Потапенка*. Укл. С.Г. Коваленко, О.Ю. Бондаренко, В.В. Немерцалов, Н.В. Герасимюк, Т.В. Васильєва, Одеса: Освіта України, 2014, 112 с.].
- Kovalenko S.G., Nemertsalov V.V., Bondarenko O.Yu., Vasylyeva T.V. *Skarby gerbariyu ONU (MSUD). Gerbarna kolekcija P.S. Shesterikova (Treasures of herbarium ONU (MSUD). Herbarium collection by P.S. Schesterikov)*, Odessa: Osvita Ukrainy, 2014, 196 pp. [*Скарби гербарію ОНУ (MSUD). Гербарна колекція П.С. Шестерикова*. Укл. С.Г. Коваленко, В.В. Немерцалов, О.Ю. Бондаренко, Т.В. Васильєва, Одеса: Освіта України, 2014, 196 с.].
- Kovalenko S.G., Vasylyeva T.V., Nemertsalov V.V., Bondarenko O.Ju. In: *Aktualni pytannya biologichnoy nauki: materialy zaochn. nauk.-prakt. konf.*, Nizhyn, 2015, pp. 199–203. [Коваленко С.Г., Васильєва Т.В., Немерцалов В.В., Бондаренко О.Ю. Студентські колекції Гербарію Одеського університету (MSUD). 1. Д.І. Сосновський. У сб.: *Актуальні питання біологічної науки: матеріали заочн. наук.-практ. конф.*, Ніжин, 2015, с. 199–203].
- Kovalenko S.G., Vasylyeva T.V., Schvets G.A. *Botaniki i botanichni doslidzdennya v Odeskomu natsionalnomu universiteti im. I.I. Mechnikova (1865–2005) (Botany and botanical studies in Odessa National Mechnikov University (1865–2005))*, Odessa: Fenix, 2005, 104 p. [Коваленко С.Г., Васильєва Т.В., Швець Г.А. *Ботаніки і ботанічні дослідження в Одеському національному університеті ім. І. І. Мечникова (1865–2005)*, Одеса: Фенікс, 2005, 104 с.].

- Moshkivska S.V. *Biologichni ocoblyvosti borschivnyka Sosnovskogo I naukove obgruntuvannya efektyvnoi systemy yogo kontrolyvannya v Pravoberednomu lisostepu Ukrainy*: Cand. Sci. Diss., Kyiv, 2016, 145 p. [Мошківська С.В. *Біологічні особливості борщівника Сосновського і наукове обґрунтування ефективної системи його контролювання в Правобережному лісостепу України*: Дис. ... канд. с.-г. наук, Київ, 2016, 145 с.].
- Potapenko G.I. *Istoria kafedry botaniki Odesskogo gosudarstvennogo universiteta za 75 let suschestvovaniya (1865–1940) (The history of the botany department of Odessa state university in 75 years of existence (1865–1940))*, Odessa: Pechatnyi dom, 2010, 88 pp. [Потапенко Г. И. *История кафедры ботаники Одесского государственного университета за 75 лет существования (1865–1940)*, Одесса: Печатный дом, 2010, 88 с.].
- Sosnowsky D.I. *Zakavkazsk. kraeved. Sbornik*, Ser. A. Estesvoznaniye, 1930, 1: 1–19. [Сосновский Д.И. Опыт классификации растительных формации Грузии. *Закавказск. краевед. сборник*, Сер. А. Естествознание, 1930, 1: 1–19].
- Sosnowsky D.I. *Vitaceae*. In: *Flora SSSR*. Eds B.K. Shishkin, E.G. Bobrov, Moscow; Leningrad: Izd. AN SSSR, 1949, vol. 14, pp. 700–708. [Сосновский Д.И. Сем. Виноградовые *Vitaceae* Lindl. В кн.: *Флора СССР*. Ред. Б.К. Шишкин, Е.Г. Бобров, М.; Л.: Изд. АН СССР, 1949, т. 14, с. 700–708].
- Sosnowsky D.I., Grossheim A.A. *Opredelitel rasteniy okrestnostey Tiflisa (Determinant of plants of Tiflis environs)*, Tiflis, 1920, 311 pp. [Сосновский Д.И., Гроссгейм А.А. *Определитель растений окрестностей Тифлиса*, Тифлис, 1920, 311 с.].
- С.Г. Коваленко, В.В. Немерцалов, Т.В. Васильева, О.Ю. Бондаренко. **Збори Д.І. Сосновського з Тбілісі (Грузія) у гербарії Одеського національного університету імені І.І. Мечникова**. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 497–502.
- Одеський національний університет імені І.І. Мечникова
Шампанський пров., 2, Одеса 65058, Україна
- Проаналізована гербарна колекція Д.І. Сосновського (1886–1953), що зберігається в гербарії *MSUD* – студента Новоросійського університету (зараз Одеський національний університет імені І.І. Мечникова), майбутнього академіка Грузинської Академії наук, директора Інституту ботаніки Грузії, провідного спеціаліста в області ампе­лографії, зібрана у 1904–1906 рр. У колекції представлено 309 зразків вищих рослин, які належать до 254 видів з 161 роду та 46 родин. Виділено найчисельніші за кількістю видів, родів та зразків родини (*Compositae (Asteraceae)*, *Cruciferae (Brassicaceae)*, *Labiatae (Lamiaceae)*, *Leguminosae (Fabaceae)*, *Liliaceae*, *Ranunculaceae*) і роди (*Trifolium* й *Ranunculus*), вказано, що 117 родів представлені одним видом кожен. Наведені локалітети та дати збору рослин. Відзначено, що ім'ям Д.І. Сосновського названо 58 видів вищих рослин, два з яких є у флорі України.
- Ключові слова:** гербарій *MSUD*, історична колекція, Сосновський, флора, Грузія
- С.Г. Коваленко, В.В. Немерцалов, Т.В. Васильева, Е.Ю. Бондаренко. **Сборы Д.И. Сосновского из Тбилиси (Грузия) в гербарии Одесского национального университета имени И.И. Мечникова**. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 497–502.
- Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова
Шампанский пер., 2, Одесса 65058, Украина
- Проанализирована гербарная коллекция Д.И. Сосновского (1886–1953) – студента Новороссийского университета, в будущем академика Грузинской АН, директора Института ботаники Грузии, ведущего специалиста в области ампе­лографии, собранная в 1904–1906 гг. и хранящаяся в гербарии ОНУ (*MSUD*). В коллекции представлены 309 образцов высших растений, относящихся к 254 видам из 161 рода и 46 семейств. Выделены наиболее крупные семейства (*Compositae (Asteraceae)*, *Cruciferae (Brassicaceae)*, *Labiatae (Lamiaceae)*, *Leguminosae (Fabaceae)*, *Liliaceae*, *Ranunculaceae*) и роды: *Trifolium* и *Ranunculus*; отмечено, что 117 родов представлены одним видом каждый. Указаны локалитеты, проанализированы сроки сборов. Установлено, что именем Д.И. Сосновского названы 58 видов растений, два из которых представлены во флоре Украины.
- Ключевые слова:** гербарий *MSUD*, историческая коллекция, Сосновский, флора, Грузия

Рекомендує до друку
Г.В. Бойко

Надійшла 22.03.2016



Професору ІЛЛІ ІЛЛІЧУ ЧОРНЕЮ – 60



Відомому українському вченому-ботаніку й педагогу, завідувачу кафедри ботаніки, лісового й садово-паркового господарства Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, доктору біологічних наук, професору Іллі Іллічу Чорнею виповнилося 60 років. Творча діяльність ювіляра пов'язана з Буковиною, де він вже тривалий час плідно досліджує рослинний покрив регіону, його антропогенну трансформацію, сприяє збереженню унікальних природних куточків краю та, найголовніше, виховує нове покоління біологів.

Ілля Ілліч народився 15 жовтня 1957 р. в с. Горбівці Глибоцького р-ну Чернівецької області. Односельці глибоко шанують Іллю Ілліча, його прізвище відкриває рубрику "Постаті" на офіційному сайті села. Після закінчення школи (1972) він навчався в Чернівецькому медичному училищі (1972–1976). Трудову діяльність розпочав у 1976 р. як помічник санітарного лікаря в Чернівецькій обласній санітарно-епідеміологічній станції, проте любов до природи, бажання пізнати таємниці рослинного світу привели його в 1978 р. на біологічний факультет Чернівецького державного університету, вечірнє відділення якого закінчив

у 1984 р., отримавши кваліфікацію "Біолог. Викладач біології та хімії". З 1986 р. розпочалася наукова діяльність Іллі Ілліча, він працює старшим лаборантом Ботанічного саду Чернівецького держуніверситету, пізніше – молодшим науковим співробітником (1987), асистентом кафедри ботаніки (1992), доцентом (2000–2002), а з 2003 р. і до тепер – завідувачем кафедри ботаніки цього вишу.

Ілля Ілліч Чорней – визнаний фахівець-флорист, геоботанік та фітосозолог, один із найкращих знавців рослинного світу Буковини, який може дати вичерпну відповідь на будь-які питання щодо наявності тих чи інших видів у регіональній флорі, їхнього поширення, еколого-ценотичної приуроченості, стану популяцій, синтаксономії. Він також добре обізнаний з історією краю, його етнографією, культурою, традиціями і під час екскурсій захоплено розповідає про найбільш цікаві події регіону та його особливості. Ілля Ілліч завжди користується першою ліпшою можливістю виїхати у природу, зібрати матеріал під час досліджень, поглибити свої знання місцевої флори та рослинності, передати їх колегам і учням. Здається, що немає такого місця на Буковині, де б не побував Ілля Ілліч, він знає всі найпотаємніші стежки, дороги до найвіддаленіших куточків краю.

Накопичені матеріали й спостереження у природі стали основою для його кандидатської та докторської дисертацій. Так, у 1997 р. він захистив кандидатську дисертацію на тему "Флора верхів'я р. Білий Черемош (Українські Карпати), її аналіз та охорона", виконану під керівництвом д-ра біол. наук, професора В.І. Чопика. В цій роботі І.І. Чорней встановив таксономічний склад судинних рослин, що нараховує 688 видів, у т. ч. виявив два нові для флори України види – *Gentiana utriculosa* L. і *Crepis jacquinii* Tausch, один новий для флори Українських Карпат – *Ligularia bucovienensis* Nakai та 57 нових видів для регіону дослідження, здійснив структурний аналіз флори, зробив доповнення до флористичного районування Українських Карпат, дав загальну созологічну оцінку рослинного світу регіону.

© Я.П. ДІДУХ, В.В. ПРОТОПОПОВА, М.В. ШЕВЕРА, В.В. БУДЖАК, А.І. ТОКАРЮК, І.В. СКІЛЬСЬКИЙ, М.В. ВЕЛИЧКО, І.М. ДАНИЛИК, Р.Я. КІШ, В.П. КОРЖИК, 2017

У подальшому І.І. Чорней розширив межі своїх досліджень. У 2009 р. він захистив докторську дисертацію на тему "Флора Чивчино-Гринявських гір (Українські Карпати), її аналіз, антропогенна трансформація, генезис, охорона та раціональне використання" (науковий консультант д-р біол. наук, професор В.В. Протопопова). У цій роботі вперше здійснено комплексне монографічне дослідження флори одного з найцінніших у фітосозологічному відношенні флористичних регіонів Українських Карпат. Запропоновано новий методичний підхід для порівняльного аналізу систематичної структури флори та уточнений варіант списку ендеміків території Українських Карпат; критично проаналізована структура ареалу та наведено хорологічну характеристику; уточнено доповнено дані про центри поширення ендемічних видів в Українських Карпатах; проаналізовано причини порівняно низького рівня ендемізму флори. Вперше складено синтаксономічну схему рослинних угруповань Українських Карпат за участі ендеміків, внесено зміни й уточнення до схеми флористичного районування цього регіону; вперше проаналізовано особливості синантропізації флори Чивчино-Гринявських гір і розроблено методику застосування критеріїв виділення "Важливих ботанічних територій" для ідентифікації таких ділянок в Українських Карпатах й обґрунтовано доцільність використання "Важливих ботанічних територій" для оцінки моніторингу фіторізноманіття тощо.

Практичний аспект роботи І.І. Чорнея складають наукові обґрунтування і проекти створення чотирьох національних природних парків ("Вижницький", "Хотинський", "Черемоський" і "Верховинський") та низки інших об'єктів природно-заповідного фонду, розробка регіональної екомережі Чернівецької області.

В останній час інтереси вченого пов'язані з вивченням раритетних видів, рідкісних біотопів та інвазійних видів рослин у регіоні, до досліджень яких Ілля Ілліч активно залучає численних учнів. Спільні публікації з ними відзначаються науковою новизною, детальною регіональною інформативністю та ретельним опрацюванням. І.І. Чорней – автор і співавтор близько 500 наукових публікацій, у т. ч. 15 монографій.

Добре розуміючи величезну цінність гербарних матеріалів, І.І. Чорней доклав багато зусиль із впровадження гербарію Чернівецького національно-

го університету імені Юрія Федьковича (CHER), особливо персональних колекцій Ф. Гербіха та М. Гушуляка. Під його керівництвом співробітники кафедри здійснили велику наукову та технічну роботу з систематизації гербарних матеріалів минулих століть, суттєво поповнили їх новими зборами, виділили типові зразки тощо. Все це зробило гербарій університету доступним для роботи й відкрило можливість користування ним як вітчизняним, так і закордонним фахівцям.



Зліва направо: І.І. Чорней, М.М. Федорончук і В.І. Чопик вивчають ранньовесняні ефемероїди (Чернівецька обл., 2010 р.). Фото з особистого архіву В.В. Буджака

Основною діяльністю І.І. Чорнея є педагогічна, якій він віддається сповна. У Чернівецькому національному університеті Ілля Ілліч викладає такі загальні та спеціальні курси для студентів, як: "Ботаніка (систематика вищих рослин)", "Таксономія і номенклатура рослин", "Проблеми вивчення і збереження біорізноманіття", "Популяційна біологія". З 2015 р. проф. І.І. Чорней запрошено викладати в університет м. Радом (Польща), де він читає курс "Лікарські рослини".

Під керівництвом І.І. Чорнея захищено чотири кандидатські дисертації та дві готуються до захисту.

За наукові та педагогічні досягнення І.І. Чорней відзначений почесними грамотами Міністерства освіти і науки України (2007), Міністерства охорони навколишнього природного середовища України (2008), знаком "Відмінник освіти України" (2010), а згідно до наказу Мінмолодьспорту України (№ 535 від 07.06. 2011 р.) "Щодо затвердження пріоритетних напрямків вищих навчальних закла-

дів та наукових установ" він призначений керівником наукової школи "Охорона навколишнього середовища".

І.І. Чорней також здійснює різноманітну науково-організаційну діяльність. Він є головою Чернівецького відділення Українського ботанічного товариства, членом Центральної ради Українського ботанічного товариства, Наукової ради з проблем ботаніки та мікології при Відділенні Загальної біології НАН України, Національної комісії з питань Червоної книги України, спеціалізованої вченої ради із захисту докторських дисертацій при Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, спеціалізованої вченої ради із захисту докторських дисертацій при Чернівецькому національному університеті імені Юрія Федьковича, а до 2015 р. – спеціалізованої вченої ради із захисту докторських дисертацій при Нікітському ботанічному саду – Національному науковому центрі Національної академії аграрних наук України. Ілля Ілліч – член редколегій "Українського ботанічного журналу", "Вісника Чернівецького національного університету (Біологічні системи)" та журналу "Сучасна фітоморфологія". Він також є заступником голови науково-технічних рад національних природних парків "Хотинський", "Вижницький" і "Черемоський", членом науково-технічних рад національних природних парків "Верховинський" і "Дністровський каньйон", координаційної ради з питань формування національної екомережі в Чернівецькій області.



Дослідження видів адвентивних рослин на Чернівецьщині з В.В. Протопоповою (2007 р.). Фото з особистого архіву В.В. Буджака

Не менш важлива для І.І. Чорнея громадська робота. Він очолює Буковинське товариство природодослідників, секцію охорони рослинного світу Чернівецької обласної організації Українського товариства охорони природи, є членом Громадської Ради при управлінні екології та природних ресурсів Чернівецької обласної державної адміністрації, активно співпрацює з "Чернівецьким обласним центром еколого-натуралістичної творчості учнівської молоді".

Ентузіаст своєї справи, закоханий у природу рідного краю, завжди повний творчих задумів і планів, І.І. Чорней використовує кожен можливість для експедиційних виїздів, нехтуючи вільним часом і станом здоров'я. Він може долати десятки кілометрів, незважаючи на небезпеку, якщо йому потрібно з'ясувати якимсь питанням або зібрати матеріал для дослідження.

Людина праці й рідкісної енергії, вольова, віддана інтересам ботаніки, вчений зміг створити міцний, дружній колектив науковців, захоплених творчою працею, в якому всі допомагають один одному, радіють спільним успіхам, працюють на сучасному рівні. Під час роботи Ілля Ілліч діловитий, строгий, вимогливий, а поза роботою – привітний, турботливий, цінить дотепне слово, любить пожартувати, дуже добра й скромна людина, що забезпечує йому не лише повагу, але й щирі любов усіх оточуючих.

Колеги й учні щиро вітають вельмишановного Іллю Ілліча Чорнея з ювілеєм і зичать йому усіляких гараздів і нових творчих здобутків на ниві ботанічної науки.

Я.П. ДІДУХ, В.В. ПРОТОПОПОВА,
М.В. ШЕВЕРА, В.В. БУДЖАК, А.І. ТОКАРЮК,
І.В. СКІЛЬСЬКИЙ, М.В. ВЕЛИЧКО,
І.М. ДАНИЛИК, Р.Я. КІШ, В.П. КОРЖИК



LAJOS THAISZ / ЛАЙОШ ТАЙС

(1867–1937)



Угорський вчений-ботанік. Навчався у Будапештському університеті й одночасно розпочав наукові дослідження рослинного покриву тогочасних угорських адміністративних областей Обой-Торна, Чонад, Чонград (сучасна Угорщина), пізніше – регіонів Кошице (Словаччина), Трансільванії (Румунія), Берг (Україна та Угорщина), а також Австрії та Швейцарії.

З 1888 р. Л. Тайс працював стажером в Угорському Королівському Інституті контролю насіння у Будапешті, згодом обіймав посаду асистента та ад'юнкта. В 1907 р. переїхав до Кошице, де очолив регіональне відділення згаданої установи, суттєво реорганізувавши її роботу: створив багату колекцію насіння сільськогосподарських рослин, гербарій, заснував бібліотеку, розпочав планомірні агробіологічні та ботанічні дослідження в регіоні. В 1910 р. Л. Тайс повернувся до Будапешта, де був призначений керівником управління менеджменту лук Міністерства землеробства Австро-Угорщини, з 1922 р. – радником Міністерства, а з 1927 р. – генеральним директором з наукових досліджень.

Виконуючи адміністративно-управлінські обов'язки, Л. Тайс зосередив увагу на агробіологічних аспектах вивчення рослинного покриву. Найбільш ґрунтовною і знаною є його праця про видовий склад, біологічні особливості та менеджмент лук Угорщини (1927), основна тема якої – комплексне раціональне використання та відновлення лук на основі застосування травосумішей, що складаються з аборигенних видів трав'яних рослин. Л. Тайс вивчав флору окремих регіонів країни, систематику видів родин *Poaceae*, *Juncaceae*, *Cyperaceae*, *Typhaceae*, *Sparganiaceae*. За сприянням та консультацією д-ра А. Дегена підготував "Exsiccatae" досліджуваних таксонів. Зібрав понад 9 тис. гербарних аркушів, більша частина яких зберігається у Гербарії Угорського національного природознавчого музею (ВР), частина – в Аграрному університеті м. Нітра та в Ботанічному саду Університету ім. П.Й. Шафарика м. Кошице (Словаччина). Вчений опублікував понад 50 наукових праць.

Безпосередньо флорі Закарпаття вчений присвятив три праці. Перша з них "Adatok Beregvármegye flórájához. I közlemény" (1911) – повідомлення про флористичні знахідки в регіоні сучасного Берегівського р-ну Закарпатської обл., зібрані протягом 1907–1909 рр. під час експедицій у долину р. Латориця та у північно-східну частину регіону Берг. Автор склав список з 688 видів

судинних рослин. Особливу цінність представляє інформація про рослини, зібрані дослідником на території унікального водно-болотного комплексу "Чорний Мочар", який вже на той час внаслідок здійснених осушувально-меліоративних робіт знаходився у деградованому стані. Це види, поширені на західній межі ареалу: *Bunias orientalis* L., *Oenanthe banatica* Heuff., *Knautia dipsacifolia* Kreutzer subsp. *pocutica* (Szabó) Ehrend. (*Knautia pocutica* Szabó), *Echinops exaltatus* Schrad. (*Echinops commutatus* Juratzka) та ін. Окрему увагу дослідник звернув на види рідкісних рослин (*Calla palustris* L., *Malaxis monophylla* (L.) Sw., *Archangelica officinalis* Hoffm. (*Angelica archangelica* L.), *Lysimachia nemorum* L., *Securigera elegans* (Pancic) Lassen (*Coronilla latifolia* (Hazsl.) Jáv.), *Jasione montana* L.) та занесених (*Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl. (*Elsholtzia patrini* Thunb.), *Solidago canadensis* L., *Galinsoga parviflora* Cav., *Rudbeckia hirta* L. та ін.). Вчений чітко підмічав у природі відмінності рослин, зокрема описав *Gentiana asclepiadea* L. f. *comosa* Thaisz та *Campanula cervicaria* L. var. *capitata* Schur f. *alpigena* Thaisz, що зростають у гірській частині регіону, а також *Festuca wagneri* Degen, Thaisz et Flatt.

У інших двох працях "*Syringa Josikaea* Jacq. fil. mint növénygeográfiai útmutató" (1909) та "*Syringa Josikaea* Jacq. fil. újabb termöhelyei" (1912) подано детальну інформацію про природне зростання бузку угорського на території Закарпаття, його приуроченість до верхів'їв річок Латориця й Уж (відповідно сучасні Великоберезнянський та Воловецький р-ни) та виявлений ним локалітет на північно-східному мегасхилі Карпат у верхів'ї р. Дністер (сучасна Львівська обл.). Автор відзначав популярність в краї бузку, який і нині культивується місцевим населенням у гірській частині Карпат.

Ім'я вченого увіковічене у назвах описаних на його честь таксонів: *Centaurea thaiszii* J. Wagner, *Sorbus aria* L. subsp. *cretica* f. *thaiszii* (Soó) Kárpáti (*S. thaiszii* (Soó) Kárpáti), *Mentha excedentiformis* Trautmann subsp. *thaiszii* Trautmann (nom. nudum) та у найменуванні міжнародного ботанічного часопису "Thaiszia", видавцем якого є Ботанічний сад Університету ім. П.Й. Шафарика у м. Кошице.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Мигаль А.В., Шевера М.В. Лайош Тайс – дослідник флори Закарпаття. В кн.: "Два сторіччя дослідження рослинного покриву Карпат": міжнар. наук. конф., присвяч. 130-річчю від дня народж. А. Маргіттая (Мукачєво, Берегово, 16–19.09.2010), Ужгород, 2010, с. 131–133.
- Mikolás V. Lajos Thaisz – The founder of scientific botany in Košice. *Thaiszia*, 1991, 1: 3–16.
- Nagy W.Á. Thaisz Lajos (1867–1937). In: "Magyar agrártörténeti életrajzok". Eds L. Für, J. Pintér, Budapest: Magyar Mezőgazdasági Múzeum, 1989, pp. 419–421.

А.В. МИГАЛЬ

Український ботанічний журнал, т. 74, № 5, 2017. Національна академія наук України. Інститут ботаніки ім. 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, № 5, 2017. Национальная академия наук Украины. Институт ботаники им. 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 № 10 від 31 листопада 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 176 прим. Зам. №

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



CONTENTS

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

- Mosyakin S.L. The first record of *Salsola paulsenii* (*Chenopodiaceae*) in Ukraine, with taxonomic and nomenclatural comments on related taxa409
- Dubyna D.V., Dvoretzkiy T.V., Iemelianova S.M., Dziuba T.P., Tymoshenko P.A. Taxonomic structure of coenofloras of the classes of pioneer vegetation of Ukraine421

Fungi and Fungi-like Organisms

- Khodosovtsev O.Ye., Darmostuk V.V. *Collemopsidium kostikovii* sp. nov. (*Collemopsidales, Xanthopyrenaceae*), a new algicolous fungus on terricolous *Nostoc* crust from Ukraine.431
- Shershova N.V. Lichen indication of air quality in Fastiv urban settlement, Kiev Region435
- Pomohaybo V.M., Makarenko Ya.M. Environmental DNA as a tool for ecological monitoring of fungal communities442

Vegetation Science, Ecology, Conservation

- Yeremenko N.S. Ruderal vegetation of Kryvyi Rih. I. Class *Artemisietea vulgaris*.449

Red Data Book of Ukraine

- Heluta V.P. Distribution of *Morchella steppicola* (*Pezizales, Ascomycota*), a fungus listed in the *Red Data Book of Ukraine*, within the country469

Plant Physiology, Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology

- Fediuk O.M., Bilyavska N.O., Zolotareva O.H. Ultrastructural peculiarities and state of the photosynthetic apparatus in leaves of *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) in its spring stage of ontogenesis475
- Lobachevska O.V., Kyyak N.Ya., Khorkavtsiv Ya.D., Kit N.A. Gravity-dependent modification of reproductive development of mosses488

History of Science

- Kovalenko S.G., Nemertsalov V.V., Vasylyeva T.V., Bondarenko O.Yu. The collection of D.I. Sosnowsky from Tbilisi (Georgia) in the Herbarium of Odesa I.I. Mechnikov National University497

Anniversary Dates

- Didukh Ya.P., Protopopova V.V., Shevera M.V., Budjak V.V., Tokaryuk A.I., Skilskiy I.V., Velichko M.V., Danylyk I.M., Kish R.Ya., Korzhyk V.P. Professor Illya I. Chorney (on the 60th anniversary of his birth)503

Explorers of Plants and Fungi of Ukraine

- Mygal A.V. Lajosh Thaisz (1867–1937)506