

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



UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

An international journal for botany & mycology

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

2020 • 77 • 4



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

Статті друкуються українською, англійською та російською мовами

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

Publication languages: Ukrainian, English and Russian

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ EDITORIAL BOARD

Головний редактор – Сергій Л. МОСЯКІН	Editor-in-Chief – Sergei L. MOSYAKIN
Заступники головного редактора – Ганна В. БОЙКО, Віра П. ГАЙОВА	Associate Editors – Ganna V. BOIKO Vera P. HAYOVA
Соломон П. ВАССЕР, Філіп ВЕРЛООВ (Бельгія), Василь П. ГЕЛЮТА, Зігмантас ГУДЖИНСКАС (Литва), Яків П. ДІДУХ, Дмитро В. ДУБИНА, Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА, Сергій Я. КОНДРАТЮК, Слізавета Л. КОРДЮМ, Ірина А. КОРОТЧЕНКО, Ірина В. КОСАКІВСЬКА, Кароль МАРГОЛЬД (Словаччина), Евіатар НЕВО (Ізраїль), Віктор І. ПАРФЬОНОВ (Білорусь), Пітер РЕЙВЕН (США), Марина М. СУХОМЛИН, Сусуму ТАКАМАЦУ (Японія), Микола М. ФЕДОРОНЧУК, Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ, Петро М. ЦАРЕНКО, Ілля І. ЧОРНЕЙ, Мирослав В. ШЕВЕРА, Наталія М. ШИЯН, Богдан ЯЦКОВЯК (Польща) Відповідальний секретар Марія Д. АЛЕЙНІКОВА	Ilyya I. CHORNEY, Yakiv P. DIDUKH, Dmytro V. DUBYNA, Mykola M. FEDORONCHUK, Zigmantas GUDŽINSKAS (Lithuania), Vasyly P. HELUTA, Bogdan JACKOWIAK (Poland), Olexander E. KHODOSOVITSEV, Sergey Y. KONDRATYUK, Elizabeth L. KORDYUM, Iryna A. KOROTCHENKO, Iryna V. KOSAKIVSKA, Karol MARHOLD (Slovakia), Eviatar NEVO (Israel), Victor I. PARFENOV (Belarus), Peter RAVEN (USA), Myroslav V. SHEVERA, Natalia M. SHYIAN, Maryna M. SUKHOMLYN, Susumu TAKAMATSU (Japan), Petro M. TSARENKO, Filip VERLOOVE (Belgium), Solomon P. WASSER, Olena K. ZOLOTAREVA Editorial Assistant – Mariya D. ALEINIKOVA

На першій сторінці обкладинки: Рослини нового диплоїдного виду *Chenopodium ucrainicum* Mosyakin & Mandák, описаного у цьому номері. Україна, Київська обл., Васильківський р-н, Гребінки, 7 липня 2018 р.
Фото © С.Л. Мосякін

Front page: Plants of *Chenopodium ucrainicum* Mosyakin & Mandák, the new diploid species described in this issue.
Ukraine, Kyiv Region, Vasylkiv District, Hrebinky, 7 July 2018.
Photo © by S.L. Mosyakin

✉ Редакція "Українського ботанічного журналу"
Інститут ботаніки НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна

(044) 235-41-82
secretary_ubzh@ukr.net
<https://ukrbotj.co.ua>

УКРАЇНСЬКИЙ 2020 • 77 • 4

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., Мандак Б. Новий диплоїдний вид *Chenopodium ucrainicum* (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* sensu APG): морфологічний опис та ілюстрований огляд237
- Мосякін С.Л., де Ланге П.Дж., Антоненко С.І., Клімович Н.Б. Типові та інші історичні зразки таксонів *Epilobium* та *Fuchsia* (*Onagraceae*), описаних Алланом та Ричардом Каннінгемами з Нової Зеландії, у гербарії М.С. Турчанинова, Національний гербарій України (KW)249

Гриби і грибоподібні організми

- Придюк М.П. Представники роду *Galerina* (*Hymenogastraceae*) з плевростідами в Україні270

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

- Дідух Я.П., Коломійчук В.П., Футорна О.А. Васильківський степ – найбільша незаповідана плакорна степова ділянка Лівобережної України283
- Прокопук Ю.С., Конякін С.М., Нецветов М.В. Вплив кліматичних чинників на радіальний приріст *Tilia cordata* (*Malvaceae* s. l. / *Tiliaceae* s. str.) у лісових біотопах Києва294

Флористичні знахідки

- Нипорко С.О., Вашеняк Ю.А. Перша знахідка *Muurella sibirica* (*Plagiotheciaceae*, *Bryophyta*) в Україні305

Біотехнологія, фізіологія, біохімія

- Топчій Н.М., Михайленко Н.Ф., Онойко О.Б., Сиваш О.О. Особливості функціонування фотосинтетичного апарату лісових рослин за різного світлозабезпечення314
- Пасайлюк М.В. Порівняльний аналіз вмісту рутину в плодкових тілах деяких макроміцетів324

Клітинна та молекулярна біологія

- Маменко Т.П., Коць С.Я. Пероксидне окиснення ліпідів клітинних мембран у формуванні та регуляції захисних реакцій рослин331

Ювілейні дати

- Елеонора Захарівна Коваль (до 90-річчя від дня народження)344

CONTENTS

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

- Mosyakin S.L., Mandák B. *Chenopodium ucrainicum* (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* sensu APG), a new diploid species: a morphological description and pictorial guide 237
- Mosyakin S.L., de Lange P.J., Antonenko S.I., Klimovych N.B. Types and other historical specimens of Allan and Richard Cunningham's taxa of *Epilobium* and *Fuchsia* (*Onagraceae*) from New Zealand in the Turczaninow Herbarium at the National Herbarium of Ukraine (KW) 249

Fungi and Fungi-like Organisms

- Prydiuk M.P. Representatives of the genus *Galerina* (*Hymenogastraceae*) with pleurocystidia in Ukraine 270

Vegetation Science, Ecology, Conservation

- Didukh Ya.P., Kolomiychuk V.P., Futorna O.A. Vasytkivskyi Steppe, the largest non-protected interfluvial steppe section of the Left Bank Ukraine 283
- Prokopuk Yu.S., Koniakin S.N., Netsvetov M.V. Climate variables governing the growth of *Tilia cordata* (*Malvaceae* s. l. / *Tiliaceae* s. str.) in forest biotope in Kyiv 294

Floristic Records

- Nyporko S.O., Vashenyak Yu.A. The first find of *Myurella sibirica* (*Plagiotheciaceae*, *Bryophyta*) in Ukraine 305

Biotechnology, Physiology and Biochemistry

- Topchiy N.M., Mykhaylenko N.F., Onoiko O.B., Syvash O.O. The features of forest plant photosynthetic apparatus functioning under the different light supply 314
- Pasailiuk M.V. Comparative analysis of rutin content in fruit bodies of some macrofungi 324

Cell Biology and Molecular Biology

- Mamenko T.P., Kots S.Ya. Lipid peroxidation of cell membranes in the formation and regulation of plant protective reactions .. 331

Anniversary Dates

- Eleonora Zakhariivna Koval (on her 90th anniversary) 344



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.04.237>

Chenopodium ucrainicum (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* sensu APG), a new diploid species: a morphological description and pictorial guide

Sergei L. MOSYAKIN¹, Bohumil MANDÁK^{2,3}

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine
s_mosyakin@hotmail.com

²Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague
129 Kamýčká, Praha 6 – Suchbát 165 21, Czech Republic
mandak@fzp.czu.cz

³Institute of Botany, Czech Academy of Sciences
1 Zámek, Průhonice 252 43, Czech Republic
bohupil.mandak@ibot.cas.cz

Mosyakin S.L., Mandák B. 2020. *Chenopodium ucrainicum* (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* sensu APG), a new diploid species: a morphological description and pictorial guide. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 237–248.

Abstract. A morphological description is provided for *Chenopodium ucrainicum* Mosyakin & Mandák (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* sensu APG), a new species allied to *C. suecicum* and *C. ficifolium*. At present this new species is reliably known from several localities in Ukraine (three areas in Kyiv city, one in Kyiv Region, one in Rivne Region), but it is probably more widespread, or could be even alien in Eastern Europe. Comparison of our plants with other taxa [such as *C. suecicum* (incl. *C. neumanii*, etc.), *C. ficifolium*, several morphotypes of *C. album*, as well as plants known as *C. borbasii*, *C. missouriense* (sensu stricto and sensu auct. europ.), *C. lobodontum*, etc.], demonstrated that *C. ucrainicum* is morphologically different from all these known and named taxa. It is also a late-flowering and late-fruited species: in Kyiv fruits/seeds normally develop during late September – early November. This significantly reduces the possibility of gene flow and therefore hybridization with closely related diploid species, like *C. ficifolium* or *C. suecicum*, which usually flower and produce fruits earlier, mainly in July–August to early September. It also suggests that the new taxon is well isolated from its congeners and indeed represents a good species, not just one of weakly differentiated morphotypes that are so numerous in the *C. album* aggregate. To help researchers in identifying *C. ucrainicum* in the field and in herbaria, original illustrations are provided in the article and the Electronic Supplement. These illustrations include scanned images of the holotype (one specimen representing parts of one plant mounted on four herbarium sheets), field photographs showing plants and their parts at different stages of their development, and photomicrographs of fruits/seeds. Cytological and molecular data of the research team of B. Mandák (research in progress, detailed results to be published separately) demonstrated that *C. ucrainicum* is a B-genome diploid indeed related to *C. suecicum* and *C. ficifolium*.

Keywords: *Chenopodiaceae*, *Chenopodium*, diploid, herbarium, nomenclature, taxonomy, type specimen, Ukraine

Supplementary Material. Electronic Supplement (Figures E1–E20, e1–e10) is available in the online version of this article at: <https://ukrbotj.co.ua/archive/77/4/237>

Submitted 05 August 2020. Published 31 August 2020

Мосякін С.Л.¹, Мандак Б.^{2,3} 2020. Новий диплоїдний вид *Chenopodium ucrainicum* (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae sensu APG*): морфологічний опис та ілюстрований огляд. *Український ботанічний журнал*, 77(4): 237–248.

¹Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

²Факультет наук про довкілля, Чеський сільськогосподарський університет у Празі
Прага 6 – Сухдол 165 21, Чеська Республіка
mandak@fzp.czu.cz

³Інститут ботаніки Чеської академії наук
Пругоніце 252 43, Чеська Республіка
bohupil.mandak@ibot.cas.cz

Реферат. Наведено морфологічний опис нового виду *Chenopodium ucrainicum* Mosyakin & Mandák (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae sensu APG*), який споріднений з *C. suecicum* та *C. ficifolium*. На цей час новий вид достовірно відомий з декількох локалітетів в Україні (три місцезнаходження у м. Київ, одне – у Київській області, одне – у Рівненській області), але він, очевидно, розповсюджений ширше, або ж навіть може виявитися адвентивним у Східній Європі. Порівняння наших рослин з іншими таксонами, наприклад, *C. suecicum* (incl. *C. neumani*, etc.), *C. ficifolium*, декількома морфотипами *C. album*, а також з рослинами, відомими під назвами *C. borbasii*, *C. missouriense* (sensu stricto та sensu auct. europ.), *C. lobodontum* та деякими іншими, показало, що *C. ucrainicum* морфологічно відрізняється від усіх цих відомих таксонів, що мають назви видового рангу. Новий вид характеризується пізнім цвітінням та плодоношенням: у Києві плодоношення зазвичай триває з другої половини вересня до початку листопада. Така фенологічна особливість значно зменшує можливість обміну генетичним матеріалом через гібридизацію з близько спорідненими диплоїдними видами, зокрема *C. ficifolium* або *C. suecicum*, які зазвичай квітнуть та утворюють плоди раніше, у липні–серпні (до середини вересня). Ця особливість також вказує на те, що новий таксон добре відокремлений від інших представників роду і дійсно є справжнім видом, а не просто ще одним з численних слабо диференційованих морфотипів групи *C. album*. Для того, щоб дослідники мали змогу визначити *C. ucrainicum* у природі та гербарії, у статті та її електронному додатку наведені оригінальні ілюстрації, а саме: скановані зображення голотипу (один зразок, що містить частини однієї рослини, змонтовані на чотирьох гербарних аркушах), натурні фотографії рослин та їхніх частин на різних стадіях розвитку, а також мікрофотографії плодів та насінин. Цитологічні та молекулярні дані дослідницької групи Б. Мандака (дослідження тривають, детальні результати будуть опубліковані окремо) показали, що *C. ucrainicum* є В-геномним диплоїдом, спорідненим з *C. suecicum* та *C. ficifolium*.

Keywords: *Chenopodiaceae*, *Chenopodium*, гербарій, диплоїд, номенклатура, таксономія, типовий зразок, Україна

Introduction

A new general scheme of allopolyploid evolution and speciation in the genus *Chenopodium* L. (in its restricted generic circumscription: see Fuentes-Bazan et al., 2012) based on hybridization of "primary" diploid taxa and subsequent polyploidization emphasized the role played by diploid species in the evolutionary processes (Mandák et al., 2018; see also Mandák et al., 2012; Walsh et al., 2015; Krak et al., 2016, etc.). A surprisingly simple scheme of polyploid species formation within the *C. album* aggregate was discovered (see Mandák et al., 2018) and it explained general taxonomic patterns in this group that contains economically important crop species (such as the pseudocereal *C. quinoa* Willd. and its relatives in the Americas and *C. giganteum* D. Don and some other Asian taxa used mainly as leaf vegetables) and noxious weeds (various taxa of the *C. album* L. aggregate). Because of that, discovery, inventory and proper identification of diploid taxa of *Chenopodium sensu stricto* is of considerable interest not only for better understanding of the evolutionary and taxonomic patterns

in the group, but also potentially for genetic improvement of crop species and cultivars, for which various diploids may serve as promising sources of useful genetic traits.

Here we report a new species that was collected and observed in Ukraine by the first author since 1989. Special observations in the field (by Sergei Mosyakin), and recently also in cultivation, complemented by molecular and karyological studies (by Bohumil Mandák and his team; to be published separately), convincingly demonstrated that it is a distinct species allied to *C. suecicum* Murr and *C. ficifolium* Sm. Despite extensive studies of herbarium material (physical specimens at various herbaria and scanned images available online) and literature, we were unable to find any earlier described species matching our plants morphologically or otherwise (see comments below).

We thus provide here a formal morphological description of the new species. To help researchers in identifying the newly described species in the field and in herbaria, original illustrations are provided in the article and in the Electronic Supplement. These illustrations include scanned images of the holotype, field photographs

showing plants and close-ups of their parts at different stages of their development, and photomicrographs of fruits/seeds.

Herbarium acronyms used below follow *Index Herbariorum* (Thiers, 2008–onward).

Description of the new species

Chenopodium ucrainicum Mosyakin & Mandák, sp. nov.

Type: UKRAINE, Kyiv (Kiev), Shevchenkovsky District, Tatarka historical neighborhood, Baggovutivska Street, near (behind) the Promenada Mall, shady areas under trees on slopes with ruderal vegetation. Latitude 50.470357 N, Longitude 30.479655 E. **Co-occurring species:** *Ballota nigra* s.l., *Chelidonium majus* L., *Urtica dioica* L., *Polygonum aviculare* L. aggr. (along paths), *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Atriplex sagittata* Borkh. (occasional on drier and more sunny slopes), etc. **Co-occurring species of *Chenopodium*:** *C. album* L. s.l. (incl. morphologically corresponding to "ssp. *fallax*" Aellen), *C. betaceum* Andr. (*C. "strictum"* auct. non Roth), *C. opulifolium* Schrad. ex Koch & Ziz (occasional, on drier, open, and more sunny spots). 02 October 2019. Leg. & Det.: Sergei L. Mosyakin. **Holotype:** KW, one specimen containing parts of one individual plant mounted of four herbarium sheets, with four barcodes (see Art. 8.2 and 8.3 of the ICN: Turland et al., 2018): KW001003108, KW001003109, KW001003110, and KW001003111 (see Fig. 1–4). **Isotypes** (currently at KW, to be distributed to several other herbaria): KW001003112–KW001003115 (one specimen on four sheets), KW001003116–KW001003118 (one specimen on three sheets), KW001003119 & KW001003120 (one specimen on two sheets), KW001003121–KW001003123 (one specimen on three sheets), KW001003124 & KW001003125 (one specimen on two sheets), and other specimens with the same label information matching the label of the holotype (see above).

Illustrations: Electronic supplement, Figures E1–E20.

Plants annual, light green or yellowish green, in October–November sometimes becoming darker green, sparsely covered with whitish (on young leaves often golden or golden-pinkish) mealy indumentum, becoming subglabrous at maturity. Main stem erect, 10–110 (–130) cm tall, normally branched above the base, less commonly with branches almost near the base, or rarely (in underdeveloped plants growing in dense stands) branched

only in the inflorescence. Stem and branches striate, with alternating dark green and light green stripes, at nodes becoming reddish or with beet-red spots (Fig. E13, E14). Lower and middle primary branches usually spreading almost horizontally, forming with the main stem an angle almost approaching 90° (occasionally lower branches, if close to the plant base, arcuate or ascending); upper branches spreading, ascending to suberect, at maturity in inflorescence with distal ends often nodding, usually thin and fragile (thicker in plants growing in open places). Leaves (when fully developed) normally long-petiolate, with petiole often almost as long as lamina, or shorter than lamina in upper leaves and longer than lamina in lower leaves; leaf blades usually thin and soft (somewhat thicker in plants growing in open places), rather variable in shape (in particular, depending on vegetation phases and growing conditions) (Fig. E3–E11, E14, E16). Lower and middle cauline leaves with leaf blades (3–) 4–8 (–10) cm long and (1–) 2–4 (–6) cm wide, more or less distinctly trilobate (or sometimes almost ovate in outline), lateral lobes located in basal 1/3 or 1/2 of leaf blade; base cuneate to broadly cuneate; apex obtuse to subacute; margins undulate, crenate or obtusely dentate. Upper cauline leaves becoming gradually smaller on the plant upward, indistinctly trilobate or subhastate to ovate-lanceolate or lanceolate, apex mainly subacute, margin with a few teeth to subentire or entire. Young leaves with whitish or often golden or golden-pinkish mealy indumentum above (Fig. E1, E2, E5). Inflorescence usually thin and lax (Fig. E11–E13), partial inflorescences moniliform or nearly so, with flowers arranged in small few-flowered remote glomerules, some flowers solitary (Fig. E13, E17, E18). Perianth segments (tepals) 5, green to yellowish-green, distal ("back") side more or less distinctly keeled, at least in some flowers (Fig. E18); tepals normally only partly cover fruits at maturity. Fruits usually ca. (0.9–) 1.0–1.3 (–1.4) mm in diameter; pericarp not easily removed when rubbed, in dry state with distinct sculpture (Fig. E20A); seeds rather variable in color (heterospermy): whitish, ivory- or yellowish-white when immature, most of them becoming reddish-brown, brown or almost black at maturity (Fig. E19), equatorially rather distinctly keeled; testa almost smooth, with shallow depressions and grooves extended to equatorial zone (Fig. E20B). Seeds horizontal, embryo circular. B-genome diploids with $2n=18$.

Distribution: At present the species is reliably reported only from Ukraine, where its localities are known in the city of Kyiv (three sites, numerous specimens in KW), Kyiv Region (Vasylkiv District, Hrebinky, occurring in



Fig. 1. Holotype of *Chenopodium ucrainicum*, KW001003108, sheet 1 (label folded to show plant parts)



Fig. 2. Holotype of *Chenopodium ucrainicum*, KW001003109, sheet 2 (label folded to show plant parts)

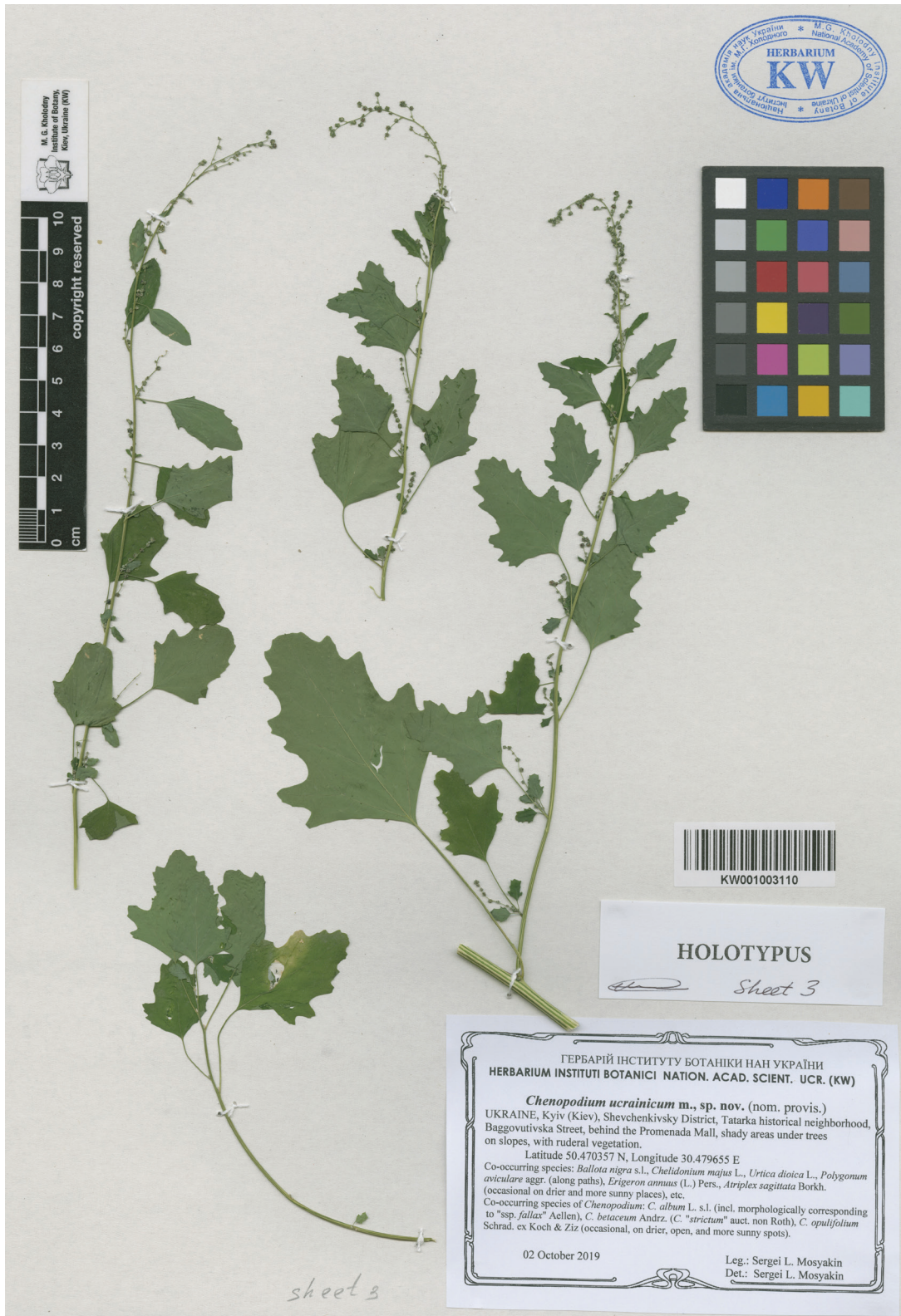


Fig. 3. Holotype of *Chenopodium ucrainicum*, KW001003110, sheet 3

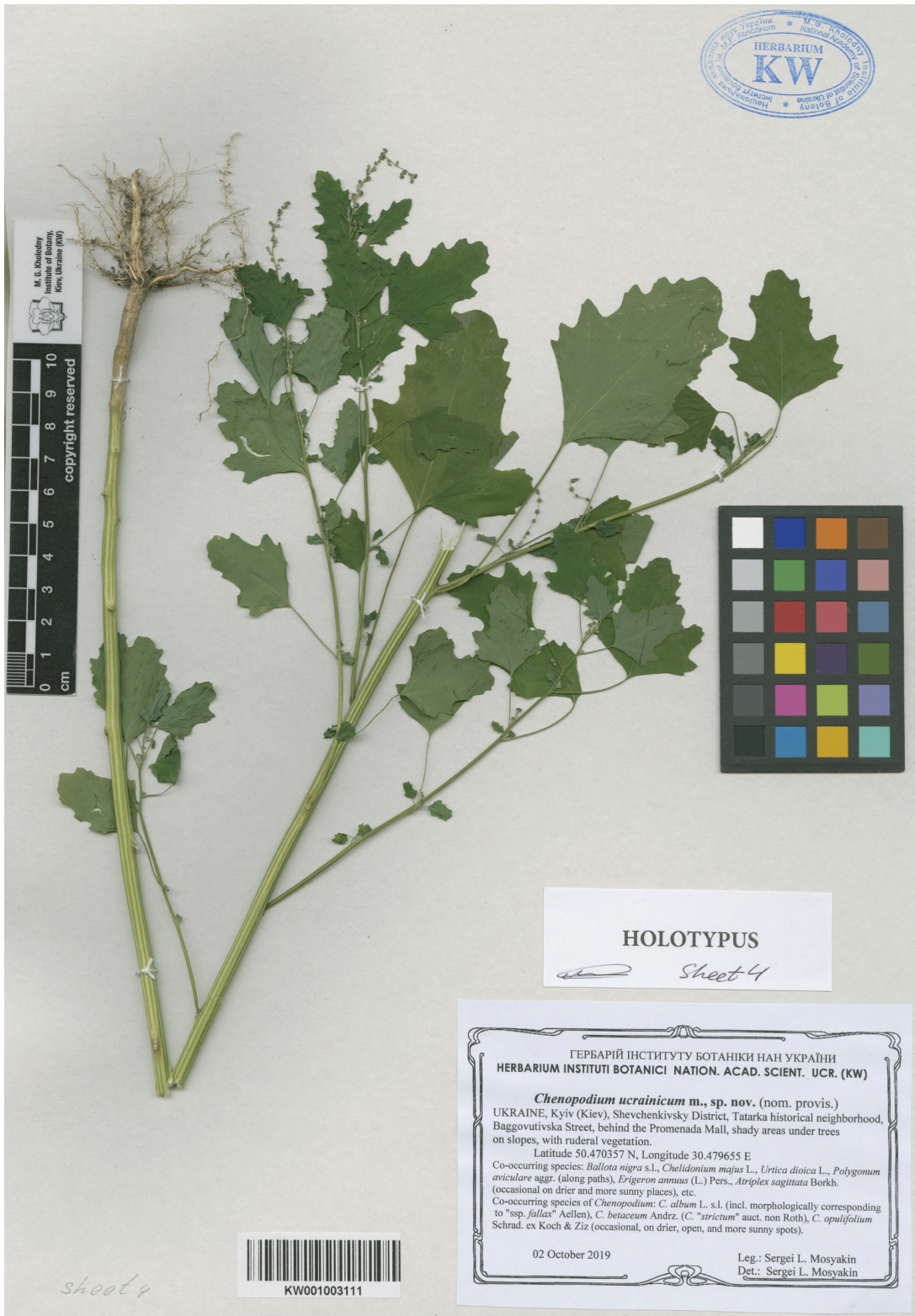


Fig. 4. Holotype of *Chenopodium ucrainicum*, KW001003111, sheet 4

several localities in the area, numerous specimens in KW), and in the northwestern part of Ukraine in Ostrog, Rivne Region (a young plant collected by L.M. Gubar, 14 July 2003, KW, No. 060233). Preliminary data (in particular, some images available online) also indicate that it may occur in Ukraine in Ternopil Region (western part of the country), and probably also locally in Central and/or Western Europe. However, its presence there is not yet confirmed. The pattern of distribution of the species in Ukraine and its habitats there may even indicate that *C. ucrainicum* is actually alien in Europe, but in that case its primary range is unknown. The peculiar late-season development and the leaf shape somewhat similar to that of some eastern and southeastern forms of *C. ficifolium* may suggest some links of *C. ucrainicum* with plants occurring in East and South-East Asia, but currently there is no confirmation to that suggestion.

Habitats and co-occurring species: Judging from the currently available data, *C. ucrainicum* grows in Ukraine in various ruderal habitats, but it evidently prefers shady areas under the canopy of trees in parks, also among shrubs, along roadsides and fences, etc. Usually it occurs as groups or in dense stands (Fig. E3, E4, E7, E12, E15), often together with some other species of *Chenopodium*. The co-occurring species most commonly include tetraploid *C. betaceum* Andr. (*C. strictum* sensu auct., non Roth: see Mosyakin, 2017), with which it may grow side by side (see Fig. E9), and various morphotypes of hexaploid *C. album* (co-occurring in all known localities); less commonly also diploids *C. ficifolium* and *C. suecicum* and hexaploid *C. opulifolium* Schrad. ex Koch & Ziz. However, preferred micro-habitats of the mentioned species are usually somewhat different. Preliminary results of field observations of Sergei Mosyakin also indicate that *C. ucrainicum* may probably (rarely?) form spontaneous hybrids with some other co-occurring species of *Chenopodium* (diploids and/or tetraploids?), thus probably contributing to the morphological and genetic diversity of hexaploids currently collectively known as *C. album* sensu lato. However, these observations should be critically tested using appropriate experimental and molecular methods.

Phenology: *Chenopodium ucrainicum* is a late-flowering (September to mid-October) and late-fruiting (late September to mid-November) species. In Kyiv the species was observed during several years in fruit and still with green foliage even in the beginning of November, until mid-November, when freezing temperatures (below 0°C) were already registered at night (see Fig. E11–E17). At that time the co-occurring plants of *C. betaceum*

and *C. opulifolium* in *locus classicus* of *C. ucrainicum* (see above) were already leafless and dry. The late development of *C. ucrainicum* probably contributed to its "invisibility" to researchers because in temperate regions of Europe botanists rarely collect specimens of *Chenopodium* in October and November, when most of other species of the genus are already leafless and hardly identifiable. Also, the unusually late flowering period of *C. ucrainicum* significantly reduces the possibility of gene flow and therefore hybridization with closely related diploid species, like *C. ficifolium* or *C. suecicum*, which usually flower and start to produce fruits earlier, mainly in July–August to early September. It also suggests that the new taxon is rather well isolated from its congeners and indeed represents a good species, not just one of weakly differentiated morphotypes that are so numerous in the *C. album* aggregate.

Discussion

Specimens of the new species were first collected by Sergei Mosyakin in 1989 in Hrebinky (also sometimes transliterated as Grebinky), Vasylykiv District, Kyiv Region, Ukraine (specimens in KW, all collected by S. Mosyakin: 5 August 1989, No. 092184; 18 August 1991, Nos. 008141, 008142, 008143, 008144, etc., plus numerous specimens collected during 2015–2020). The plants were initially discovered in shady places in a small park and adjacent ruderal habitats near the Kyiv–Odesa (Odessa) highway, not far from a grain elevator. It was evident to the first author already in the early 1990s that the newly found *Chenopodium* represented a species morphologically different from all other species of the genus known in Ukraine. The proximity of the elevator and the main highway suggested that the species was introduced there, and because of that early attempts at its identification were aimed at finding a morphologically best-matching taxon from other parts of the world (see below). Only special observations (morphology, ecology, phenology, etc.) and extensive serial herbarium collections made by Sergei Mosyakin mainly during 2015–2020, combined with data of chromosome counts (initially provided by colleagues from the Institute of Food Biotechnology and Genomics of the National Academy of Sciences of Ukraine, and then in more detail by the research team of Bohumil Mandák) and further karyological and molecular results obtained by Mandák and his team, convinced us that the plants observed and collected in Ukraine represent a distinct new species.

Initially the plants collected in the first known locality were suspected to represent some morphotypes of *Chenopodium missouriense* Aellen (*C. album* var. *missouriense* (Aellen) Bassett & Crompton); not the European plants usually identified (or misidentified?) as *C. missouriense* but some forms of North American plants seen by Sergei Mosyakin in MO, US, and some other North American herbaria (Mosyakin, 1996; see also comments in Clemants, Mosyakin, 2003; Mosyakin, 2012).

It should be noted that the real taxonomic identity of *C. missouriense* remains at least problematic until now. Confusingly, in the protologue (Aellen, 1928, see also Aellen, 1929, 1960–1961; Aellen, Just, 1943) the specimens of that newly described species were cited from Europe (Sweden, collected by C. Blom), but at the same time it was noted that the original description was based on North American specimens collected by B.F. Bush in the United States (Courtney, Jackson County, Missouri). Dvořák (1987: 580) concluded that original specimens of *C. missouriense* represent "a mingled material of at least two taxa"; in our opinion, that suggestion is correct. There are two lectotype designations available in literature for the name *C. missouriense*, one made by Bassett and Crompton (1982; US00513035, the image available from <http://n2t.net/ark:/65665/3b9ee86dd-02c8-44cc-926f-77b8bf3aa110>), which should be followed, and another made by Dvořák (1987) on a specimen from G.

As mentioned by Mosyakin (1996), it looks like the common "European" concept of *C. missouriense* does not match most of North American plants identifiable as that species. Because of that uncertainty Clemants and Mosyakin (2003) in their treatment of *Chenopodium* in the *Flora of North America* did not include *C. missouriense* in the identification key and the list of numbered species but instead discussed it in a note under *C. album* sensu lato, together with other problematic taxa. It is quite possible that most of the European plants (mainly hexaploids?) identified as *C. missouriense* (see Aellen, 1928, 1929, 1931; Dvořák, 1987; Dostálek, Jehlík, 2004; Grozeva, 2014, Mered'a et al., 2016, etc.) are in fact neither identical with nor directly related to native North American plants identifiable as that species. Dvořák (1987: 581) stated that the hexaploid chromosome numbers reported for *C. missouriense* in several publications should be critically revised because they most probably refer to various morphotypes of *C. album* sensu lato; he also hypothesized that the "true" North American *C. missouriense* might be related to *C. virgatum* Thunb. (that name remains unresolved

taxonomically; referable to a problematic East Asian taxon) and *C. striatiforme* Murr (a Eurasian tetraploid). However, his ideas about origins of the European plants identified (or misidentified) as *C. missouriense* have not been confirmed. Clemants and Mosyakin (2003) noted that some North American plants identifiable as *C. missouriense* have inflorescences that are somewhat reminiscent of those of the native North American A-genome diploid *C. standleyanum* Aellen. Further comments on the proper identity and typification of *C. missouriense* and some other enigmatic or taxonomically unresolved taxa described or recognized by Aellen will be provided in a separate article (now in progress).

Despite superficial similarity of some North American specimens identifiable as *C. missouriense* to our plants described here as *C. ucrainicum*, they are morphologically quite different and definitely do not belong to the same species. Also, *C. missouriense* was reported to be a hexaploid with $2n=54$ (Bassett, Crompton, 1982; Mandák et al., 2018, and references therein), Dvořák (1987) instead suggested relationships of presumably native North American plants with tetraploids (see above), while our new species is diploid.

Another hypothesis explored for establishing the taxonomic identity of Ukrainian plants occasionally collected since 1989 was their possible identification as *C. borbasii* Murr (= *C. album* subsp. *borbasii* (Murr) Soó) (see Dvořák, 1991, and references therein); and that name was tentatively accepted in *Conspectus Florae Europae Orientalis* (Mosyakin, 2012; earlier also mentioned as a possibility: Mosyakin, 1996: 43). However, comparison of our plants with actual specimens of *C. borbasii* (including syntypes) reliably identified by Aellen and Murr in G and W during the visits of the first author (S. Mosyakin) to these herbaria in 2017 and 2018, respectively, as well as our analysis of the relevant literature and digital images of herbarium specimens available online, leaved no doubt that our plants do not belong to that taxon. Also, *C. borbasii* is reported to be a hexaploid (Dvořák, 1991; Lomonosova in Marhold, 2013: 1358, E9), in contrast to our diploid plants.

In its leaf shape *C. ucrainicum* superficially resembles some morphotypes of the South American tetraploid species *C. hircinum* Schrad. (see Mosyakin, Sokolova, 2020, and references therein) and the East European–Siberian alluvial psammophytic tetraploid *C. acerifolium* Andr. (see Uotila, Lomonosova, 2016; Mosyakin, 2017, and references therein) (Fig. E14). However, the fruit/seed morphology, ploidy levels, and genome/subgenome

composition convincingly demonstrate that neither of these two taxa is conspecific with *C. ucrainicum*, and they are not even closely related.

Chenopodium ucrainicum should be also compared with *C. lobodontum* H.Scholz, a species described from the city of Berlin, Germany, and hypothesized to be of synanthropic origin, "promoted by hybrid contact of *Ch. suecicum*, *Ch. album* and *Ch. strictum*" (Scholz, 1999; see also Zerbe et al., 2003). It was also reported as a rather late-flowering and fruiting species (September–October) with the diploid chromosome number $2n=18$ (resembling in that respect, and also in morphology, *C. suecicum*), but the tetraploid number $2n=36$ was also mentioned. However, judging from its detailed original description, illustrations in the protologue, and the digital images of the holotype (available at <https://herbarium.bgbm.org/object/B100277962> and https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.b_10_0277962) and other specimens at B identified by H. Scholz, morphological characters of that species (such as its leaf shape and dark green or grayish-green leaf color, branching habit, fruit/seed morphology, etc.) do not match those of *C. ucrainicum*, and the distinctions are sufficient enough for treating these two as different taxa. In our opinion, *C. lobodontum* is either very close to or conspecific with *C. suecicum*, and the hypothesis of its origin by hybridization involving the three species mentioned by Scholz (1999) is unlikely.

We also compared our plants morphologically with available herbarium original and other reliably identified specimens (especially those identified by Murr and/or Aellen in G and W) and with both published and available online images of taxa usually considered to be synonyms, infraspecific entities or close relatives of *C. suecicum* or *C. album* (Aellen, 1960–1961; Beaugé, 1974; Uotila, Suominen, 1976; Uotila, 1978, 2001; Walter, 1995; Sukhorukov, Zhang, 2013; Sukhorukov, 2014; POWO, 2020–onward, etc.) or sometimes recognized as separate species (e.g., Murr, 1902, 1903, 1904; Dvořák, 1987, 1990, 1991, 1992, etc.), such as *C. bernburgense* Murr, *C. betulifolium* Murr, *C. haywardiae* Murr, *C. neumanii* Murr, *C. pseudopulifolium* (Scholz) Murr, *C. subopulifolium* Murr, and some other morphotypes having species-rank names. To the best of our knowledge, none of the mentioned taxa matched morphologically the species described here as *C. ucrainicum*.

Concluding remarks

Chenopodium ucrainicum can be expected to occur not only in Ukraine but also in adjacent and more distant regions of Europe and Asia, where it has not

been yet revealed and reported because of its superficial morphological similarity to other taxa (species and infraspecific entities) of the *C. album* aggregate. We hope that the morphological description and other information, and especially images on the new species provided here, will draw attention of researchers to that taxon. We would greatly appreciate any information from researchers concerning *C. ucrainicum*, especially reports of its occurrence outside the presently known areas.

Additional information on the new species, including further taxonomic and nomenclatural considerations, results of molecular, karyological, micromorphological and other studies, etc., will be published in the forthcoming article, which is now in preparation.

Acknowledgments

We are grateful to Svitlana I. Antonenko (KW – M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine) for digitizing the herbarium specimens, to Tetiana S. Dvirna and Dmytro O. Klymchuk (KW) for their assistance with photomicrographs, and to Nataila M. Shiyani (Head Curator, KW), Alisa V. Shumilova and Iryna I. Diachenko (Curatorial Assistants, KW) for providing their assistance at the KW herbarium. Sergei Mosyakin is grateful to curators and staff of many herbaria, especially G, K, MO, US, W, for facilitating his work with their collections during research visits. Sergei Mosyakin is also grateful to Yaroslav B. Blume and his team members from the Institute of Food Biotechnology and Genomics of the National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv, Ukraine) for providing early data on the diploid chromosome number of *C. ucrainicum*. We express our gratitude to members of the research team of Bohumil Mandák for providing their research results that confirmed the species status of *C. ucrainicum* and thus supported its present validation. The generous support of The Andrew W. Mellon Foundation provided in 2007–2016 for digitization of type specimens and capacity building at KW is greatly appreciated. The taxonomic and nomenclatural work of Sergei Mosyakin was in part supported by the National Academy of Sciences of Ukraine during many years (in particular, project 0117U004024); research of Bohumil Mandák was supported by the Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic (LTAUSA18004), the Czech Science Foundation (20-20286S), and is part of the long-term research development project RVO 67985939. Finally, we are extremely grateful to reviewers for their useful comments.

References

- Aellen P. 1928. Neue adventiv *Chenopodium* aus Schweden. *Botaniska Notiser (Lund)* [vol. of 1928]: 203–210.
- Aellen P. 1929. Beitrag zur Systematik der *Chenopodium*-Arten Amerikas, vorwiegend auf Grund der Sammlung des United States National Museum in Washington, D.C. II [Part 2]. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 26(7–15): 119–160. <https://doi.org/10.1002/fedr.19290260703>
- Aellen P. 1931. Die wolladventiven Chenopodien Europas. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 41: 77–104.
- Aellen P. 1960–1961. *Chenopodiaceae*. In: Hegi G. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Aufl. 2 (2nd ed.), Bd. (vol.) 3, T. (part) 2, Lief. 2–4. München: Lehmann Verlag [Reprinted in 1979: Berlin; Hamburg: Paul Parey Verlag], pp. 533–762.
- Aellen P., Just T. 1943. Key and synopsis of the American species of the genus *Chenopodium* L. *American Midland Naturalist*, 30(1): 47–76. <https://doi.org/10.2307/2421263>
- Bassett I.J., Crompton C.W. 1982. The genus *Chenopodium* in Canada. *Canadian Journal of Botany*, 60(5): 586–610. <https://doi.org/10.1139/b82-080>
- Beaugé A. 1974. *Chenopodium album* et espèces affines. *Étude historique et statistique*. Paris: Société d'Édition d'Enseignement Supérieur (SEDES), xx + 447 pp.
- Clemants S.E., Mosyakin S.L. 2003. *Chenopodium*. In: Flora of North America Editorial Committee (eds.). *Flora of North America North of Mexico*, vol. 4. New York; Oxford: Oxford University Press, pp. 275–299.
- Dostálek J., Jehlík V. 2004. *Chenopodium probstii* and *C. missouriense*: two North American plant species in the Czech Republic, Slovak Republic and neighbouring countries. *Feddes Repertorium*, 115(5–6): 483–503. <https://doi.org/10.1002/fedr.200411048>
- Dvořák F. 1987. Study of *Chenopodium acerifolium* Andr. and *Ch. missouriense* Aellen. *Feddes Repertorium*, 98(11–12): 561–582. <https://doi.org/10.1002/fedr.19870981105>
- Dvořák F. 1990. Study of *Chenopodium interjectum* J. Murr, *Ch. mixtifolium* J. Murr and *Ch. laciniatum* J. Murr. *Feddes Repertorium*, 101(7–8): 347–371. <https://doi.org/10.1002/fedr.19901010706>
- Dvořák F. 1991. Study on *Chenopodium borbassii* J. Murr. *Feddes Repertorium*, 102(5–6): 351–373. <https://doi.org/10.1002/fedr.19911020506>
- Dvořák F. 1992. Study on *Chenopodium subopulifolium* J. Murr emend D. *Feddes Repertorium*, 103(1–2): 49–69. <https://doi.org/10.1002/fedr.19921030109>
- Fuentes-Bazan S., Uotila P., Borsch T. 2012. A novel phylogeny-based generic classification for *Chenopodium* sensu lato, and a tribal rearrangement of *Chenopodioideae* (*Chenopodiaceae*). *Willdenowia* 42: 5–24. <https://doi.org/10.3372/wi.42.42101>
- Grozeva N. 2014. A comparative morphological characteristics of *Chenopodium album* L., *C. missouriense* Aellen and *C. probstii* Aellen. *Turkish Journal of Agricultural and Natural Sciences*, 2 (Special Issue): 1949–1954. Available at: <https://dergipark.org.tr/tr/download/article-file/142366>
- JSTOR Global Plants. 2020–onward. Available at: <https://plants.jstor.org> (Accessed constantly during the preparation of the manuscript, last accessed during the final revision 25 August 2020).
- Krak K., Vít P., Belyayev A., Douda J., Hreusová L., Mandák B. 2016. Allopolyploid origin of *Chenopodium album* s. str. (*Chenopodiaceae*): A molecular and cytogenetic insight. *PLoS ONE*, 11(8): e0161063. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161063>
- Mandák B., Trávníček P., Paštová L., Kořínková D. 2012. Is hybridization involved in the evolution of the *Chenopodium album* aggregate? An analysis based on chromosome counts and genome size estimation. *Flora*, 207: 530–540. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.03.010>
- Mandák B., Krak K., Vít P., Lomonosova M.N., Belyayev A., Habibi F., Wang L., Douda J., Štorchová H. 2018. Hybridization and polyploidization within the *Chenopodium album* aggregate analysed by means of cytological and molecular markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 129: 189–201. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.08.016>
- Marhold K. (ed.) 2013. IAPT/IOPB chromosome data 16. *Taxon*, 62(6): 1356–1361, E1–E16. <http://dx.doi.org/10.12705/626.41>
- Mereďa P. jun., Schwarzová T., Zaliberová M. 2016. *Chenopodium*. In: Goliašová K., Michalková E. (eds.). *Flóra Slovenska*, vol. 6(4). Bratislava: VEDA, vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, pp. 265–305.
- Mosyakin S.L. 1996. *Chenopodium*. In: Tzvelev N.N. (ed.). *Flora Europae Orientalis*, vol. 9. St. Petersburg: Mir i Sem'ya-95, pp. 27–44. [Мосякин С.Л. 1996. *Chenopodium*. В кн.: *Флора Восточной Европы*, т. 9. Ред. Н.Н. Цвелев. Санкт-Петербург: Мир и Семья-95, с. 27–44].
- Mosyakin S.L. 2012. *Chenopodium*. In: Tzvelev N.N., Geltman D.V. (eds.). *Conspectus Florae Europae Orientalis*, vol. 1. KMK Scientific Press, St. Petersburg; Moscow, pp. 280–286. [Мосякин С.Л. 2012. *Chenopodium*. В кн.: *Конспект флоры Восточной Европы*, т. 1. Ред. Н.Н. Цвелев, Д.В. Гельтман. Санкт-Петербург; Москва: Товарищество научных изданий КМК, с. 280–286].
- Mosyakin S.L. 2017. Notes on taxonomy and nomenclature of *Chenopodium acerifolium* and *C. betaceum* (*C. strictum* auct.) (*Chenopodiaceae*). *Phytotaxa*, 324(2): 139–154. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.324.2.3>
- Mosyakin S.L., Sokolova I.V. 2020. Lectotypification of the name *Chenopodium hircinum*, a wild relative of the pseudocereal crop species *C. quinoa* (*Chenopodiaceae*). *Phytotaxa*, 432: 190–198. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.432.2.8>
- Murr J. 1902. *Chenopodium*-Beiträge. *Magyar Botanikai Lapok*, 1: 337–344; 359–369.
- Murr J. 1903. *Chenopodium*-Beiträge (Continuatio et finis). *Magyar Botanikai Lapok*, 2: 4–11.

- Murr J. 1904. Versuch einer natürlichen Gliederung der mitteleuropäischen Formen des *Chenopodium album* L. In: Urban I., Graebner P. (eds.). *Festschrift zur Feier des siebenzigsten Geburtstages des Herrn Professor Dr. Paul Ascherson (4. Juni 1904) verfasst von Freunden und Schülern*. Leipzig: Verlag von Gebrüder Borntraeger, pp. 216–230.
- POWO. 2020–onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org> (Accessed 18 July 2020).
- Scholz H. 1999. 50 Jahre *Chenopodium lobodontum* spec. nova in Berlin. *Verhandlungen des Botanischen Vereins von Berlin und Brandenburg*, 132: 5–17.
- Sukhorukov A.P. 2014. *The carpology of the family Chenopodiaceae in relations to problems of phylogeny, systematics and diagnostics of its representatives*. Tula: Grif i K, 400 pp. [Сухоруков А.П. 2014. Карпология семейства Ченоподiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. Тула: Гриф и К., 400 с.]
- Sukhorukov A.P., Zhang M. 2013. Fruit and seed anatomy of *Chenopodium* and related genera (Chenopodioideae, Chenopodiaceae/Amaranthaceae): Implications for evolution and taxonomy. *PLoS ONE*, 8(4): e61906 (18 pp.) <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061906>
- Thiers B. 2008–onward. *Index Herbariorum. A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 18 July 2020).
- Turland N.J., Wiersma J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017* [Regnum Vegetabile, vol. 159]. Glashütten: Koeltz Botanical Books, xxxviii + 254 pp. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Uotila P. 1978. Variation, distribution and taxonomy of *Chenopodium suecicum* and *C. album* in N. Europe. *Acta Botanica Fennica* 108: 1–35.
- Uotila P. 2001. *Chenopodium*. In: Jonsell B. (ed.). *Flora Nordica*, vol. 2. Stockholm: Bergius Foundation, Royal Swedish Academy of Sciences, pp. 4–31.
- Uotila P., Lomonosova M.N. 2016. Taxonomic circumscription and synonymy of *Chenopodium karoii* and *C. acerifolium* (Chenopodiaceae). *Annales Botanici Fennici*, 53(3–4): 223–237. <https://doi.org/10.5735/085.053.0411>
- Uotila P., Suominen J. 1976. The *Chenopodium* species in Finland, their occurrence and means of immigration. *Annales Botanici Fennici* 13(1): 1–25.
- Walsh B.M., Adhikary D., Maughan P.J., Emshwiller E., Jellen E.N. 2015. *Chenopodium* polyploidy inferences from *Salt Overly Sensitive 1 (SOS1)* data. *American Journal of Botany*, 102(4): 533–543. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400344>
- Walter J. 1995. Zwei bisher in Österreich wenig bekannte Chenopodien: *Ch. suecicum* und *Ch. album* subsp. *pedunculare*. *Flora Austriae Novitates*, 2: 28–53. Available at: https://www.zobodat.at/pdf/F1-Austr-Novit_2_0028-0053.pdf
- Zerbe S., Maurer U., Schmitz S., Sukopp H. 2003. Biodiversity in Berlin and its potential for nature conservation. *Landscape and Urban Planning*, 62: 139–148. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00145-7](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00145-7)

Recommended for publication by M.M. Fedoronchuk

Types and other historical specimens of Allan and Richard Cunningham's taxa of *Epilobium* and *Fuchsia* (*Onagraceae*) from New Zealand in the Turczaninow Herbarium at the National Herbarium of Ukraine (KW)

Sergei L. MOSYAKIN¹, Peter J. de LANGE², Svitlana I. ANTONENKO¹, Natalia B. KLIMOVYCH¹

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine

2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

s_mosyakin@hotmail.com

²Environment and Animal Sciences, Unitec Institute of Technology

Private Bag 92025, Victoria Street West, Auckland 1142, New Zealand

pdelange@unitec.ac.nz

Mosyakin S.L., de Lange P.J., Antonenko S.I., Klimovych N.B. 2020. Types and other historical specimens of Allan and Richard Cunningham's taxa of *Epilobium* and *Fuchsia* (*Onagraceae*) from New Zealand in the Turczaninow Herbarium at the National Herbarium of Ukraine (KW). *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 249–269.

Abstract. Thirteen historical specimens (including original material, mainly syntypes and isolectotypes) of Allan and Richard Cunningham's taxa of *Epilobium* and *Fuchsia* (*Onagraceae*) from New Zealand recently discovered in the Turczaninow Herbarium (KW-TURCZ) at the National Herbarium of Ukraine (KW) are discussed in comparison with digital images of and data on other relevant specimens from several other herbaria, such as K, BM, WELT, etc. These specimens, collected in New Zealand by Allan Cunningham in 1826 and 1838 and by Richard Cunningham in 1833–1834, represent the following taxa (as outlined by A. Cunningham): *Epilobium alsinoides*, *E. atriplicifolium*, *E. confertum*, *E. hirtigerum*, *E. nerterioides*, *E. nummulariifolium*, *E. pedunculare*, *E. thymifolium*, *E. virgatum* (A.Cunn., non Lam.), and *Fuchsia procumbens*. It is demonstrated that type designations for some names in *Epilobium* mentioned above remain problematic; some names appear to be not yet typified effectively. These problems are caused by several factors, such as misplaced original labels or specimens, errors or misinterpretations in curatorial or copied labels, a complicated numbering system applied by A. Cunningham, etc. Critical re-assessment of all available original and other associated specimens of the mentioned names in *Epilobium*, especially those in K, is needed. Before such re-assessment, we refrain from any nomenclatural actions affecting type designations. The recent discovery in KW-TURCZ of important historical specimens (not only *Onagraceae* but also many other plant families) collected in New Zealand in the first half of the 19th century by Allan Cunningham, Richard Cunningham, J. Everard Home and some other early explorers is not only interesting from a historical viewpoint but also important for taxonomy, especially for proper application of names validated by A. Cunningham.

Keywords: *Epilobium*, *Fuchsia*, herbarium, New Zealand, nomenclature, *Onagraceae*, taxonomy, type specimens

Submitted 04 March 2020. Published 31 August 2020

Мосякін С.Л.¹, де Ланге П.Дж.², Антоненко С.І.¹, Клімович Н.Б.¹ 2020. Типові та інші історичні зразки таксонів *Epilobium* та *Fuchsia* (*Onagraceae*), описаних Алланом та Ричардом Каннінгемами з Нової Зеландії, у гербарії М.С. Турчанінова, Національний гербарій України (KW). *Український ботанічний журнал*, 77(4): 249–269.

¹Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

²Технологічний інститут УніТек

П/скр. 92025, вул. Вікторії (Захід), Окленд 1142, Нова Зеландія

Реферат. Тринадцять історичних зразків (включно з оригінальним матеріалом, переважно синтипи та ізолектотипи) таксонів *Epilobium* та *Fuchsia* (*Onagraceae*), описаних з Нової Зеландії Алланом та Ричардом Каннінгемами, були нещодавно виявлені серед матеріалів гербарію М.С. Турчанінова (KW-TURCZ) у Національному гербарії України (KW); вони обговорюються у порівнянні з цифровими зображеннями та даними про інші відповідні зразки з кількох інших гербаріїв, зокрема К, BM, WELT та ін. Ці зразки, що були зібрані в Новій Зеландії Алланом Каннінгемом у 1826 та 1838 рр. та Ричардом Каннінгемом у 1833–1834 рр., репрезентують такі таксони (в оригінальному розумінні А. Каннінгема): *Epilobium alsinoides*, *E. atriplicifolium*, *E. confertum*, *E. hirtigerum*, *E. nerterioides*, *E. nummulariifolium*, *E. pedunculare*, *E. thymifolium*, *E. virgatum* (A.Cunn., non Lam.)

© 2020 S.L. Mosyakin, P.J. de Lange, S.I. Antonenko, N.B. Klimovych. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

та *Fuchsia procumbens*. Показано, що позначення типів для деяких з цих назв у роді *Epilobium* лишаються проблематичними; декілька назв, очевидно, ще не були належним чином типіфіковані. Ці проблеми були викликані декількома факторами, зокрема, переплутаними оригінальними етикетками чи зразками, помилками в кураторських чи скопійованих етикетках, складною системою нумерації, застосованою А. Каннінґемом тощо. Потрібен критичний перегляд усіх наявних оригінальних та інших пов'язаних з ними зразків, що стосуються згаданих назв *Epilobium*, особливо тих, що знаходяться в гербарії К. Допоки такий перегляд не здійснено, ми утримуємось від будь-яких номенклатурних дій, що впливатимуть на позначення типу. Недавнє виявлення у KW-TURCZ важливих історичних зразків (не лише з родини *Onagraceae*, але й з багатьох інших родин), зібраних у Новій Зеландії у першій половині XIX століття Алланом Каннінґемом, Річардом Каннінґемом, Дж. Еверардом Хоумом та деякими іншими ранніми дослідниками, є не лише цікавим з історичної точки зору, але й важливим для систематики, особливо для правильного застосування назв, встановлених А. Каннінґемом.

Ключові слова: *Epilobium*, *Fuchsia*, *Onagraceae*, гербарій, Нова Зеландія, номенклатура, систематика, типові зразки

This article is dedicated to Peter H. Raven (President Emeritus, Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, USA; Member of the National Academy of Sciences of the USA, Foreign Member of the National Academy of Sciences of Ukraine, etc.) in recognition of his fundamental contributions to the taxonomy and biogeography of *Onagraceae*, especially Australasian taxa of *Epilobium*

Introduction

Allan Cunningham (1791–1839) was one of the most prominent figures in Australasian botany of the first half of the 19th century (Heward, 1842a, 1842b; McMinn, 1970; Orchard, 2014; Heenan et al., 2017, etc.). His main botanical activities were focused geographically on Australia and New Zealand, but he also collected plants in Brazil (1814–1816), Timor (1825; see Orchard, Orchard, 2013), and Mauritius (1821). Allan Cunningham visited the northern North Island of New Zealand in 1826 and 1838, basing himself in the Bay of Islands from where he collected numerous plant specimens. His brother Richard Cunningham (1793–1835) also visited New Zealand and collected plants in 1833–1834 from a much wider area of the Northland Peninsula than his brother was able to achieve (Hooker, Cunningham, 1837; McMinn, 1970, etc.). Herbarium specimens of Allan and Richard Cunningham are known to be deposited in several herbaria. The main sets of their plants are reported to be in K, BM, and OXF, while smaller collections are known in CGE, E, G, NSW, PDD, W, WELT, etc. (Staffeu, Cowan, 1976; Mabberley, 1978; Orchard, 2014, etc.; herbarium acronyms are given according to Thiers, 2008–onward).

Orchard (2014), who traced the distribution of Cunningham's specimens to various herbaria of the world, did not mention that the National Herbarium of Ukraine (KW; also known as the herbarium of the M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv) also holds important collections of the Cunningham brothers. Notably the KW herbarium is also not mentioned in other publications and online resources listing herbaria in which Cunningham's collections are known to be kept (e.g., Staffeu, Cowan, 1976; Thiers, 2008–onward, etc.).

The KW herbarium houses, as a separately kept collection, the Turczaninow historical herbarium. It is a large, rich and globally important collection of the 19th century, originally accumulated by Nikolai S. Turczaninow (1796–1863) and containing at least 150 000 specimens, or probably more accurately estimated at 170 000 (or even more?) specimens because often several specimens are placed on one sheet or in one folder. For information about Turczaninow and his herbarium, see Lipschitz (1964), Staffeu (1969), Myakushko (1976), Myakushko et al. (1979), Staffeu, Cowan (1986), Marchant (1990), Kamelin, Sytin (1997), Krytska, Mosyakin (2002), Shiyan (2011), Diachenko et al. (2015), Mosyakin et al., (2018, 2019), Mosyakin, de Lange (2019, 2020), and references therein.

Our preliminary inventory of selected taxa [for example, *Veronica* L. sensu lato (see Albach et al., 2018), some *Geraniaceae* (Mosyakin, de Lange, 2019), etc.] in the Turczaninow herbarium at KW demonstrated that it contains numerous specimens from New Zealand collected in the first half of the 19th century, in particular, those of Allan Cunningham, Richard Cunningham (see biographic references above), and J. Everard Home (see Godley, 2010; Gardner, 2020; Mosyakin, de Lange, 2020), including many type specimens. Most probably these Cunningham's historical specimens from New Zealand were received by Turczaninow from the Royal Botanical Gardens Kew (K) through J.D. Hooker, together with other specimens from Australasia and some other parts of the world. It is documented that Turczaninow exchanged letters and specimens with Hooker (Kamelin, Sytin, 1997; Shiyan, 2011; Mosyakin et al., 2018; Mosyakin, de Lange, 2019, 2020, etc.). Further studies are needed to make an inventory of the

New Zealand historical collections at KW, which will definitely result in identification of many other original specimens not yet known to the international botanical community (see Mosyakin, de Lange, 2020).

Here we provide the list of original and some other historical specimens of Cunningham's taxa of *Epilobium* L. and *Fuchsia* L. (*Onagraceae*) from New Zealand recently revealed in the Turczaninow historical herbarium at the National Herbarium of Ukraine (KW), with miscellaneous nomenclatural and taxonomic comments. In this publication we refrain from any nomenclatural actions (such as second-step lectotypifications or other corrected type designations) because we think that any changes to the nomenclatural *status quo* regarding the types of New Zealand names in *Epilobium* should be introduced (if indeed deemed necessary) only after a thorough additional examination of all relevant specimens available at K, BM, WELT, and other herbaria holding specimens collected in New Zealand by Allan Cunningham and Richard Cunningham.

Authorship of some names in *Onagraceae* validated by Allan Cunningham (1839)

Most of the taxa of *Onagraceae* validated by Allan Cunningham (1839) in the eleventh part of his *Precursor...* are cited with the authorship "A.Cunn." (see Schönberger et al., 2018, 2019; IPNI, 2020–onward; POWO, 2020–onward, etc.), with the exception of the name *E. nummulariifolium* (cited as authored by "R.Cunn. ex A.Cunn."), *Fuchsia procumbens* (cited with "R.Cunn."), and two species names (*E. pallidiflorum* Sol. ex A.Cunn. and *E. pendulum* Sol. ex A.Cunn.) based on manuscripts of Solander and properly cited with the authorship "Sol. ex A.Cunn.". However, in the protologue Allan Cunningham, by adding the note "(R.C. Mss.)", clearly attributed the authorship of names and descriptions of three species of *Onagraceae* to his brother, Richard Cunningham. Following Art. 46.2 and 46.3 of the ICN (Turland et al., 2018), the names *Epilobium nummulariifolium*, *E. thymifolium*, and *Fuchsia procumbens* should be cited with the following authorship: "R.Cunn." (as the author of the names and descriptions published by A. Cunningham; see Art. 46.3 of the ICN) or "R.Cunn. in A.Cunn." (if it is considered useful to emphasize that the names have been validated in the publication authored by A. Cunningham or if a bibliographic reference is cited, see Art. 46.2 Note 2 of the ICN).

Numbers associated with Allan Cunningham's specimens: an explanation

When citing types and other specimens of Allan Cunningham, many authors (for *Epilobium*, mainly Raven and Raven, 1976) often provided numbers after the collector names, which can be interpreted as collection numbers. However, that is not the case. The problem with the Cunningham specimen numbers and his rather confusing numbering system was specially discussed by Orchard (2014: 44–45). Here we provide his most important conclusions: "Most authors have treated these shipping numbers as equivalent to collection numbers... <...> However, a label of the kind 'Cunningham 47', as appears on many herbarium sheets, is not particularly informative. Particularly for low numbers, the same number will exist for multiple collections. <...> Cunningham did not place any enduring value on these shipping numbers, although he retained them in his own herbarium as an *aide memoire* of what he had sent to Aiton and Banks. Later in life, when despatching [sic] replicates to friends and colleagues, he renumbered specimens in each despatch. Other numbers became attached to Cunningham specimens subsequently. Herbarium specimens were 'collectables' in 19th century polite society, and were traded among dilettantes. When these private collections were later given to institutions, or sold, the private numbers went with them, and are often confused with Cunningham's shipping numbers. Other specimens may now be found with two numbers, the original shipping number, and Cunningham's secondary shipping number".

Thus, the shipping numbers or other kinds of numbers associated with Cunningham's specimens should not be treated as the unique collection numbers or unique identifiers of specimens or gatherings. The numbers listed by Raven and Raven (1976) and some other authors for types of names in *Epilobium* are mainly the original **species** numbers used by Cunningham (1839) continuously in all parts of his *Precursor...* published in 1837–1840 (see the combined facsimile edition: Cunningham, 2017).

***Epilobium* in New Zealand: a brief overview**

The genus *Epilobium*, containing ca. 200 species, is nearly cosmopolitan in its distribution (see Raven, 1967b; Raven, 1968; Raven, Raven, 1976; Chen et al., 1992; Wagner et al., 2007, etc.). It is also well represented in Australasia (Raven, 1967a; Raven, Engelhorn, 1971;

Raven, Raven, 1976; Thompson, 1990; Du Puy, Orchard, 1993), including New Zealand (Cheeseman, 1906; Allan, 1961; Raven, 1972, 1973; Hair, 1977; Webb et al., 1988; de Lange et al., 2006; de Lange, Rolfe, 2010; Schönberger et al., 2018, 2019, etc.). In particular, Allan (1961) accepted 50 species for New Zealand, while Raven and Raven (1976) recognised there 37 native and 5 naturalized species. Webb et al. (1988) mainly relied on the treatment by Raven and Raven (1976). Some name changes have been introduced later, and an additional taxon has been described (see Connor, Edgar, 1987; Heenan, 1996). However, the comprehensive treatment by Raven and Raven (1976) remains the main foundation for the current views on taxonomy of *Epilobium* in New Zealand. The latest checklists of New Zealand plants list 43 recognized species of *Epilobium*, of which 38 are native (Schönberger et al., 2018, 2019).

Representatives of *Onagraceae* in general and *Epilobium* in particular are considered among taxa of angiosperms most interesting for studies of various aspects of plant evolution and biogeography (Raven, 1972, 1973, 1976; Seavey, Raven, 1977b; Connor, 1985; Raven, 1988; Hoch et al., 1993; Martin, 2003; Katinas et al., 2004; Wagner et al., 2007; Kumar et al., 2018, etc.). Quite naturally, taxa of *Onagraceae* inhabiting rather isolated islands of New Zealand provide intriguing cases of diversification in isolation, following long-distance dispersal events. Correct taxonomic and phylogenetic interpretations of morphological and geographical patterns observed in that group are crucial for reconstructing its patterns of evolution and historical biogeography. And, since the application of plant names is achieved by their nomenclatural types (Principle II and Art. 7.1 of the ICN: Turland et al., 2018), reliable taxonomy is impossible without linking the names to their types through proper typification.

The first fossil records of *Epilobium* pollen in New Zealand are probably dated by the (late?) Oligocene (Daghlian et al., 1984; Martin, 2003) though Mildenhall (1980) records the definite presence of *Epilobium* pollen from the Pliocene and that of *Fuchsia* from the upper Oligocene. The migration routes of *Epilobium* to New Zealand and biogeographic affinities of native New Zealand taxa of the genus remain debatable, with possibilities of both Eurasian relationships (Raven, 1988) and, for some taxa, hypothetic migrations from/to South America, either due to long-distance dispersal events or via the ancient Antarctic route. However, available evidence (taxonomy, karyology, etc.) overwhelmingly indicates that ancestors of Australasian taxa of *Epilobium* most

probably migrated to Australia from Eurasia, and thus most of New Zealand species had their direct ancestors in Australia (Raven, 1972, 1973; Raven, Raven, 1976; West, Raven, 1976; Hair et al., 1977; Seavey, Raven, 1977b). It is noteworthy that Seavey and Raven (1977a) demonstrated that South American taxa of *Epilobium* have been derived from at least two separate introductions from North America and two from Australasia (Australia or/and New Zealand?). Unfortunately, molecular phylogenetic data on *Epilobium*, and on its Australasian taxa in particular, remain rather limited (see Baum et al., 1994; Levin et al., 2004; Lorimer, 2007, and references therein). Further details of the complicated evolution of *Epilobium* in time and space will become available after additional studies.

Several species of *Epilobium* native to New Zealand are known as introduced and naturalized in Europe, especially the British Isles and some continental European areas (Davey, 1953, 1961; Holub, 1978; Jørgensen, 1992; Stace, 2010; Pyšek et al., 2012; Kaplan et al., 2018, etc.). The taxonomic identity of several alien taxa in Europe was rather confusing in the past; some of them were known under misapplied names. Their hybrids with other species were reported as well (Kitchener, McKean, 1998; Stace, 2010), which further complicated their identification. In the recent edition of the *New Flora of the British Isles*, Stace (2010: 361) reports for the British Isles the following introduced New Zealand species: *E. brunnescens* (Cockayne) P.H.Raven & Engelhorn (*E. pedunculare* auct. non A.Cunn., *E. nerterioides* auct. non A.Cunn.), *E. pedunculare* A.Cunn. (*E. linnaeoides* Hook.f.), *E. komarovianum* H.Lév. (*E. inornatum* Melville), and several named hybrids. The latest records from Europe include *E. nummulariifolium* first reported from Italy (de Lange in Rosati et al., 2020) and *E. melanocaulon* Hook. found at the Ziller River, Mayrhofen, Austria (de Lange, unpubl. data, *P.J. de Lange OST1*, AK342661). Thus, proper typification of names will ensure the proper taxonomy and nomenclature not only for species of *Epilobium* native in New Zealand but also for introduced and potentially invasive plants occurring beyond their native ranges.

KW specimens of taxa of *Epilobium* validated by Allan Cunningham

All taxon entries below are structured as follows: (1) taxon name and standard bibliographic citation; (2) original material according to the protologue; (3) type (according to typifying authors); (4) KW specimen(s): label and

barcode; (5) current taxonomic status (accepted or not accepted), with references, and (6) notes (if needed). In label data, line breaks are indicated by the vertical bar | (also known as "pipe").

Epilobium alsinoides A.Cunn., Ann. Nat. Hist. 3(14): 32. 1839.

Original material (according to the protologue):

"New Zealand (Northern Island). Between the Waimate and Keri-Keri Mission Stations, bay of Islands. – 1833, R. Cunningham".

Type (*vide* Raven, Raven, 1976: 186): "Between the Waimate and Kerikeri Mission Stations, Bay of Islands, North Auckland, New Zealand, 1833, Richard Cunningham 540 (K. Isotype, WELT)". This appears to be a direct interpretation of Allan (1961: 266) who cited the type of the name thus: "Between the Waimate and Kerikeri Mission Stations, Bay of Islands. Type: K, R. Cunningham, 1833".

KW specimen: "*Epilobium alsinoides* | C. | In the Country between | Waimaté & Keri-Keri | N. Zealand. | 1833 RC.", KW001003054. Figure 1 (upper specimen). Syntype (or isolectotype?).

Current taxonomic status: accepted species (Schönberger et al., 2018; POWO, 2020–onward). Raven and Raven (1976; see also Raven, Engelhorn, 1971) considered this taxon in a broad sense, including *E. alsinoides* subsp. *atriplicifolium* (A.Cunn.) P.H.Raven & Engelhorn (see below) and subsp. *tenuipes* (Hook.f.) P.H.Raven & Engelhorn. This broad concept, although accepted in the latest versions of the checklist of New Zealand plants (Schönberger et al., 2018, 2019), is not universally followed in New Zealand; e.g., the New Zealand Plant Conservation Network (www.nzpcn.org.nz, accessed 2 March 2020) accepts all these subspecies at the species rank.

Notes: We were unable to find any unquestionable original specimens of *E. alsinoides* in the online databases of the JSTOR Global Plants and the Royal Botanic Gardens, Kew. The two sheets at K, K000742561 and K000742562, containing plants currently identified as *E. alsinoides* subsp. *alsinoides*, are in fact considered to be original specimens of *E. thymifolium*. Both these specimens have the labels indicating their locality as "About the Waimaté Station | among ferns", and both are dated by 1834, not 1833 (see discussion below under *E. thymifolium*). Thus, judging from available data, these two specimens from K cannot be regarded as unquestionably belonging to original material of *E. alsinoides*.

Raven and Raven (1976) mentioned a specimen from WELT as an isotype (isolectotype?) of *E. alsinoides*. We were able to find online data for a specimen with the WELT Registration Number SP079421 identified as *E. alsinoides*, with its type status indicated as "uncertain" (data available from <https://collections.tepapa.govt.nz/object/719249>; no image was available when the online resource was accessed on 14 February and 2 March 2020). Judging from online data, this specimen was collected by Richard Cunningham in 1834 (January?), and its location was indicated as "New Zealand", with additional information in square brackets, which was most probably partly derived from the protologue: "[New Zealand, North of North Island, probably Bay of Islands, Hokianga or Whangaroa Harbour area]". Judging from the available data, this specimen does not belong to syntypes of *E. alsinoides* but may be part of original material (as defined in Art 9.4 of the ICN: Turland et al., 2018).

In order to solve the problem of the proper typification of the name *E. alsinoides*, additional searches for any physical original specimen(s) not yet available online should be performed, first of all at K and WELT. If no unquestionable original specimens corresponding to the protologue (syntypes) are available in K, the KW specimen KW001003054 will be eligible for lectotype designation because it perfectly matches the protologue and is thus a syntype. It should be noted that, according to Art. 9.12 of the ICN (Turland et al., 2018), in lectotype designation a syntype must be preferred over paratypes (if such exist) and/or the uncited specimens and cited and uncited illustrations that comprise the remaining original material (if such exist).

Epilobium atriplicifolium A.Cunn., Ann. Nat. Hist. 3(14): 32. 1839. = *Epilobium alsinoides* A.Cunn. subsp. *atriplicifolium* (A.Cunn.) P.H.Raven & Engelhorn, New Zealand J. Bot. 9(2): 348. 1971.

Original material (according to the protologue):

"New Zealand (Northern Island). Damp woods, near the great falls of the Keri Keri river, bay of Islands. – 1833, R. Cunningham".

Type (*vide* Raven, Raven 1976: 190): "Damp woods near Kerikeri Falls, North Auckland, New Zealand, 1833, Allan Cunningham 542 (K)". Allan (1961: 266) included the name *E. atriplicifolium* in *E. alsinoides* sensu lato, with a question mark. Lectotype: K000742563 (image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000742563> and <http://specimens.kew.org/herbarium/K000742563>).

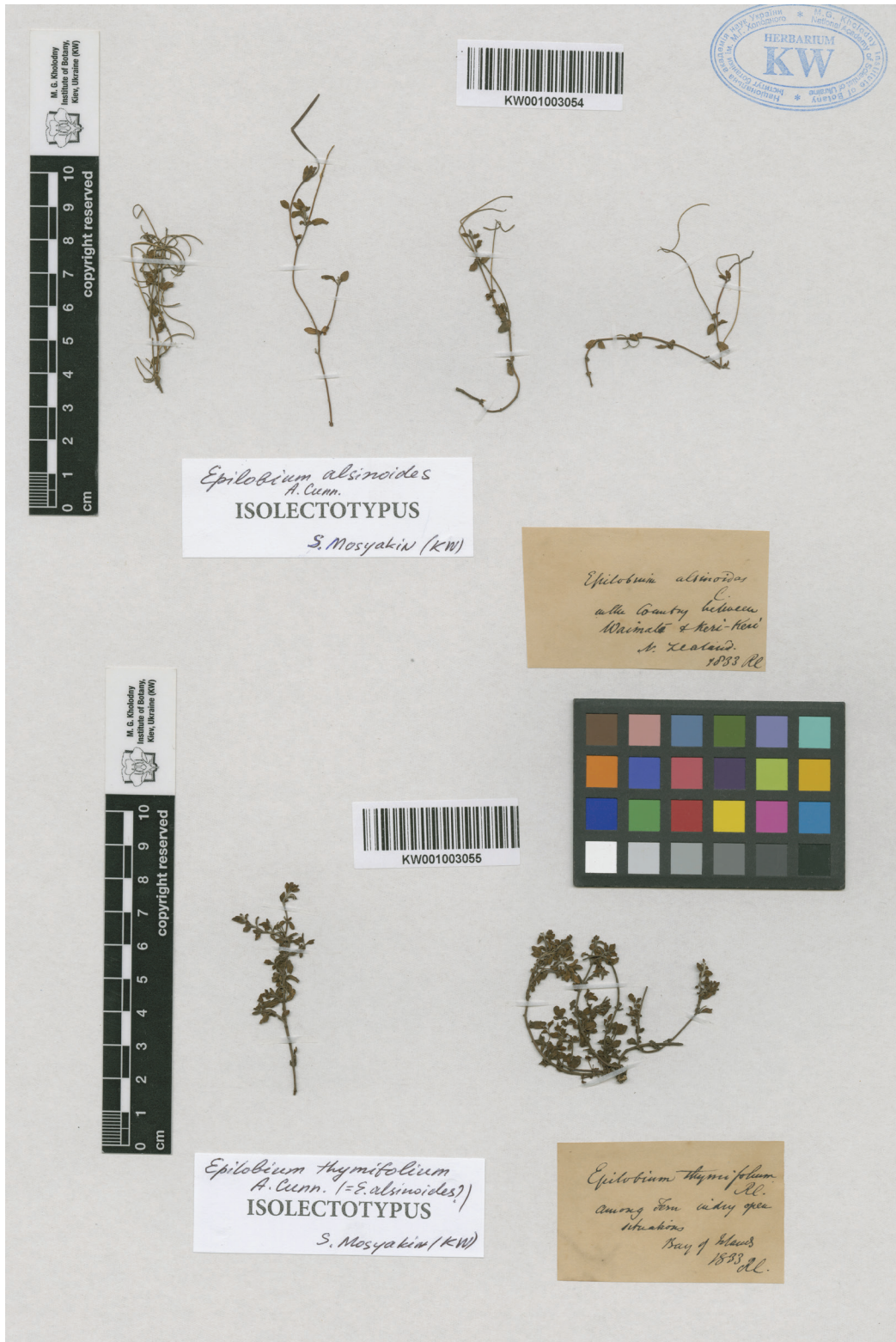


Figure 1. *Epilobium alsinoides* A.Cunn., KW001003054 (upper specimen) and *E. thymifolium* R.Cunn. in A.Cunn., KW001003055 (lower specimen)

KW specimen: "*Epilobium atriplicifolium* | C. | Woods near the great | falls of the Keri-Keri R. | Bay of Islands. | 1833 RC.", KW001003057. Figure 2 (lower specimen). Isolectotype.

Current taxonomic status: Raven and Engelhorn (1971; see also Raven, Raven, 1976) considered this taxon as a subspecies of *E. alsinoides*. This concept is accepted by Schönberger et al. (2018, 2019) and in POWO (2020–onward), but not by the New Zealand Plant Conservation Network (www.nzpcn.org.nz, accessed 2 March 2020).

Notes: There is only one known original specimen at K (K000742563) which is annotated as *E. atriplicifolium* and labeled as the "holotype", with the following locality information on the label: "Towards the Great falls Keri Keri". We accept that specimen as the lectotype designated by Raven and Raven (1976: 190), despite some difference in label data. The original specimen at KW (KW001003057) is thus accepted as an isolectotype; however, it should be noted that the label of the KW specimen is a better match to the protologue data.

Epilobium confertum A.Cunn., Ann. Nat. Hist. 3(14): 34. 1839.

Original material (according to the protologue): "New Zealand (Northern Island). Among grass on river banks, Whangaroa. – 1826, A. Cunningham".

Type (*vide* Raven, Raven, 1976: 120): "Among grass on river banks, Whangaroa, North Auckland, New Zealand, 1826, *Allan Cunningham 549* (K. Isotypes, JE, WELT)". Allan (1961: 278) did not indicate any type material but merely stated that Hooker (1852) included *E. confertum* in a broad concept of *E. junceum* Sol.

KW specimen: "*Epilobium confertum* | C | Among grass on | river's banks | Whangaroa | N. Zealand | 1826 AC.", KW001003058. Figure 3. Syntype (or isolectotype?).

Current taxonomic status: not accepted; considered a synonym of *E. billardioreanum* DC. subsp. *cinereum* (A.Rich.) P.H.Raven & Engelhorn (1971: 349; also Raven, Raven, 1976; Schönberger et al., 2018, 2019; POWO, 2020–onward).

Note: We were unable to find online data on and images of any original specimen(s) of *E. confertum* in the JSTOR Global Plants (<https://plants.jstor.org>) and the Kew Herbarium Catalogue (<http://apps.kew.org/herbcat/gotoHomePage.do>). A search in K for any extant original specimen(s) of *E. confertum* should be attempted. If there is/are no such specimen(s) present at K (lost or destroyed?), the KW specimen (and other original specimens in JE and WELT reported by Raven and Raven

in 1976?) will be available for lectotype designation to replace the presumably lost or destroyed lectotype from K designated earlier by Raven and Raven (1976).

Epilobium hirtigerum A.Cunn., Ann. Nat. Hist. 3(14): 33. 1839.

Original material (according to the protologue): "New Zealand (Northern Island). Skirts of forests round Whangaroa Harbour. – 1833, R. Cunningham".

Type: Allan (1961: 279) stated the following: "Type locality: Skirts of forests round W[h]angaroa Harbour. Type: R. Cunningham 1833". Raven and Raven (1976) refined that typification statement: "Skirts of forest on west side of Whangaroa Harbour, North Auckland, New Zealand, 1833, *Richard Cunningham 546* (K. Isotype, WELT)". In the *Flora of Australia* series the supposed type of *E. hirtigerum* (Thompson, 1990) was cited as the "holotype" deposited in K, *verbatim* following Raven and Raven (1976).

KW specimen: "*Epilob^m hirtigerum* | C. | Margins of woods. | Whangaroa | N. Zealand. | 1834 RC.", KW001003059. Figure 4. Probable isolectotype? See the note below.

Current taxonomic status: accepted species (Raven, Raven, 1976; Schönberger et al., 2018, 2019; POWO, 2020–onward).

Notes: The K specimen currently available from online resources of JSTOR Global Plants and the Kew Herbarium, which we consider at present to be the standing lectotype (K000742597, image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000742597> and <http://specimens.kew.org/herbarium/K000742597>), has five labels and notes. One label indicates that it is *E. cinereum* A.Rich. and lists the number 544 corresponding to the number of that species in the *Precursor...* (Cunningham, 1839). However, R. Melville in 1959 added the following note (now mounted on the sheet in the bottom left corner): "The wording on Richard Cunningham's field label refers to A. Cunn. no. 546 in Ann. Nat. Hist 3, 33 (1839). The No. 544 label is therefore misplaced as this is part of the type material of *Epilobium hirtigerum* A. Cunn. l.c.". We were unable to find a matching specimen in the online database of WELT (<https://collections.tepapa.govt.nz>).

Moreover, there is definitely some confusion with the dates. The specimens K000742597 and KW001003059 bear the collection year 1834 (not 1833 cited in the protologue!). Thus, these K and KW specimens cannot be formally considered as syntypes, unless their labels were erroneously dated, or unless there was an error or typo in the protologue. However, they are most probably



Figure 2. *Epilobium nerterioides* A.Cunn., KW001003056 (upper specimen) and *E. atriplicifolium* A.Cunn., KW001003057 (lower specimen)



Figure 3. *Epilobium confertum* A. Cunn., KW001003058



Figure 4. *Epilobium hirtigerum* A.Cunn., KW001003059

parts of original material as defined by Art 9.4 of the ICN (Turland et al., 2018) and represent uncited specimens that were available to the author prior to, or at the time of, preparation of the description validating the name. Besides, the KW specimen (definitely with an original label) is much better preserved than that the small fragment from K.

To add to the confusion, the plant fragments currently mounted on sheets in Kew (K000742597) and Kyiv (KW001003059) are morphologically different and, in our opinion, may belong to two different species. Because the Kew specimen was probably mislabeled and the KW specimen still retains its original label, we think that KW001003059 better represents the original concept of the species as intended by Allan Cunningham.

This, it is concluded that the Cunningham's specimens of *E. hirtigerum* available at K and KW are not syntypes because of the labels dated by 1834, not 1833. If no syntypes dated by 1833 are available (for example, in WELT), then the type indicated by Raven and Raven (1976; we suppose it is K000742597) should be considered the standing lectotype, but only if we are sure that this specimen from Kew indeed matches the original concept of the species. We further conclude that at present the proper application of that name remains uncertain.

Epilobium nerterioides A.Cunn., Ann. Nat. Hist. 3(14): 32. 1839.

Original material (according to the protologue):

"New Zealand (Northern Island). Bogs, near the Kana-Kana river, bay of Islands. – 1826, A. Cunningham".

Type: Allan (1961: 261) stated the type locality as "Bogs near the Kana Kana [Kawakawa – P.dL.] river, Bay of Islands. Type: BM. There are 3 imperfect specimens at K that very doubtfully belong here". Raven and Raven (1976: 274) typified the name using a K specimen: "Bogs near the Kana Kana [Kawakawa] River, Bay of Islands, North Auckland, New Zealand, 1826, *Allan Cunningham 541* (K)".

KW specimen: "*Epilobium nerterioides* | C. | In bogs on the banks of | the Keri-Keri R. | Bay of Islands | 1826 AC.", KW001003056. Figure 2 (upper specimen). Syntype? Type status uncertain.

Current taxonomic status: accepted species (Raven, Raven, 1976; Schönberger et al., 2018, 2019; POWO, 2019–onward).

Notes: The story of nomenclatural confusion regarding the name *E. nerterioides* and some other names applied to this and related species was presented by Melville

(1960), who characterized the situation as the "chapter of errors" (l.c.: 297).

The K specimen K000742539 (image: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000742539> and <http://specimens.kew.org/herbarium/K000742539>) contains three plant fragments. Most probably these fragments were mentioned by Allan (1961: 261) as "3 imperfect specimens at K that very doubtfully belong here" (i.e., probably do not belong to *E. nerterioides*). However, it seems that Melville (1960: 298) had no doubts regarding the identity of these three fragments, judging from his statement that "Three fragments of Allan Cunningham's material of *E. nerterioides* are preserved at Kew".

There is one specimen in BM (BM000797681; image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.bm000797681>) mounted on the same sheet with a specimen of *E. nummulariifolium* (probable isotype; BM000797680: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.bm000797680>) and bearing the identification label by P.H. Raven and T. Engelhorn dated by 1970 indicating that it is a probable isotype of *E. nerterioides*.

An additional comment on the type status of BM000797681 appears as an anonymous handwritten note mounted below the BM000797681 plant: "Probably the "missing" specimen mentioned by Melville in Kew Bull.: 14: 298 (1960)". This note refers to the following text in Melville (1960: 298): "When, at the start of this investigation, the collections in the Herbarium of the British Museum were consulted, a much better and more complete specimen was seen bearing Allan Cunningham's original field label. It was evident that this specimen should be regarded as the holotype and the attention of the Museum staff was drawn to this fact. The sheet was put aside with the intention of placing it in a type cover and making a minor repair. Later, when it was desired to make detailed notes and comparisons, the sheet could not be found and now, after the lapse of more than a year, it is still mislaid. At present, the only specimen available on which to base a decision is the Kew isotype". However, no "Allan Cunningham's original field label" mentioned by Melville is currently attached to the specimen.

After studying the Kew specimen (K000742539) Melville concluded that "The name *E. nerterioides* A. Cunn. therefore belongs to the species that hitherto has generally been called '*E. pedunculare*', i.e. *E. pedunculare* Hausskn., non A. Cunn." and proposed a new taxonomic and nomenclatural treatment of the group containing *E. pedunculare* A. Cunn. s. str. (incl. *E. linnaeoides*

Hook.f. and *E. caespitosum* Hausskn.), *E. nerterioides* A.Cunn. (in a restored sense, incl. *E. nummularifolium* R.Cunn. in A.Cunn. var. *pedunculare* Hook. f. and *E. pedunculare* sensu Hausskn. et auct. nonnul.), and *E. inornatum* Melville (*E. nerterioides* sensu Hook. f., Kirk, Cheeseman et auct. nonnul., non A. Cunn.; *E. nummularifolium* R. Cunn. ex A. Cunn. var. *nerterioides* sensu Hook. f., and *E. pedunculare* sensu Hausskn., non A. Cunn. f. *aprica* Hausskn.). Judging from our comparison of the KW specimen KW001003056 with digital images of the mentioned specimens from K and BM, the Kew specimen K000742539 is a better match. Thus, it seems to confirm the conclusion of Melville (1960) regarding the former misapplication of the name *E. nerterioides* but not regarding his new species name *E. inornatum*, which is now considered a synonym of *E. komarovianum* H.Lév. (see Schönberger et al., 2018, 2019; POWO, 2020–onward, etc.).

In our opinion, the KW specimen KW001003056 is not part of original material because its label does not match the protologue; however, considering the confusion around the application of the name *E. nerterioides* (see above), that specimen is important for fixing the identity of the species as originally understood by A. Cunningham.

The species epithet was originally published by Cunningham (l.c.) as "*nerterioides*" and that spelling was and still is followed in many publications and databases (IPNI, 2020–onward; POWO, 2020–onward); we also use the original spelling here. However, some authors think that the original spelling should be corrected to *nerteroides*, following Art. 60.10 of the ICN (Turland et al., 2018) because the species was compared to a *Nertera* Gaertn. The corrected spelling is accepted in Schönberger et al. (2018, 2019).

Epilobium nummularifolium R.Cunn. in A.Cunn., Ann. Nat. Hist. 3(14): 31. 1839 (as "*nummularifolium*").

Original material (according to the protologue): "New Zealand (Northern Island). – 1769, *Sir Jos. Banks*. Shores of the Keri Keri river, and in dry as well as in boggy grounds. – 1834, Rich. Cunningham".

Type (*vide* Raven, Raven, 1976: 279): "Dry as well as boggy grounds, shores of the Kerikeri River, Bay of Islands, North Auckland, New Zealand, 1834, *Richard Cunningham* 535 (K. Isotypes, BM, G, WELT)". Allan (1961: 259) partially typified the name thus: "Shores of the Kerikeri river, and in dry as well as in boggy grounds. Type: K, *R. Cunningham*, 1834".

KW specimens: "No. 535 | *Epilobium nummularifolium* | R.C. | Northⁿ. Isl^d. | New Zealand | 1838", KW001003060, KW001003061 (two specimens with identical labels); "*Epilobium nummula* | *rifolium* A. Cunn. | Nova Zeelandia", KW001003062. All these three are historical specimens probably belonging to original material (see below); however, they are not syntypes.

Current taxonomic status: accepted species (Raven, Raven, 1976; Schönberger et al., 2018, 2019; POWO, 2020–onward).

Notes: The presumable type specimen (lectotype) at K (K000742538; images: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000742538> and <http://specimens.kew.org/herbarium/K000742538>) is labeled as "*Epilobium nummularifolium* RC | New Zealand | A. Cunningham 1838". A letter (note) of Richard Cunningham dated 1834 is attached to the specimen.

Another K specimen (K000742536; image: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000742536> and <http://specimens.kew.org/herbarium/K000742536>) is considered in the JSTOR Global Plants to be an isotype (isolectotype?), and is marked as "Type" (holotype?) in the Kew herbarium catalogue (both databases accessed 16 February 2020). The specimen was presented to K by Heward (see the label information below; also Orchard, 2014) and is mounted on the same sheet with K000742537 (not belonging to original material). The following label is attached: "535 | *Epilobium nummularifolium* RC | New Zealand | A. Cunningham 1838 | Heward 1840". This specimen, as well as the two KW specimens reported above, was collected not by Richard Cunningham, but by Allan Cunningham during his second visit to New Zealand in 1838. Thus, K000742536 is not a syntype but it most probably belongs to original material of *E. nummularifolium* because we can justly assume that it was available to A. Cunningham prior to preparation of the description validating the name.

The original specimen from K has no label corresponding to the locality information given in Allan (1961) and Raven and Raven (1976). Despite that, since the second specimen in K K000742536 does not belong to syntypes, we think that no second-step lectotypification is needed, and thus we accept the specimen K000742538 (in fact, the only one reliably known original specimen at K matching the protologue of *E. nummularifolium*) as the standing lectotype designated by Raven and Raven (1976).

There are at least two other original specimens at BM, a presumed isolectotype BM000797684 (image: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.bm000797684>) and the syntype BM000797683 (image: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.bm000797683>, the specimen containing three plants collected by J. Banks and D.C. Solander). The specimen collected by Banks and Solander is definitely part of original material; the second specimen, BM000797684, does not belong to syntypes. Judging from handwriting and specimen's metadata, the plants mounted on BM000797684 were collected by Allan (not Richard!) Cunningham. They are undated, but the year of collection 1838 cannot be excluded. If so, BM000797684 and the two specimens in KW are probably duplicates.

An additional (the third?) presumably original specimen of *E. nummulariifolium* is present in BM; it is annotated by P.H. Raven and T. Engelhorn as a probable isotype (BM000797680: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.bm000797680>). The specimen is mounted on the same sheet with BM000797681 representing *E. nerterioides* (see above). The label of BM000797680 seems to be that of Allan (not Richard!) Cunningham, and the specimen is undated, so its status as part of original material is questionable.

An original specimen from WELT mentioned by Raven and Raven (1976) probably corresponds to the specimen with the WELT Registration Number SP079420 collected by Richard Cunningham in 1834 (January?) and currently identified as *E. nummulariifolium* var. *angustum* Cheeseman (data available from <https://collections.tepapa.govt.nz/object/719248>; no image was available online on 14 February 2020).

All three historical specimens from KW (see above) were originally held in the same Turczaninow's species folder labeled as "*Epilobium nummularifolium*". Judging from the labels (including the year 1838 and handwriting), the specimens KW001003060 and KW001003061 were collected by Allan Cunningham during his second visit to New Zealand (not by Richard Cunningham in 1834); thus they are not syntypes but anyway they belong to original material of *E. nummulariifolium* (uncited specimens that were available to the author prior to, or at the time of, preparation of the description validating the name). The label of KW001003062 is undated and it is not written by any of Cunningham brothers. Judging from similar curatorial labels associated with other New Zealand specimens in KW-TURCZ, these plants were probably collected by J. Everard Home in the 1840s, and thus the specimen KW001003062 is not part of original material.

Cunningham (1839: 31) cited "*E. pendulum*. *Sol. Mss. in Bibl. Banks*" in synonymy of his *E. nummulariifolium*. Consequently, the name *E. pendulum* has not been validly published (Art. 36.1(b) of the ICN: Turland et al., 2019).

Epilobium pedunculare A.Cunn., *Ann. Nat. Hist.* 3(14): 31. 1839.

Original material (according to the protologue): "New Zealand (Northern Island). Near the lake [Lake Omapere – P.dL.] situated between Waimaté Mission House and the great forest of Hokianga. – 1834, *Rich. Cunningham*".

Type (*vide* Raven, Raven, 1976: 169): "East of the lake between Waimate Mission Station and the great forest of Hokianga, North Auckland, New Zealand, 1834, *Richard Cunningham* (K)". Allan (1961: 260) partially typified the name thus: "Near the lake situated between Waimate Mission House and the great forest of Hokianga. Type: K, *R. Cunningham*, 1834".

KW specimen: "*Epilob. pedunculare* | RC. | Near the lake between Wai- | maté & the great forest | of Hokianga. | N. Zeal^d | 1833 RC.", KW001003063. Figure 4. Isolectotype? Type status uncertain.

Current taxonomic status: accepted species (Raven, Raven, 1976; Schönberger et al., 2018; POWO, 2020–onward).

Notes: The two K specimens currently listed as *E. pedunculare* in the JSTOR Global Plants online database, K000742583 and K000742584 mounted on one sheet (<https://plants.jstor.org/stable/viewer/10.5555/al.ap.specimen.k000742583> and <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000742584>, respectively; also available from Kew at <http://specimens.kew.org/herbarium/K000742583> and <http://specimens.kew.org/herbarium/K000742584>, respectively), do not belong to original material of *E. pedunculare*. They are both dated by 1840 and properly refer to original material of the name *E. linnaeoides* Hook.f., which is now considered to be a synonym of *E. pedunculare* (see Melville, 1960).

However, K000742582 (<https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000742582> and <http://specimens.kew.org/herbarium/K000742582>) cited in JSTOR Global Plants as the type of *Epilobium caespitosum* Hausskn. (also considered a synonym of *E. pedunculare*; see Melville, 1960), seems to be the real type of *E. pedunculare*. It is dated by 1834 and was collected by Richard Cunningham "between | Waimaté | & the great forest | of Hokianga | past [east?] the lake | New Zealand", which quite closely matches the protologue. We accept this specimen as the standing lectotype that

first Allan (1961) and then Raven and Raven (1976) had in mind.

It is interesting that the KW specimen is clearly dated as 1833 (not 1834 as indicated in the protologue) and thus its type status can be questioned. Alternatively, probably there was an error in labeling. Because of that we accept here KW001003063 only as a **possible** isolectotype.

Epilobium thymifolium R.Cunn. in A.Cunn., Ann. Nat. Hist. 3(14): 32. 1839.

Original material (according to the protologue): "New Zealand (Northern Island). Among fern in dry exposed situations at the Waimat  Mission Station. – 1833, R. Cunningham".

Type: See discussion below.

KW specimen: "*Epilobium thymifolium* | RC. | Among Fern in dry open | situations | Bay of Islands | 1833 RC.", KW001003055. Figure 1 (lower specimen). Most probably a syntype eligible for designation of a lectotype. See discussion below.

Current taxonomic status: not accepted; considered to be a synonym of *E. alsinoides* subsp. *alsinoides* (Raven, Raven, 1976; Sch nberger et al., 2018, 2018; POWO, 2020–onward). However, the KW specimens of *E. alsinoides* and *E. thymifolium* (mounted on the same sheet, see Figure 1) are morphologically quite different.

Notes: Allan (1961: 267) provided the following type information: "Type locality: Among fern in dry exposed situations at the Waimate Mission Station. Type: R. Cunningham, 1833". He also stated that "The material of R. Cunningham at K, consists of 4 poor scraps without capsules. I did not find the BM material". That statement does not constitute even a partial typification because, in our opinion, Allan simply indicated that he examined some possible syntype or syntypes at K. The "4 poor scraps without capsules" mentioned by Allan probably refer to the specimen K000742561 (see below). Raven and Raven (1976: 198) provided the following citation: "*Epilobium thymifolium* R.Cunn. ex A.Cunn., Ann. Nat. Hist. 3: 32. 1839. Type: Among fern in dry exposed conditions, Waimate Mission Station, North Auckland, New Zealand, 1833, *Richard Cunningham* 539 (K. Fragment, JE)". This statement, if referable to a concrete specimen at K, constitutes a lectotypification.

However, the two known to us original or presumably original specimens from Kew listed as type specimens of *E. thymifolium*, K000742561 (listed as the "holotype" in JSTOR Global Plants; image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000742561> and [K000742561\) and K000742562 \(with a curatorial label probably reproduced from K000742561: "About the Waimat  Station, among ferns | New Zealand. | Coll. R. Cunningham, 1834"; image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000742562> and <http://specimens.kew.org/herbarium/K000742562>\), both have the labels dated as 1834, while Allan Cunningham in the protologue reported the collection year as 1833. In contrast to the K specimens mentioned above, the KW specimen \(KW001003055\) is dated by 1833, which matches the protologue.](http://specimens.kew.org/herbarium/</p></div><div data-bbox=)

There are at least two possible explanations. According to one, an incorrect date was cited either in the protologue (1833 instead of 1834?) or on the labels of the two Kew specimens (1834 instead of 1833?). However, we now know that the specimen with the collection year matching the year indicated in the protologue does exist, and it is KW001003055. Because of that we may assume that Richard Cunningham probably collected *E. thymifolium* both in 1833 and 1834. In that case the specimens collected in 1834 are not syntypes but they are still parts of original material (uncited specimens most probably available to the validating author before his publication of the name and description). If it is indeed the case, then the lectotypification by Raven and Raven (1976: 198) may be superseded because in lectotype designation a syntype should take precedence over uncited original specimens (Art. 9.12 of the ICN: Turland et al., 2018). If that viewpoint is accepted, it might be suitable to designate the specimen KW001003055 as the lectotype of the name *E. thymifolium* because that specimen matches the collection year (1833) and other data indicated in the protologue and is thus a syntype. However, we refrain from that nomenclatural action because of the reasons stated above in the Introduction, in particular, because of the need of a thorough re-examination of original specimens of *Epilobium* at K, BM, WELT and other herbaria where New Zealand specimens of Allan Cunningham and Richard Cunningham are or may be present.

It is also important to emphasize that plant fragments currently mounted on the Kew specimen K000742561 seem to be morphologically non-uniform. As far as we can judge from studying the high-resolution digital image of K000742561 (see the links above) and physical specimens in Kyiv (KW001003054 and KW001003055, see Figure 1), only the uppermost fragment on K000742561 (mounted directly below the barcode) matches morphologically the two plant fragments available on KW001003055 (*E. thymifolium*). All other

fragments on K000742561 seem to be corresponding morphologically to KW001003054 (*E. alsinoides* s. str.). Thus, it is quite possible that the sheet K000742561 either represents a mixed collection or contains incorrectly mounted specimens in fact corresponding to two species, *E. thymifolium* and *E. alsinoides*, as originally understood by A. Cunningham.

Epilobium virgatum A.Cunn., Ann. Nat. Hist. 3(14): 33. 1839, nom. illeg. (non Lam., Encycl. 2(1): 375. 1786).

Original material (according to the protologue): "New Zealand (Northern Island). In woods near the falls of the Keri-Keri river, at the head of the Kana-Kana river, &c., Bay of Islands.—1834. R. Cunningham".

Type (*vide* Raven, Raven, 1976: 120): "Margins of woods, near the falls [Haruru Falls – P.dL.] of the Waitangi River, North Auckland, New Zealand, 1834, Richard Cunningham 545 (K. Isotype. WELT)".

KW specimen: "*Epilobium virgatum* RC. | In woods near the falls of the Keri-Keri R. | Bay of Isl^{ds} | N. Zeal^d | 1834 RC.", KW001003065. Syntype. It should be noted that the label of the KW specimen better matches the protologue than the label of the lectotype from K, as reported by Raven and Raven (1976: 120).

Current taxonomic status: illegitimate name (later homonym); now considered to be a synonym of *E. billardioreanum* DC. subsp. *cinereum* (A.Rich.) P.H.Raven & Engelhorn (1971: 349; see Schönberger et al., 2018, 2019).

Original specimens of *Epilobium haloragifolium* A.Cunn. (Ann. Nat. Hist. 3(14): 34. 1839), *E. incanum* A.Cunn. (l.c.: 33), and *E. pallidiflorum* Sol. ex A.Cunn. (l.c.: 34) are absent in KW.

There is also a KW specimen collected by Richard Cunningham and identified as *E. pubens* A.Rich. (Voy. Astrolabe 1: 329, t. 36. 1832): "Banks of Hokianga R. | N. Isl^d. | 1833 RC.", KW001003064; however, it is not part of original material.

In our opinion, any future researchers engaged in further taxonomic and phylogenetic studies of New Zealand taxa of *Epilobium* should start with critical re-assessment of all available types and other original and historical specimens of Allan and Richard Cunningham (as well as other prominent collectors), in particular, those deposited in K, BM, WELT, and now also in KW. The specimens from KW-TURCZ are especially important in that respect because they preserve the original labels, which have not been replaced by curatorial ones, and which are reliably associated with their corresponding

specimens (not misplaced and mislabeled, as it was reported for some specimens at K, see above).

The KW specimen of *Fuchsia procumbens*

Fuchsia procumbens R.Cunn. in A.Cunn., Ann. Nat. Hist. 3(14): 31. 1839.

Original material (according to the protologue): "*Totera* indigenis. New Zealand (Northern Island). Around the village of Matauri on the east coast opposite the Cavallos Isles, inhabiting the sands immediately above the range of the tide, where it was found in flower in March.—1834, R. Cunningham".

Type: K000742311, see label data below (digital image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000742311> and <http://specimens.kew.org/herbarium/K000742311>). Reported as the "type" by Allan (1961: 281) and as the "holotype" by Godley and Berry (1995: 502); here corrected to the **lectotype** (Art. 9.10 of the ICN: Turland et al., 2018).

KW specimen: "*Fuchsia procumbens* | Ric^d. C. | On the sea shore near | the large village of | Matauri, opposite the | Cavallos Isles [one word or abbreviation illegible, probably "in"? – S.M.] the Bay of Isl^{ds}. *Totera* incol. [*incolarum* – Genitive plural of Latin *incola*; meaning *Totera of natives* – S.M.] March 1834", KW001003053. Figure 5. Isolectotype.

Current taxonomic status: accepted species (Godley, Berry, 1995; Schönberger et al., 2018, 2019; POWO, 2020–onward).

This, an uncommon coastal species (de Lange et al., 2018), is known only from small populations along the far northern coast of the North Island (Northland and Coromandel Peninsulas), and from Aotea (Great Barrier Island) of New Zealand. The species is currently placed in the monotypic *Fuchsia* sect. *Procumbentes* E.J.Godley & P.E.Berry (Godley, Berry, 1995; Godley, Reynolds, 1998). It belongs to the well-outlined South Pacific clade (sections *Skinnera* (J.R.Forst. & G.Forst.) DC. and *Procumbentes*) confined almost exclusively to New Zealand and adjacent islands (with only one species endemic to Tahiti, Society Islands) and containing the following currently accepted species: *F. excorticata* (J.R.Forst. & G.Forst.) L.f., *F. ×colensoi* Hook.f., *F. perscandens* Cockayne & Allan, *F. cytrandroides* J.W.Moore (Tahiti) of sect. *Skinnera*, and *F. procumbens* of sect. *Procumbentes* (Crisci, Berry, 1990; Berry et al., 2004).

Martin (2003) analyzed the fossil record (mainly pollen) of *Onagraceae* in Australia and partly New Zealand and concluded that New Zealand representatives



Figure 5. *Fuchsia procumbens* R.Cunn. in A.Cunn. KW001003053, isoelectotype

of *Fuchsia* may have been derived from some now extinct Australian taxa of the genus. The first fossil records of *Fuchsia* in New Zealand are dated by the late Oligocene (Mildenhall, 1980). A new fossil species, *Fuchsia antiqua* D.E.Lee, Conran, Bannister, U.Kaulfuss & Mildenh., was described recently based on material from a drill hole north of Invercargill, Southland (*Murihiku* in Te Reo Māori), South Island of New Zealand. That species is dated by the Early Miocene and is associated with *Fuchsia* sect. *Skinnera* (Lee et al., 2013).

Godley and Berry (1995: 502) cited the type of *F. procumbens* as follows: "TYPE: New Zealand. North Island: around the village of Matauri, on the E coast opposite the Cavallos Isles, inhabiting the sands immediately above the range of the tide, Mar. 1834, (female), Richard Cunningham (holotype, K)". However, in view of the existence of the second original specimen recently found at KW (see above), the mention of the original specimen from K as the type by Allan (1961: 281), who cited the type locality from the protologue and added "Type: K, R. Cunningham. There are 5 small pieces with ♀", constitutes effective lectotypification. Thus, the K specimen should be corrected to lectotype, following Art. 9.10 of the ICN (Turland et al., 2018). The KW specimen is thus an isolectotype. We were unable to find other original specimens of that species in online databases of other herbaria, which emphasizes the importance of the well-preserved original specimen from KW.

Concluding remarks

Here we report and discuss 12 original and some other historical specimens (mainly syntypes, some isolectotypes) of nine species-rank names in *Epilobium* and one original specimen (isolectotype) of one species of *Fuchsia*, all taxa published by described by Allan Cunningham and Richard Cunningham from New Zealand.

The fundamental taxonomic treatment of Australasian *Epilobium* by Raven and Raven (1976) still remains the most important and comprehensive foundation for our understanding of the taxonomy, biogeography and evolution of the genus in New Zealand. However, despite much research and the published taxonomic and floristic treatments available, there are still problems with the proper designation of types for names of several New Zealand taxa of *Epilobium*, and the type status of some specimens has to be clarified, for which critical re-assessment of all available original and other associated

specimens, especially those in K, is needed. Before such re-assessment, we refrain from any nomenclatural actions affecting the existing (or even *de facto* missing) type designations.

The recent discovery of important historical specimens at KW (in the Turczaninow historical herbarium, KW-TURCZ) collected in New Zealand in the first half of the 19th century by Allan Cunningham, Richard Cunningham, J. Everard Home (see the references above), and also by some other early explorers, is not only interesting from a historical viewpoint but is also important for taxonomy, especially for proper matching of names validated by Allan Cunningham and their corresponding original specimens. The problems with typification of some Cunningham's names in *Epilobium* mentioned above (and also some other names of other taxa described by that author) are caused by several factors, such as lost of misplaced original labels, errors or misinterpretations in curatorial or secondary (copied) labels, a complicated and potentially confusing numbering system applied by Allan Cunningham, etc. (see further details in Orchard, 2014).

It has been also demonstrated that the printed text of *Florae Insularum Novae Zelandiae Precursor* "contains a large number of errors, which can be corrected using an autograph manuscript that is still extant" (Earp, 2016: 366). Thus, if some typographical or other errors are suspected in the protologues of taxa of *Epilobium* (for example, collection years or toponyms not matching the relevant data from the labels of available specimens, see above), it would be advisable to consult the manuscript still held by the Royal Botanic Gardens Archives, Kew, or its microfilmed copies (Earp, 2016: 368–369).

As far as we can judge from available data concerning not only *Onagraceae* but also some other selected families checked at KW, the KW-TURCZ specimens collected by Allan Cunningham and Richard Cunningham in New Zealand usually have original labels (not the curatorial or copied ones). Also, in some cases the KW material is more abundant and better preserved as compared to other known specimens of the Cunningham brothers available in other herbaria.

Special projects aimed at search, identification and digitization of historical specimen in the Turczaninow herbarium would be important, either based on a taxonomic approach (such as revisions of particular taxonomic groups) or on geographical regions. Both approaches were applied in the course of the three projects at KW supported by The Andrew W. Mellon Foundation during 2007–2016 within the framework of the African Plants Initiative, Latin American Plants Initiative, and

the Global Plants Initiative. Data and images that resulted from these projects are available through the JSTOR Global Plants online resources (<https://plants.jstor.org>), but they still represent only a part of the vast number of types and other historical specimens held in KW-TURCZ. An international collaborative project aimed at searches for and revision of New Zealand (or all Australasian?) specimens in the Turczaninow memorial collection at KW would be very desirable.

Acknowledgments

We are grateful to Natalia M. Shiyan (Head Curator of KW) and Alisa V. Shumilova (both from the M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine) for their help with herbarium specimens at KW. Special thanks are due to Peter H. Raven and Peter C. Hoch (MO, Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, USA) for their comments and for providing some literature. In particular, Peter Raven provided his insightful general comments as well as valuable advice on some specific issues of taxonomy of *Epilobium*. Various nomenclatural issues related to type designation were discussed by the first author, Sergei Mosyakin, with John McNeill (Royal Botanic Garden, Edinburgh, Scotland, U.K. & Royal Ontario Museum, Toronto, Ontario, Canada), and his useful advice and expert opinions are greatly valued. We express our gratitude to Karol Marhold (Plant Science and Biodiversity Centre, Institute of Botany, Slovak Academy of Sciences, Bratislava, Slovak Republic & Department of Botany, Faculty of Science, Charles University, Prague, Czech Republic), who provided several corrections and useful advice on the manuscript, and to two anonymous reviewers for their valuable comments and suggestions.

The generous support of The Andrew W. Mellon Foundation provided in 2007–2016 for digitization of type specimens and capacity building at KW is greatly appreciated.

This submission to the *Ukrainian Botanical Journal* had a rather complicated history. Since the experts who originally reviewed the manuscript had somewhat different opinions on this research and provided different recommendations (for example, expanding *versus* abridging the text, etc.), the third review was requested. In addition, two internationally recognized experts from the Editorial Board of the *Ukrainian Botanical Journal* provided their independent recommendations regarding the present contribution. The authors and the editorial team of the *Ukrainian Botanical Journal* are grateful to all colleagues involved in the assessment of the manuscript and the editorial process.

References

- Albach D.C., Mosyakin S., Antonenko S. 2018. Type specimens of *Veronica* (*Plantaginaceae*) in the Turczaninow historical herbarium at the National Herbarium of Ukraine (KW): a preliminary assessment. *Visnyk of Lviv University. Biological series [Вісник Львівського університету. Серія біологічна]*, 78: 37–44. Available at: <http://prima.lnu.edu.ua/faculty/biologh/wis/78/0/8/8.pdf>
- Allan H.H. 1961. *Flora of New Zealand*, vol. 1. Wellington, New Zealand: P.D. Hasselberg, Government Printer, liv + 1083 pp.
- Baum D.A., Sytsma K.J., Hoch P.C. 1994. A phylogenetic analysis of *Epilobium* (*Onagraceae*) based on nuclear ribosomal DNA sequences. *Systematic Botany*, 19(3): 363–388.
- Berry P.E., Hahn W.J., Sytsma K.J., Hall J.C., Mast A. 2004. Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (*Onagraceae*) based on noncoding nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany*, 91(4): 601–614. Available at: <https://www.jstor.org/stable/4123689>
- Cheeseman T.F. 1906. *Manual of the New Zealand flora*. Wellington: Government Printer, xxxvi + 1199 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12003>
- Chen C.J., Hoch P.C., Raven P.H. 1992. Systematics of *Epilobium* (*Onagraceae*) in China. *Systematic Botany Monographs*, 34: 1–209. Available at: <https://www.jstor.org/stable/25027806>
- Connor H.E. 1985. Biosystematics of higher plants in New Zealand 1965–1984. *New Zealand Journal of Botany*, 23(4): 613–643. <http://dx.doi.org/10.1080/0028825X.1985.10434233>
- Connor H.E., Edgar E. 1987. Name changes in the indigenous New Zealand flora, 1960–1986 and Nomina Nova IV, 1983–1986. *New Zealand Journal of Botany*, 25(1): 115–171. <http://dx.doi.org/10.1080/0028825X.1987.10409961>
- Crisi J.V., Berry P.E. 1990. Phylogenetic reevaluation of the Old World species of *Fuchsia* (*Onagraceae*). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 77(3): 517–522. Available at: <https://www.jstor.org/stable/2399515>
- Cunningham A. 1839. *Florae Insularum Novae Zelandiae Precursor; or a Specimen of the Botany of the Islands of New Zealand [Part 11]*. *Annals of Natural History*, 3(14): 29–34.
- Cunningham A. 2017. *Florae Insularum Novae Zelandiae Precursor; or a Specimen of the Botany of the Islands of New Zealand [1837–1840]*. Facsimile compiled by P.B. Heenan, B.P.J. Molloy & J.R. Rolfe. Wellington: New Zealand Plant Conservation Network Inc., xiv + 179 pp.
- Daghlian C.P., Skvarla J.J., Pocknall D.T., Raven P.H. 1984. *Epilobium* pollen from Oligocene sediments in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 22(2): 285–294. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1984.10425256>
- Davey A.J. 1953. *Epilobium pedunculare* in Britain. In: *The changing flora of Britain*. Ed. J.E. Lousley. Arbroath: Botanical Society of the British Isles (B.S.B.I.), pp. 164–167.

- Davey A.J. 1961. Biological flora of the British Isles: *Epilobium nerterioides* A.Cunn. *Journal of Ecology*, 49: 753–759.
- de Lange P.J., Rolfe J.R. 2010. *New Zealand Indigenous Vascular Plant Checklist*. Wellington: New Zealand Plant Conservation Network, iv + 131 pp.
- de Lange P.J., Sawyer J.W.D., Rolfe J.R. 2006. *New Zealand Indigenous Vascular Plant Checklist*. Wellington: New Zealand Plant Conservation Network, iv + 94 pp.
- de Lange P.J., Rolfe J.R., Barkla J.W., Courtney S.P., Champion P.D., Perrie L.R., Beadel S.M., Ford K.A., Breitwieser I., Schönberger I., Hindmarsh-Walls R., Heenan P.B., Ladley K. 2018. *Conservation status of New Zealand indigenous vascular plants, 2017* [New Zealand Threat Classification Series 22]. Wellington: New Zealand Department of Conservation, 82 pp. Available at: <https://www.doc.govt.nz/Documents/science-and-technical/nztc22entire.pdf>
- Diachenko I.I., Shumilova A.V., Shiyan N.M. 2015. The Catalogue of the herbarium collection of M.S. Turczaninow as a unique scientific and historical manuscript. In: *Contribution of amateur naturalists into biological diversity studies. International Scientific Conference devoted to the 200th anniversary of Lajos Vágner's birthday*. Beregovo & Uzhgorod: Ferenc Rákóczi II Transcarpathian Hungarian Institute, pp. 274–279. [Дяченко І.І., Шумілова А.В., Шиян Н.М. 2015. Каталог гербарної колекції М.С. Турчанинова – унікальна рукописна науково-історична пам'ятка. *Внесок натуралістів-аматорів у вивчення біологічного різноманіття. Міжнародна наукова конференція, присвячена 200-річчю від дня народження Людвіга Вагнера*. Берегове; Ужгород: Закарпатський угорський інститут ім. Ференца Ракоці ІІ, pp. 274–279].
- Du Puy D.J., Orchard A.E. 1993. *Onagraceae*. In: *Flora of Australia*, vol. 50: Oceanic Islands [part] 2. Eds. George A.S., Orchard A.E., Thompson H.S. Canberra: Australian Government Publishing Service, pp. 240–242.
- Earp C. 2016. Cunningham's *Florae Insularum Novae Zelandiae Precursor* and the correct author of the fern genus *Loxsoma* nom. cons. *New Zealand Journal of Botany*, 54(3): 366–376. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2016.1198408>
- Gardner R. 2020. Plants from "New Zealand" named by N.S. Turczaninow, and a note on collector W. Stephenson. *New Zealand Botanical Society Newsletter*, 139: 10–13.
- Godley E.J. 2010. Biographical Notes (76). Captain Sir James Everard Home (1798–1853). *New Zealand Botanical Society Newsletter*, 100: 16–19.
- Godley E.J., Berry P.E. 1995. The biology and systematics of *Fuchsia* in the South Pacific. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 82(4): 473–516. Available at: <https://www.jstor.org/stable/2399832>
- Godley E.J., Reynolds K. 1998. The natural populations of *Fuchsia procumbens*. In: *Ecosystems, entomology and plants. Proceedings of a symposium held at Lincoln University to mark the retirement of Bryony Macmillan, John Dugdale and Brian Molloy*. *The Royal Society of New Zealand Miscellaneous Series*, 48: 127–143.
- Hair J.B. 1977. Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand flora – 18. *Epilobium* (*Onagraceae*). *New Zealand Journal of Botany*, 15(1): 5–15. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1977.10429614>
- Hair J.D., Raven P.H., Seavey S.R. 1977. Cytological affinities of the Australasian species of *Epilobium* (*Onagraceae*). *New Zealand Journal of Botany*, 15(1): 1–4. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1977.10429613>
- Heenan P.B. 1996. *Epilobium petraeum* (*Onagraceae*), a new species of alpine willow-herb from New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 34(1): 41–45. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1996.10412690>
- Heenan P.B., Molloy B.P.J., Rolfe J.R. 2017. Preface. In: A. Cunningham. *Florae Insularum Novae Zelandiae Precursor; or a Specimen of the Botany of the Islands of New Zealand* [1837–1840]. Facsimile compiled by P.B. Heenan, B.P.J. Molloy & J.R. Rolfe. Wellington: New Zealand Plant Conservation Network Inc., pp. viii–xi.
- Heward R. 1842a. Biographical sketch of the late Allan Cunningham. *Hooker's Journal of Botany*, 4: 231–320.
- Heward R. 1842b. Biographical sketch of the late Allan Cunningham. *London Journal of Botany*, 1: 107–128, 263–292.
- Hoch P.C., Crisci J.V., Tobe H., Berry P.E. 1993. A cladistic analysis of the plant family *Onagraceae*. *Systematic Botany*, 18(1), 31–47.
- Holub J. 1978. *Epilobium komarovianum* Léveillé v Československu [*Epilobium komarovianum* Léveillé in Czechoslovakia]. *Zprávy České botanické společnosti*, 13: 77–85.
- Hooker J.D. 1852 [*Flora Novae-Zelandiae*, published in issues 1852–1855]. *The botany of the Antarctic voyage of H.M. discovery ships Erebus and Terror, in the years 1839–1843, under the command of Captain Sir James Clark Ross*. Part II: *Flora Novae-Zelandiae*, vol. 1: Flowering plants [fascicle 1, pp. 1–80, published June 1852]. Lowell Reeve, London, xxxix + 312 pp. + LXX [70] tab. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.16029>
- Hooker W.J. [and Cunningham A.]. 1837. A brief biographical sketch of the late Richard Cunningham, colonial botanist in New South Wales. *Companion to the Botanical Magazine*, 2: 210–221.
- IPNI. 2020–onward. *International Plant Names Index*. Available at: <https://www.ipni.org> (Accessed 17 February and 2 March 2020).
- Jørgensen P.M. 1992. Forvillette krypende mjølker i Norge [New Zealand willowherbs in Norway]. *Blyttia*, 50: 21–22.
- Kamelin R.V., Sytin A.K. 1997. Nikolai Stepanovich Turchaninov (200th Anniversary) *Botanicheskiy Zhurnal*, 82(9): 123–137 [Камелин Р.В., Сытин А.К. 1997. Николай Степанович Турчанинов (к 200-летию со дня рождения). *Ботанический журнал*, 82(9): 123–137].
- Kaplan Z., Danihelka J., Chrtek J. Jr., Pránčl J., Ducháček M., Ekrt L., Kirschner J., Brabec J., Zázvorka J., Trávníček B., Dřevojan P., Šumberová K., Kocián P., Wild J., Petřík P. 2018. Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 7. *Preslia*, 90: 425–531.
- Katinas L., Crisci C.V., Wagner W.L., Hoch P.C. 2004. Geographical diversification of tribes *Epilobieae*,

- Gongylocarpeae*, and *Onagreae* (*Onagraceae*) in North America, based on parsimony analysis of endemicity and track compatibility analysis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91: 159–185.
- Kitchener J.D., McKean D.R. 1998. Hybrids of *Epilobium brunnescens* (Cockayne) Raven & Englehorn (*Onagraceae*) and their occurrence in the British Isles. *Watsonia*, 22: 49–60. Available at: <http://archive.bsbi.org.uk/Wats22p49.pdf>
- Krytska L.I., Mosyakin S.L. (eds.). 2002. *Herbarium of the Institute of Botany, NAS of Ukraine, KW*. Kyiv, 142 pp. [Крицька Л.І., Мосякін С.Л. (ред.) 2002. *Гербарій Інституту ботаніки НАН України, КВ*. Київ, 142 с.]
- Kumar P., Singh H., Singhal V.K. 2018. A synopsis of cytology and cytogeography of tribe *Epilobieae* Endl. (*Onagraceae*). *Cytologia*, 83(2): 175–180. <https://doi.org/10.1508/cytologia.83.175>
- Lee D.E., Conran J.G., Bannister J.M., Kaulfuss U., Mildenhall D.C. 2013. A fossil *Fuchsia* (*Onagraceae*) flower and an anther mass with in situ pollen from the early Miocene of New Zealand. *American Journal of Botany*, 100(10): 2052–2065.
- Levin R.A., Wagner W.L., Hoch P.C., Hahn W.J., Rodriguez A., Baum D.A., Katinas L., Zimmer E.A., Sytsma K.J. 2004. Paraphyly in tribe *Onagreae*: insights into phylogenetic relationships of *Onagraceae* based on nuclear and chloroplast sequence data. *Systematic Botany*, 29(1): 147–164.
- Lipschitz S.Yu. 1964. Life and works of the outstanding Russian botanist and plant taxonomist N.S. Turczaninow (1796–1863). A report delivered at the General Session of the All-Union Botanical Society on 18 December 1963. *Botanicheskii Zhurnal*, 49(5): 752–766. [Липшиц С.Ю. 1964. Жизнь и творчество замечательного русского ботаника-систематика Н.С. Турчанинова (1796–1863). Доклад, прочитанный на общем собрании Всесоюзного Ботанического общества 18.XII.1963 г. *Ботанический журнал*, 49(5): 752–766].
- Lorimer N.G. 2007. Phylogenetic reconstruction and gene tree incongruence in New Zealand *Epilobium* L. (*Onagraceae*). Thesis for Master of Science. Auckland: University of Auckland, xvi + 193 pp. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.35179.44328>
- Mabberley D.J. 1978. Herbaria of Allan Cunningham, Robert Heward and others at the Chelsea Physic Garden, London. *Taxon*, 27(5/6): 489–491. Available at: <http://www.jstor.org/stable/1219901>
- Marchant N.G. 1990. The contribution of the Russian botanist Turczaninow to Australian plant taxonomy. In: *History of Systematic Botany in Australasia. Proceedings of a symposium held at the University of Melbourne 25–27 May 1988*. Ed. P.S. Short. Canberra: ASBS, pp. 121–130.
- Martin H.A. 2003. The history of the family *Onagraceae* in Australia and its relevance to biogeography. *Australian Journal of Botany*, 51: 585–598.
- McMinn W.G. 1970. *Allan Cunningham, botanist and explorer*. Carlton, Victoria: Melbourne University Press, vii + 148 pp.
- Melville R. 1960. *Epilobium pedunculare* A. Cunn. and its allies. *Kew Bulletin*, 14(2): 296–300. Available at: <http://www.jstor.org/stable/4114818>
- Mildenhall D.C. 1980. New Zealand Late Cretaceous and Cenozoic plant biogeography: a contribution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 31: 197–233. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(80\)90019-X](https://doi.org/10.1016/0031-0182(80)90019-X)
- Mosyakin S.L., de Lange P.J. 2019. Notes on typification and nomenclature of four taxa of *Geraniaceae* described by Turczaninow from New Zealand and Australia. *Phytotaxa*, 419(2): 169–181. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.419.2.3>
- Mosyakin S.L., de Lange P.J. 2020. The earliest collection of an elusive alien? Evidence of early introduction of *Chenopodium ficifolium* (*Chenopodiaceae*) in New Zealand. *Ukrainian Botanical Journal [Український ботаничний журнал]*, 77(2): 81–89. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.02.081>
- Mosyakin S.L., Esser H.-J., Freitag H. 2018. The holotype of *Chenopodium baryosmon* (*Chenopodiaceae*) rediscovered: just one of many type specimens from the private herbarium of Schultes, now in the Turczaninow herbarium at KW. *Phytotaxa*, 334(1): 49–54. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.334.1.7>
- Mosyakin S.L., McNeill J., Boiko G.V. 2019a. Comments on proper type designation for names of taxa validated by Turczaninow in his *Animadversiones*, with case studies. *Ukrainian Botanical Journal [Український ботаничний журнал]*, 76(5): 379–389. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.05.379>
- Myakushko T.Ya. 1976. The scientific heritage of M.S. Turchaninow. *Ukrainian Botanical Journal*, 33(6): 647–651. [М'якушко Т.Я. 1976. Наукова спадщина М.С. Турчанинова. *Український ботаничний журнал*, 33(6): 647–651].
- Myakushko T.Ya., Glagoleva N.G., Mel'nyk S.K. 1979. M.S. Turchaninow's herbarium collection of type specimens of new species. *Ukrayins'kyi Botanichnyi Zhurnal*, 36(1): 85–90 [М'якушко Т.Я., Глаголева Н.Г., Мельник С.К. 1979. Гербарна колекція типових зразків нових видів М.С. Турчанинова. *Український ботаничний журнал*, 36(1): 85–90].
- Orchard A.E. 2014. The dispersal of Allan Cunningham's botanical (and other) collections. *Telopea*, 17: 43–86. <http://dx.doi.org/10.7751/telopea20147421>
- Orchard A.E., Orchard T.A. 2013. Allan Cunningham's Timor collections. *Nuytsia*, 23: 63–88.
- POWO. 2020–onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org> (Accessed 17 February 2020).
- Pyšek P., Danihelka J., Sádlo J., Chrtěk J. Jr., Chytrý M., Jarošík V., Kaplan Z., Krahulec F., Moravcová L., Pergl J., Štajerová K., Tichý L. 2012. Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. *Preslia*, 84: 155–255.
- Raven P.H. 1967a. The genus *Epilobium* in Malesia (*Onagraceae*). *Blumea*, 15(2): 269–282.

- Raven P.H. 1967b. A revision of the African species of *Epilobium* (Onagraceae). *Bothalia*, 9(2): 309–333. <https://doi.org/10.4102/abc.v9i2.1599>
- Raven P.H. 1968. *Epilobium*. In: Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. (eds.), *Flora Europaea*, vol. 2: *Rosaceae* to *Umbelliferae*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 308–311.
- Raven P.H. 1972. Evolution and endemism in the New Zealand species of *Epilobium*. In: Valentine D.H. (ed.). *Taxonomy, phytogeography and evolution*. London; New York: Academic Press, pp. 259–274.
- Raven P.H. 1973. Evolution of subalpine and alpine plant groups in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 11(2): 177–200. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1973.10430272>
- Raven P.H. 1976. Generic and sectional delimitation in Onagraceae, tribe Epilobieae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 63(2): 326–340.
- Raven P.H. 1988. Onagraceae as a model of plant evolution. In: Gottlieb L.D., Jain S.K. (eds.). *Plant Evolutionary Biology*. Dordrecht: Springer, pp. 85–107. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1207-6_4
- Raven P.H., Engelhorn T. 1971. New taxa and new combinations in Australasian *Epilobium* (Onagraceae). *New Zealand Journal of Botany*, 9(2): 345–350. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1971.10429146>
- Raven P.H., Raven T.E. 1976. The genus *Epilobium* in Australasia: A systematic and evolutionary study. *New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Bulletin* [Wellington: Government Printer], 216: 1–321.
- Rosati L., Fascetti S., Romano V.A., Potenza G., Lapenna M.R., Capano A., Nicoletti P., Farris E., de Lange P.J., Del Vico E., Facioni L., Fanfarillo E., Lattanzi E., Cano-Ortiz A., Marignani M., Fogu M.C., Bazzato E., Lallai E., Laface V.L.A., Musarella C.M., Spampinato G., Mei G., Misano G., Salerno G., Esposito A., Stinca A. 2020. New chorological data for the Italian vascular flora. *Diversity*, 12(1) 22 (29 pp.). <https://doi.org/10.3390/d12010022>
- Schönberger I., Wilton A.D., Boardman K.F., Breitwieser I., Cochrane M., de Lange P.J., de Pauw B., Fife A.J., Ford K.A., Gibb E.S., Glenny D.S., Korver M.A., Mosyakin S.L., Novis P.M., Prebble J.M., Redmond D.N., Smissen R.D., Tawiri K. 2018. *Checklist of the New Zealand Flora – Seed Plants 2018*. Lincoln (New Zealand): Manaaki Whenua – Landcare Research, 397 pp. <http://dx.doi.org/10.7931/P1D33B>
- Schönberger I., Wilton A.D., Boardman K.F., Breitwieser I., Cochrane M., de Lange P.J., de Pauw B., Fife A.J., Ford K.A., Gibb E.S., Glenny D.S., Korver M.A., Novis P.M., Prebble J.M., Redmond D.N., Smissen R.D., Tawiri K. 2019. *Checklist of the New Zealand Flora – Seed Plants 2019*. Lincoln (New Zealand): Manaaki Whenua – Landcare Research, 399 pp. <http://dx.doi.org/10.26065/s3gg-v336>
- Seavey S.R., Raven P.H. 1977a. Chromosomal differentiation and the sources of the South American species of *Epilobium* (Onagraceae). *Journal of Biogeography*, 4(1): 55–59.
- Seavey S.R., Raven P.H. 1977b. Chromosomal evolution in *Epilobium* sect. *Epilobium* (Onagraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 127: 107–119. <https://doi.org/10.1007/BF00984145>
- Shiyan N.M. (ed.) 2011. *Herbaria of Ukraine. Index Herbariorum Ucrainicum*. Kyiv: Alterpress. 442 pp. [Шиян Н.М. (ред.) 2011. *Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum*. Київ: Альтерпрес, 442 с.]
- Stace C. 2010. *New flora of the British Isles*. Ed. 3. Cambridge: Cambridge University Press, xxxiv + 1234 pp. [Onagraceae: pp. 354–366].
- Staffeu F.A. 1969. Turczaninow's *Flora Baicalensi-Dahurica*. *Taxon*, 8(5): 563–565. Available at: <https://www.jstor.org/stable/1218386>
- Staffeu F.A., Cowan R.S. 1976. *Taxonomic literature. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*, vol. 1: A–G. Ed. 2. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema, xl + 1136 pp.
- Staffeu F.A., Cowan R.S. 1986. *Taxonomic literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*, vol. 6: Stī–Vuy. Ed. 2. Utrecht; Antwerpen: Bohn, Scheltema & Holkema / The Hague; Boston: dr. W. Junk b.v., Publishers, 926 pp.
- Thiers B. 2008–onward. *Index Herbariorum. A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 18 March and 25 June 2020).
- Thompson J. 1990. Onagraceae. In: George A.S. (ed.). *Flora of Australia*, vol. 18: *Podostemaceae* to *Combretaceae*. Canberra: Australian Government Publishing Service, pp. 215–243.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017*. [Regnum Vegetabile, vol. 159]. Glashütten: Koeltz Botanical Books, xxxviii + 254 pp. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Wagner W.L., Hoch P.C., Raven P.H. 2007. Revised classification of the Onagraceae. *Systematic Botany Monographs*, 83: 1–240.
- Webb C.J., Sykes W.R., Garnock-Jones P.J. 1988. *Flora of New Zealand*, vol. 4. Christchurch: Botany Division, Department of Scientific and Industrial Research (DSIR), lxxviii + 1365 pp.
- West K.R., Raven P.H. 1976. Novelties in Australian *Epilobium* (Onagraceae). *New Zealand Journal of Botany*, 15(2): 503–509. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1977.10432557>

Recommended for publication by K. Marhold



Представники роду *Galerina* (*Hymenogastraceae*) з плевроцистидами в Україні

Микола П. ПРИДЮК

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

Prydiuk M.P. 2020. **Representatives of the genus *Galerina* (*Hymenogastraceae*) with pleurocystidia in Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 270–282.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. The information about records of several interesting species of the genus *Galerina* (*Hymenogastraceae*) in Ukraine is provided. The genus remains rather fragmentarily studied in the country; therefore, it has become a subject of special investigation. The first results on the species of the genus *Galerina* with tibiiform cystidia (belonging to the subgenus *Tubariopsis*) have been already published. This article continues a series of publications and is devoted to the representatives of the genus having pleurocystidia in the hymenium. It should be noted that such species do not represent a monophyletic group and certainly belong to different subgenera according to currently known data. However, their exact phylogenetical position in many cases remains unknown and needs additional research. Some of the reported species are found for the first time in Ukraine (*Galerina annulata*, *G. atkinsoniana*, *G. salicicola*), while other taxa (*G. marginata*, *G. pruinatipes*, *G. vittiformis*) were recorded in new locations. One species, *G. vittiformis*, is represented in Ukraine by two forms (f. *bispora* and f. *tetraspora*). A special attention is paid to *G. marginata*, a deadly poisonous species containing amatoxins. Due to fairly wide distribution of *G. marginata* in Ukraine and morphological similarity, it can be confused with the edible species *Kuehneromyces mutabilis*. The main characters distinguishing the poisonous *G. marginata* from its edible double *Kuehneromyces mutabilis* are emphasized. Descriptions, data about habitats, information on the localities in Ukraine and distribution in the world, as well as original illustrations are provided for all reported species.

Keywords: amatoxins, distribution, *Galerina marginata*, *Hymenogastraceae*, mosses, *Naucoriopsis*, new records, poisonous mushroom

Submitted 27 January 2020. Published 31 August 2020

Придюк М.П. 2020. **Представники роду *Galerina* (*Hymenogastraceae*) з плевроцистидами в Україні.** *Український ботанічний журнал*, 77(4): 270–282.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

Реферат. Надано інформацію про знахідки в Україні деяких представників роду *Galerina*. Вказаний рід все ще залишається тут досить фрагментарно вивченим, і тому став предметом спеціального дослідження. Стаття продовжує серію публікацій і в ній йдеться про представників роду, які мають плевроцистиди у гіменії. Зазначимо, що ці види не утворюють монофілетичної групи і, згідно до останніх даних, можуть належати до різних підродів. Проте точна філогенетична позиція багатьох з них ще не відома і потребує окремого вивчення. Деякі із представлених у цій статті видів (*Galerina annulata*, *G. atkinsoniana* і *G. salicicola*) вперше виявлені в Україні, а інші (*G. marginata*, *G. pruinatipes* та *G. vittiformis*) знайдені в нових локалітетах. Один вид (*G. vittiformis*) в Україні представлений двома формами (f. *bispora* та f. *teraspora*). Окрему увагу приділено *G. marginata*, який містить аматоксини, а тому є смертельно отруйним. Завдяки широкому розповсюдженню в Україні та подібності до їстівного *Kuehneromyces mutabilis* цей вид досить небезпечний для збирачів грибів. Для всіх наведених у статті видів надано діагнози, дані про місця знахідок в Україні та загальне поширення, а також оригінальні ілюстрації їхніх карпофорів і мікроструктур. Додатково наведені основні ознаки, які дозволяють відрізнити *G. marginata* від *Kuehneromyces mutabilis*.

Ключові слова: *Galerina marginata*, *Hymenogastraceae*, *Naucoriopsis*, аматоксини, мохи, нові знахідки, отруйний гриб, поширення

© 2020 M.P. Prydiuk. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

Вступ

Стаття продовжує тему вивчення видового складу роду *Galerina* Earle (*Hymenogastraceae*) в Україні, розпочату кілька років тому (Prydiuk, 2016). Вказаний рід довгий час у нашій країні не привертав особливої уваги мікологів, а тому залишається тут ще недостатньо вивченим. Оскільки представники роду відіграють важливу роль у функціонуванні деяких екосистем, зокрема таких специфічних, як сфагнові болота, а окремі види (наприклад, *Galerina marginata* (Batsch) Kühner) містять аматоксини і можуть спричиняти смертельні отруєння людини (Besl et al., 1984; Enjalbert et al., 2004), то їхнє вивчення має не лише науковий, а й практичний інтерес.

Хоча зовні більшість представників роду *Galerina* дуже схожі (мають переважно тендітні, рідше досить м'ясисті гігрофанні міцнощодні плоди тіла рудуватих відтінків, часом із волокнистими або пливчастими залишками загального покривала на ніжці), у тому числі за особливостями анатомічної будови (форма та розміри цистид, спор і базидій, наявність пряжок тощо), вони проте доволі різноманітні. Це давало підстави вважати рід поліфілетичним, що й було згодом підтверджено молекулярно-філогенетичними методами (Gulden et al., 2005). Згідно їх результатів, у складі цього роду можна виокремити чотири головні групи, причому види так званої *Mycenopsis*-клади фактично належать до роду *Gymnopilus* P. Karst. Слід зазначити, що ці групи загалом відповідають підродам *Mycenopsis* A.H.Sm. & Singer, *Naucoriopsis* Kühner, *Galerina* та *Tubariopsis* Kühner ex Bas. (Gulden et al., 2005). Положення роду *Galerina* у складі порядку *Agaricales* теж змінилося завдяки молекулярним дослідженням. Тривалий час його відносили до родини *Strophariaceae* (Kirk et al., 2008), проте молекулярно-філогенетичні результати (Matheny et al., 2006) дали підстави включити його в родину *Hymenogastraceae*, що на сьогодні визнається більшістю науковців.

У попередній статті (Prydiuk, 2016) були розглянуті види, спільною рисою яких є наявність сильно витягнутих кеглеподібних цистид, які, за даними Г. Гульдена зі співавторами (Gulden et al., 2005), мають бути віднесені до підроду *Tubariopsis*. У цій же роботі йдеться про види, найпомітнішою ознакою яких є наявність плевроцистид. За рештою зовнішніх та мікроскопічних характеристик вони часом сильно відрізняються між собою, через що в минулому їх часто відносили до різних підродових категорій, переважно до секцій *Galerina* та *Naucoriopsis* підроду

Galerina (Bon, 1992; Watling, Gregory, 1993). Для деяких видів це підтвердили результатами вивчення їхніх нуклеотидних послідовностей (Gulden et al., 2005), проте інші все ще не охоплені такими дослідженнями, а тому їхнє реальне філогенетичне положення всередині роду залишається дискусійним. Розглянуті у нашій статті види, згідно молекулярних даних (Gulden et al., 2005), належать до таких внутрішньородових таксонів: *G. atkinsoniana* A.H.Sm. та *G. vittiformis* (Fr.) Singer – до підроду *Galerina*, *G. marginata* (Batsch) Kühner та *G. salicicola* P.D.Orton – до *Naucoriopsis*, а *G. pruinatipes* поки що не вдається віднести до якогось конкретного підроду. Що стосується *G. annulata* (J.Favre) Singer, то цей вид взагалі ще не був об'єктом молекулярних досліджень. Таким чином, зрозуміло лише те, що плевроцистиди розвинулися незалежно у різних видів роду *Galerina*, а отже як надійна ознака для поділу останнього застосовуватися не можуть.

Матеріали та методи

Тексти описів макро- та мікроструктур базуються на зразках з України. Форму та розміри плодів тіл описували на прикладі 1–5 екземплярів кожного виду. Деталі мікроскопічної будови гриба досліджували на сухих зразках. Для цього виготовляли поперечні (для пластинок), радіальні (для кутикули шапинки) та поздовжні (для покривів ніжки) зрізи частин плодового тіла гриба. Ці зрізи робили приблизно на половині радіуса шапинки (для пластинок та кутикули шапинки), а також на верхівці та в середній частині ніжки. Отримані зрізи монтували в 3 % розчині КОН і забарвлювали Конго-червоним для більшої контрастності. Розміри спор, наведені в тексті статті, ґрунтуються на вимірах 20 випадково відібраних зразків (у тому числі найменшого та найбільшого) з одного й того самого плодового тіла. Для інших мікроструктур (базидій, цистид тощо) міряли по 10 об'єктів.

У статті використані такі умовні позначення: L – кількість пластинок гіменофору, які досягають ніжки; l – кількість пластинок, що не досягають ніжки, між двома довгими; av. L – середня довжина спори анфас; av. B – середня ширина спори анфас; Q – відношення довжини спори до її ширини (квотієнт); av. Q – середнє значення квотієнта. Зразки карпофорів, які описані в статті, зберігаються в Національному гербарії України – гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (KW-M).

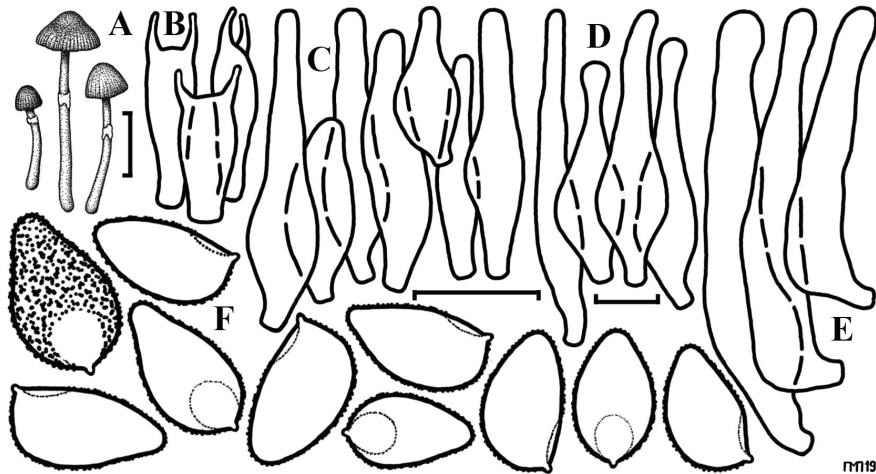


Рис. 1. *Galerina annulata*. A: плодові тіла; B: базидії; C: хейлоцистиди; D: плевроцистиди; E: каулоцистиди; F: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодівих тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 1. *Galerina annulata*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: pleurocystidia; E: caulocystidia; F: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μm for microstructures

Результати та обговорення

Загалом на момент написання цієї статті з території України було зареєстровано 22 види з роду *Galerina*, включно з описаними у попередній статті (Prydiuk, 2016). З них плевроцистиди мають три (*G. marginata*, *G. pruinatipes* та *G. vittiformis*). Ще три види (*Galerina annulata*, *G. atkinsoniana* та *G. salicicola*) були нами виявлені лише нещодавно і вперше наводяться для України. Таким чином, загальна кількість видів роду *Galerina* в країні зросла до 25, шість з них мають плевроцистиди. Нижче наведена докладніша інформація про ці види.

***Galerina annulata* (J. Favre) Singer**, Beih. Sydowia 7: 90. 1973. – Рис. 1.

Galera rubiginosa var. *annulata* J. Favre, *Ergebn. wiss. Unters. schweiz. Nat. Parks* 5(33): 33. 1955. – *Galerina vittiformis* var. *megaspora* Kühner, *Bull. trimest. Soc. mycol. Fr.* 88(2): 152. 1973 [1972]. – *Galerina annulata* f. *megaspora* (Kühner) Bon, *Docums Mycol.* 21(no. 83): 37. 1991.

Шапинка 0,4–1,0 см, спочатку округло-конічна або дзвоникоподібна, згодом конічно-вишукла, гідрофанна, прозоро-смуриста майже до центру, сира – вохриста, світло-руда або іржаво-руда, підсихаючи, стає блідо- або жовтувато-вохристою. Пластинки широко-прислі, часом з зубцем, досить негусті ($L = 14-20$, $l = 1(-3)$), широкі (до 0,2 см), слабко випуклі або майже прямі, вохристо-

коричневі до іржаво-рудих. Ніжка 1,5–3,5 × 0,05–0,1 см, циліндрична, з булавоподібною, часом злегка потовщеною основою, трубчаста, з тонким білуватим повстисто-волокнистим кільцем у верхній третині, над кільцем борошніста, вохриста, нижче злегка волокниста, вохриста, донизу поступово темнішає до іржаво-коричневої біля самої основи. М'якуш у шапинці вохристий, в ніжці – вохристо-буруватий, без особливих запаху та смаку. Споривий порошок світло-рудий.

Спори 10,0–12,5(–15,0) × 6,0–7,5(–8,5) мкм, $Q = 1,54-2,0$; av. $L = 11,5 \pm 1,26$ мкм, av. $B = 6,8 \pm 0,55$ мкм, av. $Q = 1,69 \pm 0,12$; зморшкувато-дрібнобородавчасті, із гладеньким супрагілярним диском, анфас видовжено-яйцеподібні та еліпсо-яйцеподібні, до майже краплеподібних, у профіль мигдалеподібні, із загостреною або дещо сосочкоподібною верхівкою, товстостінні, блідо-руді. Базидії 20,0–25,0 × 6,0–8,5 мкм, булавоподібні, двоспорові. Хейлоцистиди 25,0–50,0 × 7,0–12,0 мкм, веретеноподібні до веретенопляшкоподібних, з закругленими верхівками 3,0–5,0 мкм завш. Плевроцистиди аналогічної форми, 35,0–55,0 × 8,0–12,0 мкм, з закругленими або дещо потовщеними верхівками 3,0–5,0 мкм завш. Пілоцистиди відсутні. Каулоцистиди 45,0–70,0 × 9,5–14,5 мкм, веретенопляшкоподібні, з закругленими верхівками 5,0–7,0 мкм завш. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи 5,5–12,0 мкм завтов., місцями зі

слабопомітною зернистою інкрустацією, блідо-коричневі. Пряжки є.

Поодинокі та маленькими групами на зелених мохах, у хвойних і мішаних лісах, часто на берегах струмків, водойм та боліт. Рідкісний, поки що знайдений в Україні лише в одному локалітеті. Плодові тіла трапляються в жовтні.

Досліджені зразки. Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, Природний заповідник "Горгани", Горганське ПНДВ, ялиновий ліс зеленомоховий, берег р. Бистриця (за мостом), серед моху, 48°29'21.9" пн. ш., 24°16'43.8" сх. д., 16.10.2015 (KW-M71219).

Загальне поширення. Європа: Велика Британія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Україна, Франція, Швейцарія (Gulden, 2012; GBIF..., 2017a).

Характерними для *G. annulata* є маленькі тендітні плодові тіла з кільцем на ніжці та двоспоровими базидіями. Деяку зовнішню схожість до нього має *G. ampullaceocystis* (який теж має двоспорові базидії), проте останній відрізняється відсутністю плевроцистид, кеглеподібними хейло- та плевроцистидами, а також меншими та вужчими спорами (8,0–)9,0–11,5(–14,5) × (5,0–)5,5–6,0(–6,5) мкм (Prydiuk, 2016).

***Galerina atkinsoniana* A.H.Sm., Mycologia 45(6): 894. 1953. – Рис. 2.**

Galerina atkinsoniana var. *sphagnorum* A.H. Sm., Monogr. Galerina: 325. 1964. – *Galerina atkinsoniana* f. *tetraspora* Kühner, Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 88(1): 84. 1972. – *Galerina atkinsoniana* f. *quadrispora* Gulden & Hallgr., Acta Botanica Islandica 13: 32. 2000. – *Galerina vittiformis* subsp. *atkinsoniana* (A.H.Sm.) Arnolds, Bibliotheca Mycol. 90: 380. 1982. – *Galerina vittiformis* var. *atkinsoniana* (A.H.Sm.) Krieglst., Beitr. Kenntn. Pilze Mitteleur. 7: 66. 1991.

Шапинка 0,3–1,5 см, спочатку округло-конічна, згодом дзвоникоподібна до випуклої, нерідко в центрі з невисоким горбиком, гідрофанна, прозоро-смуриста майже до центру, сира – вохристо- або жовтувато-руда, в центрі та над пластинками іржаво-руда, підсихаючи, стає світло-вохристою. Пластинки широко-прирослі, рідкі (L = 14–20, l = 1–(3)), широкі (до 0,2 см), випуклі, спочатку блідо-вохристі, згодом іржаво-руді з білуватим краєм. Ніжка 2,0–5,5 × 0,05–0,15 см, циліндрична, з булавоподібною основою, трубчаста, борошніста по всій довжині (з часом лише у верхній частині), жовтувата або

вохриста, при основі темніша до іржаво-коричневої. М'якуш у шапинці вохристій, в ніжці – буруватий, без особливих запаху та смаку. Споривий порошок світло-рудий.

Спори 10,0–14,0(–15,5) × 6,0–8,5 мкм, Q = 1,44–2,15; av. L = 12,5 ± 1,29 мкм, av. B = 7,3 ± 0,78 мкм, av. Q = 1,73 ± 0,14; зморшкувато-грубобородавчасті, з гладеньким супрагілярним диском, анфас яйцеподібні та еліпсоїдоподібні, у профіль мигдалеподібні, із дещо загостреною верхівкою, товстостінні, блідо-руді. Базидії 20,0–29,0 × 7,0–8,5 мкм, булавоподібні, двоспорові. Хейлоцистиди 36,0–62,0 × 12,0–19,0 мкм, веретенопляшкоподібні, верхівка округла або дещо потовщена, 4,5–7,0 мкм завтов. Плевроцистиди 40,0–80,0 × 15,0–22,0 мкм, веретенопляшкоподібні, верхівка округла або дещо потовщена, 5,5–7,0 мкм завтов. Пілоцистиди видовжено веретенопляшкоподібні, 55,0–72,0 × 10,0–12,5 мкм, з округлою або дещо потовщеною верхівкою 5,0–6,0 мкм завтов. Каулоцистиди видовжено веретенопляшкоподібні, 46,0–115,0 × 14,5–26,5 мкм, з округлою або дещо потовщеною (зрідка роздвоєною) верхівкою 5,0–7,0 мкм завтов. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи 5,5–9,5 мкм завтов., з легкою збройдно-гранулярною пігментною інкрустацією. Пряжки є.

Поодинокі та невеликими групами на зелених та сфагнових мохах, також на ґрунті та гнилій деревині, оброслій мохом, у хвойних, листяних і мішаних лісах, на болотах та вологих луках. Ймовірно рідкісний, поки що знайдений лише у трьох локалітетах. Вересень.

Досліджені зразки. Чернівецька обл., Вижицький р-н, Національний природний парк (НПП) "Вижицький", Солонянське ПНДВ, урочище "Лекече", лівий берег р. Лекече, буковий ліс, серед зелених мохів, 48°06'47.1" пн. ш., 25°15'40.2" сх. д., 07.09.2013 (KW-M50525). Івано-Франківська обл., Верховинський р-н, НПП "Верховинський", Перкалабське ПНДВ, полонина Васильків, південно-західніше г. Васильків, ялиновий ліс зеленомоховий, серед зелених мохів, 47°45'07.7" пн. ш., 24°54'02.1" сх. д., 23.09.2014 (KW-M71220). Хмельницька обл., Славутський р-н, НПП "Мале Полісся", південна околиця с. Стригани, південний берег оз. Блакитне, сосновий ліс сфагновий, серед сфагнових мохів, 50°18'22.0" пн. ш., 26°46'13.3" сх. д., 13.09.2018 (KW-M71221).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Велика Британія, Данія, Естонія, Ісландія, Іспанія,

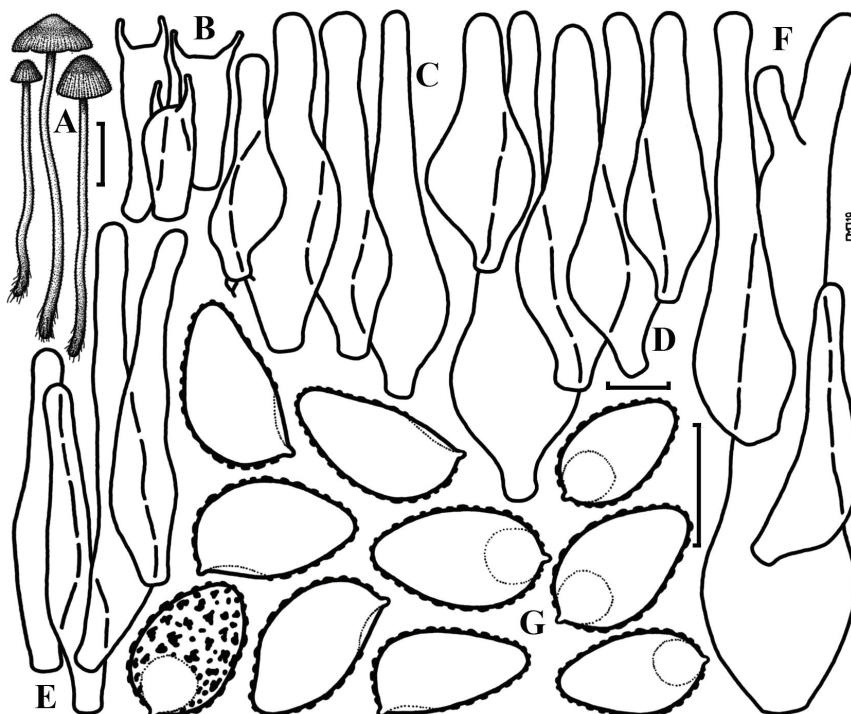


Рис. 2. *Galerina atkinsoniana*. А: плодові тіла; В: базидії; С: хейлоцистиди; D: плевроцистиди; Е: пілоцистиди; F: каулоцистиди; G: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодових тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 2. *Galerina atkinsoniana*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: pleurocystidia; E: pilocystidia; F: caulocystidia; G: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 µm for microstructures

Люксембург, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Росія, Словаччина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Китай, Росія – Сибір та Далекий Схід; Північна Америка: Канада, США; Південна Америка: Аргентина, Нова Зеландія (Nezdoiminogo, 1996; Gulden, 2012; GBIF..., 2017b).

Досить близьким до *G. atkinsoniana* видом є *G. perplexa* A.H. Sm., який теж має численні пілоцистиди. Однак у останнього вони дуже вузькі, майже циліндричні, а спори у *G. perplexa* значно менших розмірів (7,5–10,5 мкм завд.). Схожим видом є *G. vittiformis*, особливо його двоспорова форма *G. vittiformis* f. *bispora* A.H.Sm. & Singer, яка має двоспорові базидії та більш-менш близькі за розмірами спори, проте відсутність пілоцистид в обох форм цього виду та значно дрібніші спори 8,0–10,5(–11,0) мкм завд. у *G. vittiformis* f. *tetraspora* A.H.Sm. & Singer дозволяють легко відрізнити їх від *G. atkinsoniana* (Gulden, 2012).

***Galerina marginata* (Batsch) Kühner**, Encyclop. Mycol. 7: 225. 1935. – Рис. 3.

Agaricus marginatus Batsch, Elench. fung., cont. sec. (Halle): 207. 1789. – *Galera marginata* (Batsch) P.Kumm., Führ. Pilzk. (Zerbst): 74. 1871. – *Pholiota marginata* (Batsch) Quél., Mém. Soc. Émul. Montbéliard, sér. 2, 5: 127. 1872. – *Flammula marginata* (Batsch) Fayod, Anns Sci. Nat., Bot., sér. 7, 9: 361. 1889. – *Galerula marginata* (Batsch) Kühner, Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 50: 78. 1934. – *Pholiota marginata* var. *tremulae* Pilát, Stud. Bot. Českoslov. 11: 166. 1950. – *Agaricus unicolor* Vahl, Fl. Danic. 6: 7. 1792. – *Pholiota unicolor* (Vahl) Gillet, Hyménomycètes (Alençon): 436. 1876 [1878]. – *Galerula unicolor* (Vahl) Kühner, Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 50: 78. 1934. – *Galerina unicolor* (Vahl) Singer, Beih. bot. Zbl., Abt. 2, 56: 170. 1936. – *Galerina unicolor* f. *fibrillosa* Arnolds, Bibliotheca Mycol. 90: 379. 1982. – *Galerina unicolor* f. *paucicystidiata* Arnolds, Bibliotheca Mycol. 90: 378. 1982. – *Agaricus autumnalis* Peck, Ann. Rep. Reg. N.Y. St. Mus. 23: 92. 1872 [1870]. – *Naucoria autumnalis* (Peck) Sacc., Syll. fung. (Abellini) 5: 834. 1887. – *Gymnopilus autumnalis* (Peck) Murrill, N. Amer. Fl. (New York) 10(3). 1917. –

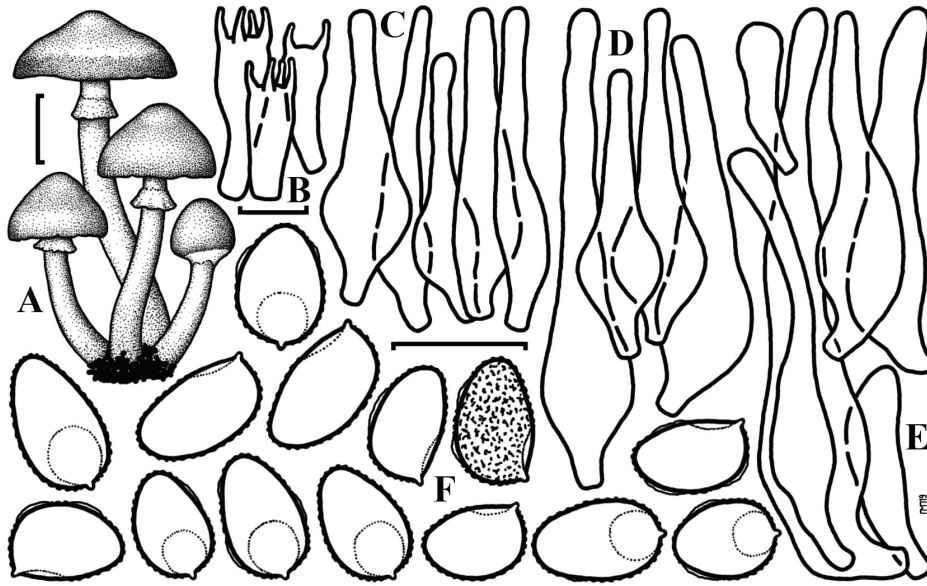


Рис. 3. *Galerina marginata*. A: плодові тіла; B: базидії; C: хейлоцистиди; D: плевроцистиди; E: каулоцистиди; F: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодових тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 3. *Galerina marginata*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: pleurocystidia; E: caulocystidia; F: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μm for microstructures

Galerina autumnalis f. *robusta* Thiers, Mycologia 51(4): 534. 1960 [1959]. – *Galerina autumnalis* (Peck) A.H. Sm. & Singer, Monogr. Galerina: 246. 1964. – *Galerina autumnalis* var. *angusticystis* A.H. Sm., Monogr. Galerina: 249. 1964. – *Galerina autumnalis* var. *robusta* Thiers, Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl.: 249. 1964. – *Agaricus caudicinus* var. *denudatus* Pers., Syn. meth. fung. (Göttingen) 2: 272. 1801.

Шапинка 0,5–3,0 см, спочатку напівкуляста, дзвоникоподібна або випукла, згодом випукло-розпростерта до розпростертої, нерідко з низьким горбиком в центрі, злегка клейка у вологому стані, гідрофанна, прозоро-смуриста лише по краях, сира – жовтувато-руда або рудувато-коричнева, підсихаючи, стає жовтою або вохристо-жовтою. Пластинки широко-прислі, нерідко з зубцем, густі ($L = 30\text{--}36$, $l = 3\text{--}7$), вузькі (до 0,3 см), слабко випуклі, спочатку жовтувато-вохристі, згодом жовтувато-коричневі до іржаво-рудих, з одноколірним краєм. Ніжка 2,0–5,5 × 0,2–0,5 см, злегка потовщується донизу, з булавоподібною основою, трубчаста, з плівчастим або волокнисто-плівчастим білуватим або жовтуватим кільцем у верхній частині, над кільцем борошниста, нижче останнього – гладковолкниста, жовтувато-коричнева або коричнювато-вохриста,

донизу поступово темнішає до іржаво-коричневої. М'якуш в шапинці рудувато-жовтуватий, в ніжці – жовтувато-бурий, з борошністим запахом та смаком. Споровий порошок світло-рудий.

Спори (7,5–)8,0–9,5(–11,0) × 5,0–6,5 мкм, $Q = 1,36\text{--}1,83$; av. $L = 8,9 \pm 0,71$ мкм, av. $B = 5,7 \pm 0,37$ мкм, av. $Q = 1,57 \pm 0,09$; зморшкувато-бородавчасті, з периспорієм, який місцями відстає, із добре помітним гладеньким супрагілярним диском, з калусом на верхівці, анфас яйцеподібні та еліпсо-яйцеподібні, у профіль мигдалеподібні, товстостінні, блідо-руді. Базидії 17,0–25,0 × 7,0–8,5 мкм, булавоподібні, дво- та чотириспоріві. Хейлоцистиди 35,0–50,0 × 7,0–14,5 мкм, веретенопляшкоподібні, верхівка округла або дещо потовщена, 3,0–4,0 мкм завтов. Плевроцистиди 40,0–75,0 × 13,0–17,0 мкм, веретенопляшкоподібні, верхівка округла або дещо потовщена, 3,0–5,0 мкм завтов. Пілоцистиди відсутні. Каулоцистиди двох типів: а) 50,0–85,0 × 9,5–17,0 мкм, веретенопляшкоподібні, верхівка округла або дещо потовщена, 3,0–6,5 мкм завтов.; б) булавоподібні, розміром 20,0–31,0 × 6,5–8,0 мкм. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи 2,5–6,0 мкм завтов., у верхніх шарах дещо ослизнені, з легкою гранулярною пігментною інкрустацією. Пряжки є.

Поодинокі, невеликими групами, нерідко пучками, на ґрунті серед моху та на гнилій деревині, оброслий мохом, у хвойних, листяних і мішаних лісах, а також у трав'яних угрупованнях. Трапляється спорадично, проте регулярно. Серпень–листопад. Смертельно отруйний, містить аматоксини (α - і β -аманітини) (Besl et al., 1984; Enjalbert et al., 2004).

Досліджені зразки. *Закарпатська обл.*, Великоберезнянський р-н, НПП "Ужанський", землі держлісгоспу, кв. 3, буковий ліс, на гнилій деревині бука, 48°55'53.6" пн. ш., 22°29'11.2" сх. д., 20.09.2011 (KW-M40214), Костринське ПНДВ, близько 0,5 км південніше с. Сіль, буковий ліс, на гнилій деревині бука, 48°56'41.7" пн. ш., 22°31'11.7" сх. д., 23.10.2011 (KW-M71224). *Івано-Франківська обл.*, Верховинський р-н, НПП "Верховинський", Перкалабське ПНДВ, близько 1,5 км південніше присілка Перкалаб, ліс із вільхи сірої, на ґрунті серед зелених мохів, 47°44'23.6" пн. ш., 24°55'23.4" сх. д., 22.09.2014 (KW-M71225); Надвірнянський р-н, Карпатський НПП, Ворохтянське ПНДВ, близько 2,5 км південніше смт Ворохта, ялиновий ліс з домішкою вільхи сірої, на ґрунті серед зелених мохів, 48°14'19.1" пн. ш., 24°35'44.1" сх. д., 15.09.2015 (KW-M71226).

Інші знахідки в Україні. *АР Крим*, Бахчисарайський р-н, Кримський природний заповідник, Ізобільненське л-во, околиці кордону Аспорт, грабовий ліс, на гнилій деревині граба, 19.09.2000, 20.09.2000; там само, 132 кв., буковий ліс, на гнилій деревині бука, 21.09.2000; Центральне л-во, р. Узень-Баш, поблизу від водоспаду Головкінського, буковий ліс, на гнилій деревині бука, 23.09.2000; Бахчисарайське л-во, біля кордону "Зуброва Поляна", ясеніно-грабовий ліс, на гнилій деревині (граб?), 30.09.2001; там само, між кордонами "Олень" та "Зелений Гай", сосновий ліс, серед зеленого моху, 04.10.2001 (Dudka et al., 2004); Ялтинська міськрада, Ялтинський гірсько-лісовий природний заповідник, мішаний ліс, на гнилій деревині, 27.11.2005 (Sarkina, Prydiuk, 2012). *Дніпропетровська обл.*, Дніпропетровський р-н, Дніпровсько-Орільський природний заповідник, кв. 34, сосновий ліс, на ґрунті, 07.10.1997 (Prydiuk, 2005b). *Закарпатська обл.*, Тячівський р-н, верхня течія р. Мокрянка, буковий ліс, на деревині ялиці, серпень 1932; Рахівський р-н, на північний захід від гори Піп Іван, долина р. Білий Потік, буковий ліс, на деревині ялиці, серпень 1935, 04–11.10.1935 (Pilat, 1940). *Івано-Франківська обл.*, Надвірнянський р-н, Природний заповідник

"Горгани", кв. 11, 13, на гнилій деревині (Heluta et al., 2011). *Луганська обл.*, Станично-Луганський р-н, Луганський природний заповідник, Станично-Луганське відділення, близько 3 км на північний схід від с. Христово, осоковий ліс, на гнилій деревині осокора, 17.09.2004 (Prydiuk, 2005a; Dudka et al., 2009a). *Полтавська обл.*, Полтавський р-н, околиці с. Головач, дубово-сосновий ліс, 18.08.1953 (Ganzha, 1960). *Сумська обл.*, Лебединський р-н, Український степовий природний заповідник, відділення "Михайлівська цілина", лісосмуга, 17.11.1977, 25.09.1978 (Karpenko, 2011); Середино-Будський р-н, НПП "Деснянсько-Старогутський", листяні та мішані ліси, лісосмуги, болота (Karpenko, 2011); Великописарівський, Охтирський та Тростянецький р-ни, НПП "Гетьманський", листяні та мішані ліси, лісосмуги, болота (Karpenko, 2011). *Тернопільська обл.*, Гусятинський р-н, Природний заповідник "Медобори", Краснянське ПНДВ, кв. 39, дубово-грабовий ліс, на гнилій деревині, 28.09.2007 (Prydiuk, 2008). *Харківська обл.*, Зміївський р-н, НПП "Гомільшанські ліси" (Prylutskyi et al., 2017).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Болгарія, Велика Британія, Данія, Естонія, Ірландія, Ісландія, Іспанія, Італія, Люксембург, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Португалія, Росія, Румунія, Словаччина, Словенія, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Хорватія, Чехія, Швейцарія, Швеція; Африка: Мадагаскар, Нігерія; Азія: Росія – Сибір та Далекий Схід, Японія; Північна Америка: Канада, Коста-Ріка, Мексика, США; Австралія; Нова Зеландія (Nezdoiminogo, 1996; Gulden, 2012; GBIF..., 2017c).

Завдяки відносно масивним, як для цього роду, плодовим тілам з достатньо м'ясистими шапінками та півчастим кільцем на ніжці, а також невеликим грубоскульптурованим спорам з нещільно прирослим периспорієм, *G. marginata* достатньо легко ідентифікувати. Дещо схожі плодові тіла з волокнистим або півчастим кільцем на ніжці мають *G. badipes* (Pers.) Kühner та *G. pseudomycesopsis* Pilát. Обидва види мають дещо більші спори з менш виразною орнаментациєю та щільно прирослим периспорієм, а у *G. badipes*, крім того, базидії виключно двоспорові (Gulden, 2012). Варто також вказати, що для пересічної людини існує чимала ймовірність переплутати отруйний гриб *G. marginata* з їстівним *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.) Singer & A.H.Sm. (*Strophariaceae*), що може призвести до смертельних отруєнь. Найбільш виразною

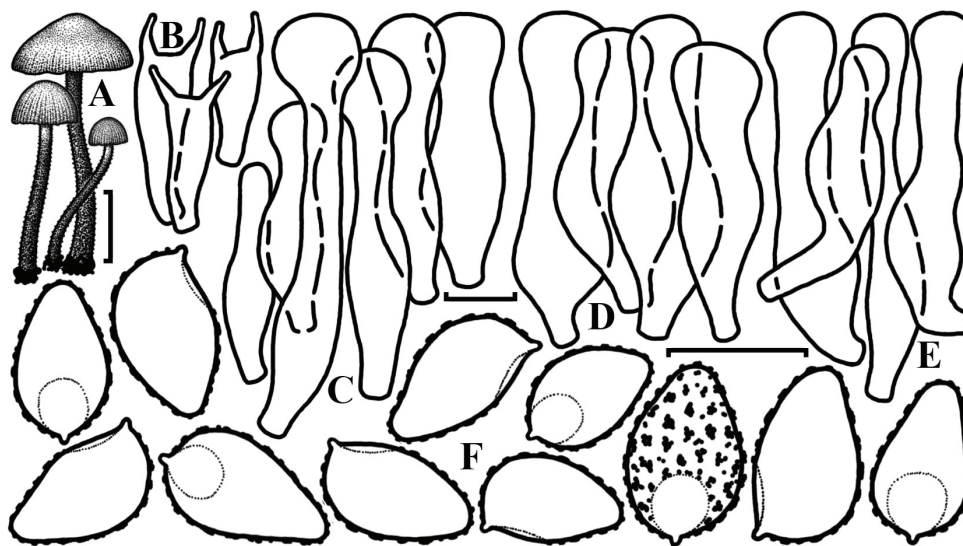


Рис. 4. *Galerina pruinatipes*. A: плодові тіла; B: базидії; C: хейлоцистиди; D: плевроцистиди; E: каулоцистиди; F: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодових тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 4. *Galerina pruinatipes*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: pleurocystidia; E: caulocystidia; F: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μm for microstructures

ознакою, за якою їх можна відрізнити – наявність на ніжці *K. mutabilis* нижче кільця дрібних загнутих лусочок, в той час як у *G. marginata* ніжка гладенька. Мікроскопічно *K. mutabilis* можна відрізнити за дрібнішими, гладенькими спорами з добре помітною ростовою порою та відсутністю плевроцистид.

***Galerina pruinatipes* A.H.Sm.**, Mycologia 45(6): 912. 1953. – Рис. 4.

Galerina pruinatipes var. *fulvipes* A.H. Sm., Mycologia 45(6): 913. 1953. – *Gymnopilus laricicola* J. Favre, Ergebn. wiss. Unters. schweiz. NatnParks 6(42): 539, 588. 1960.

Шапинка 1,0–2,0 см, спочатку округло-конічна або дзвоникоподібна, згодом випукла, дещо м'ясиста, часом в центрі дещо зернисто-луската, гідрофанна, злегка прозоро-смугаста до половини радіусу, медово-коричнева, жовтувато-руда або світло-руда, підсихаючи, стає блідо- або коричнювато-вохристою. Пластинки прирослі, досить рідкі (L = 15–20, l = 1–3), широкі (до 0,3 см), слабко випуклі, вохристі до іржаво-рудих, з білуватим дрібнопластівчастим краєм. Ніжка 2,5–5,0 × 0,2–0,25 см, циліндрична, з булавоподібною, часом потовщеною (до 0,4 см) основою, трубчаста, повністю вкрита білуватим борошнистим нальотом, у верхній частині світло-руда, нижче досить швидко стає темнішою, до темно-

бурої біля самої основи, покривало малопомітне, у вигляді окремих білуватих або жовтуватих волокон. М'якуш у шапинці блідо-рудий, в ніжці – рудуватий до бурого, без особливого запаху, гіркий на смак. Споривий порошок світло-рудий.

Спори (8,5–)10,0–12,5(–14,5) × (5,5–)6,0–8,0(–9,0) мкм, Q = 1,53–1,79; av. L = 11,6 ± 1,03 мкм, av. B = 7,2 ± 0,6 мкм, av. Q = 1,62 ± 0,07; зморшкувато-бородавчасті, з гладеньким супрагілярним диском, анфас яйцеподібні та еліпсо-яйцеподібні, у профіль мигдалеподібні, з дещо загостреною або майже сосочкоподібною верхівкою, доволі товстостінні, блідо-руді. Базидії 17,0–25,0 × 6,0–8,0 мкм, булавоподібні, двоспорові. Хейлоцистиди 30,0–60,0 × 7,0–12,0 мкм, мішкоподібні до майже веретеноподібних, з сильно голівчасто потовщеною верхівкою 5,0–13,0 мкм завш. Плевроцистиди аналогічної форми 35,0–50,0 × 12,0–17,0 мкм, верхівка 10,0–13,0 мкм завтов. Пілоцистиди відсутні. Каулоцистиди 39,0–75,0 × 7,5–20,0 мкм, веретеноподібні зі злегка потовщеною верхівкою 7,0–10,0 мкм завш. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи 5,5–12,0 мкм завтов., з легкою зернистою пігментною інкрустацією. Пряжки є.

Поодинокі та маленькими групами на оброслій мохом деревині листяних та хвойних порід, в хвойних

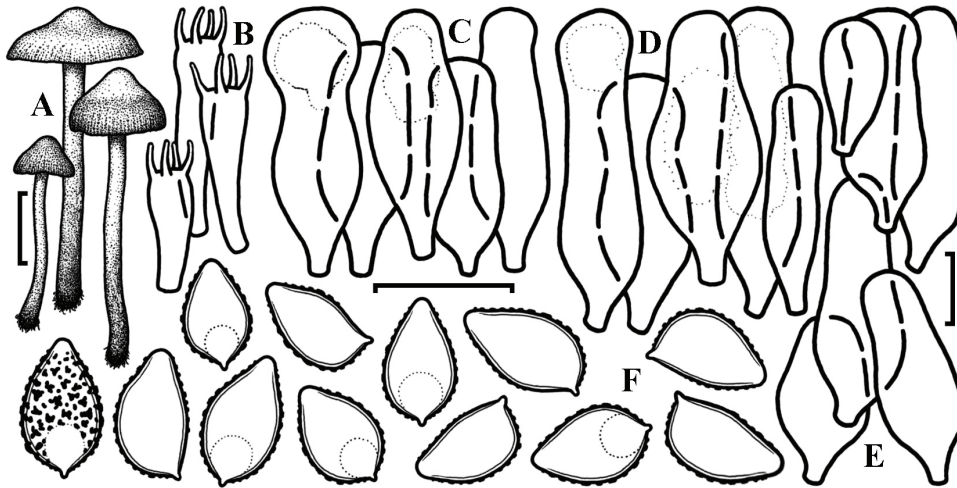


Рис. 5. *Galerina salicicola*. A: плодові тіла; B: базидії; C: хейлоцистиди; D: плевроцистиди; E: каулоцистиди; F: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодівих тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 5. *Galerina salicicola*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: pleurocystidia; E: caulocystidia; F: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μ m for microstructures

та мішаних лісах. Рідкісний, поки що знайдений лише в трьох локалітетах. Серпень – жовтень.

Досліджені зразки. Івано-Франківська обл., Верховинський р-н, НПП "Верховинський", Перкалабське ПНДВ, близько 1,5 км західніше присілка Перкалаб, ялиновий ліс зеленомоховий, на гнилій деревині ялини, 47°45'36.6" пн. ш., 24°54'36.7" сх. д., 24.09.2014 (KW-M71227).

Інші знахідки в Україні. Сумська обл., Середино-Будський р-н, НПП "Деснянсько-Старогутський", близько 3 км північніше с. Стара Гута, кв. 108, сосновий ліс зеленомоховий, на гнилих гілочках, оброслих мохом, 16.08.2003 (Dudka et al., 2009a, 2009b; Karpenko, 2011).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Болгарія, Іспанія, Норвегія, Україна, Фінляндія, Швейцарія; Північна Америка: Канада, США (Gulden, 2012; GBIF..., 2017d).

Завдяки практично повній відсутності покривала, виразно борошністий по всій довжині (завдяки численним каулоцистидам) ніжки, а також досить специфічній формі цистид *G. pruinatipes* досить легко ідентифікувати. Ще одна важлива ознака цього виду – гіркий на смак м'якуш (Gulden, 2012). Дуже схожі за формою цистиди у *G. salicicola*, проте він має іншу форму плодівих тіл (шапінка з добре помітним горбиком, гладенька ніжка), борошністий,

а не гіркий, смак у м'якуша, чотириспорові базидії, а також значно менші за розміром спори.

Galerina salicicola P.D.Orton, Trans. Br. Mycol. Soc. 43 (2): 242. 1960. – Рис. 5.

Шапінка 1,0–2,0 см, спочатку напівкуляста або випукла, згодом випукло-розпростерта, в центрі з добре помітною випуклістю або округлим чи досить гострим горбиком, гідрофанна, злегка прозоро-смуриста до третини радіусу, вохристо- або іржаво-коричнева, дещо темніша в центрі, по самому краю нерідко світліша, до жовтувато-коричневої, підсихаючи, стає жовтуватою з вохристим відтінком, у молодих екземплярів по краю шапінки помітне покривало у вигляді негустих жовтуватих волокон. Пластинки пророслі зубцем або дещо спускаються на ніжку, негусті ($L = 16-20$, $l = 1-3$), доволі широкі (до 0,3 см), слабко випуклі, жовтувато-медові до іржаво-рудих, з одноколірним майже гладеньким або дрібнопластивчастим краєм. Ніжка 1,0–3,0 \times 0,2–0,3 см, циліндрична, з булавоподібною, часом слабко потовщеною (до 0,4 см) основою, трубчаста, у верхній частині жовтувато-коричнева до світло-рудоді, знизу поступово темнішає, до темно-бурої біля самої основи, покривало малопомітне, у вигляді окремих жовтуватих волокон, які можуть утворювати малопомітну кільцеподібну зону у верхній частині ніжки та невиразні пластівці нижче останньої.

М'якуш у шапинці жовтувато-рудий, в ніжці – жовтувато-рудий до бурого, з слабким борошнитим запахом та смаком. Споровий порошок іржаво-рудий.

Спори 7,0–10,0(–11,0) × 4,5–6,0 мкм, Q = 1,44–1,83; av. L = 8,5 ± 0,81 мкм, av. B = 5,4 ± 0,35 мкм, av. Q = 1,58 ± 0,09; зморшкувато-бородавчасті, з гладеньким супрагілярним диском, анфас яйцеподібні, еліптичнояйцеподібні та лимоноподібні, у профіль мигдалеподібні, з дещо загостреною або майже сосочкоподібною верхівкою, доволі товстостінні, проте на верхівці стінка помітно потоншена (так званий калус), блідо-руді. Базидії 17,0–29,0 × 6,0–7,0 мкм, булавоподібні, чотириспоріві. Хейлоцистиди 30,0–40,0 × 11,0–13,0 мкм, мішкоподібні або майже веретеноподібні, з округлою або голівчасто потовщеною верхівкою 8,5–14,0 мкм завш., часто з безбарвними або жовтуватими аморфними тільцями всередині. Плевроцистиди аналогічної форми 25,0–45,0 × 7,0–13,0 мкм, верхівка 6,5–12,0 мкм завтовш., аморфні тільця теж нерідко трапляються. Пілоцистиди відсутні. Каулоцистиди 39,0–75,0 × 7,5–20,0 мкм, форма варіює від булавоподібною до мішкоподібною, нерідко з потовщеною верхівкою завширшки 8,5–11,0 мкм. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи 5,0–25,0 мкм завтовш., з зернистою пігментною інкрустацією. Пряжки є.

Згідно з літературними даними (Watling, Gregory, 1993; Gulden, 2012) зростає поодинокі та маленькими групами при основі стовбурів вільхи та на вербових пнях у вільхових лісах, вільхових болотах та інших заболочених місцинах, проте в Україні виявлена в заростях очерету (можливо, на похованій в ґрунті деревині або гнилих кореневищах). Ймовірно рідкісний, поки що знайдений лише в єдиному локалітеті. Жовтень.

Досліджені зразки. Волинська обл., Любешівський р-н, НПП "Прип'ять-Стохід", південно-східна околиця с. Люб'язь (берег оз. Люб'язь), зарості очерету, на ґрунті, 51°49'40.6" пн. ш., 25°28'57.6" сх. д., 07.10.2019 (KW-M71291), зібр. М.О. Зикова.

Загальне поширення. Європа: Велика Британія, Іспанія, Німеччина, Норвегія, Україна; Азія: Росія – Сибір (Watling, Gregory, 1993; Gulden, 2012; GBIF..., 2017e).

Найбільш характерними ознаками *G. salicicola* є мішкоподібні, часто голівчасті цистиди, порівняно невеликі спори з калусом та м'якуш із борошнитим смаком і запахом. Деяку подібність у мікроскопічній будові має *G. pruinatipes*, проте, він помітно відрізняється зовнішнім виглядом плодових тіл,

а також смаком і запахом м'якуша. Про ці та інші відмінності було сказано вище. Інший, схожий у деяких деталях вид, *G. heimansii* Reijnders, має двоспорові базидії, спори без калусу, а також цистиди зі слизистими чохлаками у верхній частині. Плодові тіла у *G. heimansii* дещо інші – вони менші (діаметр шапинки до 10 мм), шапинка без випуклості або горбика в центрі, а їхній м'якуш має слабкий редьковий, а не борошнитий, запах і смак (Gulden, 2012).

***Galerina vittiformis* (Fr.) Singer**, Acta Inst. bot. Komarov. Acad. Sci., Pl. Crypt., ser. 2, 6: 472. 1950. – Рис. 6.

Agaricus vittiformis Fr. [as '*vittaeformis*'], Epicr. syst. mycol. (Upsaliae): 207. 1838 [1836–1838]. – *Galera vittiformis* (Fr.) P. Kumm. [as '*vittaeformis*'], Führ. Pilzk. (Zerbst): 75. 1871. – *Galerula vittiformis* (Fr.) Maire, Treb. Mus. Ciènc. nat. Barcelona, sér. bot. 15(no. 2): 94. 1933. – *Galerina vittiformis* var. *pachyspora* A.H. Sm. & Singer, Mycologia 50(4): 488. 1958. – *Galerina vittiformis* f. *bispora* A.H.Sm. & Singer, Monogr. Galerina: 334. 1964. – *Galerina vittiformis* var. *albescens* A.H.Sm. & Singer, Monogr. Galerina: 333. 1964. – *Agaricus hypni* Batsch, Elench. fung. (Halle): 117, tab. 19, fig. 96. 1786. – *Derminus hypni* (Batsch) J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien (Breslau) 3.1(33–40): 579. 1889. – *Galerula hypni* (Batsch) Murrill, N. Amer. Fl. (New York) 10(3): 163. 1917. – *Agaricus rubiginosus* Pers., Syn. meth. fung. (Göttingen) 2: 385. 1801. – *Agaricus hypnorum* var. *rubiginosus* (Pers.) Fr., Syst. mycol. (Lundae) 1: 267. 1821. – *Galera rubiginosa* (Pers.) Fr., Bidr. Känn. Finl. Nat. Folk 1: 440. 1879. – *Derminus hypni* var. *rubiginosa* (Pers.) J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien (Breslau) 3.1(33–40): 579. 1889. – *Galerina rubiginosa* (Pers.) Kühner, Encyclop. Mycol. 7: 200. 1935. – *Galera rubiginosa* var. *hypnorum* (Batsch) Rick, Lilloa 3: 418. 1938. – *Galera hypnorum* var. *rubiginosa* (Pers.) J.E. Lange, Fl. Agaric. Danic. 5: 103. 1940. – *Galerula muricellospora* G.F. Atk., Proc. Am. phil. Soc. 57: 360. 1918. – *Galerina muricellospora* (G.F. Atk.) Kühner, Encyclop. Mycol. 7: 203. 1935. – *Galerina muricellospora* var. *pachyspora* (A.H. Sm. & Singer) Courtec., Docums Mycol. 14(no. 56): 56. 1985 [1984]. – *Galera hypnorum* (Batsch) Qué., Mém. Soc. Émul. Montbéliard, sér. 2, 5: 137. 1872. – *Galerula hypnorum* subsp. *macrospora* Maire, Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 44: 49. 1928. – *Galerula hypnorum* (Batsch) Madre, Publ. Junta Ciències Nat. Barcelona, Ser. Bot. 15(2): 94. 1933.

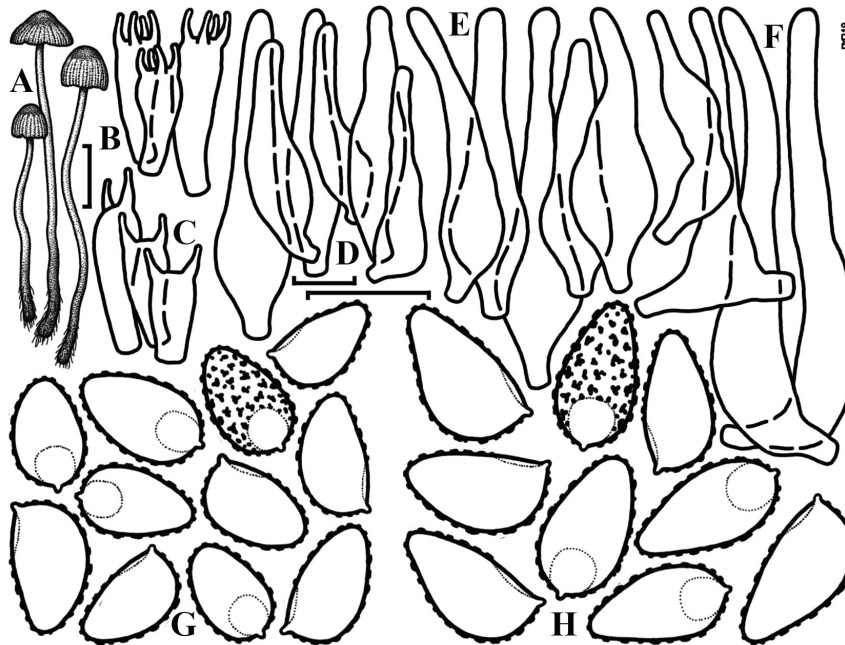


Рис. 6. *Galerina vittiformis*. A: плоді тіла; B: базидії *G. vittiformis* f. *tetraspora*; C: базидії *G. vittiformis* f. *bispora*; D: хейлоцистиди; E: плевроцистиди; F: каулоцистиди; G: спори *G. vittiformis* f. *tetraspora*; H: спори *G. vittiformis* f. *bispora*. Масштабна шкала: 1 см для плодівих тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 6. *Galerina vittiformis*. A: fruit bodies; B: basidia of *G. vittiformis* f. *tetraspora*; C: basidia of *G. vittiformis* f. *bispora*; D: cheilocystidia; E: pleurocystidia; F: caulocystidia; G: spores of *G. vittiformis* f. *tetraspora*; H: spores of *G. vittiformis* f. *bispora*. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μm for microstructures

Шапинка 0,5–1,5 см, спочатку округло-конічна до дзвоникоподібної, згодом дзвоникоподібно-випукла, тонком'ясиста, гідрофанна, прозоро-смуриста майже до центру, темно-руда, згодом жовтувато-руда до рудувато-вохристої, в центрі і над пластинками залишається темно-рудюю, підсихаючи, стає блідо-рудюю або коричнювато-вохристою. Пластинки прирослі, досить рідкі ($L = 16\text{--}20$, $l = 1\text{--}(3)$), широкі (до 0,2 см), випуклі, спочатку вохристі, згодом іржаво-руді. Ніжка 2,5–9,0 × 0,05–0,2 см, циліндрична, з булавоподібною основою (до 0,3 см завтов.), трубчаста, злегка борошниста, жовтувато-коричнева, донизу поступово темнішає, до темно-бурої біля самої основи. М'якуш у шапинці блідо рудий, в ніжці — рудуватий, без особливого запаху та смаку. Споривий порошок світло-рудий.

Спори (7,5–)8,5–10,5(–11,5) × 5,5–7,0 мкм, $Q = 1,33\text{--}1,73$; ав. $L = 7,1 \pm 0,65$ мкм, ав. $B = 4,2 \pm 0,41$ мкм, ав. $Q = 1,72 \pm 0,12$ (f. *tetraspora*) або 9,5–13,0 × 5,5–7,0(–8,0) мкм, $Q = 1,63\text{--}2,0$; ав. $L = 11,7 \pm 0,94$ мкм, ав. $B = 6,5 \pm 0,48$ мкм, ав. $Q = 1,79 \pm 0,09$ (f. *bispora*); зморшкувато-бородавчасті, із гладеньким супрагілярним диском, анфас яйцеподібні та

еліпсо-яйцеподібні (у f. *bispora* видовжено-яйцеподібні та видовжено-еліпсоподібні), у профіль мигдалеподібні, часто з дещо загостреною або майже сосочкоподібною верхівкою, особливо яскраво вираженою у f. *bispora*, доволі товстостінні, блідо-руді. Базидії 15,0–26,0 × 7,0–8,0 мкм, булавоподібні, чотириспорові (f. *tetraspora*) або двоспорові (f. *bispora*). Хейлоцистиди 30,0–70,0 × 9,0–13,0 мкм, веретенопляшкоподібні та пляшкоподібні, з округлою або злегка голівчасто потовщеною верхівкою 3,0–5,0 мкм завш. Плевроцистиди 40,0–62,0 × 11,0–15,0 мкм, веретенопляшкоподібні та пляшкоподібні, з округлою або злегка голівчасто потовщеною верхівкою 3,0–5,0 мкм завш. Пілоцистиди відсутні. Каулоцистиди подібні до хейло- та плевроцистид, 30,0–72,0 × 8,5–13,0 мкм, верхівка 2,5–5,5 мкм завш. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи 5,5–12,0 мкм завтов., з легкою зернистою пігментною інкрустацією. Пряжки є.

Поодинокі та маленькими групами серед зелених мохів, у хвойних та мішаних лісах, а також на болотах та в трав'яних угрупованнях. Трапляється спорадично, проте регулярно. Серпень–жовтень.

Досліджені зразки. Львівська обл., Сколівський р-н, НПП "Сколівські Бескиди", Майданське ПНДВ, близько 1 км на південь від с. Майдан (долина р. Рибник), вільховий ліс, серед моху, 49°07'36.0" пн. ш., 23°16'20.2" сх. д., 22.09.2010 (KW-M50145, f. *bispora*). Івано-Франківська обл., Верховинський р-н, НПП "Верховинський", Перкалабське ПНДВ, близько 3 км на південний захід від присілка Перкалаб, пасовисько, серед моху, 47°44'07.0" пн. ш., 24°53'57.5" сх. д., 22.09.2014 (KW-M71229, f. *tetraspora*); Надвірнянський р-н, Карпатський НПП, Ворохтянське ПНДВ, близько 1,5 км південніше смт Ворохта, ялиновий ліс зеленомоховий, серед моху, 48°15'17.7" пн. ш., 24°35'56.4" сх. д., 14.09.2015 (KW-M71230, f. *tetraspora*).

Інші знахідки в Україні. Донецька обл., Слов'янський р-н, НПП "Святі Гори", Святогірське ПНДВ, близько 0,5 км північніше контори парку, серед моху, 29.09.2004 (Dudka et al., 2009a). Сумська обл., Середино-Будський р-н, НПП "Деснянсько-Старогутський", північна околиця с. Стара Гута, група беріз та сосен, серед моху, 14.08.2003, близько 3 км північніше с. Стара Гута, сосновий ліс зеленомоховий, на гнилих гілочках, оброслих мохом, 15.08.2003 (Dudka et al., 2009a, b; Karpenko, 2011). Рівненська обл., Дубровицький р-н, околиці с. Крупове, (Дубровицьке л-во, 90 кв.), сосновий ліс молінієвий, серед моху, 20.08.1999 (Vysotska et al., 2009). Харківська обл., Зміївський р-н, НПП "Гомільшанські ліси" (Prylutskyi et al., 2017).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Болгарія, Велика Британія, Данія, Естонія, Ірландія, Ісландія, Іспанія, Італія, Латвія, Литва, Люксембург, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Португалія, Росія, Румунія, Словаччина, Словенія, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Хорватія, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Росія – Сибір та Далекий Схід, Японія; Північна Америка: Канада, Коста-Ріка, США; Південна Америка: Аргентина; Нова Зеландія; Антарктика: Південні Шетландські о-ви, о. Південна Джорджія (Nezdoiminogo, 1996; Gulden, 2012; GBIF..., 2017f).

Для *G. vittiformis* характерні повна відсутність покривала та пілоцистид, наявність численних веретенопляшкоподібних плевроцистид, а також грубоскульптуровані спори з добре помітним гладеньким супрагілярним диском. У найближчого виду, *G. karstenii* A.H. Sm. & Singer, плевроцистиди трапляються рідко, а спори менші, слабкіше скульптуровані та з малопомітним супрагілярним диском (Gulden, 2012).

Подяки

Автор висловлює щире вдячність М.О. Зиковій, Я.І. Зеленчуку, О.І. Киселюку та С.М. Панченку за допомогу в зборі досліджених зразків.

Список посилань

- Besl H., Mack P., Schmied-Heckel I. 1984. Giftpilze in den Gattungen *Galerina* und *Lepiota*. *Zeitschrift für Mykologie*, 50: 183–189.
- Bon M. 1992. Clé monographique des espèces galero-naucorioides. *Documents Mycologiques*, 21: 1–89.
- Dudka I.O., Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Andrianova T.V., Hayova V.P., Prydiuk M.P., Dzhagan V.V., Isikov V.P. 2004. *Fungi of the Crimean Peninsula*. Ed. I.O. Dudka. Kyiv: Phytosociocentre, 452 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Андрианова Т.В., Гайова В.П., Придюк М.П., Джаган В.В., Ісіков В.П. 2004. *Гриби природних зон Криму*. Ред. І.О. Дудка. Київ: Фітосоціоцентр, 452 с.]
- 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. 2009a. *Gryby zapovidnykiv ta natsionalnykh pryrodnykh parkiv Livoberezhnoyi Ukrainy (Fungi of nature reserves and national nature parks of the Left-Bank Ukraine)*. Kyiv: Aristey, 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., Леонтєв Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. 2009а. *Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України*. Київ: Арістей, Т. 2. 428 с.]
- Dudka I.O., Prydiuk M.P., Golubtsova Yu.I., Andrianova T.V., Karpenko K.K. 2009b. *Gryby ta grybopodibni organizmy Natsionalnogo pryrodnogo parku "Desniansko-Starohutskiy" (Fungi and fungi-like organisms of the National Nature Park "Desniansko-Starohutskiy")*, Sumy: Universitetska knyga, 224 pp. [Дудка І.О., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Андрианова Т.В., Карпенко К.К. 2009б. *Гриби та грибоподібні організми Національного природного парку "Деснянсько-Старогутський"*. Суми: Університетська книга, 224 с.]
- Enjalbert F., Cassanas G., Rapior S., Renault C., Chaumont J.P. 2004. Amatoxins in wood-rotting *Galerina marginata*. *Mycologia*, 96: 720–729.
- Ganzha R.V. 1960. *Ukrainian botanical Journal*, 27(5): 102–106. [Ганжа Р.В. 1960. Гриби порядку Agaricales Заворсклянських суборів. *Український ботанічний журнал*, 27(5): 102–106].
- GBIF Secretariat: *GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset*. Available at: <https://www.gbif.org/species/2533927>. 2017a. *Galerina annulata* (J. Favre) Singer (Accessed 03 September 2019).

- GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Available at: <https://www.gbif.org/species/2533879>. 2017b. *Galerina atkinsoniana* A.H.Sm. (Accessed 03 September 2019).
- GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Available at: <https://www.gbif.org/species/8118872>. 2017c. *Galerina marginata* (Batsch) Kühner (Accessed 03 September 2019).
- GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Available at: <https://www.gbif.org/species/7243204>. 2017d. *Galerina pruinatipes* A.H.Sm. (Accessed 03 September 2019).
- GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Available at: <https://www.gbif.org/ru/species/2533886>. 2017e. *Galerina salicicola* P.D.Orton. (Accessed 27 February 2020).
- GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Available at: <https://www.gbif.org/species/2533783>. 2017f. *Galerina vittiformis* (Fr.) Singer (Accessed 03 September 2019).
- Gulden G. 2012. *Galerina* Earle. In: *Funga Nordica. Agaricoid, boletoid, clavarioid and gastroid genera*. Eds H. Knudsen, J. Vesterholt. Copenhagen: Nordsvamp, pp. 886–903.
- Gulden G., Stensrud Ø., Shalchian-Tabrizi K., Kausrud H. 2005. *Galerina* Earle: a polyphyletic genus in consortium of dark-spored agarics. *Mycologia*, 97(4): 823–837.
- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu. Ya., Malaniuk V.B., Slobodian O.M. 2011. Hryby Pryrodnoho zapovidnyka "Horhany". *Pryroda Zakhidnoho Polissya ta prylehlykhy terytoriy*, 8: 88–108. [Гелюта В.П., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Маланюк В.Б., Слободян О.М. 2011. Гриби Природного заповідника "Горгани". *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*, 8: 88–108].
- Karpenko K.K. 2011. *Macromitsety zapovidnykh terytoriy Sumskoi oblasti*, Sumy: PP Vinnychenko, 200 pp. [Карпенко К.К. 2011. *Макроміцети заповідних територій Сумської області*. Суми: ПП Вінниченко, 200 с.].
- Kirk P.M., Cannon P.F., David J.F., Minter D.W., Stalpers J.A. 2008. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*, 10th ed. Wallingford: CAB Intern., 771 pp.
- Matheny P.B., Curtis J.M., Hofstetter V., Aime M.C., Moncalvo J.M., Ge Z.W., Slot J.C., Ammirati J.F., Baroni T.J., Bougher N.L., Hughes K.W., Lodge D.J., Kerrigan R.W., Seidl M.T., Aanen D.K., DeNitis M., Daniele G.M., Desjardin D.E., Kropp B.R., Norvell L.L., Parker A., Vellinga E.C., Vilgalys R., Hibbett D.S. 2006. Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. *Mycologia*, 98(6): 982–95.
- Nezdojminogo E.L. 1996. *Opredelitel gribov Rossii: Poriadok Agarikovyje; vol. 1. Semeystvo Pautinnikovyje*. St. Petersburg: Nauka, 408 pp. [Нездойминог Э.Л. 1996. *Определитель грибов России: Порядок агариковые; вып. 1. Семейство Паутинниковые*. Санкт-Петербург: Наука, 408 с.].
- Pilat A. 1940. Hymenomycetes Carpatorum orientalis. *Sbornik Národního Musea v Praze*, 2B(3): 37–80.
- Prydiuk M.P. 2005a. Basidial macromycetes of the Luhansk Nature reserve. *Zbirnyk prats Luhanskoho Natsionalnoho Ahrarnoho Universytetu, Seriya Biolohichni nauky*, 56(79): 69–92. [Придюк М.П. 2005а. Базидіальні макроміцети Луганського природного заповідника. *Збірник наук. праць Луганського нац. аграр. ун-ту*. Серія Біологічні науки. 56(79): 69–92].
- Prydiuk M.P. 2005b. Basidial macromycetes of the Dnipro-Orelyskiy Nature Reserve. II. *Mycology and Phytopathology*, 39(2): 34–40. [Придюк М.П. 2005b. Базидіальні макроміцети Дніпровсько-Орельського природного заповідника. II. *Микологія і фітопатологія*, 39(2): 34–40].
- Prydiuk M.P. 2008. In: *Theoretical and applied aspects of the rational use and reproduction of non-timber forest products: materials of the international scientific-practical conference*. Gomel, Institut lesa NAN Belarusi, pp. 168–172. [Придюк М.П. 2008. Базидіальні макроміцети природного заповідника "Медоборы" (Тернопільська обл., Україна). В сб.: *Теоретические и прикладные аспекты рационального использования и воспроизводства недревесной продукции леса: материалы международной научно-практической конференции* (10–12 сентября 2008 г., Гомель, Белоруссия). Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, с. 168–172.].
- Prydiuk M.P. 2016. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(1): 61–71. [Придюк М.П. 2016. Нові та рідкісні для України види роду *Galerina* із підроду *Tubariopsis* (*Strophariaceae*). *Український ботанічний журнал*, 73(1): 61–71].
- Prylutskiy O.V., Akulov O.Yu., Leontyev D.V., Ordynets A.V., Yatsiuk I.I., Usichenko A.S., Savchenko A.O. 2017. Fungi and fungus-like organisms of Homilsha Forests National Park, Ukraine. *Mycotaxon*, 132(3): 705–761.
- Sarkina I.S., Prydiuk M.P. 2012. Annotated checklist of ascomycetous and basidial macromycetes of the Yalta forest-mountainous Nature Reserve. *Proceedings of The Nature Reserve "Mys Martyan"*, 3: 45–82. [Саркіна І.С., Придюк М.П. 2012. Аннотированный список сумчатых и базидиальных макроміцетов Ялтинского горно-лесного природного заповідника. *Научные записки природного заповідника "Мыс Мартьян"*, 3: 45–82].
- Vysotska O.P., Prydiuk M.P., Heluta V.P. 2009. In: *Zberezhennta ta vidtvorennta bioriznomanittia pryrodno-zapovidnykh terytorij: Proceedings of international scientific-practical conference*. Rivne: "Rivnenska drukarnia", pp. 132–143. [Висоцька О.П., Придюк М.П. Гелюта В.П. 2009. Макроміцети Рівненського природного заповідника та його околиць. У зб.: *Збереження та відтворення біорізноманіття природно-заповідних територій. Мат-ли міжнар. наук.-практ. конф. (Сарни, 11–13 червня 2009 р.)*. Рівне: ВАТ "Рівненська друкарня", с. 132–143].
- Watling R., Gregory N.M. 1993. *Cortinariaceae* p.p. 1. *Galerina* Earle. In: *British fungus flora: Agarics and Boleti*, vol. 7. Eds D.M. Henderson, P.D. Orton, R. Watling. Edinburgh: Royal Bot. Garden, pp. 1–131.

Рекомендує до друку В.П. Гелюта



Васильківський степ – найбільша незаповідана плакорна степова ділянка Лівобережної України

Яків П. ДІДУХ¹, Віталій П. КОЛОМІЙЧУК², Оксана А. ФУТОРНА¹

¹Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна
ya.didukh@gmail.com

²Ботанічний сад ім. акад. О.В. Фоміна ННЦ Інститут біології та медицини Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. С. Петлюри 1, Київ 01032, Україна

Didukh Ya.P.¹, Kolomiychuk V.P.², Futorna O.A.¹ 2020. **Vasylkivskiy Steppe, the largest non-protected interfluvial steppe section of the Left Bank Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 283–293.

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereschenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

²A.V. Fomin Botanical Garden, ESC "Institute of Biology and Medicine" Taras Shevchenko National University of Kyiv
1 S. Petliura Str., Kyiv 01032, Ukraine

Abstract. We present here the data on vegetation of the largest steppe section of the Left Bank of the Ukrainian steppe zone. That plot, known as the Vasylkivskiy Steppe (total area 10714.4 hectares), is located in the interfluvial areas of the Samara and Vovcha rivers. The history of its existence resulting from the establishment of the Pavlograd Artillery Range is discussed. The data of physical and geographical conditions of this territory is provided, features of the vegetation cover of the former landfill are characterized. The base of the site is formed by steppes of cl. *Festuco-Brometea* (all. *Festucion valesiacae* (ass. *Salvio nemorosae-Festucetum valesiacae* var. *Vicia tenuifolia*) and all. *Stipo lessingiana-Salvion nutantis* (as. *Stipo lessingiana-Salvietum nutantis*) classes with the inclusion of all. *Tanaceto millefolii-Salvietum nemorosae* on the southern slopes and distribution of meadow communities with minor salinization of classes *Festuco-Puccinellietea* (ass. *Festucetum regeliana*) and *Artemisietea vulgaris* (ass. *Convolvulo-Brometum inermis* and *Cardarietum drabae*) at bottoms of thalwegs. Areas of shrub communities of cl. *Rhamno-Prunetea* (ass. *Rhamno-Prunetum stepposae* and *Sambuco nigra-Aceretum negundo*) and cl. *Robinietae* (*Elytrigio repenis-Robinetum pseudoacaciae*) also occur, which testifies to the processes of expansion of meadows and shrub communities, and afforestation. An estimation of the ecological regime of the groups on the basis of the synfitoindication approach is presented. Two vectors of ecofactor indicators which determine the differentiation of plant communities are established. One is related to soil moisture, aeration, mineral forms of nitrogen compounds content and hydrothermal conditions, where the most remote positions are occupied by shrubs, and the other, having the opposite orientation, where the most remote positions are occupied by steppe communities of associations *Stipo lessingiana-nutviantis-nutviantis* var. *Poa angustifolia* and *Tanaceto millefolii-Salvietum nemorosae*, which are determined by soil chemical properties, thermal regime, and illumination. *Festucion valesiacae* communities exist in optimal conditions. Establishment of a national landscape reserve with appropriate conservation mode is proposed.

Keywords: *Festuco-Brometea*, phytoindication, protection, Vasylkivskiy Steppe, vegetation

Supplementary Material. Electronic Supplement (Table E1, e11) is available in the online version of this article at: <https://ukrbotj.co.ua/archive/77/4/283>

Submitted 27 May 2020. Published 31 August 2020

Реферат. Наведено дані щодо рослинного покриву найбільшої на лівобережжі Степової зони України незаповіданої степової ділянки – Васильківського степу (площа 10714,4 га), розташовано на Дніпропетровщині у межиріччі рік Самари та Вовчої. Наведено історичні факти, що обумовили існування ділянки у сучасних межах, подано дані фізико-географічних умов цієї території, схарактеризовано особливості рослинного покриву колишнього артилерійського полігону. Основу ділянки формують степи класу *Festuco-Brometea* (all. *Festucion valesiacae* (ass. *Salvio nemorosae-Festucetum valesiacae* var. *Vicia tenuifolia*) та *Stipo lessingianae-Salvion nutantis* (ass. *Stipo lessingianae-Salvietum nutantis*) з краплінням на південних схилах ass. *Tanaceto millefolii-Salvietum nemorosae*, а по днищах тальвегів – поширенням лучних угруповань із легким засоленням, які наліжать до cl. *Festuco-Puccinellietea* (ass. *Festucetum regelianae*) та cl. *Artemisietea vulgaris* (ass. *Convolvulo-Brometum inermis* та *Cardarietum drabae*). Фрагментарно трапляються ділянки чагарникових угруповань cl. *Rhamno-Prunetea* (ass. *Rhamno-Prunetea stepposae* та *Sambuco nigra-Aceretum negundo*), а також cl. *Robinietae* (ass. *Elytrigio repenis-Robinietum pseudoacaciae*), що свідчить про процеси олучнення, зачагарникування та заліснення. Подано оцінку екологічного режиму угруповань на основі методики синфітоіндикації. Встановлено два вектори показників екофакторів, що визначають диференціацію рослинних угруповань. Один пов'язаний із вологістю ґрунту, аерацією, вмістом мінеральних форм азотних сполук і гідротермічними умовами (омброрежимом), де найбільш віддалені позиції займають чагарники, а інший має протилежну спрямованість, де крайні позиції займають степові угруповання ass. *Stipo lessingianae-Salvietum nutantis* var. *Poa angustifolia* та *Tanaceto millefolii-Salvietum nemorosae*, що визначаються хімічними властивостями ґрунту, терморезимом та освітленістю. В оптимальних умовах знаходяться угруповання all. *Festucion valesiacae*. Розпочато роботу зі створення на цій території ландшафтного заказника загальнодержавного значення з відповідним режимом охорони та можливістю включення його до Національного природного парку "Самарський бір".

Ключові слова: Васильківський степ, охорона, рослинність, фітоіндикація, *Festuco-Brometea*

Вступ

Степовий біом в останні століття зазнав тотальної трансформації. Його основу – власне степи з пануванням трав'яної рослинності (в основному злаковників) було знищено, розорано, а найбільш родючі чорноземні ґрунти продовжують втрачати запаси гумусу. Особливо це стосується Європи, де залишки степів збереглися переважно по схилах балок, берегів річок, уздовж морського узбережжя. Але й там скорочення площі степів спричинюють терасування схилів та їхнє заліснення. Вцілілі ділянки були взяті під охорону але найбільші з них, такі як заповідники, через введення абсолютно заповідного режиму, впродовж останніх 50 років втрачають степову основу.

Проблема збереження степів полягає не лише в тому, що їх прямо, механічно знищують, а й в тому, що у цих екосистемах енергетичний потенціал зміщений у підземну (педосферну) частину, на відміну від лісових, у яких цей потенціал накопичується в біомасі (деревині), а відтак визначає високу стабільність і опірність по відношенню до дії зовнішніх чинників. Біотична складова степів знаходиться у стані нестійкої рівноваги, а її стан та характер змін визначаються умовами ґрунту та інших зовнішніх чинників, на які рослинний покрив реагує певними пристосуваннями, не маючи достатньої опірності. Відтак у науковців немає єдиної думки й виникають гострі дискусії – як і що потрібно охороняти в

степях – чи лише їхнє біотичне різноманіття, чи спостерігати за природними процесами змін, які значною мірою тепер визначаються антропогенним впливом (Didukh, 2014; Lysenko, Kolomiychuk, 2015).

Науковці повинні надати наукове обґрунтування для забезпечити збереження максимального ценотичного та видового різноманіття степових екосистем. Для цього необхідно застосовувати різні форми режиму такого заповідання та використання, при якому відбувалося б повноцінне відновлення всіх компонентів екосистем із найменшою втратою елементів.

З огляду на те, що всі степові ділянки в Україні займають лише кілька відсотків їхньої території (Econet..., 2013), кожна вціліла така ділянка має велику цінність і заслуговує на увагу та збереження, а тому потребує всебічного дослідження та аналізу. Однією з таких степових ділянок є територія колишнього Павлоградського артилерійського полігону в Дніпропетровській області з місцевою назвою "Васильківський степ".

При розробці екомережі степової зони України (Econet..., 2013), певно, на основі фотознімків між селами Дебальцеве та Великоолександрівка Васильківського р-ну (вздовж заплави р. Вовчої) було виділено Васильківську ключову територію регіонального рівня площею 13600 га. У цій публікації побіжно наводиться характеристика рослинного покриву прилеглих до річки степових решток, але зовсім не згадуються степи Павлоградського

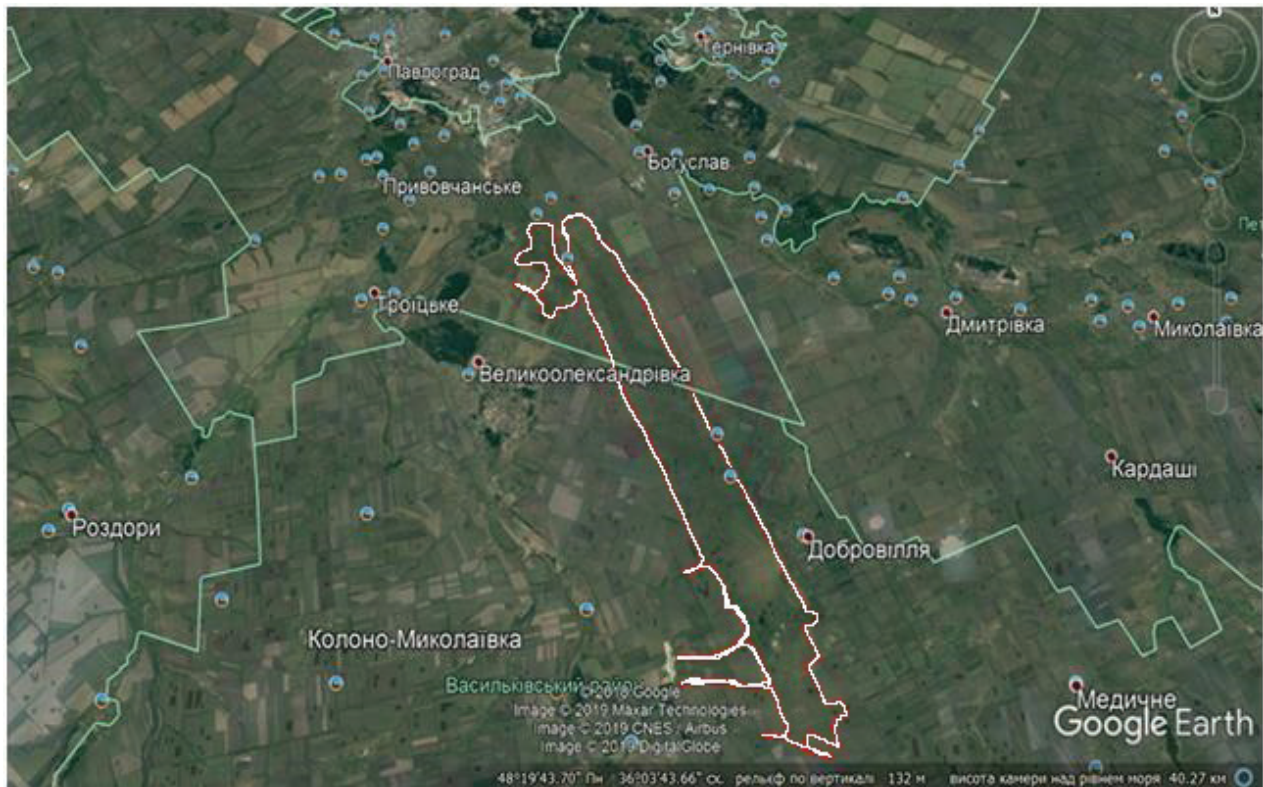


Рис. 1. Розташування та межі Васильківського степу з прилеглими балками
 Fig. 1. Location and boundaries of Vasylykivskyi Steppe with adjacent ravines

артилерійського полігону, що свідчить про відсутність сучасної інформації про фіторізноманіття цієї території. Разом із тим Васильківський степ у схемі формування екологічної мережі Дніпропетровської області отримав статус природного ядра міжнародного значення (Pro zatverdzhennya..., 2017).

Васильківський степ заслуговує на особливу увагу, оскільки це велика ділянка плакорного типу, які тепер збереглися майже виключно у заповідниках. Її площа вдсятеро перевищує площу таких плакорних степів, як "Хомутовський" (1030,4 га) та "Стрільцівський" (1036,5 га), майже удвічі більша за площу степу регіонального ландшафтного парку "Каларарський" (6806 га) і майже співмірна з абсолютно заповідною ділянкою біосферного заповідника "Асканія-Нова" (площа 11054 га) (Ukrainskyi pryrodny..., 1998; Sharoval, 2012; Kolomiychuk, 2013). Таким чином, ця територія є однією з найбільших ділянок плакорного степу Лівобережної України.

Васильківський степ адміністративно знаходиться у Васильківському та Павлоградському р-нах Дніпропетровської обл., фактично між м. Павлоградом та селищем Васильківкою. Ділянка

розташована на плакорному межиріччі річок Самари і Вовчої на висоті 100–150 м н.р.м. Вона має форму видовженого прямокутника, який простягається з півночі на південний схід приблизно на 20 км (відстань між найбільш віддаленими точками 23,745 км), а із заходу на схід – на 2,5–3,0 км, займає площу 10714,4 га і характеризується наявністю долинно-терасових місцевостей зі звичайними середньогумусовими чорноземами (Batsula et al., 2007) (рис. 1).

Згідно з фізико-географічним районуванням України, територія Васильківського степу належить до Вовчансько-Нижньогайчурського фізико-географічного району Кінсько-Ялинської низовинної ландшафтною області (Marinich et al., 2007). Ця область входить до складу Лівобережнодніпровсько-Приазовського краю Степової зони України. За геоботанічним районуванням України територія степу знаходиться в межах Самарського (колишнього Павлоградського) лівобережного округу різнотравно-злакових степів, байрачних лісів та засолених луків Понтичної степової провінції Євразійської степової області (Didukh, Shelyah-Sosonko, 2003). У минулому

тут на плакорі були поширені різнотравно-типчаково-ковиліві стеги.

Найбільш поширеними в межах округу раніше були стеги з вираженою домінантною роллю *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr., *S. capillata* L. та *Festuca valesiaca* Gaudin з рясною домішкою різнотравних елементів, де провідну роль відігравали *Salvia nutans* L. і *Medicago romanica* Prodán. Роль співдомінантів у цих стегах виконували *Bromopsis riparia* (Rehmann) Holub і *Poa angustifolia* L. (Bilyk, 1977).

Власне територія Васильківського степу являє собою слабко похилу з північного сходу на південний захід ділянку. У цьому ж напрямку степ перерізають вісім балок. Основу ґрунтів території формують важкі лесовидні суглинки, на яких залягають чорноземами звичайні середньогумусні, на яких сформувались зональні різнотравно-типчаково-ковиліві стеги. Схили долин і балок широкі, пологі, увігнуті або прямі, крутизною до 6°, утворені в потужних товщах делювіальних лесовидних суглинків.

Притерасні елементи рельєфу та днища балок характеризуються середньо- та легко суглинистими ґрунтами, алювіальними відкладами, які періодично звожуються у весняний період. Але содового чи хлоридно-сульфатного засолення, характерного для чорноземно-лучних ґрунтів заплавл, тут не виявлено, хоча певні ознаки спостерігаються на сусідніх територіях (Marinich et al., 2007).

Територія характеризується помірно посушливим кліматом, середня температура року: 10,0–10,5 °С, січня: –6,0–6,5 °С, липня: 21,5–22,5 °С, тривалість безморозного періоду становить 150–185 днів, сума температур 2900–3100 °С, середньорічна кількість опадів досить низька (490–530 мм, з них на вегетаційний період припадає 250–270 мм). Гідротермічний коефіцієнт Селянінова становить 0,8–0,9, тобто для цього регіону характерним є період посухи (Horb, Duk, 2006).

Збереження цієї території у природному стані пов'язують з організацією та функціонуванням Павлоградського контрольно-випробувального артилерійського полігону республіканського значення. Він був створений у квітні 1931 р. на південних околицях м. Павлоград, випробовували на ньому гармати калібром 76–152 мм, дія снарядів яких сягала 20–25 км. З цією метою зі сільськогосподарського використання було виведено відповідну територію. Завдяки створенню полігону у

роки ще до Другої світової війни Павлоград потужно розвивався – було збудовано його інфраструктуру, створені механічний і хімічний заводи, ремонтні майстерні, склади боєприпасів. У повоєнні роки на цих заводах заснували виробництво сумішей твердих ракетних палив та виготовлення твердопаливних ракетних двигунів і ракет. Нині ці заводи належать до Державного підприємства "Виробниче об'єднання Південний машинобудівний завод ім. О.М. Макарова" у складі Державного космічного агентства України. Військові випробування на полігоні припинили у 1980-х рр. У зв'язку з цим, згідно до Офіційного сайту Павлоградського р-ну Дніпропетровської обл. (www.pavl.dp.gov.ua), рослинний покрив Васильківського степу нині перебуває у природному стані.

Матеріали та методи

Васильківський степ ми відвідали двічі – 06.06.2019 р. та 24.06.2019 р. під час вивчення біотопів степової зони України. У зв'язку з цим було проведено лише рекогносцирувальне обстеження цієї території. Окрім степу ми дослідили прилеглі до нього з заходу балки, де добре збереглася природна рослинність. У результаті було виявлено загальні закономірності розподілу рослинних угруповань, оцінено вплив господарської діяльності, а також зроблено 60 геоботанічних описів на ділянках 10 × 10 м² та описано два профілі за загальноприйнятими у геоботаніці методиками (Yunatov, 1972). Усі описи були занесені до бази даних, створеної у форматі TURBOVEG 2.79 (Hennekens, Schaminée, 2001), інтерпретація геоботанічного матеріалу була проведена із застосуванням пакету програм JUICE 7.0.83 (Tichý, 2002). Виділення фітоценонів здійснювали за допомогою методу двофакторного індикаторного аналізу видів (TWINSPAN), зокрема його модифікованої версії (Hill, 1979; Roleček et al., 2009), а також програмного пакету PC-ORD (McCune, Mefford, 2006). Ідентифікацію отриманих фітоценонів проводили на основі аналізу їхніх діагностичних блоків із використанням зарубіжних і вітчизняних публікацій (Mucina et al., 2016; Prodromus..., 2019).

Для виявлення особливостей екологічної диференціації угруповань використали метод DCA-ординачії (Hill, Gauch, 1980) програми R-project (www.r-projekt.org), інтегрованої в програмний пакет JUICE, а також програму STATISTICA 6.0. Розрахунок екологічних параметрів здійснювали

за фітоіндикаційними шкалами Я.П. Дідуха (Didukh, 2011) на основі бази даних ECODID для 12 провідних екофакторів. Отримані бальні показники інтерпретували до відповідних екологічних характеристик (Didukh, 2012). У геоботанічних таблицях застосована модифікована шкала бальної оцінки видів Б.М. Міркіна (Mirkin et al., 1989): 5 – > 50% і, 4 – 20–49%, 3 – 5–20%, 2 – 1–3%, 1 – < 1%.

Назви синтаксонів наведені згідно з "Продромусом рослинності України" (Prodromus..., 2019), номенклатура таксонів – за "Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist" (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), у разі необхідності – зі змінами.

Результати та обговорення

Рослинність дослідженої ділянки представлена, в першу чергу, степовими угрупованнями, що займають плакори та схили балок (понад 90% площі). У тальвегах балок та на схилах поширені фітоценози лучної (близько 3%) та чагарникової (< 2%) рослинності. Незначну площу займають штучні лісонасадження (1%), а також антропогенізовані перелогові ділянки у місцях розташування капонірів та інших інженерно-військових споруд.

За зональними ознаками угруповання належать до різнотравно-типчакково-ковилкових степів, їхню основу формують домінуючі злаки *Stipa lessingiana* та *Festuca valesiaca*. Фрагментарно трапляються ділянки з домінуванням *Stipa pulcherrima* К.Коч, *Stipa capillata*, *Bromopsis riparia*, на основі чого за домінантною класифікацією вони розглядаються як відповідні формації. Найбільш круті сухі південні схили балок займають розріджені угруповання формації *Galatellata villosae* з домінуванням *Galatella villosa* (L.) Rchb.f. та ксеротермних злаків (*Festuca* spp., *Agropyron* spp., *Stipa* spp.).

Проте після 40-річного терміну припинення використання полігону та посилення кліматичних змін навіть при сінокосінні тут спостерігаються процеси олучнення та зачагарникування з елементами поступового заліснення. Це знаходить відображення в тому, що на значних площах території степу нині співдомінують *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Poa angustifolia* L., *Vicia tenuifolia* Roth, та зрідка *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski, які місцями витісняють інші домінуючі види і формують зарості у вигляді плям і пасм. У плескатих долинах балок на алювіальних наносах формуються лучні угруповання, в яких

домінують кореневищні злаки (формації *Bromopsideta inermis*, *Elytrigieta repentis*), а у вологіших місцях – осоки (угруповання *Cariceta melanostachyae* і навіть *Cariceta distantis*).

В яружно-балкових комплексах, які перетинають степ із заходу на схід та на плакорах фрагментарно у вигляді окремих островів поширені терняки (*Pruneta stepposae*), рідше куртини жостеру проносного (*Rhamneta catharticae*). Спорадично на виположених схилах балок трапляються фрагменти угруповань карагани кущової (*Caraganeta fruticis*), а на верхніх ділянках схилів південної експозиції деяких балок відмічені плями мигдалю низького (*Amygdaleta nanae*).

Природних лісів на цій території не відмічено, а штучні лісонасадження у вигляді культур *Robinia pseudoacacia* L., *Acer negundo* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marshall з домішкою *Ulmus glabra* Huds. зосереджені навколо цієї території у вигляді лісосмуг та окремим масивом (0,5 га) у південній частині ділянки. Крім того, по всій території степу у вигляді окремих екземплярів і груп трапляються *Armeniaca vulgaris* Lam., *Elaeagnus angustifolia* L., *Morus alba* L., *Ulmus pumila* L.

В окремих місцях на території та вздовж доріг нині зафіксовані невеликі ділянки степу з надмірним випасом чи стоянки худоби, де відбулось формування рудеральної рослинності, характерними домінантами якої є *Aegilops cylindrica* Host, *Artemisia austriaca* Jacq., *Centaurea diffusa* Lam., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Onopordum acanthium* L. тощо.

На основі виконаних геоботанічних описів нами розроблено схему рослинності Васильківського степу на засадах еколого-флористичної класифікації. Описи союзів степової рослинності класу *Festuco-Brometea* наведено у табл. E1 (Electronic Supplement).

Festuco-Brometea Br.-Bl. & Tx. ex Soó 1947

Festucetalia valesiaca Soó 1947

Festucion valesiaca Klika 1931

Salvio nemorosae-Festucetum valesiaca Korotchenko & Didukh 1997 var. *Vicia tenuifolia*

Stipo lessingianae-Salvion nutantis Vynokurov 2016

Stipo lessingianae-Salvietum nutantis Vynokurov 2016

Stipo lessingianae-Salvietum nutantis Vynokurov 2016 var. *Poa angustifolia*

Poa angustifolia

Tanaceto millefolii-Galatellion villosae Vynokurov in Kolomiychuk & Vynokurov 2016

Tanaceto millefolii-Salvietum nemorosae Krasova & Smetana 1999

- Festuco-Puccinellietea** Soó ex Vicherek 1973
Scorzonero-Juncetalia gerardii Vicherek 1973
Juncion gerardii Wenbelberger 1943
Festucetum regelianae Solomakha & Shelyag-Sosonko in Golub et al., 2003
- Artemisietea vulgaris** Lohmeyer et al. in Tx. ex Von Rochow 1951
Agroprealia inermis-repenis T. Müller & Görs 1969
Convolvulo arvensis-Agroprion repentis Görs 1967
Convolvulo-Brometum inermis Eliáš 1979
Cardarietum drabae Timár 1950
- Rhamno-Prunetea** Rivas Goday & Borja Carbonell ex Tx. 1962
Prunetalia spinosae Tx. 1962
Prunion spinosae Soó (1931) 1940
Rhamno-Prunetum stepposae Fitsailo 2005
Aegopodio podagrariae-Sambucion nigrae Chytrý 2013
Sambuco nigra-Aceretum negundo Exner in Exner & Willner 2004
- Robinietaea** Jurko & Hadač & Sofron 1980
Chelidonio-Robinetalia pseudocaesiae Jurko et Hadač et Sofron 1980
Chelidonio-Robinion Jurko 1963
Elytrigio repens-Robinetum pseudoacaciae Smetana 2002

Основу рослинного покриву Васильківського степу формують степові угруповання класу *Festuco-Brometea* (переважно союзу *Stipo lessingianae-Salvietum nutantis*), що займають широкі плескаті плакори та некруті схили. За таких умов домінантом є *Stipa lessingiana*, а співдомінують *Salvia nemorosa* L. aggr. і *Medicago falcata* L. aggr., що характеризуються широкою еколого-ценотичною амплітудою. Константними видами (> 60%) у даному випадку для цього союзу, окрім названих домінантів, є *Achillea setacea* Waldst. & Kit., *Astragalus onobrychis* L., *Convolvulus arvensis* L., *Eryngium campestre* L., *Potentilla recta* L. s. l., *Stachys recta* L., а діагностичними, які відмежовують даний союз від близького *Festucion valesiacae*, є власне *Stipa lessingiana*, *Eryngium campestre*, *Falcaria vulgaris* Bernh., *Gypsophila paniculata* L. У межах союзу добре виділяються асоціація *Stipo lessingianae-Salvietum nutantis*, для якої характерні названі види та її мезофітніший варіант var. *Poa angustifolia* зі співдомінуванням *Poa angustifolia* та *Elytrigia repens*. На схилах південної експозиції формуються ксерофітні ценози асоціації *Tanacetum millefolii-Salvietum nemorosae*, в яких, окрім

Stipa lessingiana, домінують ксерофіти з густим сірим опушенням *Tanacetum millefolium* (L.) Tzvelev та *Galatella villosa*, що візуально добре відрізняє ці угруповання на загальному зеленому фоні степу. Ці види є діагностичними, тут також зафіксований куш *Caragana frutex* (L.) K.Koch, якого на плакорах ми майже не зустрічали. Водночас в цих угрупованнях відсутні такі характерні для попередньої асоціації види, як *Achillea setacea*, *Astragalus onobrychis*, *Convolvulus arvensis*, *Gypsophila paniculata*, *Potentilla recta*.

Угруповання союзу *Festucion valesiacae* формуються в дещо мезофітніших умовах. У типових ценозах замість *Stipa lessingiana* тут повинна домінувати *Festuca valesiaca* s. l., а діагностичними видами виступати *Veronica austriaca* L., *Euphorbia stepposa* Zoz ex Prokh. Однак вище означена мезофітизація, накопичення органіки, повільніший її розклад призводять до того, що на відміну від угруповань попереднього союзу степова компонента тут втрачається, а вселяються і співдомінують види класу *Trifolio-Geranietaea sanguinei* T. Müller 1962. Тому такі угруповання можна відносити і до останнього класу, проте багато характерних для його ценозів видів тут ще відсутні. Отже на даному етапі ми розглядаємо такі угруповання як проміжну стадію між ними, що сприяє олучненню та зачагарникуванню. У таких угрупованнях домінуючі позиції зберігає *Festuca valesiaca* (incl. *F. rupicola*), хоча місцями переважають високорослі *Vicia tenuifolia* Roth, *Elytrigia repens* та *E. intermedia*. Високою константністю відзначаються степові види широкої екології – *Achillea setacea*, *Convolvulus arvensis*, *Securigera varia* (L.) Lassen (*Coronilla varia* L.), *Medicago falcata*, *Potentilla recta*, *Salvia nemorosa*, *Stachys recta*, а діагностичними, окрім домінуючих, виступають *Euphorbia stepposa*, *Lathyrus tuberosus* L., *Verbascum lychnitis* L., *Veronica austriaca*. До таких ценозів вже проникає *Prunus spinosa* L. s. l., що свідчить про початок процесу зачагарникування степів. Слід зазначити, що найбільші площі типчатники займають у північній частині дослідженої ділянки, ближче до м. Павлоград, а ковилові ценози – центральну і південну частину полігону.

Нижче по схилах балок на делювіальних відкладах розвиваються високотравні угруповання класу *Artemisietea vulgaris*, представлені союзом *Convolvulo arvensis-Agroprion repentis* та асоціацією *Convolvulo-Brometum inermis*, що діагностуються *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Marrubium praecox* Janka,

Tanacetum vulgare L. У більш деградованих умовах вони заміщуються асоціацією *Cardarietum drabae*, яка тут поширена ближче до населених пунктів.

По днищах балок у вигляді суцільних смуг шириною від кількох до десятка метрів формуються лучні угруповання союзу *Juncion gerardii* класу *Festuco-Puccinellietea*. Вони представлені найбільш ксерофітними і найменш засоленими угрупованнями цього союзу асоціації *Festucetum regelianaе*, в яких домінує *Festuca regeliana* Pavl., наявні *Althaea officinalis* L., *Carex melanostachya* M.Bieb. ex Willd., *C. praecox* Schreb., *Eryngium planum* L., *Galatella dracunculoides* (Lam.) Nees, *Lycopus europaeus* L., *Scorzonera parviflora* Jacq., *Jacobaea erucifolia* (L.) G.Gaertn., В.Мey. & Scherb. (*Senecio erucifolius* L.). Угруповання цього союзу досить поширені в степовій зоні та переважають у заплавах річок, а тут внаслідок відсутності сталих водотоків трапляються у вигляді невеликих ділянок.

Вологіші місця на днищах балок займають угруповання з домінуванням *Carex distans* L. Відмітимо, що у складі угруповань цього союзу тут відсутні такі типові види союзу, як *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Juncus gerardii* Loisel. та ін.

Наявні куртини чи невеликі масиви кущів терну розкидані по всьому степу, але найбільші площі займають по зниженнях, долинах балок і представляють угруповання класу *Rhamno-Prunetea* (асоціація *Rhamno-Prunetum stepposae*), а в густіші насадження проникають *Acer negundo*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Ulmus glabra* (асоціація *Sambuco nigrae-Aceretum negundo*). Тобто, тут відбуваються початкові етапи заліснення за рахунок адвентивних видів-вселенців.

Штучні лісонасадження репрезентують угруповання асоціації *Elytrigio repenis-Robiniyetum pseudoacaciae* союзу *Chelidonio-Robinion*. Це перестійні робінієві угруповання за участі *Acer negundo*, *Fraxinus pennsylvanica* з покриттям травостою 80–90%. Чагарниковий ярус слабо виражений. Участь у його формуванні приймають *Rubus caesius* L. (2–5%), *Sambucus nigra* L. (1–2%). У трав'яному ярусі з високим ступенем постійності відмічені *Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm. (1–2%), *Ballota nigra* L. (1–3%), *Chelidonium majus* L. (5–10%), *Elytrigia repens* (3–10%), *Galium aparine* L. (2–3%), *Geum urbanum* L. (3–5%).

З метою фіксації сучасного стану та прогнозу можливих змін рослинності важливою є оцінка екологічного режиму на основі методики

синфітоіндикації (Didukh, 2012). Загальні закономірності залежностей між показниками провідних екофакторів, їхнього впливу та положення угруповань в екопросторі відображено на основі даних DCA-аналізу (Hill, Gauch, 1980). На рис. 2 видно два вектори розподілу показників екофакторів, що визначають диференціацію рослинних угруповань. Один вектор пов'язаний із вологістю ґрунту, аерацією, вмістом мінеральних форм азотних сполук та гідротермічними умовами (омброрежимом), де найбільш віддалені позиції займають чагарники класу *Chelidonio-Robinion*. Інший вектор, що має протилежну спрямованість, пов'язаний з хімічними властивостями ґрунту, терморежимом та освітленістю, які впливають на характер розподілу степових угруповань. Крайні позиції по відношенню показників цих факторів займають угруповання *Stipo lessingianaе-Salvinietum nutantis* var. *Poa angustifolia* та *Tanaceto millefolii-Salvietum nemorosae*, широкую амплітуду мають власне угруповання *Stipo lessingianaе-Salvinietum nutantis*, а центральне місце належить угрупованням союзу *Festucion valesiacaе*, які проте, як видно з рисунка, більше залежать від показників гідрорежиму, ніж хімічних властивостей ґрунту, а відтак чутливіше реагують на зміну гідротермічних умов.

Аналіз конкретних факторів свідчить про те, що для зонального степового типу рослинності показники вологості ґрунту (Hd) коливаються від 7,4 до 9,3, тобто в інтервалі 2 балів, а середнє значення ($x = 8,4$) характеризує субмезофітні умови з помірним промочуванням ґрунту опадами та талими водами. Натомість максимальний показник, характерний для угруповань з домінуванням *Carex distans*, знаходиться в зоні між мезофітними та гігромезофітними умовами з повним або тимчасовим промочуванням ґрунту. За змінністю зволоження ґрунту (fH) ступінь мають показники 5,8–7,0 ($x = 6,4$), що свідчить про нерівномірні умови зволоження, а найвищий показник (7,0–7,3 бали) характерний для лучних угруповань з домінуванням *Carex distans*. Показники аерації (Ae), як правило, корелюють з вологістю ґрунту і для степів становлять 5,2–5,8 ($x = 5,5$) балів, що відображає субаерофітні умови, а для луків *Carex distans* – 6,4–7,0, тобто ступінь аерації гірший. За вмістом мінеральних форм азоту в ґрунті (Nt) для степів ці показники становлять 4,3–5,4 ($x = 4,9$ балів), що характеризує їх як бідні, хоча вміст гумусу в них досить високий, але він повільно розкладається, а для чагарників цей показник підвищується до

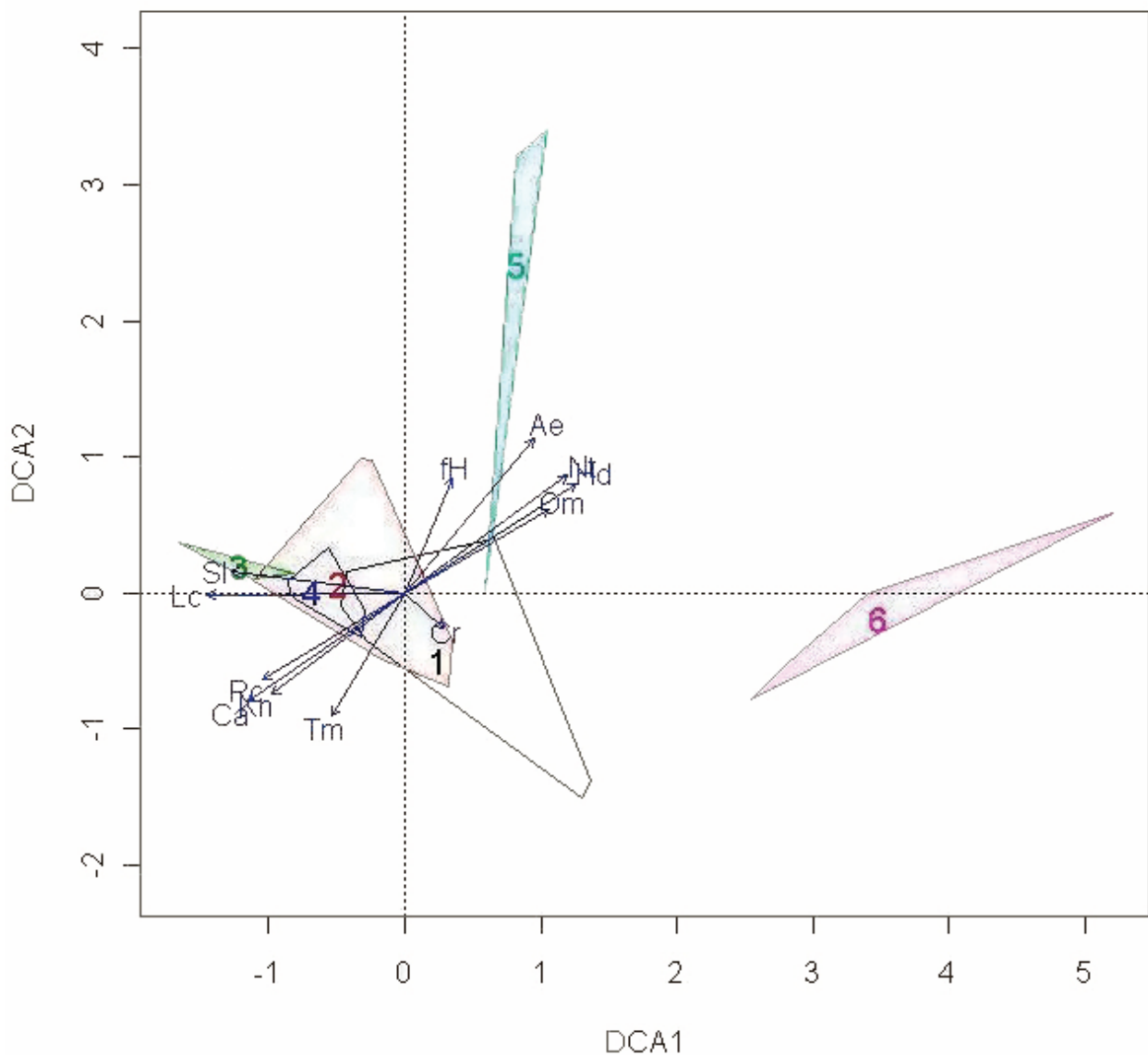


Рис. 2. Результати DCA-ординації рослинності Васильківського степу.

1 – *Festucion valesiaca*, 2 – *Stipion lessingiana*, 3 – *Tanaceto millefolii-Galatellion villosae*, 4 – *Convolvulo arvensis-Agropyron repens*, 5 – *Prunion spinosae*, 6 – *Chelidonio-Robinion*;

Hd – гідрорежим, fH – змінність зволоження, Rc – кислотність ґрунту, Sl – загальний сольовий режим ґрунту, Ca – вміст карбонатів у ґрунті, Nt – вміст сполук азоту в ґрунті, Ae – аерація ґрунту, Tm – терморежим, Om – омброрежим, Kn – континентальність, Cr – кріорежим, Lc – освітлення

Fig. 2. Results of the DCA-ordination of the vegetation Vasylkivskiy steppe.

1 – *Festucion valesiaca*, 2 – *Stipion lessingiana*, 3 – *Tanaceto millefolii-Galatellion villosae*, 4 – *Convolvulo arvensis-Agropyron repens*, 5 – *Prunion spinosae*, 6 – *Chelidonio-Robinion*;

Hd – soilwaterregime, fH – variabilityofdamping, Rc – soilacidity, Sl – totalsoilsaltregime, Ca – carbonatecontentinsoil, Nt – nitrogencontentinsoil, Ae – soilaeration, Tm – thermoregime, Om – ombroregime, Kn – continentalityofclimate, Cr – cryoclimat, Lc – light

7,6 балів, що відображає їхню нітрофільність. За кислотністю ґрунту (Rc) реакція чорноземів близька до нейтральної, тобто рН = 7 (бальні показники 8,5–9,3, $x = 8,9$), як і для інших типів угруповань. За сольовим режимом (Sl = 8,3–9,5, $x = 8,8$ балів) умови евтрофні, що характеризує чорноземи, які найкраще забезпечені солями при відсутності ознак засолення, а найвищі показники (9,1–9,5 балів) притаманні ґрунтам під асоціацією *Tanacetum millefolii-Salvietum nemorosae* та луками союзу *Juncion gerardii*. Вміст карбонатів (Ca) у ґрунтах підвищений (7,8–9,5, $x = 8,5$ балів), що характерно для чорноземів, які залягають на лесоподібних суглинках.

Кліматичні показники коливаються у вузьких межах. Для терморезиму (Tm) степових угруповань вони становлять 9,1–9,8, $x = 9,4$ бали, або 1905–2050 МДж/м²/рік, і відповідають показникам ізотерми, яка проходить уздовж р. Оріль. Натомість цей показник знижується в напрямку від степів до чагарників та лісів, а найнижче значення (8,8 балів) має для лучних угруповань, що приурочені до тальвегів. Кріорежим (Cr) також коливається в межах 0,7 бала (8,0–8,7, $x = 8,3$), що характеризує середньомісячні температури січня -5 °С. За показниками континентальності (Kn) розмах амплітуди ширший (9,3–11,0, $x = 10,1$ бала), що відповідає коефіцієнту континентальності Іванова 145% і характеризує гемі-субконтинентальний клімат. Ізотерма цього показника теж проходить по р. Оріль. За омброрезимом (Om) це субаридофітні умови (10,1–11,0, $x = 10,5$ бала), при яких дефіцит випаровування сягає 400 мм, ізотерма якого теж співпадає з місцеположенням даної території. Отже, фітоіндикаційні показники степових зональних угруповань досить точно відображають місцеположення Васильківського степу, що підтверджує сформульоване нами положення "ефекту мішені" (Didukh, 2008). Такі кількісні показники важливі для подальших порівняльних аналізів та аргументів щодо запровадження тих чи інших режимів збереження цього степового масиву.

Інтенсивне природокористування у Степовій зоні загалом та на Дніпропетровщині зокрема докорінно змінило природні ландшафти та пов'язані з ними рослинні угруповання. За умов інтенсивного агропромисловництва проблема збереження зональних степових територій є найактуальнішим природоохоронним заходом, що входить до "Концепції загальнодержавної програми збереження біорізноманіття на 2005–2025 рр." ([https://www.kmu.](https://www.kmu.gov.ua/npras/9110364)

[gov.ua/npras/9110364](https://www.kmu.gov.ua/npras/9110364)). Територія Васильківського степу є важливою для збереження зональних ландшафтів з природним (корінним) рослинним покривом справжніх степів та понтично-сарматських чагарникових угруповань, в яких зростає низка видів Причорноморського плакорно-степового комплексу (*Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) Woronow, *Dianthus campestris* M.Bieb., *D. elongatus* С.А.Мей, *Limnium sareptanum* (A.Becker) Gams, *Stipa lessingiana*). Ця територія є важливою для забезпечення міграцій та оселищ птахів, а також як оселище комах та деяких видів плазунів (зокрема, гадюки степової). Унікальність рослинних угруповань Васильківського степу (наявність значних площ, зайнятих раритетними ковиловими угрупованнями із "Зеленої книги України", рідкісних степових біотопів Е1.2 з Резолюції 4 Постійного комітету Бернської конвенції), спонукає до створення тут об'єкту Природно-заповідного фонду загальнодержавного значення. Практика створення об'єктів ПЗФ на територіях військових полігонів (Тарутинського, Багеровського та ін.) в Україні існує.

У зв'язку з природною цінністю цієї території за клопотанням Дніпропетровських вчених прийнято рішення Дніпропетровської обласної ради 23 скликання "Про природно-заповідний фонд області" від 19.03.2002 р. (№ 525-22/XXIII), у якому територію Васильківської цілини включено до переліку цінних природних територій області, що резервуються для подальшої організації об'єктів ПЗФ області.

У 2017 р. Дніпропетровська обласна рада прийняла рішення (№ 176-8/VII) щодо затвердження "Схеми формування екомережі Дніпропетровської області", на якій територія Васильківського степу виділена в якості ключової території міжнародного значення. У 2019 р. нами підготовлено пропозицію щодо включення території Васильківського степу до мережі Емеральд (Смарагдова мережа, Emerald Network) у зв'язку з наявністю на ній низки виявлених нами видів рідкісних рослин (*Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *S. pulcherrima*, *Bellevalia sarmatica*, *Astragalus pubiflorus* DC., *Iris pumila* L., *I. halophila* Pall.), раритетних угруповань (*Stipeta lessingianae*, *S. pulcherrimae*, *S. capillatae*) та біотопів (Е1.2 з Резолюції 4). Тривають підготовчі роботи щодо створення на цій території ландшафтного заказника загальнодержавного значення.

Висновки

Уперше охарактеризовано рослинний покрив однієї з найбільших й до цього часу незаповіданих степових ділянок на лівобережжі Степової зони України – Васильківського степу (площа 10714,4 га), розташованого на Дніпропетровщині в межиріччі рік Самари та Вовчої. Встановлено, що основу рослинного покриву цього степового масиву формують стеги класу *Festuco-Brometea* (all. *Festucion valesiacaе* та *Stipo lessingianaе-Salvion nutantis*) з вкрапленням на південних схилах угруповань союзу *Tanaceto millefolii-Salvietum nemorosae*, а по днищах тальвегів – поширенням лучних угруповань сl. *Festuco-Puccinellietea* та почасти синантропних ценозів сl. *Artemisietea vulgaris*. Відмічене фрагментарне трапляння ділянок чагарникових угруповань сl. *Rhamno-Prunetea*, а також сl. *Robinietea* свідчить про прогресуючі процеси олущення, зачагарникування та заліснення території в подальшому. Оцінено екологічний режим угруповань з використанням методики синфітоіндикації. Встановлено два вектори показників екофакторів, що визначають диференціацію рослинних угруповань, один з яких, пов'язаний із вологістю ґрунту, аерацією, вмістом мінеральних форм азотних сполук і гідротермічними умовами (омброрезимом), де найбільш віддалені позиції займають чагарники Інший має протилежну спрямованість, де крайні позиції займають степові угруповання all. *Stipo lessingianaе-Salvion nutantis* та all. *Tanaceto millefolii-Galatellion villosae*, що визначаються хімічними властивостями ґрунту, терморезимом та освітленістю. Поки що в оптимальних умовах знаходяться угруповання all. *Festucion valesiacaе*. У подальшому слід встановити повнішу картину фіторізноманіття цієї цінної території, склад флори, а також проаналізувати раритетну фітоскладову цього степового масиву. Нами пропонується створення на цій території ландшафтного заказника загальнодержавного значення з відповідним режимом охорони з подальшою перспективою інтеграції його до проєктованого Національного природного парку "Самарський бір". Підготовлені клопотання та обґрунтування зі створення заказника, які передано до департаменту екології та природних ресурсів Дніпропетровської обласної державної адміністрації.

Подяки

Автори висловлюють подяку к.б.н. О. Чусовій за надану допомогу у побудові графіків DCA ординації.

Робота виконана за Цільовою комплексною міждисциплінарною програмою наукових досліджень НАН України з проблем сталого розвитку та раціонального природокористування в умовах глобальних змін навколишнього середовища на 2020–2024 рр. Проєкт 473 "Екологічна оцінка екосистем (біотопів) України, їх цінності з метою збереження, раціонального користування та відновлення в умовах змін навколишнього середовища".

Список посилань

- Batsula O.O., Kanash O.P., Laktionova T.M., Medvedyev V.V. 2007. *Grunt. Karta*. In: *Natsionalnyi atlas Ukrainy*. Kyiv: Kartohrafiya, pp. 188–189. [Бацула О.О., Канаш О.П., Лактіонова Т.М., Медведєв В.В. 2007. Ґрунти. Карта. В кн.: *Національний атлас України*. Київ: Державне науково-виробниче підприємство "Картографія", с. 188–189].
- Bilyk H.I. 1977. Pavlohradskiy (Dniprovsko-Donetskiy) heobotanichniy okruh riznotravno-typchakovo-kovylovykh stepiv, bayrachnykh dubovykh lisiv, zaplavnykh luk i luchno-halofilnoi roslynnosti na lesovykh terasakh. In: *Heobotanichne rayonuвання Ukrainkoi RSR*. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 207–212. [Білик Г.І. 1977. Павлоградський (Дніпропетровсько-Донецький) геоботанічний округ різнотравно-типчаково-ковилових степів, байрачних дубових лісів, заплавних лук і лучно-галофільної рослинності на лесових терасах. В кн.: *Геоботанічне районування Української РСР*. Київ: Наукова думка, с. 207–212].
- Didukh Ya.P. 2008. Neorafichna struktura flory: efekt misheni. In: *Etyudy fitoekologii*. Kyiv: Aristey, pp. 127–151. [Дідух Я.П. 2008. Географічна структура флори: ефект мішені. В кн.: *Етуди фітоекології*. Київ: Арістей, с. 127–151].
- Didukh Ya.P. 2011. *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv: Phytosociocentre, 176 pp.
- Didukh Ya.P. 2012. *Osnovy bioindykatsii*. Kyiv: Naukova Dumka, 344 pp. [Дідух Я.П. 2012. *Основи біоіндикації*. Київ: Наукова думка, 344 с.].
- Didukh Ya.P. 2014. *Visnyk NAN Ukrainy*, 12: 29–37. [Дідух Я.П. 2014. Синергетичні підходи до оцінки структури, розвитку і стійкості біотопів та проблеми прогнозування їх змін. *Вісник НАН України*, 12: 29–37].
- Didukh Ya.P., Shelyah-Sosonko Yu.R. 2003. *Ukrainian Botanical Journal*, 60(1): 6–17. [Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 2003. Геоботанічне районування України та суміжних територій. *Український ботанічний журнал*, 60(1): 6–17].
- Dubyna D.V., Dzyuba T.P., Yemelyanova S.M., Bahrikova N.O., Borysova O.V., Borsukevych L.M., Vynokurov D.S., Hapon S.V., Hapon Yu.V., Davydov D.A., Dvoretzkiy T.V., Didukh Ya.P., Zhmud O.I., Kozyr M.S., Konishchuk V.V., Kuzemko A.A., Pashkevych N.A., Ryff L.E., Solomakha V.A., Felbaba-Klushyna L.M., Fitsaylo T.V., Chorna H.A., Chorney I.I., Shelyah-Sosonko Yu.R., Yakushenko D.M. 2019. *Prodromus roslynnosti Ukrainy*. Eds. D.V. Dubyna, T.P. Dzyuba. Kyiv:

- Naukova Dumka, 784 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Ємельянова С.М., Багрікова Н.О., Борисова О.В., Борсукевич Л.М., Винокуров Д.С., Гапон С.В., Гапон Ю.В., Давидов Д.А., Дворецький Т.В., Дідух Я.П., Жмуд О.І., Козир М.С., Конішук В.В., Куземко А.А., Пашкевич Н.А., Рифф Л.Е., Соломаха В.А., Фельбаба-Клушина Л.М., Фіцайло Т.В., Чорна Г.А., Чорней І.І., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Якушенко Д.М. 2019. *Продромус рослинності України*. Ред. Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба. Київ: Наукова думка, 784 с.]
- Econet of the steppe zone of Ukraine: principles of formation, structure and elements*. 2013. Eds. D.V. Dubyna, Ya.I. Movchan. Kyiv, 409 pp. [*Екомережа степової зони України: принципи створення, структура, елементи*. 2013. Ред. Д.В. Дубина, Я.І. Мовчан. Київ, 409 с.]
- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 12(4): 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>
- Hill M.O. 1979. *TWINSPAN: A FORTRAN Programme for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and the attributes*. Cornell University, Department of Ecology and Systematics, Ithaca; New York, 90 pp.
- Hill M.O., Gauch H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47–58. <https://doi.org/10.1007/BF00048870>
- Horb A.S., Duk N.M. 2006. *Klimat Dnipropetrovskoi oblasti*. Dnipropetrovsk: DNU, 204 pp. [Горб А.С., Дук Н.М. 2006. *Клімат Дніпропетровської області*. Дніпропетровськ: ДНУ, 204 с.]
- Kolomiychuk V.P. 2013. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(3): 326–329. [Коломійчук В.П. 2013. Флора Караларського регіонального ландшафтного парку (АР Крим). *Український ботанічний журнал*, 70(3): 326–329].
- Lysenko H.M., Kolomiychuk V.P. 2015. *Ekologichni nauky*, 8(1): 172–180. [Лисенко Г.М., Коломійчук В.П. 2015. Заповідні степи: абсолютно-заповідний режим чи управління степовими екосистемами. *Екологічні науки*, 8(1): 172–180].
- Marinich A.M., Pashchenko V.M., Shishchenko P.G. 1985. *Priroda USSR: Landshafty i fiziko-geograficheskoe rayonirovanie*. Ed. A.M. Marinich. Kiev: Naukova Dumka, 222 pp. [Маринич А.М. Пашченко В.М., Шищенко П.Г. 1985. *Природа УССР: Ландшафты и физико-географическое районирование*. Отв. ред. А.М. Маринич. Киев: Наукова думка, 222 с.]
- Marinich O.M., Parkhomenko H.O., Pashchenko V.M., Petrenko O.M., Shyshchenko P.H. 2007. *Fizyko-geografichne rayonuvannya*. Karta. In: *Natsionalnyi atlas Ukrainy*. Kyiv: Kartohrafiya, pp. 228–229. [Маринич О.М., Пархоменко Г.О., Пашченко В.М., Петренко О.М., Шищенко П.Г. 2007. Фізико-географічне районування. Карта. В кн.: *Національний атлас України*. Київ: Державне науково-виробниче підприємство "Картографія", с. 228–229].
- McCune B., Mefford M.D. 2006. *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 5 / V. Oregon: MjM Software Glenden Beach, 24 pp.
- Mirkin V.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G. 1989. *Slovar ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii*. Moscow: Nauka, 223 pp. [Миркин В.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. *Словарь понятий и терминов современной фитоценологии*. Москва: Наука, 223 с.]
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine: A nomenclatural checklist*. Kiev, xxiii + 345 pp.
- Mučina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Carni 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. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19 (Suppl. 1): 3–264.
- Pro zatverdzhennya proektu skhemy formuvannya ekolohichnoi merezhi Dnipropetrovskoi oblasti*. 2017. [Про затвердження проекту схеми формування екологічної мережі Дніпропетровської області. 2017]. Available at: <http://oblrada.dp.gov.ua/rishennia/sklikannia-7/viii-session/176-8vii/>
- Roleček J., Tichý L., Zelený D., Chytrý M. 2009. Modified TWINSPAN classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, 20: 596–602. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x>
- Shapoval V.V. 2012. Biosfernyi zapovidnyk Askaniya-Nova imeni F.E. Falts-Fejna. In: *Fitoriznomanitnyta zapovidnykiv i natsionalnykh pryrodnykh parkiv Ukrainy. Biosferni zapovidnyky. Pryrodni zapovidnyky (Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. Biosphere reserves. Nature reserves)*, part 1. Eds V.A. Onyshchenka, T.L. Andriyenko. Kyiv: Phytosociocentre, pp. 13–30. [Шаповал В.В. 2012. Біосферний заповідник Асканія-Нова імені Ф.Е. Фальц-Фейна. В кн.: *Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Біосферні заповідники. Природні заповідники*, ч. 1. Під ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр, с. 13–30].
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetations classification. *Journal of Vegetation Science*, 13(3): 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069>
- Ukrainskyi pryrodnyi stepovyi zapovidnyk. Roslynniy svit*. 1998. Ed. Ya.P. Diduch Kyiv: Phytosociocentre, 280 pp. [*Український природний степовий заповідник. Рослинний світ*. 1998. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 280 с.]
- Yunatov A.A. 1972. Tipy i sodержanie geobotanicheskikh sssledovaniy. Probnye ploshchadi i ekologicheskie profili. In: *Polevaya geobotanika*, vol. 3. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, pp. 7–38. [Юнатов А.А. 1972. Типы и содержание геоботанических исследований. Пробные площади и экологические профили. В кн. *Полевая геоботаника*, т. 3. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 7–38].

Рекомендує до друку С.Л. Мосякін

Вплив кліматичних чинників на радіальний приріст *Tilia cordata* (*Malvaceae* s. l. / *Tiliaceae* s. str.) у лісових біотопах Києва

Юлія С. ПРОКОПУК, Сергій М. КОНЯКІН, Максим В. НЕЦВЕТОВ

Інститут еволюційної екології НАН України
вул. акад. Лебедєва 37, Київ 03143, Україна
disfleur76@live.fr
ju.prokopuk91@gmail.com
ser681@ukr.net

Prokopuk Yu.S., Koniakin S.N., Netsvetov M.V. 2020. **Climate variables governing the growth of *Tilia cordata* (*Malvaceae* s. l. / *Tiliaceae* s. str.) in forest biotope in Kyiv.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 294–304.

Abstract. The green belt of Kyiv includes several rare forest biotopes ringing the city and experiencing numerous disturbances and stressors derived from both urbanization processes and climate changes. The arboreal species perform multiple ecological function and influence overall forested ecosystems vulnerability to natural or anthropogenic factors. We have developed the radial growth chronology of *Tilia cordata*, a common native species in Ukraine, to investigate its climate sensitivity in an urban forest in Kyiv. We assessed relationships between the radial growth of seven trees and hydrothermal variables derived from daily data sets aggregated in intervals from 14 to 180 days instead of the conventional monthly resolution. The studied trees demonstrated a weak intercorrelation, but high subsample signal strength allowed us to perform further analysis. The overall analyses spanned common for all studied trees chronologies period 1977–2015 shows that precipitation governed the growth of *Tilia cordata* in Kyiv's forest, and the influence was significant in the interval between December of the resting period and May in the growing season. Temperatures averaged for March–May of the prior growth period had a weaker but significant negative impact on *Tilia cordata* growth. The co-inertia analysis shows that despite low intercorrelation between trees chronologies, individual growth patterns highly correlated with growth-to-climate relationships patterns suggesting that precipitations synchronized trees growth even in various microsites conditions of the studied forest. The age of the oldest studied trees, which had a mean growth rate of 0.95 mm per year, reached 300 years.

Keywords: growth-climate relationships, growth pattern, growth rate, small-leaved lime, tree ring

Submitted 07 April 2020. Published 31 August 2020

Прокопук Ю.С., Конякін С.М., Нецветов М.В. 2020. **Вплив кліматичних чинників на радіальний приріст *Tilia cordata* (*Malvaceae* s. l. / *Tiliaceae* s. str.) у лісових біотопах Києва.** *Український ботанічний журнал*, 77(4): 294–304.

Реферат. У зеленій зоні міста Києва збереглося декілька рідкісних лісових біотопів, які наразі зазнають впливу антропогенних стресових факторів на тлі змін клімату. Одним із шляхів спостереження за станом та змінами у лісових екосистемах є регулярне проведення дендроіндикаційних досліджень. У даній роботі ми побудували дендрохронологічну серію *Tilia cordata*, щоб дослідити її чутливість до кліматичних чинників у лісових біотопах Києва. Нами встановлено залежність радіального приросту семи дерев від щоденних гідротермічних змінних з інтервалом 14–180 днів. Виявлено, що впродовж 1977–2015 рр. у лісах Києва радіальний приріст *T. cordata* обмежували опади, їхній вплив був значущим з грудня попереднього року (період спокою) до травня поточного року (період вегетації). Температура повітря у березні–травні попереднього вегетаційного періоду мала менший, але значущий негативний вплив на приріст *T. cordata*. Вік найстаріших досліджуваних дерев, середній радіальний приріст яких становив 0,95 мм на рік, сягає 300 років. Радіальний приріст наймолодших досліджених дерев віком близько 70 років варіює від 2,70 мм на рік у лісовому масиві до 3,34 мм – на відкритому просторі. Середній радіальний приріст досліджених дерев становить $2,11 \pm 0,936$ мм на рік.

Ключові слова: липа серцелиста, приріст, річні кільця, чинники навколишнього середовища

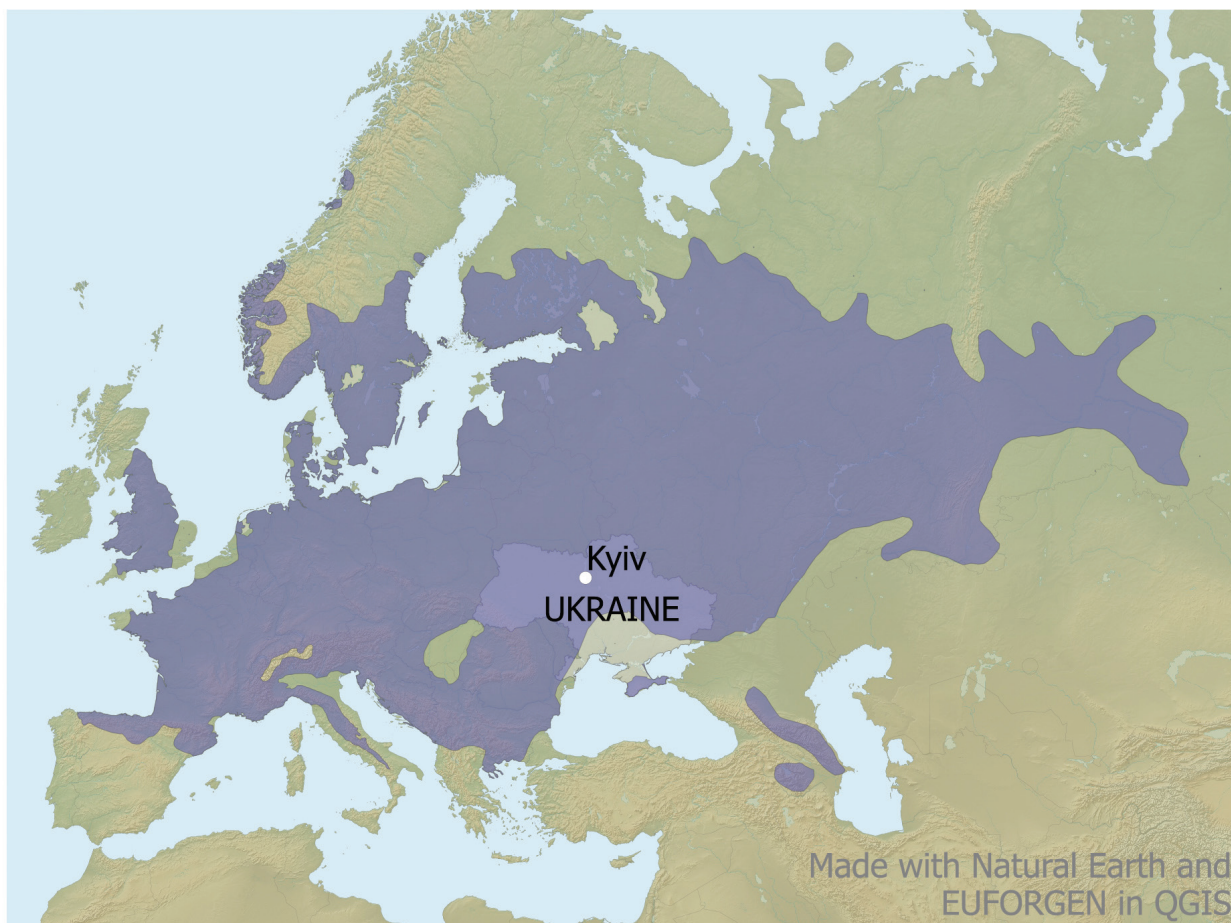


Рис. 1. Картохема поширення *Tilia cordata* (<http://www.euforgen.org/species/tilia-cordata/>) та місце відбору даних
 Fig. 1. Distribution map of *Tilia cordata* (<http://www.euforgen.org/species/tilia-cordata/>). The circle refers to the study site in Kyiv, Ukraine

Вступ

У сучасних межах Києва збереглося кілька рідкісних лісових біотопів – прирічкових та заплавних лісів із домінуванням *Salix alba* L., *S. fragilis* L., *Populus nigra* L., *P. tremula* L.; заплавних дібров; лісів із *Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L., *Carpinus betulus* L.; ясенєво-дубових лісів із *Allium ursinum* L. та лісів із сосною звичайною, що включені до Резолюції Бернської конвенції, Зеленої книги України, Директиви з охорони біотопів (Aloshkina, 2011). Наразі по всьому світу міські ліси потерпають від дії антропогенних стрес-факторів унаслідок процесів урбанізації, що відбуваються на тлі глобальних кліматичних змін. Відповідні зміни в лісових біотопах значною мірою залежать від реакції основних деревних видів, які відіграють ключову

роль у структурі та функціонуванні фітоценозів та екосистем, на подібні процеси (Ellison et al., 2005).

Серед видів деревних рослин у лісових біотопах Києва одним із найменш вивчених є *Tilia cordata* Mill. (*Malvaceae* s. l. / *Tiliaceae* s. str.), який має важливе екологічне значення: є джерелом живлення для багатьох тварин; може мати ярусну будову кореневої системи й залучає у біологічний кругообіг мінерали та поживні речовини з різних шарів ґрунту; сциогеліофіт, здатний рости в другому ярусі, створюючи тіньові умови в лісі; невибагливий до ґрунтів і покращує їхню фертильність унаслідок ясного опаду (Radoglou et al., 2008). Завдяки цим властивостям та відносно високій стійкості до забруднення ґрунту й повітря види роду *Tilia* є важливою складовою міських насаджень (Masalskyi, Mordatenko, 2014; Nebesnyi et al., 2016; Lykholat et al., 2016; Sovakov et al., 2017).

В Україні проходить південна межа природного поширення *T. cordata*, проте Київ розташований углибині ареалу (рис. 1), де цей вид представлений здебільшого в лісах із *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*. Ці лісові біотопи поширені у правобережній частині Києва, де *T. cordata* входить до асоціації *Tilio cordatae-Carpinetum* Tkaczyk 1962 та здебільшого представлена старими особинами (Solomakha, 2008; Dubyna et al., 2019), що дає змогу побудувати хронологію приросту деревини, достатню для достовірної оцінки його реакції на варіації кліматичних чинників.

Більшість методів, що використовуються в дендроіндикації (Didukh, 2012), дозволяють отримати інформацію про поточний функціональний стан рослин, і лише при тривалому моніторингу вони показують динаміку його змін. На відміну від них, дендрохронологічні методи дозволяють встановити кореляції приросту з факторами навколишнього середовища в заданий період часу, в т. ч. в минулому, коли дослідження ще не проводились (Lovelius, Grytsan, 1998). Київ є одним із небагатьох міст у світі, де проводяться тривалі і майже безперервні метеорологічні спостереження, тут збереглися старі екземпляри видів деревних рослин, деревину яких можна використовувати як своєрідний природний літопис (Netsvetov et al., 2018). Тим не менш, побудова хронологічних серій радіального приросту *T. cordata* ускладнена як особливостями анатомічної будови річних кілець, так і частою наявністю ушкоджених порожніх стовбурів, через що дендрокліматологічні дослідження цього виду є дуже рідкісними. Наразі нам відомі лише дві опубліковані роботи з дендрохронології *T. cordata* – з лісових біотопів Присамар'я (Lovelius, Grytsan, 1998) та гірських лісів південної Польщі (Barniak et al., 2014); ще в кількох працях досліджено дерева міських насаджень (Moser et al., 2017; David et al., 2018; Moser-Reischl et al., 2019; Helama et al., 2020). На жаль, дані з алейних насаджень та скверів у містах не можуть бути повною мірою застосовані до лісових біотопів, а досліджень, проведених в Польщі та на межі ареалу в Присамар'ї, недостатньо для розуміння, як *T. cordata* в лісах Києва реагує на зміни факторів середовища. Тому в даній роботі ми провели детальний аналіз чутливості *T. cordata* до варіацій кліматичних чинників і визначили середній приріст дерев цього виду в лісових біотопах Києва.

Матеріали та методи

Місце дослідження. Парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення "Феофанія" (далі – парк "Феофанія") розташований у південно-західній частині м. Київ. Рельєф долинно-балковий, середня висота 167 м н.р.м., переважають сірі, ясно- та темно-сірі лісові ґрунти (Padun, 1985). Дубово-грабові ліси парку "Феофанія" (з домішкою *Tilia cordata*, *Acer platanoides* L.) представлені двома асоціаціями, зокрема *Galeobdolo lutei-Carpinetum* Shevchuk, Bakalyna & Solomakha 1996 та *Tilio cordatae-Carpinetum* Tkaczyk 1962, які належать до союзу *Carpinion betuli* Issler 1931, порядку *Carpinetalia betuli* P. Fukarek 1968 та класу *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968 (Dubyna et al., 2019). Дослідження проводилися в 1- та 2-му кварталах вікової *Querceta roboris*, де зростає найбільша кількість потенційно вікових дерев *T. cordata* зі ступенем товщини 76 см та більше (Klymenko et al., 2015).

Відбір зразків та побудова хронологічних серій. Загалом досліджено сім дерев *T. cordata* (Тс1–7), з яких шість зростають у лісових ділянках (рис. 2, В) та одне на відкритій ділянці парку (рис. 2, А). З кожного дерева буравом Haglof на висоті 1,3 м було відібрано не менше двох кернів для можливості проведення перехресного датування та виявлення несправжніх кілець та таких, що "випали". Для запобігання пошкодженню стовбура отвори замащували садовим варом. Керни наклеювали на дерев'яну основу, шліфували наждачним папером, поступово зменшуючи зернистість від 80 до 320 одиниць, та сканували на планшетному сканері Epson V33 із роздільною здатністю 3200 dpi. Ширину річних кілець вимірювали в програмі "AxioVision" (Carl Zeiss Microscopy GmbH) з точністю 0,01 мм. Несправжні кільця визначали під мікроскопом МБС–1. Для кращої ідентифікації річних кілець на санному мікротомі МС–2 робили мікрорізи 10–15 мкм завтов., які фарбували сафраніном та альціановим синім (рис. 2, С).

Створення узагальненої хронологічної серії радіального приросту деревини *Tilia cordata*. Аналіз кореляції приросту з кліматичними чинниками. Для кожного дослідженого дерева проводили перехресне датування його зразків-кернів з метою точного визначення календарної дати формування річного кільця. Індивідуальну хронологічну серію радіального приросту створювали шляхом

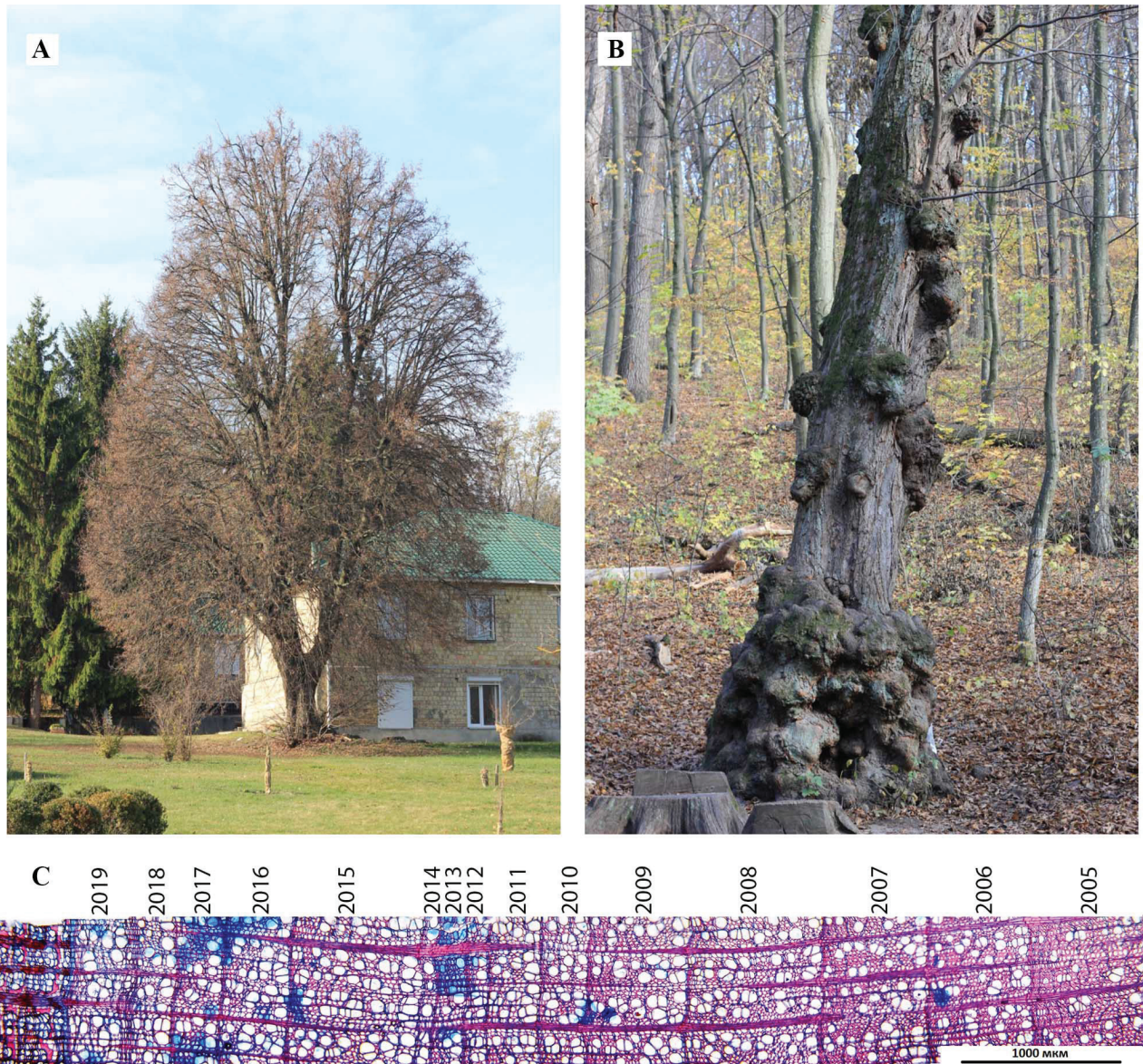


Рис. 2. Деревя *Tilia cordata*, що зростають у парку "Феофанія". А: дерево Тс1 на відкритому місці в парку; В: вікове дерево Тс2 з лісового масиву; С: поперечний мікроріз деревини дерева Тс2 із вузькими річними кільцями та нечіткими межами кілець, сформованими в період 2012–2014 рр.

Fig. 2. *Tilia cordata* trees growing in the Feofania Park in Kyiv. А: the planted tree Тс1 at an open site; В: the old-grown tree Тс2 from below the canopy in the forest stand. С: microsection of the tree Тс2 core with a sequence of narrow rings and unclear boundaries formed in 2012–2014

осереднення даних декількох кернів одного дерева. Якість датування кернів перевіряли у програмі "COFESHA", Version 6.06р (Holmes, 1983). Узагальнену деревно-кільцеву хронологію було побудовано на основі індивідуальних серій приросту в пакеті "dplR" програмного середовища R.

Аналіз зв'язку приріст–клімат проведено для хронологічних індивідуальних та усередненої Український ботанічний журнал, 2020, 77(4)

серій приросту для періоду 1977–2015 рр., що був спільним для всіх дендрохронологічних серій. Враховували погодні умови двох років – поточного, тобто в якому сформовано кільце, та попереднього. Початком попереднього вегетаційного сезону умовно обрано 6 березня, 65-й день року, що відповідає фазі бубнявіння бруньок, а кінцем – 25 вересня поточного сезону, 633-й день від початку попереднього року –

Таблиця 1. Статистичні показники радіального приросту дерев *Tilia cordata*
Table 1. General statistics of radial growth of *Tilia cordata* trees

Номера дерев	Хронологічний інтервал	Середній приріст, мм	Стандартне відхилення, \pm мм	Коефіцієнт автокореляції	Кореляція з узагальноною серією
Tc1	1977–2015	3,34	1,563	0,425	0,313
Tc2	1919–2019	0,95	0,724	0,618	0,298
Tc3	1945–2018	2,70	0,966	0,389	0,427
Tc4	1943–2018	2,27	2,269	0,909	0,371
Tc5	1867–2018	1,93	0,933	0,563	0,343
Tc6	1940–2019	3,44	1,580	0,600	0,517
Tc7	1944–2019	2,05	1,424	0,852	0,144
Середнє		2,11	0,936	0,627	0,346

настання фази осіннього забарвлення листя. Дати вибрано зважаючи на сезонний ритм розвитку виду для Білої Церкви (Masalskiy, 2010). Обчислення проведено у пакеті "DendroTools" (Jevšenak, Levanič, 2018) з використанням щоденних даних про кількість опадів та середню добову температуру в Києві (European Climate Assessment and Dataset project <https://www.ecad.eu/>). Замість використання місячних середніх температур та суми опадів за допомогою зазначеного пакету ми об'єднали щоденні кліматичні дані в інтервали від 14 до 180 днів з метою виявлення максимальних значень коефіцієнтів кореляції. Результати обчислень представляють матрицю зі стовпцями – днем року, з якого починається інтервал, та рядками – довжиною інтервалу. У графічному представленні результатів враховували тільки статистично значущі коефіцієнти кореляції при $p < 0,05$.

Матриці кореляцій індивідуальних хронологій було використано в подальшому аналізі того, як пов'язані між собою структури вибірки дерев на основі приросту та реакції на кліматичні чинники. Для цього було залучено метод коінерції, реалізований у пакеті "ade4". Метод застосовують для пари матриць, для яких також розраховують міру зв'язку, RV-коефіцієнт та головні осі максимальної варіації, інерції (Draу et al., 2003). У пошуку головних осей для таблиці індивідуальних трансформованих серій приросту використовували метод головних компонент, а для сукупності матриць приросту – послідовно метод головних компонент і дві його трансформації – внутрішньокласовий аналіз для видалення ефекту ширини інтервалу агрегації кліматичних даних та аналіз між класами для виявлення відмінностей

реакцій дерев на кліматичні чинники. Про значущість RV-коефіцієнту судили за значенням p , отриманому при 1000 переставлень методом Монте-Карло (Нео, Gabriel, 1997).

Усі статистичні обчислення проведені в середовищі R (R Core Team, 2020) за власноруч створеними алгоритмами-скриптами.

Результати дослідження

Радіальний приріст *Tilia cordata* та його статистичні параметри. Через ексцентричність приросту та пошкодження центральної частини стовбура дістатися серцевини вдалося лише у дерева Tc3, камбіальний вік якого станом на 2018 рік складав 74 роки. Для решти дерев вік розраховували геометричним методом (Rozas, 2003). Вік Tc1, що росте на відкритій ділянці, становив близько 70 років, вік Tc6, що зростає на лісовій ділянці – близько 83 років. Оцінений вік Tc2 перебуває в межах 299–375 років, Tc4 – у межах 99–102 роки, вік Tc5 та Tc7 становив 158 років та 178 років відповідно.

Середній радіальний приріст досліджених дерев становив $2,110 \pm 0,936$ мм. Найменше середнє значення приросту $0,950 \pm 0,724$ мм встановлено в Tc2, найбільше $3,44 \pm 1,580$ мм – у Tc6 (табл. 1, рис. 3). Коефіцієнт автокореляції, який характеризує, наскільки тісно ширина річного кільця поточного року пов'язана із шириною кільця попереднього року, а також показує вплив умов зростання минулого сезону на приріст поточного, в середньому становив 0,627. Найбільше значення коефіцієнту автокореляції було в Tc4 (0,909), найменше в Tc3 (0,389). Коефіцієнт

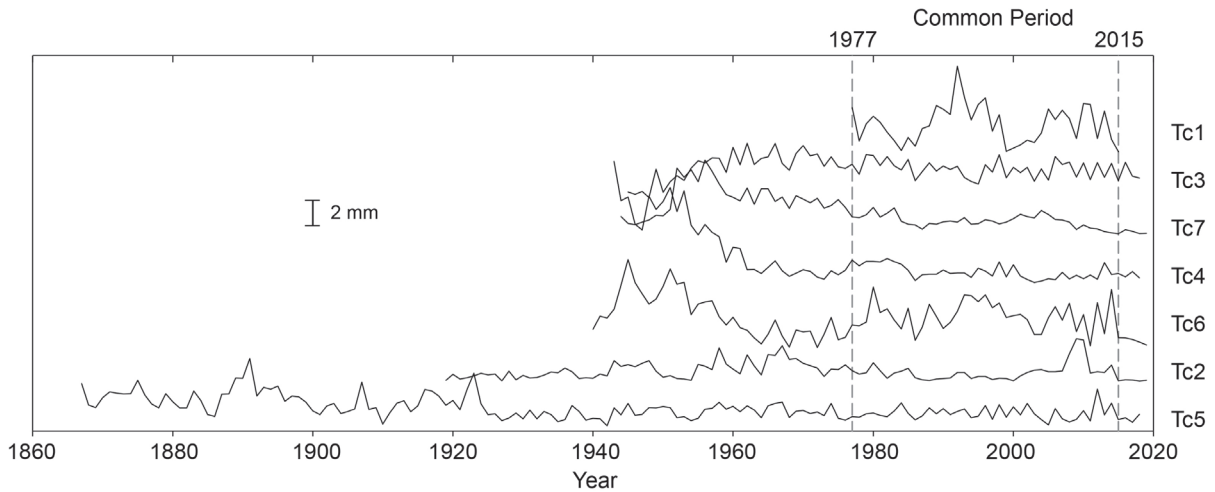


Рис. 3. Хронологічні серії радіального приросту дерев *Tilia cordata*. Пунктирні лінії обмежують спільний інтервал
 Fig. 3. Chronological series of radial growth of *Tilia cordata* trees. Dashed lines denote common interval

кореляції індивідуальних серій з узагальноною становив у середньому 0,346, був найбільшим у Тс6 (0,517), найнижчим – у Тс7 (0,144) (табл. 1).

Середня довжина індивідуальних хронологічних серій становила 85,4 роки, найдовша у Тс5 охоплює 152 роки (1867–2018 рр.), найкоротша у Тс1 – 39 років (1977–2015 рр.). Саме довжина найкоротшої хронологічної серії визначила спільний інтервал для всіх хронологій – 1977–2015 рр. (рис. 3).

Для характеристики індивідуальних хронологій дерев розраховано такі статистичні показники: середня кореляція між деревами ($r_{bar.bt}$), відношення "сигналу до шуму" (snr), виражений популяційний сигнал (eps) та сила сигналу вибірки (sss). Значення показника $r_{bar.bt}$, який вказує на ступінь взаємозв'язку між деревами, становив 0,203. Показник snr , що вказує на потужність сигналу та є показником взаємкореляції індивідуальних хронологій, складає 1,772. Показники eps та sss виражають репрезентативність вибірки і становлять 0,639 та більше 0,850 відповідно.

Кореляція приріст-клімат. Зв'язок приросту дерев з опадами та температурою представлено на рис. 4 у формі теплової карти, на якій колір точок відповідає величині та знаку коефіцієнта кореляції. Аналіз проведено з урахуванням умов сезону росту та попереднього вегетаційного сезону, а також періоду спокою між ними. Дату початку інтервалу узагальнення кліматичних даних позначено на рисунку по горизонталі, ширину цього інтервалу – по

вертикалі. Максимальні кореляції приросту окремих дерев із опадами належали до різних періодів і мали різний знак (див. текстові позначки на рис. 4). Приріст дерев Тс2, Тс5–7 був зворотно пов'язаний з опадами в попередньому році. Тс4 мав найбільшу кореляцію з опадами початку попереднього сезону, а Тс1 і Тс3 – з опадами, що випадали перед або на початку вегетаційного сезону.

Упродовж 1977–2015 рр. опади періоду спокою та початку вегетаційного сезону (13 грудня – 12 квітня), позитивно впливали на радіальний приріст *T. cordata* (див. рис. 4, горизонтальна вісь). Найбільше значення коефіцієнта кореляції (0,574) визначено для суми опадів за 95 діб у період з 12 лютого до 17 травня.

Кореляція приросту з термічним чинником була меншою. Для дерев Тс1–3 і Тс5 встановлено найбільшу позитивну кореляцію приросту із середніми температурами коротких періодів (див. текстові позначки на рис. 4 праворуч): влітку попереднього сезону – Тс1, у період спокою – Тс3, на початку вегетаційного сезону – Тс5, у серпні – Тс2. Максимальні абсолютні коефіцієнти кореляції приросту трьох інших дерев з опадами були негативними: Тс4 і Тс7 корелювали із сумою опадів серпня та жовтня попереднього року, а Тс6 – із опадами кінця поточного вегетаційного сезону. Кореляція усередненої хронології з температурами була негативною і значущою лише для періоду початку вегетаційного сезону попереднього року для інтервалів усереднення від 14 до 70 діб (рис. 4

праворуч). Максимальне значення ($-0,472$) коефіцієнт кореляції мав для 57-денного періоду від 22 березня до 17 травня попереднього сезону росту.

Зв'язок між структурою вибірки досліджених дерев на основі приросту та структурою за реакцією дерев на кліматичні чинники встановлено за аналізом коінерції (рис. 5).

Структуру вибірки за приростом попередньо досліджено методом головних компонент, із яких три перші зберігають 75% варіації. Проекція цих компонент на осі коінерції показана на колах кореляції (рис. 5, А, В), структура за приростом відображена точками на графіку коінерції. Структуру вибірки дерев за їхньою реакцією на гідрологічний та термічний чинники позначено закінченнями стрілок на графіку коінерції. Довжина стрілок на рисунку відповідає зміні положення окремих дерев у структурі вибірки за приростом та реакцією на кліматичні чинники. Висока синхронізація радіального приросту дерев *T. cordata* обумовлена опадами, про що свідчать результати коінерції та RV-коефіцієнт $0,87$ ($p = 0,004$) і $0,72$ ($p = 0,16$) для опадів і температур відповідно.

Обговорення

Вік, радіальний приріст та його статистичні характеристики. Встановлення точного віку дерев роду *Tilia* за підрахунком річних кілець, а також абсолютне датування кернів часто ускладнюються низкою причин (Läänelaid, Sander, 2004). Види роду *Tilia* мають розсіяно-судинний тип деревини, тому межі річних кілець інколи важко розпізнати навіть під мікроскопом. Прикладом цього може слугувати Тс2 у нашому дослідженні, в якого за період 2012–2014 рр. сформувалися вузькі кільця з нечіткими межами (див. рис. 2, С). Крім того, дерева роду *Tilia* часто формують так звані "несправжні" річні кільця або мають кільця, що "випали" (Läänelaid, Sander, 2004). Тому для уникнення помилок під час датування відбирають не менше двох зразків із подальшим їхнім перехресним датуванням. Стовбур у старих лип зазвичай з пустотами, тому керни часто не містять серцевини, а вік доводиться розраховувати непрямими методами (Läänelaid, Sander, 2004). Однак встановлення точного віку видів роду *Tilia* з використанням прямих і непрямих методів інколи обмежується через здатність до формування клонів. Так, клони липи найчастіше не досягають віку зрілості, а тисячоліттями знаходяться на ювенільній

стадії через постійне вегетативне поновлення (Smirnova, Chistyakova, 1980; Pigott, 1992).

У цілому радіальний приріст досліджених *T. cordata* узгоджується з розрахованим віком. Приріст Тс1 та Тс6 віком 70 і 83 років становить $3,34 \pm 1,563$ мм і $3,44 \pm 1,580$ мм, що відповідає середньому приросту *T. cordata* віком 50–100 років у Великій Британії (Moir, Leroy, 2013). Найстарішим деревом виявилось Тс2 з оціненим віком близько 299–375 років. Проте, що Тс2 є багатовіковим, свідчить його середній радіальний приріст $-0,95 \pm 0,724$ мм. Так, оцінений вік дерев *T. × europaea* L., що зростають у Таллінні, становив 265–317 років із середнім приростом $0,83$ мм/рік та 256–339 років із приростом $0,98$ мм/рік (Läänelaid, Sander, 2004).

Нині є декілька створених хронологічних серій радіального приросту *T. cordata* в Європі. Найдовшу хронологію (245 років) побудовано для дерев в Італії, вона охоплює період з 1722 по 1967 рр. (Bernabei, Pollini, 2006), у Великій Британії – дещо коротшу (138 років), з 1866 по 2003 рр. (Moir, Leroy, 2013). Створена нами хронологія в Києві охоплює 153 роки – з 1867 по 2019 рр.

Більшість дендрокліматологічних робіт орієнтується на такий статистичний показник, як виражений сигнал популяції (eps), який показує, наскільки реальна хронологія відображає гіпотетичну, представлену безкінечною кількістю дерев. Загальноприйнятим є те, що при значенні $eps > 0,85$ хронологічний ряд вважається репрезентативним (Wigley et al., 1984; Cook, Kairiukstis, 1990; Buras, 2007). Іншим показником, якому в дендрокліматологічних роботах приділяється менша увага, є сила сигналу вибірки (sss), що, на відміну від eps, показує, наскільки створена хронологія відображає гіпотетичну з обмеженою кількістю дерев та її придатність для подальшого дендрокліматичного аналізу (Wigley et al., 1984; Buras, 2007). Крім того, $sss > 0,85$ вважається критерієм того, що вибірка містить сильний кліматичний сигнал (Wigley et al., 1984). Тому в нашому дослідженні ми керувалися значенням sss, який для спільного інтервалу (1977–2015) дослідженої вибірки перевищив 0,85. Наявність чіткого кліматичного сигналу в узагальненій хронології підтвердила доцільність застосування sss для попередньої оцінки достатності вибірки.

Зв'язок приросту із кліматом. Незважаючи на труднощі ідентифікації річних кілець, хронологічні серії *T. cordata*, *T. × europaea*, *T. platyphyllos* Scop. та *Tilia tomentosa* Moench були успішно використані в

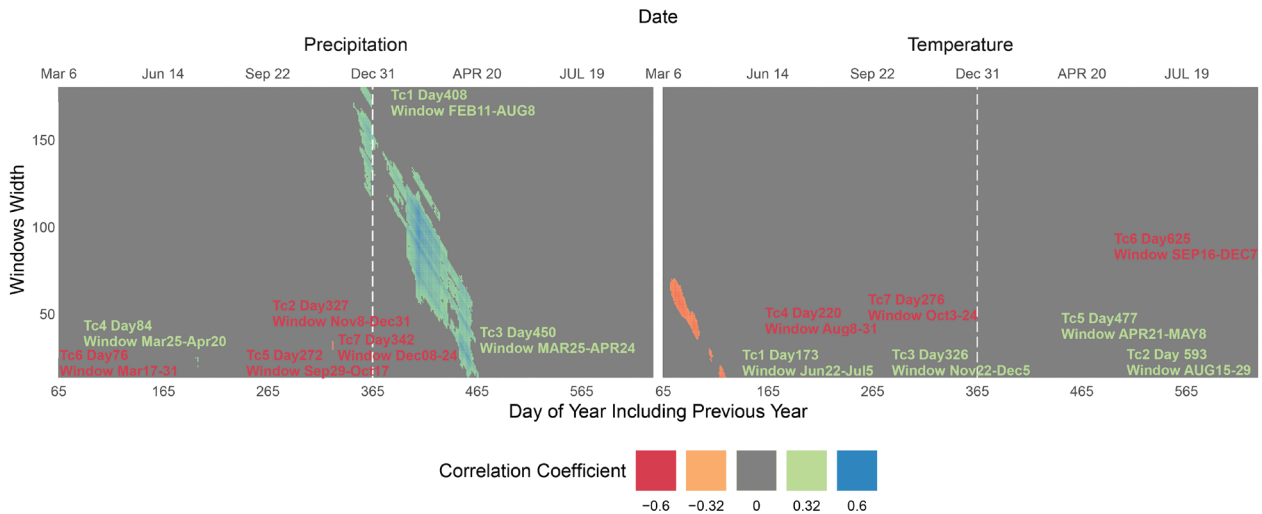


Рис. 4. Кореляція кліматичних чинників та радіального приросту *Tilia cordata* за усередненими даними для всіх (Tc1–7) досліджених дерев. Враховано період з 6 березня попереднього року до 25 вересня поточного. Щоденні дані опадів підсумовано, температури усереднено за період від 14 до 180 діб – відображено на вертикальній осі і позначено Windows Width. Початок досліджуваного періоду показано на горизонтальній осі і позначено Day of year (унизу) та Date (вгорі). Білою пунктирною лінією марковано початок року, протягом якого відбувався ріст деревини. Колором відзначено лише кореляції, статистично значущі за $p < 0,05$. Аналіз проведено для періоду 1977–2015 рр., що був спільним для хронології приросту всіх досліджених дерев

Fig. 4. The temporal pattern of the growth to climate correlation coefficients derived from composite tree-ring chronology of *Tilia cordata* and climate data at daily resolution aggregating into 14–180 days' windows. The day of year and the date at the x-axes are the starting day of the time window considered in the analysis. White dashed line separates previous and current year, i.e. year of tree-ring formation. Non-significant and 0 correlations coefficients are omitted and filled with gray color. The $p < 0.05$ threshold for correlation coefficient is 0.32 (-0.32). The analysis performed for the common period 1977–2015

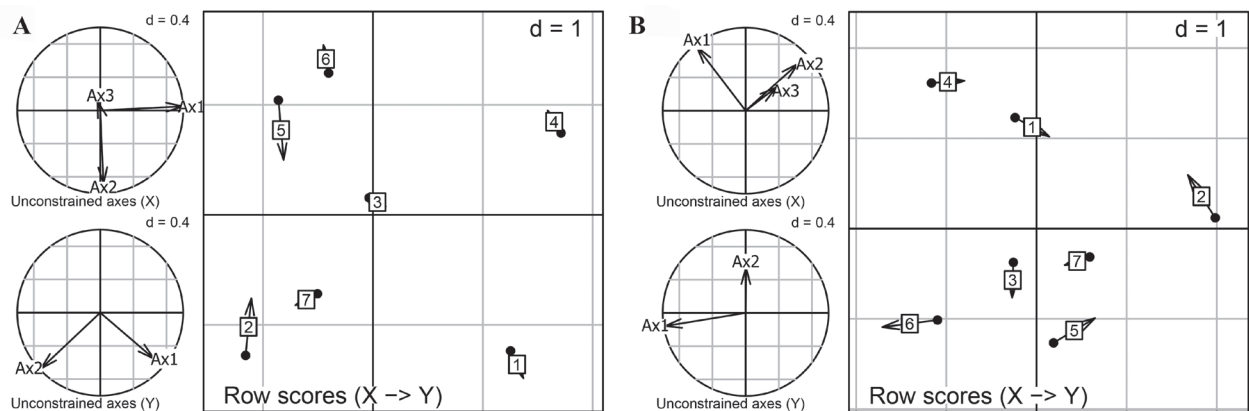


Рис. 5. Зв'язок між структурою досліджених дерев, основаної на синхронності приросту, та структурою на основі реакції приросту на клімат. А: для опадів; В: для температури. Ліворуч на кожному малюнку наведено кореляційні кола, що відображають проекцію осей аналізу головних компонент для приросту (X вгорі) та для реакції приросту (Y вниз) на графік коінерції (праворуч). Позиції дерев у структурі на основі приросту показано точками, в структурі на основі реакції на клімат – закінченнями стрілок

Fig. 5. Result of the co-inertia analysis for the structure of sampled trees based on radial growth variation (X) and the pattern of trees' reaction on climate (Y). A: co-inertia considering correlations with precipitation; B: with temperature. The correlation circles on the plots left sides show the projection of the growth's PCA axes (upper) and trees' responses between class analysis axes (lower) onto the co-inertia axes. On the right of the plots, the co-inertia scatterplots represent a superposition of two structures. The points denote the position of trees based on the radial growth pattern and the end of the arrows denote the position based on growth-to-climate correlation pattern

кількох дендрокліматичних дослідженнях, результати яких свідчать про те, що характер зв'язку приросту липи з кліматом дуже схожий у різних місцях зростання від півдня Великої Британії до центральної України. Для дерев *T. × europaea* та *T. platyphyllos* із паркового комплексу Хемптон-Корта в Лондоні найбільш важливими виявилися опади в травні–липні в сезон росту деревини та в листопаді попереднього року, при цьому вплив коливань температури був незначущим (Moir, Leroу, 2013). Приріст *T. tomentosa* у міських насадженнях Парижа позитивно корелював із опадами жовтня попереднього сезону та травня поточного й негативно – із температурою повітря в травні (David et al., 2018). *Tilia cordata* в міських насадженнях Мюнхена виявилася чутливою до посушливих умов (Moser et al., 2017), проте велика кількість опадів у березні мала неочікуваний негативний вплив на приріст (Moser-Reischl et al., 2019). Теплі умови в лютому–березні та рясні опади в червні позитивно вплинули на приріст *Tilia* spp. міських насаджень Гельсінкі (Helama et al., 2020). На півдні Польщі в лісових біотопах радіальний приріст *T. cordata* також обмежувався через нестачу опадів у травні–вересні (Barniak et al., 2014). Застосування широкого діапазону інтервалів агрегації даних дозволило нам встановити значущий вплив суми опадів у проміжку з грудня до травня на приріст *T. cordata*, що в цілому узгоджується з характером зв'язку клімат–приріст для цього та близьких видів у інших частинах ареалу.

Важливість гідрологічного чинника для *T. cordata* в період вегетації пов'язана з особливостями фізіології анізогідричних видів, у т. ч. липи (Moser et al., 2017), за умов підвищеної температури повітря. У відповідь на дію посухи та високої температури в анізогідричних видів відбувається мінімальне закриття продихів, через що утримується відносно високий рівень транспірації, але знижується водний потенціал листків (Klein, 2014). Такий механізм охолодження листків і продовження асиміляції карбону є ефективним за достатньої вологості ґрунту, але призводить до розриву водяного стовпчика в судинах рослин, якщо волога стає недоступною. Однак й види з іншою стратегією – ізогідричні у дослідженому нами місці можуть також потерпати від нестачі зволоження під час вегетації. Так, приріст *Quercus robur* у парку "Феофанія" обмежується опадами в травні та грудні (Netsvetov et al., 2019). Значення опадів у травні для *Q. robur* може бути пов'язано із початком формування деревини у цьому місяці, а також підвищенням температури

повітря. Подальше підвищення температури в сезоні може компенсуватися збільшенням опадів. Так, за відсутності суворої посухи найбільше опадів у Києві випадає в липні–червні. Позитивне значення опадів у грудні для обох видів може бути пов'язано з ефектом термоізоляції кореневої системи снігом під час морозів, а кореляція приросту *T. cordata* з опадами до початку сезону – із накопиченням ґрунтом вологи, що використовується рослинами під час формування річного кільця, хоча і перезволоження у цей період може негативно впливати на приріст липи (див. приклад у насадженнях Мюнхена (Moser-Reischl et al., 2019)). Негативні кореляції приросту із сумою опадів було відзначено в нашому дослідженні для індивідуальних хронологічних серій кількох дерев і переважно для коротких інтервалів у період між сезонами приросту.

Відмінності індивідуальних хронологічних серій досліджених дерев *T. cordata* відображають локальні умови зростання, що зумовлені яружно-балковим рельєфом парку "Феофанія" та чергуванням відкритих ділянок із лісовими, де цей вид знаходиться в другому ярусі під покривом крон *Q. robur*. Тим не менш, структура групи дерев утворена на основі приросту, корелює зі структурою, утвореною за характером зв'язку приросту із опадами. Варіація мікроумов зростання в цілому не впливає на чутливість дерев до гідрологічного чинника, а лише модифікує її прояв у сезоні. Індивідуальні серії, на відміну від усередненої, виявили більшу чутливість до проявів кліматичних чинників у короткі, до місяця, інтервали. Це узгоджується із даними про швидку реакцію дерев на нетривалі природні явища (González, Eckstein, 2003). Для більш детальної інтерпретації результатів дендрокліматичних досліджень необхідно враховувати фенологію ксилогенезу. В попередньому дослідженні встановлено, що у *Q. robur* у Києві в квітні активується камбій і починається формування судин ранньої деревини, перехід до формування пізньої деревини відбувається в червні, а закінчення радіального приросту – у вересні (Lahoiko et al., 2019). Хоча для жодного з видів роду *Tilia* такі дані в літературі відсутні, відомо, що після закінчення приросту пагонів у довжину приблизно у фазі цвітіння інтенсифікується ріст коренів, який сягає свого максимуму після дозрівання плодів (Murakhtanov, 1981). Таким чином, відзначений позитивний вплив опадів наприкінці попереднього сезону у видів *Tilia* в Лондоні (Moir, Leroу, 2013) та Парижі (David et al., 2018), може бути пов'язаний зі стимуляцією росту коренів.

Висновки

Незважаючи на складнощі датування річних кілець, хронологічні серії радіального приросту *T. cordata* містять потужний кліматичний сигнал, що робить цей вид перспективним у дендрокліматичних дослідженнях. Приріст *T. cordata* обмежується опадами, що випадають в період з грудня до травня. В лісових біотопах Києва *T. cordata* є відом-довгожителем, її вік може перевищувати 300 років при значенні середнього приросту 0,95 мм за рік.

Список посилань

- Aloshkina U.M. 2011. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(1): 76–90. [Альошкіна У.М. 2011. Поширення та характеристика рідкісних біотопів м. Києва. *Український ботанічний журнал*, 68(1): 76–90].
- Barniak J., Wilczyński S., Krapiec M. 2014. Dendrochronology of small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.) in southern Poland. *Studia i Materiały CEPL w Rogowie*, 16(40): 75–80.
- Bernabei M., Pollini C. 2006. Nota dendrocronologica sui tigli di S. Lugano (Bolzano, Italia). *L'Italia Forestale E Montana*, 2: 131–145. <https://doi.org/10.4129/IFM.2006.2.03>
- Buras A. 2017. A comment on the expressed population signal. *Dendrochronologia*, 44: 130–132. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2017.03.005>
- Cook E.R., Kairiukstis L. 1990. *Methods of Dendrochronology – Applications in the Environmental Sciences*. Dordrecht, Netherlands: Springer Netherlands, 403 pp.
- David A.A.J., Boura A., Lata J., Rankovic A., Kraepiel Y., Charlot C., Barot S., Abbadie L., Ngao J. 2018. Street trees in Paris are sensitive to spring and autumn precipitation and recent climate changes. *Urban Ecosystems*, 21: 133–145. <https://doi.org/10.1007/s11252-017-0704-z>
- Didukh Ya.P. 2012. *Fundamentals of bioindication*. Ed. D.M. Hrodzynskyi. Kyiv: Naukova Dumka, 344 pp. [Дідух Я.П. 2012. *Основи біоіндикації*. Відп. ред. Д.М. Гродзинський. Київ: Наукова думка, 344 с.].
- Dray S., Chessel D., Thioulouse J. 2003. Co-inertia analysis and the linking of the ecological data tables. *Ecology*, 84(11): 3078–3089. <https://doi.org/10.1890/03-0178>
- Dubyna D.V., Dzyuba T.P., Iemelyanova S.O., Bagrikova N.O., Borysova O.V., Borsukevych L.M., Vynokurov D.S., Gapon S.V., Gapon Yu.V., Davydov D.A., Dvoretzky T.V., Didukh Ya.P., Zhmud O.I., Kozyr M.S., Konishchuk V.V., Kuzemko A.A., Pashkevych N.A., Ryff L.E., Solomakha V.A., Felbaba-Klushyna L.M., Fitsailo T.V., Chorna G.A., Chorney I.I., Shelyag-Sosonko Yu.R., Iakushenko D.M. 2019. *Prodrome of the vegetation of Ukraine*. Kyiv: Naukova Dumka, 784 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Ємельянова С.О., Багрикова Н.О., Борисова О.В., Борсукевич Л.М., Винокуров Д.С., Гапон С.В., Гапон Ю.В., Давидов Д.А., Дворецький Т.В., Дідух Я.П., Жмуд О.І., Козир М.С., Конішчук В.В., Куземко А.А., Пашкевич Н.А., Рифф Л.Е., Соломаха В.А., Фельбаба-Клушина Л.М., Фіцайло Т.В., Чорна Г.А., Чорней І.І., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Якушенко Д.М. 2019. *Продромус рослинності України*. Київ: Наукова думка, 784 с.].
- Ellison A.M., Bank M.S., Clinton B.D., Colburn E.A., Elliott K., Ford C.R., Foster D.R., Kloeppel B.D., Knoepp J.D., Lovett G.M., Mohan J., Orwig D.A., Rodenhouse N.L., Sobczak W.V., Stinson K.A., Stone J.K., Swan C.M., Thompson J., Von Holle B., Webster J.R., 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environment*, 3: 479–486. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0479:LOFSCF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0479:LOFSCF]2.0.CO;2)
- González I.G., Eckstein D. 2003. Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site. *Tree Physiology*, 23(7): 497–504. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.7.497>
- Helama S., Läänelaid A., Raisio J., Sohar K., Mäkelä A. 2020. Growth patterns of roadside *Tilia* spp. affected by climate and street maintenance in Helsinki. *Urban Forestry and Urban Greening* (in press). <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2020.126707>
- Heo M., Gabriel K.R. 1997. A permutation test of association between configurations by means of the RV coefficient. *Communications in Statistics – Simulation and Computation*, 27: 843–856.
- Holmes R.L. 1983. Computer assisted quality control in tree ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43: 69–78.
- Jevšenak J., Levanič T. 2018. *dendroTools*: R package for studying linear and nonlinear responses between tree-rings and daily environmental data. *Dendrochronologia*, 48: 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.01.005>
- Klein T. 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28:1313–1320. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12289>
- Klymenko Yu.O., Moroz V.V., Druzhyna M.M., Kondratyev V.V. 2015. *Scientific reports of NUNES of Ukraine*, 5(54). [Клименко Ю.О., Мороз В.В., Дружина М.М., Кондратьев В.В. 2015. Оцінка стану популяції основних паркоутворюючих видів у виділах вікової *Querceta roboris* парку "Феофанія". *Наукові доповіді НУБіП України*, 5(54). Available at: http://nd.nubip.edu.ua/2015_4/27.pdf (Accessed 22 March 2020).
- Läänelaid A., Sander H. 2004. History and age of old limes (*Tilia* spp.) in Tallinn, Estonia. In: *Forestry Serving Urbanised Societies*. Eds C.C. Konijnendijk, J. Schipperijn, K.K. Hoyer. Vienna: IUFRO World Series, pp. 267–280.
- Lahoika A., Prokopuk Yu., Netsvetov M. 2019. Wood formation in two *Quercus robur* phenological forms in Kyiv, Ukraine. In: *Tree-ring in Archeology, Climatology*

- and Ecology 2019. Eds G. Battipaglia, R. Marzaioli. San Leucio-Caserta, pp. 147.
- Loveliuss N.V., Gritsan Yu.I. 1998. *Lesnye ekosistemy Ukrainy i teplovлагообеспеченность*. Sanct-Petersburg: Neva, 227 pp. [Ловеллус Н.В., Грицан Ю.И. 1998. *Лесные экосистемы Украины и тепловолагообеспеченность*. Санкт-Петербург: Нева, 227 с.].
- Lykholat Yu., Alekseeva A., Khromykh N., Ivan'ko I., Kharytonov M., Kovalenko I. 2016. Assessment and prediction of viability and metabolic activity of *Tilia platyphyllos* in arid steppe climate of Ukraine. *Agriculture & Forestry*, 62(3): 55–64. <https://doi.org/10.17707/AgricultForest.62.3.05>
- Masalskyi V.P. 2010. *Plant Introduction*, 2: 25–27. [Масальський В.П. 2010. Сезонний ритм розвитку видів роду *Tilia* L. в умовах Правобережного Лісостепу України (на прикладі м. Біла Церква). *Інтродукція рослин*, 2: 25–27].
- Masalskyi V.P., Mordatenko I.L. 2014. *Scientific Bulletin of UNFU*, 24(4): 104–108. [Масальський В.П., Мордатенко І.Л. 2014. Газо- і димостійкість культивованих видів роду *Tilia* L. в умовах урбанізованого середовища Правобережного Лісостепу України (на прикладі вуличних насаджень міст Києва та Білої Церкви). *Науковий вісник ЛНТУ України*, 24(4): 104–108].
- Moir A.K., Leroy S.A.G. 2013. Dendrochronological potential of lime (*Tilia* spp.) from trees at Hampton Court Palace, UK. *Arboricultural Journal*, 35(1): 7–17, <https://doi.org/10.1080/03071375.2013.783173>
- Moser A., Rahman M.A., Pretzsch H., Pauleit S., Rötzer T. 2017. Inter- and intraannual growth patterns of urban small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.) at two public squares with contrasting microclimatic conditions. *International Journal of Biometeorology*, 61: 1095–1107. <https://doi.org/10.1007/s00484-016-1290-0>
- Moser-Reischl A., Rahman M.A., Pauleit S., Pretzsch H., Rötzer T. 2019. Growth patterns and effects of urban micro-climate on two physiologically contrasting urban tree species. *Landscape and urban planning*, 183: 88–99. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.11.004>
- Murakhtanov E.S. 1981. *Lira*. Moscow: Lesnaja promyshlennost, 80 pp. [Мурахтанов Е.С. 1981. *Ліра*. Москва: Лесная промышленность, 80 с.].
- Nebesnyi V.B., Hrodzynska H.A., Honchar H.Yu. 2016. *Visnyk of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 8: 59–66. [Небесний В.Б., Гродзинська Г.А., Гончар Г.Ю. 2016. Використання спектрометричного методу для оцінки для оцінки стану урбанізованих територій міста Києва. *Вісник НАН України*, 8: 59–66].
- Netsvetov M., Prokopuk Y., Didukh Y., Romensky M. 2018. Climatic sensitivity of *Quercus robur* L. in floodplain near Kyiv under river regulation. *Dendrobiology*, 79: 20–33. <http://dx.doi.org/10.12657/denbio.079.003>
- Netsvetov M., Prokopuk Y., Puchalka R., Koprowski M., Klisz M., Romensky M. 2019. River regulation causes rapid changes in relationships between floodplain oak growth and environmental variables. *Frontiers in Plant Science*, 10: 96. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00096>
- Padun I.M. 1985. *Ukrainian Botanical Journal*, 42(2): 17–20. [Падун І.М. 1985. Сучасний стан рослинності урочища Феофанія. *Український ботанічний журнал*, 42(2): 17–20].
- Pigott D. 1992. The clones of common lime (*Tilia × vulgaris* Hayne) planted in England during the seventeenth and eighteenth centuries. *New Phytologist*, 121: 487–493. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb02949.x>
- Radoglou K., Dobrowolska D., Spyroglou G., Nicolescu V.-N. 2008. A review on the ecology and silviculture of limes (*Tilia cordata* Mill., *Tilia platyphyllos* Scop. and *Tilia tomentosa* Moench.) in Europe. *Bodenkultur*, 3(3): 9–20.
- R Core Team. 2020. *A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Available at: <http://www.R-project.org/> (Accessed 20 March 2020).
- Rozas V. 2003. Tree age estimates in *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: testing previous and improved methods. *Plant Ecology*, 167(2): 193–212. <https://doi.org/10.1023/A:1023969822044>
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A. 1980. *Journal of General Biology*, 41(3): 350–362. [Смирнова О.В., Чистякова А.А. 1980. Анализ фитоценологических потенций некоторых древесных видов широколиственных лесов Европейской части СССР. *Журнал общей биологии*, 41(3): 350–362].
- Solomakha V.A. 2008. *Syntaxonomical of vegetation of Ukraine*. Kyiv: Phytosociocentre, 296 pp. [Соломаха В.А. 2008. *Синтаксономія рослинності України*. Київ: Фітосоціоцентр, 296 с.].
- Sovakov O.V., Sovakova M.O., Ostapchuk O.S. 2017. *Forestry and landscape gardening*, 11. Available at: http://nbuv.gov.ua/UJRN/licgos_2017_11_13 (Accessed 12 March 2020). [Соваков О.В., Совакова М.О., Остапчук О.С. 2017. Видове різноманіття роду *Tilia* у колекційних фондах Києва. *Лісове і садово-паркове господарство*, 11. Режим доступу: http://nbuv.gov.ua/UJRN/licgos_2017_11_13 (Дата звернення 12 березня 2020)].
- Wigley T.M.L., Briffa K.R., Jones P.D. 1984. On the average value of correlated times series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and applied Meteorology*, 23: 201–213. [https://doi.org/10.1175/1520-0450\(1984\)023%3C0201:OTAVO C%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0450(1984)023%3C0201:OTAVO C%3E2.0.CO;2)

Рекомендує до друку Я.П. Дідух



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.04.305>

Перша знахідка *Myurella sibirica* (*Plagiotheciaceae*, *Bryophyta*) в Україні

Світлана О. НИПОРКО¹, Юлія А. ВАШЕНЯК²

¹Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна
s_nyporko@ukr.net

²Донецький національний університет ім. Василя Стуса
вул. 600-річчя 21, Вінниця 21000, Україна
arrhenatherum@gmail.com

Nyporko S.O.¹, Vashenyak Yu.A.² 2020. **The first find of *Myurella sibirica* (*Plagiotheciaceae*, *Bryophyta*) in Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 305–313.

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

²Vasyl' Stus Donetsk National University
21 600-richchia Str., Vinnytsia 21021, Ukraine

Abstract. The first record of a new for the flora of Ukraine species *Myurella sibirica* is reported. The species was found on the slope of Maslyatyn Mt. (at 381 m a.s.l.) in the Kremenets Mountains National Nature Park (Ternopil Region). It grew among other mosses on the soil layers in the cracks of vertical limestone wall, under the canopy of *Betula klokovii* near the forest meadow. *Myurella sibirica* is quite rare in the mountains of Europe and more common in mountains of Asia and North America. The species is listed in *The IUCN Red List of Threatened Species* (Vulnerable), *Red Data Book of European Bryophytes* (Endangered), *European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts* (Vulnerable) and several Red lists of European countries. Brief morphological characteristics, distinctions from other two species recorded in Ukraine (*M. julacea* and *M. tenerrima*), geographical distribution, ecological and coenotic peculiarities of the species, as well as original illustrations of the Ukrainian population are provided. Some issues on conservation of *M. sibirica* in Ukraine are discussed. The new record of *M. sibirica* is considered to represent a relict population.

Keywords: bryophytes, Kremenets Mountains National Nature Park, *Myurella sibirica*, new record, Ukraine

Submitted 10 March 2020. Published 31 August 2020

Нипорко С.О., Вашеняк Ю.А. 2020. **Перша знахідка *Myurella sibirica* (*Plagiotheciaceae*, *Bryophyta*) в Україні.** *Український ботанічний журнал*, 77(4): 305–313.

Реферат. Повідомляється про знахідку нового для бріофлори України виду *Myurella sibirica* (*Plagiotheciaceae*, *Bryophyta*). Вид було виявлено на схилі г. Маслятин (381 м н.р.м.) на території Національного природного парку "Кременецькі гори" (Тернопільська обл.). Він ріс серед інших мохів на прошарках ґрунту в тріщинах вертикальної поверхні вапнякової стінки біля узлісся під кроною *Betula klokovii*. *Myurella sibirica* досить рідко трапляється в горах Європи й більш поширений в горах Азії та Північної Америки. Вид включено до списку Міжнародного союзу охорони природи (категорія Vulnerable), Червоної книги європейських мохоподібних (категорія Endangered), Європейського червоного списку мохів, печіночників та антоцеротів (категорія Vulnerable) та низки Червоних списків країн Європи. Наведено морфологічну характеристику виду, його відмінності від інших двох видів роду, що ростуть в Україні (*M. julacea* та *M. tenerrima*), подано відомості щодо географічного поширення та еколого-ценотичної приуроченості виду, розглянуті питання його охорони, текст проілюстровано оригінальними фотографіями. Зроблено припущення про реліктовість популяції *M. sibirica* на г. Маслятин.

Ключові слова: *Myurella sibirica*, бріофіти, Національний природний парк "Кременецькі гори", нова знахідка, Україна



Рис. 1. Місцезростання *Myurella sibirica* в Національному природному парку "Кременецькі гори"
Fig. 1. Habitat of *Myurella sibirica* in the Kremenets Mountains National Nature Park

Вступ

У ході комплексних досліджень угруповань відслонень сарматських вапняків на горі Маслятин (рис. 1) під час експедиційного виїзду 2018 р. до Національного природного парку "Кременецькі гори" було виявлено новий для України вид – *Myurella sibirica* (C.Muell.) Reim.

Myurella Bruch & Schimp. – невеликий рід плеврокарпних мохів (*Plagiotheciaceae*), що містить три види: *M. julacea* (Schwaegr.) B.S.G., *M. tenerrima* (Brid.) Lindb. та *M. sibirica* (Ignatov, Kuznetsova, 2011). *Myurella julacea* має досить широке поширення в Голарктиці і трапляється у багатьох районах, особливо в горах. Види *M. sibirica* та *M. tenerrima* також досить поширені, але рідше трапляються в більшій частині їхнього ареалу; ці два види дуже

близькі, в основному алопатричні і, ймовірно, лише нещодавно виокремились від спільного предка: від північної раси – *M. tenerrima*, від південної – *M. sibirica* (Ignatov, Ochyra, 1995).

В Україні до сьогодні були відомі лише два види цього роду (Bachuryna, Melnychuk, 2003; Woiko, 2014). *Myurella tenerrima* наводився один раз для Карпат (Закарпатська обл., Рахівський р-н, гора Драгобрат: Slobodyan, 1950; Zerov, Partyka, 1975). *Myurella julacea* розповсюджений в Карпатах (Закарпатська обл., Воловецький р-н, г. Темнатик; Рахівський р-н, гори Говерла та Петрос; Івано-Франківська обл., Верховинський р-н, г. Шпиці, гори Чивчин і Гнетеса; Надвірнянський р-н, г. Брескул, пол. Пожижевська: Zerov, Partyka, 1975) та Гірському Криму (г. Чатирдаг, Кримський природний заповідник, масив Бабуган-ййла: Partyka, 2005).

Таблиця 1. Морфологічні ознаки, за якими відрізняються види роду *Myurella*
 Table 1. Diagnostic morphological characters for distinguishing the species in the genus *Myurella*

<i>Myurella julacea</i>	<i>Myurella tenerrima</i>	<i>Myurella sibirica</i>
Форма дернинки		
щільні подушкоподібні	пухкі	пухкі
Колір пагонів		
білувато-зелений, сірий або сизий	блідो або світло-зелений	зелений
Пагони		
щільно сережчато улиснені, червоподібні, до 1 (–3) см завд.	черепитчато улиснені або б. м. розставлено улиснені, до 1 (–2) см завд.	пухко черепитчато улиснені або розставлено улиснені, до 1 (–2) см завд.
Листки		
0,3–0,6 × 0,3–0,6 (–0,7) мм, округлояйцеподібні або округлосерцеподібні, вижолоблені, коротко загострені або з дуже коротким одноклітинним гострятьсяком	0,3–0,5 × 0,3–0,5 мм, широкояйцеподібні до округлих, раптово звужені в коротку, вузьку, відігнуту назад верхівку	0,3–0,4 × 0,3–0,4 мм, широкояйцеподібні до округлих, раптово звужені в шилоподібну, вузьку, відігнуту верхівку
край листка пилчастий	край листка цілісний або дуже дрібно пилчастий	край листа вільчасто або шипувато зазублений
Клітини		
15–25 × 7–9 μm	14–22 × 8–10 μm	16–30 × 7–10 μm
Папіли на спинній стороні листка		
тупі, розташовані у верхньому кутку клітини, іноді низькі і малопомітні	розташовані у верхньому кутку клітини	одна велика папіла посередині клітини
Спори		
10–14 μm	12–15 μm	14–18 μm

Матеріали та методи

Для фіксації фіторізоманіття угруповань відслонень використовували методу геоботанічних описів із фіксацією (Braun-Blanquet, 1936) судинних рослин, мохоподібних та епігейних лишайників. Камеральне визначення зразків мохоподібних проводили за літературними джерелами (Melnychuk, 1970; Bachuryna, Melnychuk, 2003; Ignatov, Ignatova, 2004; Vitt, 2014) з використанням методів світлової мікроскопії (мікроскопи МБС-9, МБС-10, "Olympus VX-53").

Назви судинних рослин подано за базою *Euro+Med Plant Database* (Euro+Med..., 2006), назви мохоподібних – за Другим чеклістом бріобіоти України (Voiko, 2014).

Результати та обговорення

Види роду *Myurella* ростуть у щільних подушкоподібних або нещільних дернинках, тонкі рослини світло- або сизувато-зелені, часом слабо блискучі. Стебла майже прямі, дещо підняті,

неправильно або куцувато слабкорозгалужені, 2–6 см завд., на зрізі округлі, без центрального тяжа, з дрібнолистими столонами; парафілії відсутні, гілочки округлосережчасті, звичайно тупі, іноді на кінцях витончені, до столоноподібних, з пучками ризоїдів. Листки п'ятирядно більш-менш щільно розміщені, округлояйцеподібні, вижолоблені, складчасті, тупі або раптово короткозагострені, іноді з гострятьсяком, плоскокраї або з відгорнутим краєм, звичайно дрібнопилчасті по всьому краю. Жилка слабенька, звичайно коротенька, проста або подвійна, часом відсутня. Клітини дрібні, еліптичні і ромбоподібні, товстостінні, при основі листка короткопрямокутні й квадратні, гладенькі або папілозні. Всі три види зазвичай досить легко розрізняються між собою (табл. 1). При зростанні в глибокій тіні рослини *M. julacea* можуть мати габітус, подібний до *M. tenerrima* або *M. sibirica*. Проте комплекс ознак дозволяє чітко їх розмежувати (Ignatov, Ignatova, 2004).

Оскільки вид уперше зареєстровано в Україні, вважаємо за необхідне навести його детальний опис та надати окремо характеристики знайденого зразка.

Myurella sibirica (Müll. Hal.) Reim., Hedwigia 76: 292. 1937. – Рис. 2.

= *Hypnum sibiricum* Müll. Hal., Syn. Musc. Frond. 2: 418. 1851. *Myurella careyana* Sull. in Sull & Lesq., Musci Bor.-Amer.: 355. 1856 [1857]. *Myurella gracilis* (Weinm) Lindb., Musci Scand.: 37. 1897. – Міурелла сибірська.

Дернинки дрібні, щільні, до подушкоподібних, сизо-зелені або рослини нерідко трапляються у вигляді вкраплень в дерновинки інших мохів. Стебла, до 0,5 см завд., кущувато розгалужені, нещільно сережчасто улиснені (рис. 2, А, В). Листки широкояйцеподібні до округлих, 0,3–0,4 × 0,3–0,4 мм, з вижолобленої основи раптово звужені у шилоподібну відігнуту верхівку з 4–5-клітинним гострячком, плоскокраї, через виступи кутів крайових клітин вийчасто зазублені; жилка ледве виражена або відсутня (рис. 2, С). Клітини ромбічні, квадратні, у верхівці листка видовженопрямокутні 16–30 × 7–10 μm, з однією великою папілою в середині клітини (рис. 2, D). Ніжка спорогону близько 1 см завд. Коробочка близько 1 мм завд. Спори 14–18 μm. В Європі рослини стерильні. (Bachuryna, Melnychuk, 2003; Ignatov, Ignatova, 2004; Vitt, 2014).

Загальне поширення. Досить зрідка трапляється в горах Європи: Австрія (Корпе, Корпе, 1969; Grims, 1999), Боснія і Герцеговина (Pavletić, 1955; Sabovljević et al., 2008), Греція (Papp, Tzakiri, 2017), Європейська Росія (Дагестан, Кабардино-Балкарія, Карачасво-Черкесія, Урал) (Ignatov et al. 2006; Ignatov, Ignatova, 2004), Італія (Matouschek, 1904; Kern, 1908; Puglisi et al., 2011), Румунія (Ellis et al., 2015), Сербія (Papp et al., 2014), Словенія (Breidler, 1891; Pavletić, 1955; Martinčič, 2016), Словаччина (Kubinská, Janovicová, 1996; Kubinská et al., 2001), Хорватія (Alegro et al., 2018), Чорногорія (Papp et al., 2014). Водночас широко поширений в Гімалаях, горах Китаю, Японії, Сибіру, Далекого Сходу і Північної Америки (Ignatov, Ignatova, 2004; Vitt, 2014). boreostrop/mont-alp-arct*o2-c1 circpol (Dierßen, 2001).

Екологія. Базифіт, мезофіт, сциофіт, криофіт. Distichion, Asplenietea (Dierßen, 2001).

Зростає зазвичай на сирих затінених каменях карбонатних порід (частіше на бічних поверхнях), у щілинах, нішах, під кам'яними навісами, на вологих стрімких стінах карстових провалів. У горах трапляється до нижньої частини альпійського поясу (Ignatov, Ignatova, 2004).

Усі відомі місцезнаходження виду в Європі розташовані на висоті 270–2150 м н.р.м. (Breidler,

1891; Matouschek, 1904; Kern, 1908; Pavletić, 1955; Koppe F., Koppe K., 1969; Kubinská, Janovicová, 1996; Puglisi et al., 2011; Papp et al., 2014; Ellis et al., 2015; Papp, Tzakiri, 2017; Alegro et al., 2018), причому сучасні знахідки наводяться виключно з висот 1230–2150 м н.р.м. До останнього часу вважалося, що такий відмінний висотний діапазон старих і нових знахідок є досить сумнівним, враховуючи, що умови мікрооселищ відіграють ключову роль у присутності виду. Всі підтвержені місця характеризувались прохолодним літом і тривалими зимовими морозами (Papp et al., 2014). Але остання знахідка у Хорватії з висоти 313 м н.р.м. (Alegro et al., 2018) і виявлене нами місцезростання на висоті 381 м н.р.м. дещо відрізняються від інших сучасних. Хорватську популяцію *M. sibirica* автори вважають льодовиковим реліктом, оскільки її існування у Хорватії обмежується невеликою, екологічно дуже специфічною територією навколо р. Купа, що характеризується відносно прохолодними та вологими умовами з короткими періодами прямих сонячних променів та стабілізуючим ефектом сусіднього водоймища (з постійною температурою 7 °C). Це дозволило вижити певним видам, які мали значно ширше поширення під час періоду прохолодного клімату (Alegro et al., 2018).

Деякі автори вважають *M. sibirica* індикатором зон тривалого непорушеного середовища існування (екологічної зв'язаності середовища існування – "Ecological Continuity") (Nordén, Appelqvist, 2001; Baisheva, 2010). Подібні види вказують на місця існування, на яких порушень екологічного режиму (особливо коливань вологості і освітленості) не було протягом дуже тривалого часу. Для виживання таких реліктових популяцій мохоподібних, що часто мають диз'юнктивний ареал, обмежені можливості до розселення і високі вимоги до стабільності екологічного режиму середовища існування, необхідно, щоб вони існували в так званих пралісових екосистемах. Практично всі ці види мають стратегію багаторічних стаерів, низьку активність розмноження та ростуть переважно на ґрунті або, в разі гірських лісів, на каменях та лісових скелях (Baisheva, 2010).

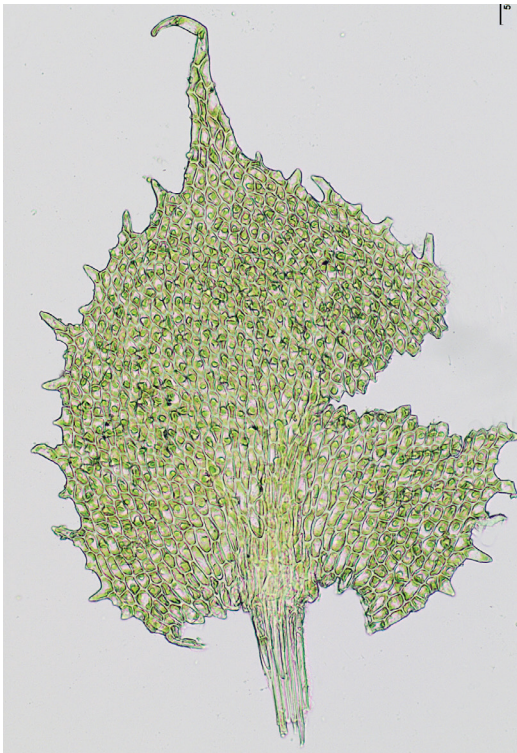
Досліджений зразок. Тернопільська обл., Кременецький р-н, окол. м. Кременець, НПП "Кременецькі гори", г. Маслятин, h = 381 м н.р.м., 50°4'38" N 25°39'16" E, вертикальна поверхня вапнякової стінки на узліссі під *Betula klovovii*, 27.06.2018, зібр. Вашеняк Ю.А., визн. Нипорко С.О. (KW-BM s. n.).



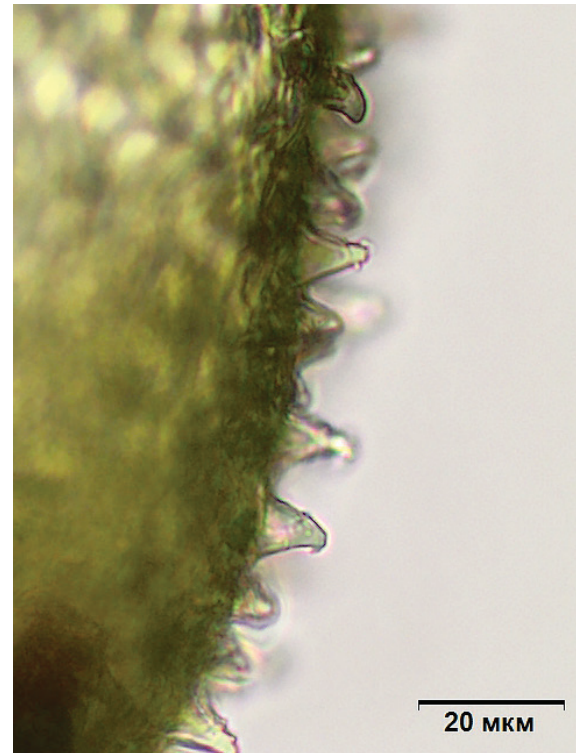
A



B



C



D

Рис. 2. *Myurella sibirica* з НПП "Кременецькі гори". А: зовнішній вигляд; В: частина пагону; С: дорсальна сторона листка з центрально розташованими папілами; D: папіли, вигляд з боку

Fig. 2. *Myurella sibirica* from the Kremenets Mountains National Nature Park. A: habitus; B: part of the shoot; C: dorsal side of leaves with centrally located papillae; D: papillae, side view

Виявлена популяція характеризувалася окремими поодинокими стерильними пагонами (7 рослин), що зростали на площі до 2 см² серед інших мохів (*Encalypta streptocarpa* Hedw., *Gymnostomum calcareum* Nees & Hornsch., *Tortella inclinata* (R.Hedw.) Limpr. та *Myurella julacea*).

Національний природний парк (НПП) "Кременецькі гори" (природоохоронна територія в Україні в межах низькогірного пасма Кременецькі гори) розташований на території Кременецького та Шумського районів Тернопільської області. Клімат району Кременецьких гір характеризується м'якою зимою, нежарким літом, значною кількістю опадів. Відносна висота краю – 100–200 м, абсолютна – 350–400 м н.р.м. Флора судинних рослин НПП багата на рідкісні, ендемічні та реліктові види. З 917 зростаючих тут видів 39 включені до Червоної книги України, два – до Європейського Червоного списку, два види знаходяться під охороною Бернської конвенції (Convention..., 1979; Chervona knyha..., 2009; Shtogryn, Hotskaliuk, 2014).

Гора Маслятин як частина гряди Кременецьких гір займає найбільшу площу (634 га) й розташована на південний захід від м. Кременець. Вона багата на ендемічну та реліктову рослинність. Ендеміками тільки Кременецьких гір вважаються *Minuartia aucta* Klokov, *Jurinea michelsonii* Iljin та вузьколокальний ендемік і реліктовий вид *Betula klokovii* Zaver., що росте лише на вершинах гір Страхова та Маслятин. Особливу увагу привертають скельні біотопи, які являють собою відслонення сарматських вапняків, що виходять на поверхню на схилах поблизу вершини гори (381 м н.р.м.), і на яких спостерігається значне різноманіття мохоподібних.

Скеля, на якій знайдено новий для України вид, знаходиться на затіненій ділянці з домінуванням *Betula klokovii*, має вертикальну форму, грань якої спрямована на південний-захід і має ухил 90°. Максимальний мікрорельєф – пониження та підвищення в межах пробної ділянки – сягає 20 см. На цій вертикальній стінці зростають *Festuca pallens* (10%), *Allium lusitanicum* Lam. (5%), *Asplenium rutamuraria* L. (0,2%), *Campanula sibirica* L. (0,5%), *Gypsophila thyracea* Krasnova (0,5%), *Minuartia setacea* (Thuill.) Hayek subsp. *setacea* (0,1%), *Carex humilis* Leyss. (2%), *Sedum acre* L. (0,2%) та інші судинні рослини, загальне проективне покриття яких сягає 60%. Крім специфічних видів, характерних для угруповань асоціації *Minuartia auctae-Festucetum pallentis*, тут також трапляються мезофітні *Inula*

ensifolia L. (*Pentanema ensifolium* (L.) D.Gut.Larr. et al.), *Linum catharticum* L., *Medicago falcata* L., а також узлісні види *Geranium sanguineum* L., *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Valeriana stolonifera* Czern., *Vincetoxicum hirundinaria* Medik.

Ґрунти в таких угрупованнях розташовуються не суцільним покривом, а акумульовані в тріщинах та на уламках скель. Це, як правило, кальцефільні рендзинові лептосоли, потужність яких коливається в межах 7–13 см. У порівнянні з іншими угрупованнями відслонень осадових порід (Vasheniak, Didukh, in press) потужність лептосолей більш висока, що пов'язано саме з наявністю дернинних злаків у травостої, а також сприятливими умовами зволоження для формування рендзинових лептосолів. За хімічним складом такі лептосоли містять підвищений вміст гумусу (5,4%), вміст йонів кальцію та магнію (у перерахунку на кальцій карбонат – 25,8 ммоль/кг ґрунту), а також кислотність рН 7,5.

Враховуючи наведене вище, а також те, що угруповання вищих рослин, в якому була знайдена *M. sibirica*, належить до рідкісних, що охороняються Резолюцією 4 Бернської конвенції "Е1.1.1 Євро-сибірські угруповання на уламках скель", містить багато ендемічних, рідкісних, в тому числі включених до Червоної книги України (Chervona knyha..., 2009) та реліктових видів, можна зробити припущення, що виявлена популяція цього виду також є реліктовою.

Охоронний статус. Вид включено до Червоного списку Міжнародного союзу охорони природи з категорією VU (B2ab (ii,iii,iv)) (Baisheva et al., 2019), Червоної книги європейських мохоподібних з категорією Endangered (E) – зникаючі (Red Data..., 1995), він входить до нових видань Червоного списку європейських бріофітів (Hodgetts, 2015), Європейського Червоного списку мохів, печіночників та антоцеротів і має категорію VU за критерієм B2ab (ii,iii,iv) (Hodgetts et al., 2019). У декількох країнах Європи його включено до національних Червоних списків з різною категорією рідкісності: в Австрії розглядається як вид, що потенційно під загрозою (Grims, 1999; Grims, Köckinger, 1999), у Словаччині – як зникаючий (EN) (Kubinská et al., 2001), у Хорватії – як вразливий (VU) (Alegro et al., 2018), у Румунії – в критичній небезпеці (CR B1ab (ii, iii) +2ab (ii, iii)) (Ellis et al., 2015), у Словенії – як ймовірно зниклий (Data deficient-vanished (DD-va)) (Martinčič, 2016), в Європейській частині Росії занесений до Червоної книги Республіки Комі, де має 2 категорію (види, що

скорочують свою чисельність) (Zhelezнова, Shubina, 2009), до Червоної книги Челябінської області, де має 3 категорію (рідкісний вид) (Dyachenko, 2005).

Як причини фрагментованого розповсюдження *M. sibirica* найчастіше вказуються природна рідкісність виду в Європі, його стенотопність (кальцефільний вид, трапляється лише на вапнякових субстратах) та низька конкурентоспроможність у порівнянні з іншими компонентами рослинних угруповань. На зміну чисельності впливають рекреаційне навантаження на місцезростання (витоптування та вирубка гірських лісів, що призводить до висихання кам'янистих субстратів) та ерозійні процеси на скелях (Baisheva et al., 2019).

Висновки

Таким чином, в Україні поки що відома єдина популяція *M. sibirica*. Виявлена популяція дуже нечисельна, на інших скельних виходах у межах НПП "Кременецькі гори" вид поки що не знайдений. На сьогодні ми не можемо оцінити та спрогнозувати будь-які зміни площі існування, області поширення та зменшення чисельності без планомірних досліджень виявленої популяції. Але згідно з наявними даними та за останніми критеріями МСОП, адаптованих для мохоподібних (Hodgetts, 2015), критерій D (дуже невелика чи обмежена популяція) може бути застосований для попередньої оцінки статусу *M. sibirica*. Відповідно, *M. sibirica* попередньо може претендувати на категорію вразливий вид (VU) на національному рівні.

Необхідні додаткові дослідження та цілеспрямований пошук *M. sibirica* на території НПП "Кременецькі гори" та суміжних територіях. Особливу увагу слід приділити вапняковим виходам лісового та субальпійського поясу Українських Карпат. У разі отримання додаткової інформації пропонується статус цього виду може бути уточнений або переглянутий.

Подяки

Автори висловлюють щирою подяку адміністрації та співробітникам НПП "Кременецькі гори" А.О. Штогину та І.Я. Довганюк за допомогу в організації польових досліджень, д.б.н., проф. М.С. Ігнатову і д.б.н. О.М. Афоніній за перевірку правильності визначення

Український ботанічний журнал, 2020, 77(4)

зразка. Також автори щиро вдячні спонсорам (фонд Александра фон Гумбольдта, Німеччина (Alexander von Humboldt Stiftung, Deutschland) і ТОВ "Светмед", Україна) за допомогу в отриманні обладнання, на якому виконана дана робота.

Список посилань

- Alegro A., Šegota V., Vuković N., Papp B. 2018. *Myurella sibirica* in Croatia, new finding in southeastern Europe. *Herzogia*, 31(2): 782–790.
- Bachuryna H.F., Melnychuk V.M. 2003. *Flora mokhiv Ukrainy*, vol. 4. Kyiv: Akadempriodyka, 256 pp. [Бачурина Г.Ф., Мельничук В.М. 2003. *Флора мохів України*, вип. 4. Київ: Академперіодика, 256 с.]
- Baisheva E., Ignatov M., Konstantinova N., Maslovsky O., Sabovljevic M., Ștefănuț S. 2019. *Myurella sibirica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T87468209A87758291. Available at: <https://www.iucnredlist.org/species/87468209/87758291> (Accessed 9 March 2020).
- Baisheva E.Z. 2010. Ecological-phytocoenotical pattern of bryophyte component of the forest vegetation in the Republic of Bashkortostan: Cand. Sci. Diss. Abstract. Ufa, Bashkir State University, 32 pp. [Байшева Э.З. 2010. Эколого-фитоценотическая структура бриокомпонента лесной растительности республики Башкортостан: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 32 с.]
- Boiko M.F. 2014. The Second checklist of Bryobionta of Ukraine. *Chornomorski Botanical Journal*, 10(4): 426–487.
- Braun-Blanquet J. 1936. *Über die Trockenrasengesellschaften des Festucion vallesiaceae in den Ostalpen*. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, 46: 169–189.
- Breidler J. 1891. Die Laubmoose Steiermarks und ihre Verbreitung. *Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark*, 28: 3–234.
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.]
- Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats*. 1979. Bern. Available at: <http://www.coe.int/en/web/conventions/full-list/-/conventions/treaty/104> (Accessed 9 March 2020).
- Dierßen K. 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. In: *Bryophytorum Bibliotheca*, vol. 56. Berlin; Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 289 pp.
- Dyachenko A.P. 2005. *Myurella sibirica* (Müll. Hal.) Reimers. In: *Krasnaya kniga Chelyabinskoy oblasti. Zhivotnye. Rasteniya. Griby* 2005. Ekaterinburg: Izd-vo Uralskogo universiteta, p. 424. [Дьяченко А.П. 2005. Миурелла сибирская *Myurella sibirica* (Müll. Hal.) Reimers. В кн.: *Красная книга Челябинской области*.

- Животные. Растения. Грибы.* Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, с. 424].
- Ellis L.T., Aleffi M., Bakalin V.A., Bednarek-Ochyra H., Bergamini A., Beveridge P., Choi S.S., Fedosov V.E., Gabriel R., Gallego M.T., Grdović S., Gupta R., Nath V., Asthana A.K., Jennings L., Kürschner H., Lebouvier M., Nair M.C., Manjula K.M., Rajesh K.P., Nobis M., Nowak A., Park S.J., Sun B.-Y., Plášek V., Číhal L., Poponessi S., Mariotti M.G., Sabovljević A., Sabovljević M.S., Sawicki J., Schnyder N., Schumacker R., Sim-Sim M., Singh D.K., Singh D., Majumdar S., Singh Deo S., Ștefănuț S., Suleiman M., Seng C.M., Chua M.S., Váná J., Venanzoni R., Bricchi E., Wigginton M.J. 2015. New national and regional bryophyte records, 42. *Journal of Bryology*, 37(1): 68–95.
- Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Available at: <http://ww2.bgbm.org/euoplusmed/PTaxonDetail.asp?NameId=106452&PTRefFk=7500000> (Accessed 16 January 2019).
- Grims F., Köckinger H. 1999. Rote Liste gefährdeter Laubmoose (Musci) Österreichs. In Niclfeld H.: *Rote Listen gefährdeter Pflanzen Österreichs*. Grüne Reihe Bundesministerium f. Umwelt, Jugend u. Familie (Wien): 157–171.
- Grims F. 1999. Die Laubmoose Österreichs. *Catalogus Florae Austriae*, II. Teil, Bryophyten (Moose), Heft 1, Musci (Laubmoose). *Biosystematics and Ecology Series* 15. Wien: Österr. Akademie der Wissenschaften, 418 pp.
- Hodgetts N.G. 2015. Checklist and country status of European bryophytes – towards a new Red List for Europe. *Irish Wildlife Manuals*, 84: 1–125.
- Hodgetts N., Calix M., Englefield E., Fettes N., Garcia Criado M., Patin L., Nieto A., Bergamini A., Bisang I., Baisheva E., Campisi P., Cogoni A., Hallingbäck T., Kstantinova N., Lockhart N., Sabovljevic M., Schnyder N., Schröck C., Sergio C., Sim Sim M., Vrba J., Ferreira C.C., Afonina O., Blockeel T., Blom H., Caspari S., Gabriel R., Garcia C., Garilleti R., Gonzalez Mancebo J., Goldberg I., Hedenäs L., Holyoak D., Hugonnot V., Huttunen S., Ignatov M., Ignatova E., Infante M., Juutinen R., Kiebacher T., Köckinger H., Kučera J., Lönnell N., Lüth M., Martins A., Maslovsky O., Papp B., Porley R., Rothero G., Söderström L., Ștefănuț S., Syrjänen K., Untereiner, A., Vána J., Vanderpoorten A., Vellak K., Aleffi M., Bates J., Bell N., Bruges M., Cronberg N., Denyer J., Duckett J., During H.J., Enroth J., Fedosov V., Flatberg K.-I., Ganeva A., Gorski P., Gunnarsson U., Hassel K., Hespanhol H., Hill M., Hodd R., Hylander K., Ingerpuu N., Laakalindberg S., Lara F., Mazimpaka V., Mežaka A., Müller F., Orgaz J.D., Patico J., Pilkington S., Puche F., Ros R.M., Rumsey F., Segarra-Moragues J.G., Seneca A., Stebel A., Virtanen R., Weibull H., Wilbraham J., Zarnowiec J. 2019. *A miniature world in decline: European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts*. Brussels, Belgium: IUCN, 87 pp.
- Ignatov M., Ochyra R. 1995. On the systematic position of *Myurella* and *Bardunovia*, genus novus (*Plagiotheciaceae*, *Musci*). *Arctoa*, 5: 45–59.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2004. *Moss flora of the Middle European Russia*. Vol. 2: *Fontinalaceae – Amblystegiaceae*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, pp. 609–944.
- Ignatov M.S., Kuznetsova O.I. 2011. On the taxonomy of *Myurella* – *Platydictya* complex (*Plagiotheciaceae*, *Bryophyta*). *Arctoa*, 20: 239–246.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*, 15: 1–130.
- Koppe F., Koppe K. 1969. Bryofloristische Beobachtungen in den bayerischen und österreichischen Alpen. *Herzogia*, 1: 145–158.
- Kubinská A., Janovicová K. 1996. A second checklist and bibliography of Slovak bryophytes. *Biologia (Bratislava)*, 51(3): 81–146.
- Kubinská A., Janovicová K., Šoltés R. 2001. Červený zoznam machorastov Slovenska. In: Baláž D., Marhold K., Urban P. Červený zoznam rastlín a živočíchov Slovenska. *Ochrana Prírody*, 20 (Suppl.): 31–43.
- Martinčič A. 2016. Updated Red List of bryophytes of Slovenia. *Hacquetia*, 15(1): 107–126.
- Maslovsky O.M. 2017. *Atlas of rare and threatened bryophytes of Eastern Europe as candidates to new European Red List*. Minsk: Belorusskaya nauka, 101 p.
- Melnichuk V.M. 1970. *Opredelitel listvennykh mkhov sredney polosy i yuga evropeyskoy chasti SSSR*. Kiev: Naukova Dumka, 442 pp. [Мельничук В.М. 1970. *Определитель листовых мхов средней полосы и юга европейской части СССР*. Киев: Наукова думка, 442 с.].
- Nordén B., Appelqvist T. 2001. Conceptual problems of ecological continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 10: 779–791.
- Papp B., Tzakiri E. 2017. Contributions to the bryophyte flora of the Paiko, Tzena and Pinovo Mts in Greece. *Studia bot. hung.*, 48(1): 33–49.
- Papp B., Pantovic J., Sabovljevic M. S., Szurdoki E. 2014. *Myurella sibirica*, a moss species new to Montenegro and Serbia: Its Range extension towards South-Eastern Europe. *Cryptogamie, Bryologie*, 35(3): 321–326.
- Partyka L.Ya. 2005. *The bryoflora of Crimea*. Kiev: Phytosociocentr, 170 pp. [Партыка Л.Я. 2005. *Бриофлора Крима*. Киев: Фитосоцицентр, 170 с.].
- Pavletić Z. 1955. *Prodromus flore briofita Jugoslavije*. Special issues. Zagreb: Yugoslav Academy of Sciences and Arts, 578 pp.
- Puglisi M., Privitera M., Di Pietro R. 2011. New records of arctic montane and alpine mosses from central Italy. *Cryptogamie, Bryologie*, 32: 75–81.
- Red Data Book of European Bryophytes*. 1995. Trondheim: The European Committee for Conservation of Bryophytes, 291 pp.
- Sabovljević M., Natcheva R., Dihoru G., Tsakiri E., Dragicevic S., Erdag A., Papp B. 2008. Check-list of the mosses of SE Europe. *Phytologia Balcanica*, 14: 207–244.
- Shtogryn M.O., Hotskaliuk L.O. 2014. The Geography of Distribution of Biodiversity at the National Natural Park

- "Kremenets Mountains". *Pryroda Zakhidnoho Polissya ta prylyehlykh terytoriy*, 11: 145–150.
- Slobodyan M.P. 1950. Brioflorystychni novynky z Svydivtsya (Skhidni Karpaty). *Botanichnyi Zhurnal AN URSSR*, 7(2): 80–84. [Слободян М.П. 1950. Бріофлористичні новинки з Свидівця (Східні Карпати). *Ботанічний журнал АН УРСР*, 7(2): 80–84.].
- Vitt D.H. 2014. *Myurella*. In: *Flora of North America Editorial Committee* (Eds.). *Flora of North America North of Mexico*, vol. 28, part 2. New York & Oxford: Oxford University Press, pp. 370–373.
- Zerov D.K., Partyka L.Ya. 1975. *Mokhopodibni Ukrainskykh Karpat*. Kyiv: Naukova Dumka, 231 pp. [Зеров Д.К., Партика Л.Я. 1975. *Мохоподібні Українських Карпат*. Київ: Наукова думка, 231 с.].
- Zheleznova G.V., Shubina T.P. 2009. *Myurella sibirica* (Müll. Hal.) Reimers. In: *Krasnaya kniga Respubliki Komi (redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i zhyvotnykh)*. Syktyvkar. pp. 319. [Железнова Г.В., Шубина Т.П. 2009. Миурелла сибирская. *Myurella sibirica* (Müll. Hal.) Reimers. В кн.: *Красная книга Республики Коми (редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных)*. Сыктывкар. с. 319].

Рекомендує до друку Я.П. Дідух



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.04.314>

Особливості функціонування фотосинтетичного апарату лісових рослин за різного світлозабезпечення

Наталія М. ТОПЧІЙ, Наталія Ф. МИХАЙЛЕНКО, Олена Б. ОНОЙКО, Олександр О. СИВАШ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна
ntopchiy@ukr.net

Topchiy N.M., Mykhaylenko N.F., Onoiko O.B., Syvash O.O. 2020. **The features of forest plant photosynthetic apparatus functioning under the different light supply.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 314–323.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. The functional state of the photosynthetic apparatus of shade-tolerant forest herbaceous species (*Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Asarum europaeum*) and shrub layer plants (*Padus avium*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaeus*) from various plots differing in light supply levels has been studied. Maximum quantum yield of photochemical reactions in photosystems II (F_v/F_m) of plants from different layers and plots was in the range 0.766–0.815. Higher F_v/F_m values were found in herbaceous species from the plot better provided with water and mineral elements, but more shaded. At low photon flux density (PFD) of actinic light ($80 \mu\text{mol (quantum)}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), herbaceous plants from this plot had also higher effective quantum yield of PSII (F'_v/F'_m), photochemical quenching of chlorophyll fluorescence (qP) and quantum yield of electron transport (ϕPSII). Lower levels of non-photochemical quenching (qN) of fluorescence in the antenna of herbaceous plants at low PFD indicate a lesser part of energy dissipation in the light-harvesting complex. At high PFD ($800 \mu\text{mol (quantum)}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) it was revealed the decrease in F'_v/F'_m , ϕPSII and qP (especially qP in *Asarum europaeum* and *Convallaria majalis*) and the increase in qN in all herbaceous plant species from different plots. The values of qP and ϕPSII parameters at both low and high PFD of actinic light were higher in *Padus avium* and *Euonymus europaeus* from a less illuminated plot. Higher ϕPSII and lower qN levels in shrub layer plants from a more shaded plot show their more efficient solar energy utilization in photosynthetic processes. Higher absolute values of qP and ϕPSII parameters in shrub layer plants at $800 \mu\text{mol (quantum)}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ indicate their higher resistance to high light intensity compared to herbaceous species. Investigated plants of herbaceous and shrub layers are characterized by high plasticity of the photosynthetic apparatus, that provides to their growth both under the forest canopy and in open areas.

Keywords: fluorescence, herbaceous plants, light supply, photosynthesis, shrub layer plants

Submitted 17 January 2020. Published 31 August 2020

Реферат. Досліджено функціональний стан фотосинтетичного апарату тіньовитривалих лісових трав'яних видів (*Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Asarum europaeum*) та рослин чагарникового ярусу (*Padus avium*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaeus*), які зростали на ділянках із різним рівнем світлового забезпечення. Максимальний квантовий вихід фотохімічних реакцій у фотосистемах II (F_v/F_m) рослин різних ярусів та ділянок знаходився в межах 0,766–0,815. Вище значення F_v/F_m виявлено у трав'яних видів із краще забезпеченою вологою і мінеральними елементами та більш затіненої ділянки. За низької густини потоку фотонів (ГПФ) діючого світла (80 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) трав'яні рослини з такої ділянки мали вищі реальний квантовий вихід (F'_v/F'_m), фотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу (qP) та квантовий вихід електронного транспорту (фФСII). Нижчий рівень нефотохімічного гасіння флуоресценції (qN) в антені трав'яних рослин на світлі з низькою ГПФ вказує на меншу частку розсіювання енергії у світлозбиральному комплексі. За високої ГПФ (800 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) відмічалось зниження F'_v/F'_m , фФСII і qP (особливо qP в *Asarum europaeum* та *Convallaria majalis*) та зростання qN у всіх видів трав'яних рослин з різних ділянок. Значення параметрів qP та фФСII як за низької, так і високої ГПФ діючого світла були вищими у *Padus avium* та *Euonymus europaeus*, що зростали на менш освітленій ділянці. Вищий фФСII та нижчий рівень qN у рослин чагарникового ярусу з більш затіненої ділянки вказують на ефективніше використання сонячної енергії у фотосинтетичних процесах. Вищі абсолютні значення параметрів qP і фФСII у рослин чагарникового ярусу при 800 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ свідчать про їхню вищу резистентність до дії світла високої інтенсивності, порівняно із трав'яними видами. Досліджувані рослини трав'яного і чагарникового ярусів характеризуються високою пластичністю фотосинтетичного апарату, що забезпечує можливість зростання як під наметом лісу, так і на відкритих ділянках.

Ключові слова: рослини трав'яного ярусу, рослини чагарникового ярусу, світлозабезпеченість, флуоресценція, фотосинтез

Вступ

Світло є основним лімітуючим фактором для лісових екосистем. Динамічні світлові умови у наметі лісу та піднаметовому просторі визначаються архітектонікою крон деревних видів; орієнтацією, розмірами, оптичними характеристиками листків; денними і сезонними змінами кута падіння сонячних променів; а також залежать від погоди та сили вітру. Важливе значення у формуванні фотоклімату мають просвіти, світлові "вікна", у кронах і між кронами (Tselnyker, 1969; Muscolo et al., 2014). До основних особливостей світлового режиму всередині лісових фітоценозів належать: 1) зниження густини потоку фотонів (ГПФ) фотосинтетично активної радіації (ФАР) і зміна її спектрального складу; 2) скорочення тривалості світлового дня; 3) зміна співвідношення прямої та розсіяної радіації; 4) неоднорідність освітлення в просторі та часі, пов'язана із закономірним переміщенням світлових "вікон" унаслідок руху сонця та за дії вітру (Alekseev, 1975; Lieffers, 1999). Листки поглинають до 85–90% падаючого на них випромінювання (Tselnyker, 1969). Через один шар зімкнутих, горизонтально розміщених листків може пройти не більш 10–15% радіації. Пропускання наступного шару складає 10–15% цієї кількості, тобто 1–2% сонячного освітлення на відкритому місці (Tselnyker, 1969; Lieffers, 1999).

Таким чином, до рослин нижнього ярусу потрапляє лише 1–3% ФАР повного освітлення. Спектральні параметри ФАР під наметом лісу визначаються,

головним чином, оптичними властивостями листків: переважно поглинаються сині та червоні промені, а пропускається більше жовто-зелених, далеких червоних та інфрачервоних променів. Незважаючи на досить збіднілий кількісний та якісний склад світла, багато тіньовитривалих трав'яних рослин та чагарників успішно вегетують за даних умов. Очевидно, що відповіді фотосинтетичного апарату (ФСА) на зміни інтенсивності та спектрального складу світла повинні бути одними з найбільш динамічних функцій рослинних організмів. Існування рослин під наметом лісу пов'язане з рядом анатомо-морфологічних та фізіолого-біохімічних особливостей, які сприяють ефективному світлозбору за низьких рівнів освітлення, збідненого в червоно-синьому діапазоні ФАР. Відомо, що тіньовитривалі рослини характеризуються утворенням листкової мозаїки з переважно горизонтальним розташуванням листків, мають широкі та тонкі листкові пластинки з незначним вмістом у клітинах великих за розміром хлоропластів, розташованих паралельно листковій поверхні для максимального поглинання світлової енергії. Хлоропласти "тіньових" рослин порівняно із "світловими" містять більшу кількість тилакоїдів у гранах, мають вищий вміст хлорофілів (Хл), світлозбиральних пігмент-білкових комплексів (СЗКП), нижчу кількість реакційних центрів фотосистеми II (ФСII) та нижчі співвідношення Хл *a/b*, швидкість газообміну CO₂, активність ферментів циклу Кальвіна (Murchie, Horton, 1997; Bailey, 2001; Mathur et al., 2018).

Світлова адаптація у межах виду також включає зміни морфології листків, складу тилакоїдних мембран, активності фотохімічних і темнових реакцій, функціонування ферментів та регуляторних механізмів первинних процесів фотосинтезу. Однак такі відповіді ФСА на зміни ГПФ та спектрального складу світла не є універсальними і спостерігаються не в усіх видів (Lichtenthaler, Burkart, 1999). У лісових ценозах рослини одного виду часто зростають у різних, іноді контрастних світлових умовах. ФСА рослин, що розвиваються за різної освітленості, підлягає структурній і функціональній адаптації, хоча ступінь пластичності показників є видоспецифічною. У наших попередніх роботах були досліджені морфологічні ознаки, функціональні характеристики ФСА деяких видів роду *Acer* L. (Dovbysh et al., 2006; Voloshyna et al., 2008), хлорофілазна активність, пігментний склад (Syvash et al., 2016) та вміст ксантофілів (Onoiko et al., 2018) у рослин різних ярусів лісових екосистем. Проте малодослідженим залишається питання оцінки стану ФСА тіньовитривалих рослин одного виду, які зростають за різного рівня світлового забезпечення. Вивчення даної проблеми обумовлене необхідністю з'ясування механізмів адаптації рослинних організмів до різних світлових умов. Функціональна адаптація до певного рівня освітленості може бути оцінена за допомогою методу індукції флуоресценції хлорофілу, який широко застосовується в екологічних дослідженнях (Cavender-Bares, Bazzaz, 2001). За використання цього методу в нашій роботі було досліджено функціональний стан ФСА рослин трав'яного і чагарникового ярусів широколистяного лісу, які зростали в умовах різного рівня світлового забезпечення.

Матеріали та методи

Дослідження проводили на рослинному матеріалі, зібраному в Ботанічному заказнику загальнодержавного значення "Лісники" (50°17' пн. ш. і 30°32' сх. д.) у межах кленово-ясенів-вільхового лісу (Didukh, Chumak, 1992; Didukh et al., 2000) влітку 2016 року. Об'єктами досліджень були листки тіньовитривалих рослин трав'яного ярусу, що зростали під наметом лісу (*Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Convallaria majalis* L., *Asarum europaeum* L.) та рослин чагарникового ярусу (*Padus avium* Mill., *Corylus avellana* L. та *Euonymus*

europaeus L.). Рослини були зібрані з двох ділянок лісу, умовно позначених як "Верхня" (найбільш підвищена ділянка рельєфу східної частини заказника) і "Нижня" (розташована в місці зниження та вирівнювання рельєфу, в районі численних рукавів річок Діверка та Ітиль) (Didukh, Chumak, 1992). Густину потоку фотонів фотосинтетично активної радіації (ГПФ ФАР) на поверхні листків визначали в природних умовах за допомогою приладу LI-250 Lightmeter ("LI-COR", США). Трав'яні рослини, викопані з ґрунтом, та пагони рослин чагарникового ярусу довжиною 30–50 см, поміщені у ємкості з водою, доставляли в лабораторію протягом 30–60 хв. Аналіз матеріалу проводили на день збору.

Вміст у ґрунті легкогідролізованого азоту визначали за методом Тюріна і Конової (Horodniy et al., 2005), рухомих форм фосфору і калію – Кірсанова (Yakist gruntu..., 2006). Вміст органічної речовини (загального гумусу) визначали за Тюріним (Yakist gruntu..., 2005), обмінну кислотність ґрунту – потенціометрично (Horodniy et al., 2005).

Функціональний стан ФСА оцінювали методом індукції флуоресценції хлорофілу. Флуоресценцію Хл *a* в листках вимірювали з використанням ХЕ-РАМ флуорометра ("Walz", Німеччина) за кімнатної температури. Для збудження флуоресценції Хл *a* модульований світловий потік імпульсної ксенонової лампи пропускали крізь синьо-зелений фільтр BG-39 (5 мм, Schott). Інтенсивність збуджуючого світла регулювали за допомогою діафрагм та нейтральних фільтрів. Реєстрували флуоресценцію Хл *a* при $\lambda \geq 695$ нм, використовуючи фільтри RG645/R65 (2 мм, 1 мм, Schott, Balzers) та RG9 (1 мм, Schott). Дані записували у форматі файлів Excel за допомогою мультимера UNI-T UT60E ("Uni-trend International Ltd", Гонконг), з'єданого з комп'ютером. Листки адаптували до темряви протягом 5 хв. Мінімальний рівень флуоресценції адаптованих до темряви (F_0) та світла (F'_0) листків визначали за дії модульованого (2 Гц) світла низької інтенсивності ($\sim 0,1$ мкмоль·м⁻²·с⁻¹). Флуоресценцію Хл *a* ініціювали діючим світлом 80 або 800 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, і за 5–7 хв визначали її стаціонарний рівень (F_s). Максимальний рівень флуоресценції адаптованих до темряви (F_m) та світла (F'_m) листків визначали за дії насичуючого імпульсу (1 с) галогенної лампи зі щільністю потоку фотонів 5000 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Функціональний стан ФСА оцінювали за наступними параметрами флуоресценції: потенційний квантовий вихід фотохімічних реакцій ФСПІ у темноадаптованих

Таблиця 1. Основні характеристики ґрунтів із досліджених ділянок
Table 1. Main soil characteristics from different plots

Показники	Ділянка відбору матеріалу	
	"Верхня"	"Нижня"
Обмінна кислотність, рН	4,0 ± 0,15	4,8 ± 0,15
Органічна речовина (гумус), %	1,7 ± 0,34	4,3 ± 0,165
Легкогідролізований азот, мг/кг	35,4 ± 5,31	89,1 ± 13,37
Рухомий фосфор, мг/кг	20,2 ± 3,00	63,3 ± 9,49
Обмінний калій, мг/кг	39,6 ± 5,94	81,3 ± 12,37

листочках, F_v / F_m , $(F_m - F_0) / F_m$; реальний квантовий вихід фотохімічних реакцій ФСII у світлоадаптованих листках, F'_v / F'_m , $(F'_m - F'_0) / F'_m$; фотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу (qP), $(F'_m - F'_s) / (F'_m - F'_0)$; коефіцієнт нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу (qN), $(1 - (F'_m - F'_0) / (F_m - F_0))$; квантовий вихід електронного транспорту (фФСII), $(F'_m - F'_s) / F'_m$ (van Kooten, Snel, 1990). Дослідження проводили у 3–4 разовій повторності.

Для статистичної обробки використовували програми Microsoft Office Excel і Statistica. Результати наведено як середні величини зі стандартними похибками. Вірогідність різниці вибірок визначено за допомогою *t*-критерія Стьюдента за $P \leq 0,05$.

Результати та обговорення

Світлові умови на вибраних ділянках відзначалися надзвичайною динамічністю. Мінімальні значення ГПФ ФАР у найбільш затінених місцях ділянок складали 18–21 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ ("Нижня") і 30–80 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ ("Верхня"). Для рослин чагарникового ярусу на ділянках "Нижня" і "Верхня" ГПФ ФАР становила відповідно 170–220 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ і 400–500 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. При повному сонячному освітленні в середині дня цей показник дорівнював 1100–1200 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Загалом ГПФ ФАР на вибраних нами ділянках була в межах 2–20% ("Нижня") і 5–50% ("Верхня") падаючого потоку сонячного світла. На ділянках під вікнами в наметі освітленість сягала ~50% відкритого місця.

Наявність незімкнутих ділянок у наметі лісу призводить до появи світлових "вікон", на динаміку яких накладається не тільки рух сонця, але й потоки повітря, що призводить до формування дуже складного і мінливого в часі та просторі "рельєфу" освітленості. Тому відмінності ділянок за світловими характеристиками були умовними, оскільки локальні

варіації могли відрізнятися досить суттєво. Слід відмітити, що в ранкові та вечірні години, коли сонце знаходиться достатньо низько над горизонтом, ГПФ ФАР у наметі лісу і особливо в піднаметовому просторі суттєво знижена порівняно з відкритими ділянками, тобто тривалість "світлового дня" під лісовим покривом менша.

Ґрунтовий покрив на ділянках збору зразків представлений дерново-підзолистими ґрунтами, що характеризуються кислою реакцією. Вони не збагачені кальцієм, бідні на гумус, загальну кількість поживних речовин (азотних, фосфорних і калійних) та мікроелементи. Специфічні фізичні властивості даних ґрунтів (безструктурність, надмірна водопроникність, аерація та теплопровідність, незначна водопідйомна сила) визначають тип рослинних угруповань (Didukh, Pliuta, 1994). "Нижня" ділянка характеризується значно багатшими, добре зволеними ґрунтами, на відміну від "Верхньої", якій притаманні досить бідні світлі ґрунти, що легко втрачають вологу.

Вміст основних компонентів ґрунтів із затіненої "Нижньої" та більш освітленої "Верхньої" ділянок представлений в табл. 1. Ґрунт на ділянці "Нижня" був значно багатшим за всіма досліджуваними показниками (органічна речовина, легкогідролізований азот, рухомий фосфор та обмінний калій). Слід відмітити також, що "Нижня" ділянка була більш вологою. Це забезпечує рослинам кращі умови для використання наявних мінеральних компонентів, особливо за умов посухи. Окрім того, за умов підвищених температур і високої інсоляції більш значний ресурс вологи може забезпечити всі транспіраційні потреби рослини і запобігти перегріву ФСА.

Азот є основним елементом, необхідним для живлення рослин, оскільки його нестача найбільш негативно впливає на ріст, розвиток і продуктивність. Вміст азоту в ґрунті з "Нижньої" ділянки був вищим. Відомо, що близько 70% азоту локалізується

в хлоропластах листків, причому більша його частина використовується для синтезу структур ФСА (Sage, Pearcy, 1987; Tang et al., 2019). Дефіцит азоту проявляється в різкому зменшенні кількості хлорофілу та тилакоїдних білків (Terashima, Evans, 1988). Головними депонентами азоту в хлоропластах є рибулозо-1,5-*bis*-фосфаткарбоксілаза/оксигеназа (Рубіско), домінантний розчинний, стромальний білок та світлозбиральний пігмент-білковий комплекс ФСП (СЗКП) – найпоширеніший мембранний білок (Tang et al., 2019). У листках тіньових рослин більше азоту зосереджується в СЗКП, тоді як світлові листки містять більше азоту у ферментах циклу Кальвіна та електронних переносниках для досягнення високої фотосинтетичної продуктивності за умов високої інсоляції (Tang et al., 2019).

Фосфор є другим після азоту макроелементом, що найчастіше лімітує ріст рослин. Він є ключовим компонентом нуклеїнових кислот, фосфоліпідів, АТФ. Нестача фосфору негативно впливає на розвиток рослин. Вміст фосфору в ґрунті "Нижньої" ділянки був утричі вищим (табл. 1).

На відміну від азоту та фосфору, калій в рослинах знаходиться переважно в іонній формі, тільки близько 1% – у складі білкових сполук клітини. Калій позитивно впливає на інтенсивність фотосинтезу, окисні процеси в рослинах, бере участь у обміні вуглецю та азоту. Вміст калію в ґрунті "Нижньої" ділянки вдвічі перевищував результати з "Верхньої" ділянки (табл. 1).

Значення вологи для росту рослин важко переоцінити. Вода є безпосереднім субстратом фотосинтезу, проте, як правило, ростові процеси є більш чутливими до нестачі вологи, ніж власне процес фотосинтезу. За рахунок транспірації підтримується температурний оптимум листків і подача до них мінеральних компонентів. У випадку дефіциту ґрунтової вологи через кореневу систему виділяються так звані ексудати для покращення забезпечення знаходження мінеральних речовин, і тим самим втрачається значна частина депонованих речовин, що звичайно знижує загальну ефективність процесу фотосинтезу (Lawlor, Tezara, 2009).

Функціональний стан ФСА тіньовитривалих рослин трав'яного та чагарникового ярусів, що зростали за різних умов світлового забезпечення, оцінювали методом індукції флуоресценції хлорофілу при діючому світлі, ГПФ якого була близькою до її значення в природному середовищі ($80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), або ж суттєво вищою ($800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$),

наближеною до середніх значень відкритих ділянок. Результати флуоресцентних досліджень представлені в табл. 2, 3.

Одним з основних параметрів комплексів ФСП, що характеризує ефективність роботи ФСП в адаптованих до темряви листках, коли хінонові акцептори Q_A є повністю окисненими, є максимальний квантовий вихід розділення зарядів у ФСП (F_v / F_m). Потенційна ефективність пулу комплексів ФСП адаптованих до темряви листків рослин трав'яного та чагарникового ярусів, зібраних з обох ділянок, становила $0,767-0,813$. Отримані дані свідчать про достатньо близьку квантову ефективність первинного розділення зарядів у ФСП у рослин різних ярусів з різних ділянок, відмінних за освітленістю та вмістом нітрогену і фосфору. Рівень азотного живлення, як показано в роботах Jin et al. (2015), впливає на величину F_v / F_m та нефотохімічне гасіння. В той же час, за даними Ciompi et al. (1996) та Shrestha et al. (2012) ефективність фотохімічних реакцій ФСП не змінювалась за умов різного азотного забезпечення. Цей параметр використовують як індикатор перебування рослин у несприятливих умовах, зниження його величини засвідчує, що рослини знаходяться під впливом певного стресового чинника. Дещо нижче значення F_v / F_m відмічалось для листків трав'яних рослин з "Верхньої" ділянки (табл. 2). Очевидно, цей факт можна пояснити розвитком певного рівня посухи, оскільки збору рослин передувало тривалий період високої температури повітря та відсутності опадів. Трав'яні рослини з "Нижньої" ділянки, краще забезпеченої вологою та мінеральними елементами, мали вище значення F_v / F_m .

Ефективний (реальний) квантовий вихід (F'_v / F'_m) використовується для оцінки ефективності фотохімічних реакцій ФСП за дії світла, коли частина хінонових акцепторів Q_A знаходиться у відновленому стані. Відомо, що величина F'_v / F'_m є світлозалежною: підвищення інтенсивності діючого світла призводить до зниження рівня F'_v / F'_m і навпаки. Значення F'_v / F'_m адаптованих до світла листків (табл. 2, 3) порівняно з F_v / F_m загалом були нижчими за рахунок теплової дисипації поглинутих квантів. У трав'яних видів *Polygonatum multiflorum* та *Asarum europaeum* з "Нижньої" ділянки F'_v / F'_m був вищим за низької ГПФ діючого світла ($80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) (табл. 2). Для *Convallaria majalis*, зібраних з різних ділянок, реальний квантовий вихід не відрізнявся за діючого світла $80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. За високої ГПФ ($800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) відмічалось зниження

Таблиця 2. Параметри індукції флуоресценції хлорофілу *a* рослин трав'яного ярусу, зібраних із різних ділянок
Table 2. Chlorophyll *a* fluorescence induction parameters of herbaceous layer plants from different plots

Вид, ділянка	Густина потоку фотонів, мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹	F_v / F_m	F'_v / F'_m	qP	qN	φФСII
<i>Polygonatum multiflorum</i>						
"Верхня"	80	0,786±0,016	0,692±0,007	0,864±0,011	0,351±0,027	0,598±0,026
"Нижня"	80	0,813±0,005	0,770±0,009	0,899±0,009	0,199±0,014	0,692±0,031
"Верхня"	800	0,783±0,007	0,671±0,029	0,648±0,011	0,641±0,030	0,435±0,023
"Нижня"	800	0,801±0,004	0,549±0,014	0,627±0,013	0,823±0,019	0,344±0,020
<i>Convallaria majalis</i>						
"Верхня"	80	0,791±0,014	0,763±0,007	0,911±0,019	0,179±0,007	0,695±0,012
"Нижня"	80	0,803±0,014	0,756±0,017	0,984±0,009	0,153±0,010	0,744±0,018
"Верхня"	800	0,798±0,014	0,513±0,037	0,473±0,046	0,883±0,009	0,242±0,037
"Нижня"	800	0,806±0,007	0,689±0,022	0,348±0,031	0,803±0,045	0,240±0,062
<i>Asarum europaeum</i>						
"Верхня"	80	0,801±0,011	0,764±0,005	0,852±0,006	0,217±0,008	0,651±0,011
"Нижня"	80	0,808±0,011	0,778±0,003	0,883±0,013	0,207±0,012	0,687±0,011
"Верхня"	800	0,767±0,006	0,419±0,022	0,423±0,004	0,793±0,010	0,178±0,012
"Нижня"	800	0,783±0,018	0,447±0,038	0,425±0,035	0,802±0,026	0,190±0,028

Таблиця 3. Параметри індукції флуоресценції хлорофілу *a* рослин чагарникового ярусу, зібраних із різних ділянок
Table 3. Chlorophyll *a* fluorescence induction parameters of shrub layer plants from different plots

Вид, ділянка	Густина потоку фотонів, мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹	F_v / F_m	F'_v / F'_m	qP	qN	φФСII
<i>Padus avium</i>						
"Верхня"	80	0,809±0,003	0,754±0,006	0,779±0,014	0,289±0,031	0,586±0,018
"Нижня"	80	0,807±0,001	0,764±0,004	0,822±0,006	0,185±0,025	0,628±0,006
"Верхня"	800	0,801±0,007	0,748±0,009	0,738±0,014	0,316±0,013	0,552±0,016
"Нижня"	800	0,800±0,006	0,752±0,012	0,778±0,008	0,239±0,033	0,585±0,005
<i>Corylus avellana</i>						
"Верхня"	80	0,790±0,004	0,729±0,011	0,781±0,011	0,291±0,015	0,569±0,010
"Нижня"	80	0,809±0,002	0,708±0,016	0,832±0,008	0,242±0,008	0,589±0,009
верхня	800	0,792±0,009	0,748±0,016	0,793±0,028	0,294±0,016	0,593±0,006
нижня	800	0,807±0,003	0,709±0,010	0,848±0,013	0,276±0,012	0,601±0,009
<i>Euonymus europaeus</i>						
"Верхня"	80	0,792±0,026	0,739±0,010	0,778±0,022	0,272±0,033	0,575±0,016
"Нижня"	80	0,782±0,004	0,721±0,019	0,900±0,036	0,269±0,011	0,649±0,030
"Верхня"	800	0,792±0,023	0,723±0,017	0,771±0,019	0,272±0,043	0,558±0,017
"Нижня"	800	0,789±0,009	0,716±0,009	0,846±0,012	0,176±0,020	0,605±0,013

(особливо в *Asarum europaeum* більше ніж на 40%) F'_v / F'_m в усіх видів трав'яних рослин з різних ділянок (табл. 2). Рослини *Convallaria majalis*, що зростали на "Нижній" ділянці, мали вищий F'_v / F'_m .

Для рослин чагарникового ярусу з різних ділянок величина F'_v / F'_m практично не змінювалася при активації фотохімічних реакцій світлом як низької (80 мкмоль·м⁻²·с⁻¹), так і високої (800 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) ГПФ (табл. 3). Отримані дані свідчать про вищу резистентність рослин чагарникового ярусу до дії високої інтенсивності актинічного світла порівняно із трав'яними.

Фотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу (qP) відображає ступінь окисненості первинних хінонових акцепторів Q_A , частку "відкритих" реакційних центрів ФСII за певних умов освітленості. Величина qP залежить як від швидкості надходження електронів до хінонових акцепторів Q_A , так і від їхнього перенесення на пул пластохінонів. За низької ГПФ діючого світла (80 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) величина qP була вищою у листках всіх видів трав'яних рослин, зібраних з "Нижньої" ділянки (табл. 2). Підвищення інтенсивності діючого світла призводить до зростання частки відновлених хінонових акцепторів Q_A за

рахунок більш інтенсивного надходження до них електронів і неспроможності швидко окиснюватися пулом пластохінонів; при цьому величина qP знижується (Genty, Harbinson, 1996).

За даними табл. 2 видно, що при активації фотохімічних реакцій світлом високої ГПФ ($800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) значення параметру qP суттєво знижувалися (до 50%) і становили в середньому 0,64 (*Polygonatum multiflorum*), 0,41 (*Convallaria majalis*) і 0,42 (*Asarum europaeum*), проте рівень qP при даній інтенсивності світла був близьким у *Polygonatum multiflorum* і *Asarum europaeum* з "Верхньої" і "Нижньої" ділянок. Величина qP використовується для оцінки фотоінгібування ФСА, тобто зниження активності фотосинтетичних процесів під впливом надлишкового світла. Фотоінгібування пов'язане з повільним відновним пошкодженням реакційних центрів ФСII активними формами кисню, які можуть взаємодіяти з пігментами, білками та ліпідами (Ago et al., 1993; Goh et al., 2012). Однією із характеристик фотоінгібування ФСА рослин є зниження величини qP нижче, ніж до 0,6 (Horton et al., 1996). Так, менш резистентними до світла видами виявилися *Convallaria majalis* і *Asarum europaeum*. Оскільки в природі ГПФ на рівні листків нижнього ярусу не перевищувала $100 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, такий феномен, очевидно, був обумовлений меншою резистентністю листків до фотоінгібування.

У рослин чагарникового ярусу, зібраних з "Нижньої", більш зволоженої ділянки, порівняно з "Верхньою", величини qP при активації фотохімічних реакцій світлом як низької ($80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), так і високої ($800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) ГПФ були вищими. Крім того, абсолютні значення qP у видів середнього ярусу при $800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, порівняно з трав'яним, були вищими і становили 0,74–0,85 (табл. 3). Отримані дані вказують на кращу пристосованість рослин чагарникового ярусу до високих рівнів освітлення.

Вищий рівень qP у досліджуваних видів рослин чагарникового ярусу при високій інтенсивності діючого світла вказує на більшу частку ФСII з Q_A в окисненому стані, тобто "відкритих" реакційних центрів. Вище значення величини qP у даних рослин можна пояснити швидшим окисненням пластохінону комплексом цитохромів *b6/f* внаслідок зростання швидкості відтоку електронів до ФСI.

Оцінку квантового виходу електронного транспорту, фФСII, здійснюють з використанням величини квантового виходу фотохімічних реакцій у ФСII в адаптованому до світла стані (F'_v / F'_m) та

частки "відкритих" реакційних центрів ФСII (qP). Значення даного параметра залежить від ГПФ діючого світла, підвищення якої призводить до зниження фФСII. Отримані результати свідчать, що за низької ГПФ ($80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) спостерігалось вище значення фФСII у листках усіх досліджених видів рослин, зібраних з "Нижньої" ділянки, краще забезпеченої вологою і мінеральними елементами (табл. 2, 3). Це узгоджується з літературними даними, за якими максимальна ефективність фотосинтезу відбувається в умовах низької інтенсивності світла (Berry, 1975; Bilger, Björkman, 1990). Вищий фФСII при $800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ відмічався для *Polygonatum multiflorum*, зібраних з "Верхньої" ділянки. Усі види рослин чагарникового ярусу з більш зволоженої "Нижньої" ділянки мали вищий квантовий вихід електронного транспорту при високій ГПФ.

Надлишкове світло, енергія якого не може бути безпечно реалізованою у фотосинтетичних реакціях, вважається одним із основних факторів інактивації комплексів ФСII. Основним механізмом захисту ФСА від фотоінгібування є теплова дисипація надлишкової світлової енергії, яку через її моніторинг методом індукції флуоресценції хлорофілу називають нефотохімічним гасінням (qN). За низької ГПФ ($80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) значення параметра qN у листках *Polygonatum multiflorum* і *Convallaria majalis*, що зростали на більш затіненій "Нижній" ділянці, були нижчими. Натомість, у *Asarum europaeum* з різних ділянок величини qN при даній освітленості були близькими (табл. 2). Нижчий рівень нефотохімічного гасіння в антені рослин трав'яного ярусу, що зростали в "Нижній" ділянці, вказує на меншу частку розсіювання енергії в СЗКП і, відповідно, на зростання її утилізації, що підтверджується вищими значеннями параметра qP і фФСII.

Рівень теплової дисипації в антені зростає при підвищенні ГПФ діючого світла. Для всіх досліджених видів трав'яного ярусу відмічалось зростання qN за діючого світла $800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, в середньому від 0,2 до 0,8.

При високій освітленості відбувається перевідновлення компонентів електронного транспорту ланцюга та суттєво зростає імовірність пошкодження реакційних центрів. Розвивається процес фотоінгібування, який призводить до інактивації ФСА. Основним механізмом захисту від фотоінгібування є часткова дисипація енергії поглинутих квантів світла в тепло, що проявляється в зниженні (гасінні) флуоресценції хлорофілу як конкурентного процесу

та відображається на величині нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу.

Рослини чагарникового ярусу, зібрані з "Нижньої" ділянки, порівняно з більш освітленою "Верхньою" мали нижчі значення qN як при 80, так і при 800 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, що вказує на вищу ефективність утилізації сонячної енергії у фотосинтетичних процесах. Слід відмітити, що рівень теплової дисипації (qN) у рослин чагарникового ярусу при високій ГПФ був майже вчетверо нижчий (0,2–0,3) порівняно з трав'яними (до 0,9). Для рослин чагарникового ярусу, які генетично адаптовані до вищих рівнів освітлення, діюче світло 800 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ не є інгібуючим, на що вказує низькій рівень qN і досить високий qP (0,75–0,85). Отже, у листках трав'яних рослин включення механізмів нефотохімічного гасіння відбувається за нижчої ГПФ порівняно з листками рослин чагарникового ярусу.

Таким чином, види рослин трав'яного ярусу низинної ділянки, краще забезпеченої вологою і мінеральними елементами, характеризуються ефективнішим функціонуванням ФСА за умов низької ГПФ ФАР (80 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$). Це підтверджується вищими показниками фотохімічного гасіння, електронного транспорту та нижчим нефотохімічним гасінням. В умовах світлового насичення (при активації фотохімічних реакцій світлом високої ГПФ – 800 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) види рослин трав'яного ярусу з низинної та більш освітленої "Верхньої" ділянки характеризувалися приблизно однаковою ефективністю роботи ФСА. Флуоресцентні параметри, які відображують фотохімічні процеси, видів рослин чагарникового ярусу з "Нижньої" ділянки в умовах як низької, так і високої інтенсивності діючого світла були вищими (порівняно з видами, що зростали на "Верхній" ділянці). Отримані дані свідчать про вищу резистентність рослин чагарникового ярусу до дії високої інтенсивності діючого світла, порівняно із трав'яним ярусом.

Тіньовитривалість рослин залежить від багатьох факторів, у т. ч. від локальних ґрунтових умов, достатньої кількості води та інших абіотичних факторів. Серед екологічних факторів, що суттєво впливають на потенційні можливості поглинання і трансформації енергії сонячного світла в екосистемі, є температура, елементи мінерального живлення, забезпеченість вологою і, звичайно, світлові умови. Кожне конкретне місцезростання рослин характеризується певним світловим режимом, що створює різні екологічні умови для видів. Оскільки

світловий фактор є лімітуючим ресурсом для лісових екосистем, ефективність перетворення енергії за умов затінення можна розглядати з точки зору максимального захоплення світлової енергії світлозбиральними пігмент-білковими комплексами і використання її у фотосинтезі. У діапазоні ФАР найбільшим відбиттям і найменшим поглинанням характеризується "зелена" ділянка спектру. Тому спектральний склад світла під покривом широколистяного лісу на фоні суттєвого зниження інтенсивності сонячного світла дуже збагачений зеленими та жовтими променями. Лімітуючі світлові умови під наметом лісу, як відмічалось, займають більший проміжок доби, оскільки "світанок" настає пізніше, а "сутінки" раніше, що збільшує тривалість використання продуктів фотосинтезу. Саме вплив екологічних факторів значно обмежує ефективність фототрансформації сонячної енергії в лісових ценозах.

Висновки

Фотохімічні процеси як ключовий етап трансформації енергії сонячного світла в енергію хімічних сполук є визначальними в адаптації вищих рослин до умов освітлення.

Встановлена різна ефективність фотохімічних процесів за низької (80 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) та високої (800 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) ГПФ діючого світла у рослин трав'яного та чагарникового ярусів, зібраних з різних ділянок широколистяного лісу, що відрізнялися за інтенсивністю освітлення. Види трав'яних рослин з низинної ділянки характеризувалися ефективнішим функціонуванням фотосинтетичного апарату за низької ГПФ. Натомість, ступінь окисненості первинних хінонових акцепторів qP та квантовий вихід електронного транспорту фФСII видів рослин чагарникового ярусу з більш затіненої ділянки були вищими за умов як низької, так і високої ГПФ. Рослини чагарникового ярусу були більш резистентними до дії світла високої інтенсивності, ніж трав'яні рослини, які зростали на тій самій ділянці лісу. Досліджувані рослини різних ярусів характеризувалися високою пластичністю фотосинтетичного апарату, що забезпечує можливість їхнього зростання як під наметом лісу, так і на відкритих ділянках.

Список посилань

- Alekseev V.A. 1975. *Svetovoy rezhim lesa*. Ed. Kh.H. Tooming. Leningrad: Nauka, 225 pp. [Алексеев В.А. 1975. *Световой режим леса*. Отв. ред. Х.Г. Тоомиг. Ленинград: Наука, 225 с.].
- Aro E.M., Virgin I., Andersson B. 1993. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1143(2): 113–134. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(93\)90134-2](https://doi.org/10.1016/0005-2728(93)90134-2)
- Bailey S., Walters R.G., Jansson S., Horton P. 2001. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses. *Planta*, 213: 794–801. <https://doi.org/10.1007/s004250100556>
- Berry J.A. 1975. Adaptation of photosynthetic processes to stress. *Science*, 188(4188): 644–650. <https://doi.org/10.1126/science.188.4188.644>
- Bilger W., Björkman O. 1990. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 25(3): 173–185. <https://doi.org/10.1007/BF00033159>
- Cavender-Bares J., Bazzaz F.A. 2004. From leaves to ecosystems: using chlorophyll fluorescence to assess photosynthesis and plant function in ecological studies. In: *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. Eds G. Govindjee, G. C. Papageorgiou. The Netherlands, Springer, pp. 737–755. http://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_29
- Ciampi S., Gentili E., Guidi L., Soldatini G.F. 1996. The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in sunflower. *Plant Science*, 118(2): 177–184. [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(96\)04442-1](https://doi.org/10.1016/0168-9452(96)04442-1)
- Goh Chang-Hyo, Ko Suk-Min, Koh Seokchan, Kim Young-Joo, Bae Hyeun-Jong. 2012. Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants. *Journal of Plant Biology*, 55: 93–101. <http://doi.org/10.1007/s12374-011-9195-2>
- Didukh Ya.P., Chumak K.V. 1992. *Ukrainian Botanical Journal*, 48(6): 22–27. [Дідух Я.П., Чумак К.В. 1992. Геоботанична характеристика заказника "Лісники". *Український ботанічний журнал*, 48(6): 22–27].
- Didukh Ya.P., Plyuta P.H. 1994. *Fitoindykatsiya ekolohichnykh faktoriv*. Ed. K.M. Sytnyk. Kyiv: Naukova Dumka, 280 pp. [Дідух Я.П., Плюта П.Г. 1994. *Фітоіндикація екологічних факторів*. Відп. ред. К.М. Ситник. Київ: Наукова думка, 280 с.].
- Didukh Ya.P., Yermolenko V.M., Kryzhanivska O.T., Porovych S.Yu., Serebryakov V.V., Tkachenko V.S., Helyuta V.P., Parchuk H.V., Rodina V.V., Fitsaylo T.V. 2000. *Ekolohichna stezhka (metodyka, organizatsiya, kharakterystyka modelnoi stezhky "Lisnyky")*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Fitosotsiosentr, 88 pp. [Дідух Я.П., Єрмоленко В.М., Крижанівська О.Т., Попович С.Ю., Серебряков В.В., Ткаченко В.С., Гелюта В.П., Парчук Г.В., Родина В.В., Фіцайло Т.В. 2000. *Екологічна стежка (методика, організація, характеристика модельної стежки "Лісники")*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 88 с.].
- Dovbysh K.P., Vasylichenko S.M., Syvash O.O., Topchiiy N.M. 2006. *Ukrainian Botanical Journal*, 63(3): 411–421. [Довбиш К.П., Васильченко С.М., Сиваш О.О., Топчій Н.М. 2006. Фотосинтетичні характеристики *Acer platanoides* L., *A. campestre* L., *A. tataricum* L. у природних умовах за різних світлових режимів. *Український ботанічний журнал*, 63(3): 411–421].
- Genty B., Harbinson J. 1996. Regulation of light utilization for photosynthetic electron transport. In: *Photosynthesis and the Environment*. Ed. N.R. Baker. Dordrecht: Kluwer Acad. Publishers, pp. 67–99. https://doi.org/10.1007/0-306-48135-9_3
- Horodnyy M.M., Lisoval A.P., Bykin A.V., Serdyuk A.H., Kalenskyi V.P., Balabayko V.F., Makarenko V.M., Marchuk I.U., Mazurkevych L.I., Rozstalnyi V.Ye., Yaruhina N.Ya., Kulyk V.D., Samokhval Ye.H., Henhalo O.M., Zykina O.M., Honchar O.M. 2005. *Ahrokhimichnyi analiz*. Ed. M.M. Horodnyy. Kyiv: Aristei, 468 pp. [Городній М. М., Лісовал А.П., Бикін А.В., Сердюк А.Г., Каленський В.П., Балабайко В.Ф., Макаренко В.М., Марчук І.У., Мазуркевич Л.І., Розстальний В.Є., Яругіна Н.Я., Кулик В.Д., Самохвал Є.Г., Генгалю О.М., Зикіна О.М., Гончар О.М. 2005. *Агрохімічний аналіз*. Ред. М.М. Городній. Київ: Арістей, 468 с.].
- Horton P., Ruban A.V., Walters R.G. 1996. Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47: 655–684. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.655>
- Jin X., Yang G., Tan C., Zhao C. 2015. Effects of nitrogen stress on the photosynthetic CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence, and sugar-nitrogen ratio in corn. *Scientific Reports*, 5: 9311. <http://doi.org/10.1038/srep09311>
- Lawlor D.W., Tezara W. 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*, 103: 561–579. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn244>
- Lichtenthaler H.K., Burkart S. 1999. Photosynthesis and high light stress. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 25(3–4): 3–16.
- Lieffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F., Comeau P.G. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6): 796–811. <https://doi.org/10.1139/x98-165>
- Mathur S., Jain L., Jajoo A. 2018. Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. *Photosynthetica*, 56(1): 354–365. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0767-y>
- Murchie E.H., Horton P. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant Cell and Environment*, 20(4): 438–448. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-95.x>
- Muscolo A., Bagnato S., Sidari, M., Mercurio R. 2014. A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal*

- of *Forestry Research*, 25(4): 725–736. <https://doi.org/10.1007/s11676-014-0521-7>
- Опоіко О., Мухайленко Н., Сиваш О., Довбиш К. 2018. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(1): 84–93. [Онойко О., Михайленко Н., Сиваш О., Довбиш К. 2018. Вміст пігментів ксантофілового ряду в рослинах різних ярусів широколистяного лісу. *Український ботанічний журнал*, 75(1): 84–93]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.01.084>
- Sage R.F., Pearcy R.W. 1987. The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiology*, 84(3): 959–963. <https://doi.org/10.1104/pp.84.3.959>
- Shrestha S., Brueck H., Asch F. 2012. Chlorophyll index, photochemical reflectance index and chlorophyll fluorescence measurements of rice leaves supplied with different N levels. *Journal of Photochemistry and Photobiology. B, Biology*, 113: 7–13. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2012.04.008>
- Syvash O.O., Fomyshyna R.N., Zakharova T.O., Zolotareva E.K. 2016. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology*, 2(38): 75–83. [Сиваш А.А., Фомишина Р.Н., Захарова Т.О., Золотарёва Е.К. 2016. Хлорофиллазная активность и пигментный состав листьев растений разных ярусов широколиственного леса. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*, 2(38): 75–83].
- Tang J., Sun B., Cheng R., Shi Z., Luo D., Liu S., Centritto M. 2019. Effects of soil nitrogen (N) deficiency on photosynthetic N-use efficiency in N-fixing and non-N-fixing tree seedlings in subtropical China. *Scientific Reports*, 9: 4604. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41035-1>
- Terashima I., Evans J.R. 1988. Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. *Plant and Cell Physiology*, 29(1): 143–155. <http://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a077461>
- Tselnyker Yu.L. 1969. *Radyatsyonnyi rezhym pod polohom lesa*. Ed. A.M. Yakshyna. Moscow: Nauka, 98 pp. [Цельникер Ю.Л. 1969. *Радиационный режим под пологом леса*. Отв. ред. А.М. Якшина. Москва: Наука, 98 с.].
- van Kooten O., Snel J.F.H. 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25(3): 147–150. <https://doi.org/10.1007/BF00033156>
- Voloshyna N.Yu., Topchiy N.M., Bilyavska N.O., Didukh Ya.P. 2008. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 8: 153–159. [Волошина Н.Ю., Топчій Н.М., Білявська Н.О., Дідух Я.П. 2008. Морфологічні ознаки та стан фотосинтетичного апарату листків *Acer platanoides* і *A. tataricum* з різних рівнів крони. *Доповіди Національної Академії наук України*, 8: 153–159].
- Yakist igruntu. Metody vyznachennya orhanichnoi rechovyny*. DSTU 4289:2004. 2005. Kyiv: Derzhspozhyvstandart Ukrainy, 16 pp. [Якість ґрунту. Методи визначення органічної речовини. ДСТУ 4289:2004. 2005. Київ: Держспоживстандарт України, 16 с.].
- Yakist igruntu. Vyznachennya rukhomykh spoluk fosforu i kaliu za metodom Kirsanova v modyfikatsii NNC IGA*. DSTU 4405:2005. 2006. Kyiv: Derzhspozhyvstandart Ukrainy, 12 pp. [Якість ґрунту. Визначення рухомих сполук фосфору і калію за методом Кірсанова в модифікації ННЦ ІГА. ДСТУ 4405:2005. 2006. Київ: Держспоживстандарт України, 12 с.].
- Рекомендує до друку І.В. Косаківська

Порівняльний аналіз вмісту рутину в плодових тілах деяких макроміцетів

Марія В. ПАСАЙЛЮК

Національний природний парк "Гуцульщина"
вул. Дружби 84, Косів 78600, Івано-Франківська обл., Україна
mariia.pasailiuk@gmail.com

Pasailiuk M.V. 2020. **Comparative analysis of rutin content in fruit bodies of some macrofungi.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 324–330.

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

Abstract. Fruit bodies of 42 species of mushrooms collected in Hutsulshchyna National Nature Park that can be potential sources of rutin were selected. Representatives of various taxonomic, ecological and trophic groups, with fleshy and tough fruit bodies, edible and inedible mushrooms were analyzed for their rutin content. The results showed that rutin is present in all fruit bodies of the studied species of fungi. *Thelephora palmata* exhibited the highest rutin content (3264 µg/100 g); considerable amount of rutin was also found in carpophores of *Ramaria aurea* (2944 µg/100 g), *Boletus edulis* (2560 µg/100 g), *Agrocybe vervacti* (2240 µg/100 g), *Discina ancilis* (2240 µg/100 g), *Agaricus arvensis* (2176 µg/100 g), and *Hygrocybe obrussea* (2112 µg/100 g). Significantly lower values (ranged from 192 to 576 µg/100 g) were determined in tough and solid fruit bodies of bracket fungi (*Schizophyllum commune*, *Spongipellis spumeus*, *Daedaleopsis confagosa*, *Fomes fomentarius*, *Trametes versicolor*, *Antrodia ramentaceus*, *Bjerkandera adusta*, *Polyporus varius*, and *Piptoporus betulinus*).

Keywords: flavonoids, fleshy fruit bodies, rutin source, solid fruit bodies, trophic requirements, vitamin P, wild mushrooms

Submitted 02 January 2020. Published 31 August 2020

Пасайлюк М.В. 2020. **Порівняльний аналіз вмісту рутину в плодових тілах деяких макроміцетів.** *Український ботанічний журнал*, 77(4): 324–330.

Реферат. На території Національного природного парку "Гуцульщина" в результаті інвентаризації грибів була відібрана низка видів, плодові тіла яких можуть бути потенційним природним джерелом рутину. Проведено скринінг карпофорів 42 видів макроміцетів на присутність у них досліджуваної речовини. Аналізували закономірності накопичення рутину в плодових тілах грибів із різних еколого-трофічних і таксономічних груп, із різною консистенцією плодових тіл і різним впливом на організм людини за умови їхнього вживання. Виявлено, що рутин присутній у плодових тілах всіх досліджених видів. Найбільше його встановлено для плодових тіл *Thelephora palmata* (3264 мкг/100 г), високі показники мають *Ramaria aurea* (2944 мкг/100 г), *Boletus edulis* (2560 мкг/100 г), *Agrocybe vervacti* (2240 мкг/100 г), *Discina ancilis* (2240 мкг/100 г), *Agaricus arvensis* (2176 мкг/100 г), *Hygrocybe obrussea* (2112 мкг/100 г). Виявлено, що вміст рутину був помітно меншим (192–576 мкг/100 г) у плодових тілах із твердою консистенцією (*Schizophyllum commune*, *Spongipellis spumeus*, *Daedaleopsis confagosa*, *Fomes fomentarius*, *Trametes versicolor*, *Antrodia ramentacea*, *Bjerkandera adusta*, *Polyporus varius*, *Piptoporus betulinus*).

Ключові слова: вітамін Р, дикорослі гриби, м'ясисті плодові тіла, природне джерело рутину, тверді плодові тіла, трофічна приналежність, флавоноїдні сполуки

Вступ

Макроміцети є надзвичайно важливими як для існування природних лісових угруповань, так і для використання у практичній діяльності людини. Дані, отримані в ході досліджень вмісту плодових тіл грибів у місцях їх природного зростання, є підґрунтям для майбутнього відбору того чи іншого виду для введення в культуру в якості продуцента біологічно активних речовин (БАР).

На території Національного природного парку "Гуцульщина" (НПП) відомо понад 1000 видів грибів і грибоподібних організмів (Heluta, 2013; Kovalyov, 2013; Malanyuk, 2013; Pogribnyj et al., 2013; Tykhonenko, Heluta, 2014, Fokshei, 2016, 2018). У парку відмічено значне видове різноманіття грибів, плодові тіла яких потенційно можуть бути актуальним джерелом БАР і які можуть бути перспективними об'єктами для біотехнологічних досліджень. Визначення антиоксидантних і бактерицидних властивостей різних видів грибів є важливим для подальшого практичного використання цих даних (Kosanić et al., 2012). Серед речовин особливий інтерес викликають флавоноїдні сполуки – похідні кисневмісних гетероциклів. Їхня низька токсичність, поряд із вибірковою фармакологічною дією на організм людини, дає змогу широко використовувати їх для створення нових лікарських препаратів (Sujkowska-Zlaja et al., 2005; Magalingam et al., 2013). У фармакології практичне застосування мають рутин та кверцетин, які належать до групи вітаміну Р (Nikoliuk, 2004). Саме з високим вмістом рутину та інших фенольних і флавоноїдних компонентів пов'язують антиоксидантні властивості грибів (Choi et al., 2006; Alvarez-Parrilla et al., 2007; Ferreira et al., 2007; Kosanić et al., 2012). Відомо, що похідні рутину виступають ефективними інгібіторами вікових змін (Pashikanti et al., 2010); зокрема, кверцетин захищає мембрани клітин, гальмує процес їхнього старіння (Almeida et al., 2010; Medvidović-Kosanovića, 2010; Parniakov, Grabovska 2011; Vollmannová et al., 2013). Визначена пряма залежність між вмістом основних груп БАР (у т. ч. і рутину) у рослин та рівнем їхньої протигрибкової активності щодо деяких тест-культур грибів, які викликають мікози людини (Kashpur et al., 2012).

Окремі дослідження демонструють біологічну значимість рутину для *Aspergillus flavus* як єдиного джерела вулгезю завдяки наявності в нього позаклітинних ензимних систем, здатних руйнувати

цю сполуку (Medina, 2004). У видів роду *Fagopyrum* Mill. виявлена пряма залежність між кількісним вмістом рутину, інтенсивністю забарвлення рослини, морфологічними ознаками та господарсько цінними якостями рослин (Klykov, 2010). У деяких роботах дослідники звертають увагу на можливі фунгіцидні та антибактеріальні властивості рутину та інших флавоноїдів (Arima et al., 2002; Kalinova 2004). Наявність рутину та аскорбінової кислоти пов'язують із активністю ферментів синтезу меланіну та підвищенням продукції цього пігменту. Відмічається також ритмічна залежність вмісту рутину від часу доби (Baumgertel et al., 2010).

Медико-біологічний спектр властивостей вітаміну Р і, відповідно, рутину добре вивчений та широко представлений в літературі, однак відомості щодо наявності рутину в плодових тілах грибів обмежені. Тому метою цього дослідження було провести скринінг карпофорів макроміцетів, зібраних на території НПП "Гуцульщина", на наявність у них рутину та визначити, чи є закономірності його накопичення у плодових тілах грибів.

Матеріали та методи

Для проведення порівняльного аналізу на вміст рутину були використані неушкоджені карпофори 42 види грибів: *Agaricus arvensis* Schaeff., *Agaricus campestris* L., *Agrocybe vervacti* (Fr.) Singer, *Amanita phalloides* (Fr.) Link, *Antrodia ramentacea* (Berk. & Broome) Donk, *Auricularia auricula-judae* (Bull.) J.Schröt., *Bjerkandera adusta* (Willd.) P.Karst., *Boletus edulis* Bull., *Clavulina cinerea* (Bull.) J.Schröt., *Craterellus cornucopioides* (L.) Pers., *Daedaleopsis confragosa* (Bolton) J.Schröt., *Discina ancilis* (Pers.) Sacc., *Entoloma incanum* (Fr.) Hesler, *Fomes fomentarius* (L.) Fr., *Hericium alpestre* Pers., *Hygrocybe obrussea* (Fr.) Wünsche, *Hypholoma fasciculare* (Huds.) P.Kumm., *Leccinum scabrum* (Bull.) Gray, *Lycoperdon umbrinum* Pers., *Marasmius alliaceus* (Jacq.) Fr., *M. oreades* (Bolton) Fr., *Mycena galericulata* (Scop.) Gray, *M. leptcephala* (Pers.) Gillet, *Panaeolus campanulatus* (Bull.) Qué., *P. foenicicii* (Pers.) J.Schröt., *Piptoporus betulinus* (Bull.) P.Karst., *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P.Kumm., *Polyporus varius* (Pers.) Fr., *Ptychoverpa bohemica* (Krombh.) Boud., *Ramaria aurea* (Schaeff.) Qué., *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr., *R. farinipes* Romell, *R. foetens* Pers., *R. grata* Britzelm., *R. integra* (L.) Fr., *R. virescens*



Рис. 1. Локалізація досліджуваних ділянок (А та В) на території Національного природного парку "Гуцульщина"
 Fig. 1. Collection sites (A and B) in Hutsulshchyna National Nature Park

(Schaeff.) Fr., *Sarcoscypha coccinea* (Scop.) Sacc., *Schizophyllum commune* Fr., *Spongipellis spumeus* (Sowerby) Pat., *Stropharia semiglobata* (Batsch) Quéf., *Thelephora palmata* (Scop.) Fr., *Trametes versicolor* (L.) Lloyd. Відбір проводили на території НПП "Гуцульщина", у північно-східних околицях с. Вербовець (9 кв. Косівського ліс-ва) (рис. 1, В) та урочища "Каменистий" (18, 19 кв. Косівського ліс-ва) (рис. 1, А). Заліснені території в північно-східних околицях с. Вербовець належать до зони регульованої рекреації НПП, ліси тут представлені смереково-буковими, буково-яворовими, ялицево-буковими, дубово-буковими формаціями. Територія відносно полого, максимальна висота 384 м н.р.м. Територія урочища "Каменистий" є заповідною зоною НПП "Гуцульщина", ліси представлені смереко-буковими, буково-яворовими, ялицево-буковими формаціями, на вершинах хребта локалізовані чисті бучини.

Для дослідження відбирали макроміцети різних еколого-трофічних груп – мікоризоутворювачі, гумусові сапротрофи, ксилотрофи (Iansen, 2004; Zavodovskii, 2011) з різною консистенцією плодових тіл (тверді, м'ясисті) та різним впливом на організм людини за умови вживання їх у їжу (істівні, неістівні, отруйні) (Iansen, 2004).

Зразки ідентифікували, використовуючи літературні джерела (Domanski, 1969; Moser, 1978; Zerova et al., 1979; Dudka, Wasser, 1987; Kibbi, 2009). Сучасні назви грибів та їхню систематичну приналежність узгоджено з номенклатурною базою даних *Mycobank* (<http://www.mycobank.org/quicksearch.aspx>). Після ідентифікації зразки зібраних екземплярів висушували за температури 38–45 °С для запобігання процесам ферментативного розкладу. Висушені плоди тіла подрібнювали до фракції 0,3–0,5 мм.

Вміст рутину визначали після екстракції титриметричним методом. Як індикатор застосовували індигокармін (Nikoliuk, 2004; Azarova, 2014). Експерименти були проведені в чотирьох біологічних повторностях; $M \pm m$ – середнє значення \pm стандартне відхилення в усіх випадках. Статистична обробка даних проведена з використанням програмного забезпечення Microsoft Excel 2013.

Результати та обговорення

У ході проведених досліджень виявлено, що для всіх відібраних плодових тіл макроміцетів характерна наявність рутину (див. табл. 1), але його концентрація у різних видів виявилась відмінною.

Максимальний вміст рутину ($3264 \pm 57,6$ мкг/100 г) виявлено в плодових тілах *Thelephora palmata*. Значний його вміст (2112–2944 мкг/100 г) виявився також у зразках *Hygrocybe obrussea*, *Agaricus arvensis*, *Discina ancilis*, *Agrocybe vervacti*, *Boletus edulis* і *Ramaria aurea*. Таким чином, концентрація досліджуваної сполуки є високою як у плодових тілах грибів, придатних до споживання людиною (*R. aurea*, *B. edulis*, *A. arvensis*, *D. ancilis*), так і неїстівних (*T. palmata*, *H. obrussea*, *A. vervacti*).

За приналежністю гриба до того чи іншого порядку чи роду не можна передбачити ймовірний рівень накопичення рутину в плодовому тілі. Так, два види роду *Russula* Pers. суттєво відрізняються за кількістю рутину: у плодових тілах *R. virescens* його виявлено вдвічі більше, ніж у *R. grata*. Значна різниця за цим показником відмічена й у грибів порядку *Agaricales* (табл. 1).

Також малоінформативною є приналежність гриба до певної трофічної групи. Серед всіх груп є зразки, в яких вміст рутину перевищує 1000 мкг/100 г або є значно нижчим за цей показник.

Отже, приналежність макроміцетів до певної таксономічної чи еколого-трофічної групи не є чинником, що впливає на накопичення рутину в плодових тілах грибів.

Незначний вміст рутину властивий всім дослідженим представникам порядку *Polyporales*. Слід зауважити, що усі вони мають тверду консистенцію плодових тіл. Низький вміст рутину встановлений також і для представника іншого порядку – *Schizophyllum commune* (*Agaricales*), який також має щільну шкірясту консистенцію плодового

тіла. Згідно з отриманими даними можна припустити, що плодовим тілам грибів із твердою консистенцією властиво накопичувати рутин у меншій кількості, ніж м'ясистим карпофорам (виняток становлять *Russula grata* і *Auricularia auricula-judae*, у м'ясистих плодових тілах яких теж виявлено доволі низький вміст рутину – див. табл. 1).

Враховуючи передбачувані антибактеріальні, антифідантні та фунгіцидні властивості рутину (Arima et al., 2002; Medvidović-Kosanović et al., 2010), можна припустити, що високі показники його вмісту у м'ясистих плодових тілах зумовлені саме специфікою структури карпофору, зокрема, вищою імовірністю їхньої контамінації мікроорганізмами. Проте досліджені карпофори з твердою консистенцією – це переважно багаторічні плодові тіла, тоді як м'ясисті формуються, спороносять і руйнуються впродовж незначного часового проміжку. Оскільки рутин – це метаболіт вторинного синтезу (Dunek, Volk, 2007; Abdel-Monem et al., 2013; Gupta et al., 2014), то можна припустити, що з віком закономірним було би його накопичення у плодових тілах, за виключенням тих випадків, коли ресурси рутину вичерпуються через інтенсивні окислювальні процеси, а утилізація їхніх продуктів супроводжується зниженням вмісту антиоксидантів, у т. ч. рутину.

Висновки

Проведений скринінг виявив наявність рутину у всіх без винятку відібраних для дослідження плодових тілах грибів, зібраних на території НПП "Гуцульщина". Найвищий вміст рутину встановлений для *Thelephora palmata* (3264 мкг/100 г), досить високий – для *Ramaria aurea* (2944 мкг/100 г), *Boletus edulis* (2560 мкг/100 г), *Agrocybe vervacti* (2240 мкг/100 г), *Discina ancilis* (2240 мкг/100 г), *Agaricus arvensis* (2176 мкг/100 г) і *Hygrocybe obrussea* (2112 мкг/100 г). Таким чином, плодові тіла саме цих видів можуть розглядатися як потенційні природні джерела рутину, а кількісні показники вмісту рутину є видоспецифічними.

Не виявлено закономірностей накопичення рутину в плодових тілах різних еколого-трофічних, таксономічних та груп, відмінних за придатністю до вживання людиною. Найчіткіше відмінності щодо вмісту рутину були продемонстровані для плодових тіл із різною консистенцією: у щільних карпофорах (*Schizophyllum commune*, *Spongipellis*

Таблиця 1. Вміст рутину в плодових тілах грибів, мкг/100 г, М ± m

Table 1. Rutin content in fungal fruit bodies, μg/100 g, M ± m

Вид	Еколого-трофічна група	Консистенція плодового тіла	Харчові якості	Кількісний вміст рутину
Agaricales				
<i>Agaricus arvensis</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	2176±34,3
<i>A. campestris</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	1984±87,3
<i>Agrocybe vervacti</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	неїстівний	2240±78,9
<i>Amanita phalloides</i>	мікоризоутворювач	м'ясиста	отруйний	1600±90,7
<i>Entoloma incanum</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	отруйний	832±85,1
<i>Hygrocybe obrussea</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	неїстівний	2112±31,2
<i>Hypoholoma fasciculare</i>	ксилотроф	м'ясиста	отруйний	1152±15,7
<i>Lycoperdon umbrinum</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	832±68,1
<i>Marasmius alliaceus</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	1280±78,2
<i>M. oreades</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	1813±56,2
<i>Mycena galericulata</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	неїстівний	1664±17,6
<i>M. leptoccephala</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	неїстівний	907±22,7
<i>Panaeolus campanulatus</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	отруйний	800±84,5
<i>P. foenicicii</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	неїстівний	1344±12,8
<i>Pleurotus ostreatus</i>	ксилотроф	м'ясиста	їстівний	1557±16,4
<i>Stropharia semiglobata</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	1024±92,7
<i>Schizophyllum commune</i>	ксилотроф	тверда	їстівний	192±11,4
Boletales				
<i>Boletus edulis</i>	мікоризоутворювач	м'ясиста	їстівний	2560±59,4
<i>Leccinum scabrum</i>	мікоризоутворювач	м'ясиста	їстівний	800±33,6
Auriculariales				
<i>Auricularia auricularjudaе</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	256±11,2
Cantharellales				
<i>Clavulina cinerea</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	неїстівний	704±31,3
<i>Craterellus cornucopioides</i>	мікоризоутворювач	м'ясиста	їстівний	640±68,5
Gomphales				
<i>Ramaria aurea</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	2944±56,5
Pezizales				
<i>Discina ancilis</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	2240±32,8
<i>Sarcoscypha coccinea</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	1541±51,6
<i>Ptychoverpa bohémica</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	їстівний	1664±42,8
Polyporales				
<i>Antrodia ramentacea</i>	ксилотроф	тверда	неїстівний	480±37,6
<i>Bjerkandera adusta</i>	ксилотроф	тверда	неїстівний	480±32,4
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	ксилотроф	тверда	неїстівний	256±21,3
<i>Fomes fomentarius</i>	ксилотроф	тверда	неїстівний	320±14,5
<i>Piptoporus betulinus</i>	ксилотроф	тверда	неїстівний	576±22,7
<i>Polyporus varius</i>	ксилотроф	тверда	неїстівний	480±23,2
<i>Spongipellis spumeus</i>	ксилотроф	тверда	неїстівний	192±18,6
<i>Trametes versicolor</i>	ксилотроф	тверда	неїстівний	384±15,1
Russulales				
<i>Hericium alpestre</i>	ксилотроф	м'ясиста	їстівний	1088±48,7
<i>Russula cyanoxantha</i>	мікоризоутворювач	м'ясиста	їстівний	704±32,2
<i>R. farinipes</i>	мікоризоутворювач	м'ясиста	їстівний	800±65,1
<i>R. foetens</i>	мікоризоутворювач	м'ясиста	умовно їстівний	608±76,3
<i>R. grata</i>	мікоризоутворювач	м'ясиста	їстівний	448±31,1
<i>R. integra</i>	мікоризоутворювач	м'ясиста	їстівний	640±49,7
<i>R. virescens</i>	мікоризоутворювач	м'ясиста	їстівний	960±57,4
Thelephorales				
<i>Thelephora palmata</i>	гумусовий сапротроф	м'ясиста	неїстівний	3264±57,6

spumeus, *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius*, *Trametes versicolor*, *Antrodia ramentacea*, *Bjerkandera adusta*, *Polyporus varius*, *Piptoporus betulinus*) вміст рутину був помітно меншим (192–576 мкг/100 г), ніж у м'ясистих (256–3264 мкг/100 г). Отже, біологічна значимість рутину для грибів, механізм його накопичення у карпофорах, а також можливості практичного використання цих речовин потребують подальшого вивчення.

Список посилань

- Abdel-Monem N.I., Abdel-Azeem A.M., Ashry E.S.H.E., Ghareeb D.A., Nabil-Adam A. 2013. Assessment of secondary metabolites from marine-derived fungi as antioxidant. *Open Journal of Medicinal Chemistry*, 3: 60–73.
- Almeida J.S., Lima F.E., Da Ros S.I., Bulhões L.O., Carvalho L.M., Beck R.C. 2010. Nanostructured systems containing rutin: *in vitro* antioxidant activity and photostability studies. *Nanoscale Research Letters*, 5(10): 1603–1610.
- Alvarez-Parrilla E., González-Aguilar G.A., de la Rosa L.A., Martínez N.R. 2007. Total phenols and antioxidant activity of commercial and wild mushrooms from Chihuahua, Mexico. *Ciencia e Tecnología de Alimentos*, 5(5): 329–334.
- Arima H., Ashida H., Danna G. 2002. Rutin-enhanced antibacterial activities of flavonoids against *Bacillus cereus* and *Salmonella enteritidis*. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 66(5): 1009–1014.
- Azarova A.V. 2014. Pharmacognostic study of *Inula loosestrife*: Dr. Sci. Diss. Kursk state medicinal university, 171 pp. (manuscript). [Азарова А.В. 2014. Фармакогностическое изучение девясила иволистного: дис. ... канд. фармацевт. наук: спец. 14.14.02 "Фармацевтическая химия. Фармакогнозия". Курск, Всероссийский научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений (ВИЛАР), 171 с. (рукопись)].
- Baumgartel A., Loebers A., Kreis W. 2010. Buckwheat as a source for the herbal drug *Fagopyri herba*: rutin content and activity of flavonoid-degrading enzymes during plant development. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 4:82–86.
- Choi Y., Lee S.M., Chun J., Lee H.B., Lee J. 2006. Influence of heat treatment on the antioxidant activities and polyphenolic compounds of Shiitake (*Lentinus edodes*) mushroom. *Food Chemistry*, 99: 381–387.
- Domanski S. 1969. Grzyby zasiedlające drewno w Puszczy Białowieskiej. VI. *Antrodia ramentacea* (Berk. & Br.) Donk. Wood-inhabiting fungi in Białowieża virgin forests in Poland. VI. *Antrodia ramentacea* (Berk. & Br.) Donk. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 38(1): 57–68.
- Dudka I.A., Wasser S.P. 1987. *Griby. Spravochnik mikologa i gribnika*. Kiev: Naukova Dumka, 535 pp. [Дудка И.А., Вассер С.П. 1987. *Грибы. Справочник миколога и грибника*. Киев: Наукова думка, 535 с.].
- Dunek C., Volk T.J. 2007. Antifungal secondary metabolites from fungal fruiting bodies. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 9(3&4): 226–237.
- Ferreira I.C.F.R., Baptista P., Vilas-Boas M., Barros L. 2007. Free-radical scavenging capacity and reducing power of wild edible mushrooms from northeast Portugal: individual cap and stipe activity. *Food Chemistry*, 100: 1511–1516.
- Fokshei S.I. 2016. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(2): 72–77. [Фокшей С.И. 2016. Рідкісні види грибів у старовікових лісах і пралісах Національного природного парку "Гуцульщина". *Український ботанічний журнал*, 73(2): 72–77].
- Fokshei S.I. 2018. In: *Litopys pryrody Natsionalnoho pryrodnoho parku Hutsulshchyna*, vol. 15, Ed. Yu.P. Stefurak. Kosiv, pp. 129–131 (manuscript). [Фокшей С.И. 2018. Мікофлора. Результати досліджень мікобіоти в 2017 р. В кн.: *Літопис природи Національного природного парку "Гуцульщина"*, т. 15. Ред. Ю.П. Стефурак. Косів, с. 129–131 (рукопис)].
- Gupta N.I., Chauhan R.S., Pradhan J.K. 2014. Rutin: A bioactive flavonoid. In: *Handbook of Medicinal Plants and their Bioactive Compounds*. Ed. N.I. Gupta: India, pp. 51–57.
- Heluta V.P. 2013. In: *Litopys pryrody Natsionalnoho pryrodnoho parku Hutsulshchyna*, vol. 11. Ed. Yu.P. Stefurak. Kosiv, pp. 78–95 (manuscript). [Гелюта В.П. 2013. Звіт науковців Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України про роботи, проведені на території НПП "Гуцульщина" у вересні 2013 р. В кн.: *Літопис природи Національного природного парку "Гуцульщина"*, т. 11. Ред. Ю.П. Стефурак. Косів, с. 78–95 (рукопис)].
- Iansen P. 2004. *Vse o gribakh*. St. Petersburg: Kristall, 161 pp. [Янсен П. 2004. *Все о грибах*. Санкт-Петербург: Изд-во Кристалл, 161 с.].
- Kalinova J., Voienilkova V., Moudry J. 2004. Occurrence of *Fusarium* spp. and bacteria on surface of buckwheat achenes (*Fagopyrum esculentum* Moench). In: *Proceedings of the 9th International Symposium on Buckwheat*. Prague, pp. 489–491.
- Kashpur N.V., Goryacha O.V., P'yina T.V., Koval'ova A.M., Volyans'kyj A.Yu., Osolodchenko T.P. 2012. *Clinichna Farmatsiya*, 16(2): 55–58. [Кашпур Н.В., Горяча О.В., П'їна Т.В., Ковальова А.М., Волянський А.Ю., Осолодченко Т.П. 2012. Протигрибкова активність ліпофільних фракцій рослин роду *Galium*. Повідомлення. *Клінічна фармація*, 16(2): 55–58].
- Kibbi G. 2009. *Atlas gribov: Opredelitel vidov*. St. Petersburg: Amfora, 269 pp. [Кіббі Дж. 2009. *Атлас грибов: Определитель видов*. Санкт-Петербург: Амфора, 269 с.].
- Klykov A.G. 2010. *Sel'skokhoziaystvennaya biologiya*, (3): 49–53. [Клыков А.Г. 2010. Биологическая и селекционная ценность исходного материала гречихи с высоким содержанием рутина. *Сельскохозяйственная биология*, 3: 49–53].

- Kosanić M.A., Ranković B.R., Dašić M.A. 2012. Mushrooms as possible antioxidant and antimicrobial agents. *Iranian Journal of Pharmaceutical Research*, 11(4): 1095–1102.
- Kovalyov V.V. 2013. In: *Biology: From the Molecule to the Biosphere: materials of the VIII International scientific conference of young scientists*. Kharkiv: FOP Sharovalova, pp. 270–271. [Ковальов В.В. 2013. Нові відомості про гастероміцети Національного природного парку "Гуцульщина". В зб.: *Біологія: від молекули до біосфери: матеріали VIII Міжнародної наукової конференції молодих учених (Харків, 3–6 грудня 2013 р.)*. Харків: ФОП Шаповалова, с. 270–271].
- Magalingam K.B., Radhakrishnan A., Haleagrahara N. 2013. Rutin, a bioflavonoid antioxidant, protects rat pheochromocytoma (PC-12) cells against 6-hydroxydopamine (6-OHDA)-induced neurotoxicity. *International Journal of Molecular Medicine*, 32(1): 235–240.
- Malanyuk V.B. 2013. *Chornomorskii Botanical Journal*, 2013, 9(1):117–125. [Маланюк В.Б. 2013. Рідкісні та нові для України види роду *Amanita* Pers. з Карпат. *Чорноморський ботанічний журнал*, 9(1): 117–125].
- Medina M.L., Kiernan U.A., Francisco W.A. 2004. Proteomic analysis of rutin-induced secreted proteins from *Aspergillus flavus*. *Fungal Genetics and Biology*, 41: 327–335.
- Medvidović-Kosanović M.A., Šeruga M.A., Jakobek L.I., Novak I.V. 2010. Electrochemical and antioxidant properties of rutin. *Collection of Czechoslovak Chemical Communications*, 75(5): 547–561.
- Moser M. 1978. *Keys to Agarics and Boleti (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales)*. London: R. Phillips, 535 pp.
- Nikoliuk I.D. 2004. *Biologichno active rehovyni roslin: metody vyvchennia (Biologically active substances of plants: study methods)*. Ed. I.D. Nikoliuk. Chernivtsi: Ruta, 72 pp. [Николіук І.Д. 2004. *Біологічно активні речовини рослин: методи вивчення*. Відп. ред. І.Д. Николіук. Чернівці: Рута, 72 с.].
- Parniakov O., Grabovska O. 2011. In: *Chemistry & Chemical Technology 2011 (CCT-2011)*. Lviv, pp. 24–26. [Парняков О., Грабовська О. 2011. Дослідження механізму сорбції кверцетину пористим крохмалем. У зб.: *Chemistry & Chemical Technology 2011 (CCT-2011)*. Lviv, pp. 24–26].
- Pashikanti S.R., Albaa D.R., Boissonneault G.A., Cervantes-Laurean D. 2010. Rutin metabolites: novel inhibitors of nonoxidative advanced glycation end products. *Free Radical Biology and Medicine*, 48(5): 656–663.
- Pogribnyj O.O., Malanyuk V.B., Zayachuk V.Ya. 2013. *Naukovyi Visnyk NLTU Ukrainy (Scientific Bulletin of UNFU)*, 23.13: 55–64. [Погрібний О.О., Маланюк В.Б., Заячук В.Я. 2013. Базидіальні макроміцети соснових фітоценозів українських Карпат і Прикарпаття. *Науковий вісник НЛТУ України*, 23.13: 55–64].
- Sułkowska-Ziaja K.A., Muszyńska B.O., Końska G.R. 2005. Biologically active compounds of fungal origin displaying antitumor activity. *Acta Poloniae Pharmaceutica*, 62(2):153–160.
- Tykhonenko Yu.Ya., Heluta V.P. 2014. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(4): 489–495. [Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П. Іржасті гриби Національного природного парку "Гуцульщина". *Український ботанічний журнал*, 71(4): 489–495]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.04.489>
- Vollmannová A.L., Margitanová E.V., Tóth T.O., Timoracká M.A., Urminská D.A., Wojňanská T.A., Čičová I.V. 2013. Cultivar influence on total polyphenol and rutin contents and total antioxidant capacity in buckwheat, amaranth, and quinoa seeds. *Czech Journal of Food Sciences*, 31: 589–590.
- Zavodovskiy P.G. 2011. *Afilloforoidnye griby Vodlozeria*. Petrozavodsk: Petrozavod. gos. universitet, 68 pp. [Заводовський П.Г. *Афиллофоройдные грибы Водлозерья*. Петрозаводск: Петрозавод. гос. университет, 68 с.].
- Zerova M.Ya., Sosin P.Ye., Rozhenko G.L. 1979. *Vyznachnyk hrybiv Ukrainy. Vol. 5. Bazydiomitsety. Knyha 2. Boletalni, strobilomitsetalni, trikholomatalni, entolomatalni, rusulalni, agarikalni, gasteromitsety (Handbook of the Fungi of Ukraine. Basidiomycetes. Book 2. Boletales, Strobilomycetales, Tricholomatales, Entolomatales, Russulales, Agaricales, Gasteromycetes)*. Kyiv: Naukova Dumka, 565 pp. [Зерова М.Я., Сосін П.Є., Роженко Г.Л. 1979. *Визначник грибів України. Т.5. Базидіоміцети. Кн. 2. Болетальні, стробіломіцетальні, трихоломатальні, ентоломатальні, русуляльні, агарикальні, гастероміцети*. Київ: Наукова думка, 565 с.].

Рекомендує до друку М.М. Сухомлин



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.04.331>

Пероксидне окиснення ліпідів клітинних мембран у формуванні та регуляції захисних реакцій рослин

Тетяна П. МАМЕНКО, Сергій Я. КОЦЬ

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України
вул. Васильківська 31/17, Київ 03022, Україна
t_mamenko@ukr.net

Mamenko T.P., Kots S.Ya. 2020. **Lipid peroxidation of cell membranes in the formation and regulation of plant protective reactions.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 331–343.

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska Str., Kyiv 03022, Ukraine

Abstract. This review summarizes the most recent information on the role of lipid peroxidation processes in cell membranes and lipid peroxidation products in the regulation and formation of plant metabolism under the influence of stress factors. It is emphasized that plasmalemma permeability is an integral indicator of determining the functional state of plant cells under stress. The importance of the processes of lipoperoxidation in the formation of protective reactions and maintenance of homeostasis of plants under adverse effects is considered. It is concluded that activation of lipid peroxidation can cause the development of cell damage and then cell death, and at the same time induce the activation of protective mechanisms and the development of adaptive responses aimed at increasing stress resistance. The tasks and prospects of further research of cell membrane lipid peroxide oxidation processes are discussed in order to clarify the role of lipoperoxidation products in signaling, regulation, and maintenance of homeostasis by stressors.

Keywords: adaptive reactions, homeostasis, lipid peroxidation, plasmalemma, stress resistance

Submitted 06 March 2020. Published 31 August 2020

Маменко Т.П., Коць С.Я. 2020. **Пероксидне окиснення ліпідів клітинних мембран у формуванні та регуляції захисних реакцій рослин.** *Український ботанічний журнал*, 77(4): 331–343.

Реферат. В огляді узагальнено новітні відомості щодо ролі процесів пероксидного окиснення ліпідів клітинних мембран та продуктів ліпопероксидації у формуванні та регуляції метаболізму рослин за дії стресових чинників. Наголошується, що проникність плазмолеми є інтегральним показником визначення функціонального стану рослинних клітин за дії стресу. Розглянуто значення процесів ліпопероксидації у формуванні захисних реакцій та підтриманні гомеостазу рослин за несприятливих впливів. Зроблено висновок про те, що активація пероксидного окиснення ліпідів може спричинити розвиток пошкоджень клітини та її загибель, і водночас індукувати включення захисних механізмів та розвиток адаптивних реакцій, спрямованих на підвищення стресостійкості. Обговорюються завдання і перспективи подальшого вивчення процесів пероксидного окиснення ліпідів клітинних мембран для з'ясування ролі продуктів ліпопероксидації у сигналінгу, регуляції та підтримці гомеостазу за дії стресорів.

Ключові слова: адаптивні реакції, гомеостаз, пероксидне окиснення ліпідів, плазмолема, стресостійкість

Адаптація рослин до несприятливих чинників навколишнього середовища пов'язана зі змінами обміну речовин і структурними перебудовами рослинних клітин (Chaves et al., 2003; Ashraf et al., 2010; Fathi, Tari, 2016; Kunert et al., 2016; Jemo et al., 2017). Для рослинного організму у стані стресу характерна зміна експресії геному, підвищення активності антиоксидантних ферментів, накопичення низькомолекулярних органічних осмолітів, синтез і виділення етилену (Zheng et al., 2010; Muller et al., 2011; Niu et al., 2012; Ashraf, Foolad, 2013; Cerezini et al., 2016; Laxa et al., 2019). Ключовим сигналом для запуску цього комплексу реакцій є зміна внутрішнього середовища клітини, яка відбувається під впливом факторів стресу, зокрема рівня пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ) у стані прооксидантно-антиоксидантної рівноваги у біологічних мембранах, що обумовлено посиленою продукцією активних форм кисню (АФК) (Varaboi, 1991; Tarchevskiy, 2002; Finkel, Holbrook, 2000; Tatari et al., 2012; Guo et al., 2018).

Ранньою неспецифічною відповіддю рослини на різні за природою стресові впливи є збільшення рівня АФК, які ініціюють процеси окиснювальної деструкції мембранних структур клітини (Varaboi, 1991; Veselov et al., 2002; Mittler, 2002, 2017; Apel, Hirt, 2004). Основним ініціатором вільнорадикального окиснення мембран ліпідів вважають супероксид, який легко генерується у багатьох спонтанних і ензиматичних реакціях окиснення, причому продуктами його вторинного перетворення можуть бути синглетний кисень, гідроксильний радикал, пероксид водню, органічні пероксиди та їхні радикали (Muntybaeva, Hordon, 2003; Mittler et al., 2011; Sies, 2017). У свою чергу, процеси ПОЛ призводять до руйнування поліненасичених жирних кислот і зменшення вмісту полярних ліпідів та ненасичених жирних кислот, появи гідрпероксидних угруповань у складі гідروفобної зони мембран. Такі перебудови змінюють плинність і здатність до латеральної дифузії мембран, що призводить до відхилення у функціонуванні мембранно-зв'язаних ферментів, збільшення проникності мембран для багатьох речовин та іонів (Chaves et al., 2003; Mittler et al., 2004; Farooq et al., 2009; Mittler, 2017).

Клітинна мембрана забезпечує процеси іонного транспорту та є стратегічно важливою і стійкою межею між зовнішнім та внутрішнім середовищем клітини. Але разом із тим вона є досить вразливою до дії багатьох факторів (Bandurka, 2014). Вважають

(Veselov et al., 2002), що реакція рослин на дію несприятливих факторів середовища відбувається на рівні плазмолем. Виявлено високу чутливість H^+ -АТФ-ази плазмолем до змін у фазоструктурному стані мембран клітини, а також регуляторний вплив процесу ліпопероксидації на активність даного ферменту, в результаті чого ініціюються механізми гомеостатування і розвиток загальної реакції рослини на дію стресу (Veselov et al., 2002; Khoubnasabjafari et al., 2015).

Метою даного огляду є узагальнення новітніх відомостей щодо ролі процесів пероксидного окиснення ліпідів клітинних мембран і продуктів ліпопероксидації у формуванні та регуляції метаболізму рослин за дії стресових чинників.

Інтенсивність процесів пероксидного окиснення ліпідів клітинних мембран за дії стресу

Активация ПОЛ є універсальним пошкоджуючим механізмом клітинних мембран, який протікає із утворенням вільних гідроксильних і ліпідних радикалів високої реакційної здатності (Vladymyrov, 2000). Для перебігу процесу ліпопероксидації необхідна наявність субстратів окиснення, вільного кисню та утворення із нього у тканинах активних кисневих радикалів, а також певних ферментних систем. Субстратами процесу ПОЛ у біомембранах є поліненасичені жирні кислоти, а в основі самого процесу знаходиться індуковане дією вільних радикалів окиснення поліненасичених жирних кислот у складі ліпідів, зокрема фосфоліпідів біологічних мембран (Niki et al., 2005). Пошкодження мембранних фосфоліпідів викликає порушення "білок-ліпідних" взаємозв'язків (Vladymyrov, 2000). ПОЛ характеризується генерацією цілої групи різних вільнорадикальних ліпідних форм, частина яких спроможна поширювати ушкодження на сусідні ліпідні молекули (Ostapchenko et al., 2016). Два найбільш поширених види АФК, які впливають на ліпіди, – це гідроксильний радикал ($HO\cdot$) та гідрпероксил ($HO_2\cdot$). Гідроксильний радикал – це невеликий, високомобільний, водорозчинний та хімічно найбільш реактивний вид активованого кисню, який відіграє важливу роль у процесі ПОЛ (Ayala et al., 2014). Гідроксильні радикали завдають окиснювальної шкоди клітинам, оскільки вони неспецифічно атакують біомолекули, що розташовані менше ніж на кілька нанометрів від місця їх генерації та беруть участь у клітинних порушеннях (Venego et al., 2003; Ayala et al., 2014). Вони є більш сильним

продовження ланцюга

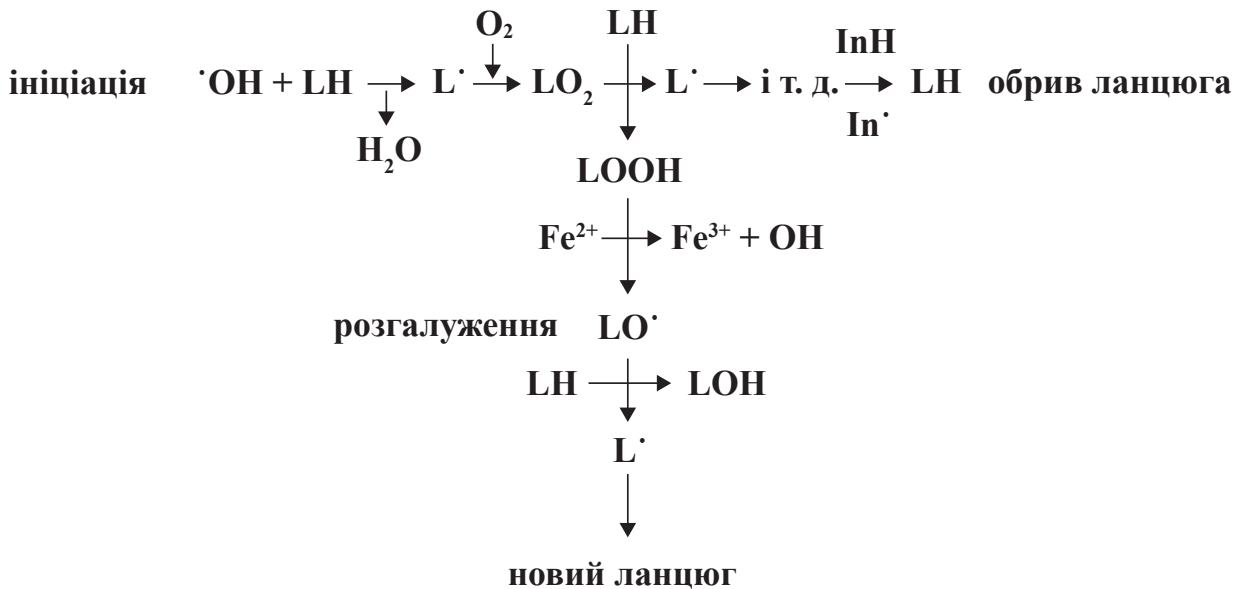


Рис. 1. Стадії пероксидного окиснення ліпідів (адаптовано за Vladymyrov, 2000).

$\cdot\text{OH}$ – гідроксильний радикал, LH – ліпиди, $\text{L}\cdot$ – ліпідний радикал, $\text{LO}\cdot$ – алкоксильний радикал, $\text{LOO}\cdot$ – пероксидний радикал, LOOH – гідропероксид ліпиду, InH – антиоксиданти, Fe^{2+} – залізо, O_2 – кисень, H_2O_2 – пероксид водню

Fig. 1. Stages of lipid peroxidation (based on Vladymyrov, 2000).

$\cdot\text{OH}$ – hydroxyl radical, LH – lipid, $\text{L}\cdot$ – lipid radical, $\text{LO}\cdot$ – alkoxy radical, $\text{LOO}\cdot$ – peroxide radical, LOOH – lipid hydroperoxide, InH – antioxidants, Fe^{2+} – iron, O_2 – oxygen, H_2O_2 – hydrogen peroxide

окисником, ніж супероксид аніон-радикал і можуть ініціювати ланцюгове окиснення поліненасичених фосфоліпідів, що призводить до порушення мембранних функцій клітини (Kinnunen et al., 2012; Reis, Spickett, 2012).

Процес ПОЛ можна поділити на основні стадії: ініціацію, розгалуження та обрив ланцюга (Vladymyrov, 2000; Ostapchenko et al., 2016) (рис. 1). На першій стадії ініціатором ПОЛ виступає $\text{HO}\cdot$, як незаряджена частка, що вільно проникає у товщу гідрофобного ліпідного шару і вступає в хімічну взаємодію із поліненасиченими жирними кислотами в складі ліпідів (LH). При цьому в ліпідному бішарі утворюються ліпідні радикали ($\text{L}\cdot$), які вступають у реакцію із розчиненим у водному середовищі молекулярним киснем із утворенням вільного пероксидного радикалу ($\text{LOO}\cdot$). При продовженні ланцюгової реакції радикал $\text{LOO}\cdot$ атакує одну із сусідніх молекул фосфоліпиду з утворенням гідропероксиду ліпиду (LOOH) та нового радикалу $\text{L}\cdot$. Чергування двох останніх реакцій є ланцюговою реакцією ПОЛ. Стадія розгалуження ланцюга

потребує наявності невеликої кількості заліза (Fe^{2+}), в результаті відбувається дихотомія ланцюгів через взаємодію Fe^{2+} із гідропероксидами ліпідів (реакція Фентона). Утворені алкоксильні радикали $\text{LO}\cdot$ ініціюють нові ланцюги окиснення ліпідів. У біологічних мембранах ланцюги можуть мати понад десять ланок, однак врешті-решт ланцюг обривається через взаємодію вільних радикалів із антиоксидантами (InH), іонами металів та змінної валентності (Ostapchenko et al., 2016).

Посилення процесу ліпопероксидації за дії стресу супроводжується накопиченням ненасичених жирних кислот, гідропероксидів, дієнових кон'югатів, малонового діальдегіду (МДА), що призводить до підвищення плинності ліпідного матриксу біомембран та збільшення рухливості мембранних білків, змінюються кінетичні властивості мембранозалежних ферментів (Veselov, 2001; Veselov et al., 2002). Початковим етапом ПОЛ є утворення дієнових кон'югатів. Наступні етапи пероксидації пов'язані зі збільшенням гідропероксидів ліпідів. Гідропероксиди ліпідів являють собою дуже

Пероксидне пошкодження клітин



Рис. 2. Схематичне зображення розвитку процесів ліпопероксидації, що призводить до загибелі клітин (адаптовано за Vladymyrov, 2000)

Fig. 2. Scheme of the development of lipoperoxidation processes leading to cell death (based on Vladymyrov, 2000)

нестійкі, реакційноздатні сполуки, які пошкоджують мембрани, взаємодіючи з їхніми структурними компонентами (Argüelles et al., 2004, 2007). Гідропероксидна група може бути приєднана до різних ліпідних структур, наприклад вільних жирних кислот, триацилгліцеринів, фосфоліпідів та стеролів (Negre-Salvayre et al., 2008; Yin et al., 2011). Одним із кінцевих продуктів цього процесу є МДА – високотоксична сполука, яка порушує метаболізм клітини (Domingues et al., 2013).

Процес ПОЛ постійно протікає в клітинах, відіграючи ключову роль у метаболізмі та адаптаційних реакціях організму. В результаті пероксидного окиснення в молекулі фосфоліпідів клітинних мембран з'являються полярні гідропероксидні групування (гідропероксиди ліпідів), що володіють детергентною дією (Argüelles

et al., 2004, 2007; Negre-Salvayre et al., 2008; Yin et al., 2011). Їхня поява збільшує рухливість поліпептидних ланцюгів, тобто полегшує конформаційні зміни молекул білків. Це супроводжується зростанням активності мембранозв'язаних ферментів, до яких відносяться усі ферментні системи клітини. За надмірної активації процесу ліпопероксидації відбувається його перетворення з регуляторного механізму в ланку патогенезу, що призводить до пошкодження та загибелі клітин (рис. 2, адаптовано за Vladymyrov, 2000).

Характеристики різних продуктів ПОЛ як біомаркерів були переглянуті на основі механізмів і динаміки їхнього утворення, метаболізму та вимірювання (Schaur, 2003; Agadjanyan et al., 2005; Onyango, Baba, 2010; Domingues et al., 2013). МДА є кінцевим продуктом, який утворюється у клітині

в результаті ферментативних або неферментативних реакцій (Domingues et al., 2013; Niki, 2014; Barrera et al., 2018). Проте біологічні функції цієї сполуки недостатньо вивчені. Вона широко застосовується багато років як зручний біомаркер для ПОЛ омега-3 та омега-6 жирних кислот через її легку здатність вступати в реакцію із тіобарбітуровою кислотою (Yin et al., 2011; Reis, Spickett, 2012; Domingues et al., 2013). МДА є одним із найпопулярніших і надійних маркерів для визначення окиснювального стресу в клітинах, а завдяки високій реакційній здатності та токсичності його використовують для проведення важливих біомедичних досліджень (Agadjanyan et al., 2005; Onyango, Baba, 2010; Massey, Nicolaou, 2011; Giera et al., 2012).

Доведено, що окиснювальний стрес супроводжується підвищеним генеруванням АФК та інтенсифікацією ПОЛ, які є універсальними компонентами в загальному механізмі формування відповіді рослин за дії стресових факторів абіотичної та біотичної природи: посухи, засолення, гіпо- та гіпертермії, вірусної та бактеріальної інфекції (Agarwal, Shaheen, 2007; Sies, 2017; Guo et al., 2018; Mhamdi, Van Breusegem, 2018; Segal, Wilson, 2018; Dong et al., 2019). Активація цих процесів, в т. ч. ПОЛ, супроводжується перебудовами у функціонуванні клітин і тканин рослин, характер зміни яких залежить від напруженості дії несприятливого чинника, його інтенсивності та тривалості дії, а також чутливості та стадії розвитку рослинного організму (Baranenko, 2009). Вплив стресових факторів викликає посилене накопичення первинних (гідропероксиди ліпідів) та вторинних (МДА) продуктів ПОЛ у стійких і нестійких сортів рослин. Однак, у чутливих генотипів, зокрема кукурудзи (*Zea mays* L.) і озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.), рівень цих показників виражений набагато сильніше, ніж у посухостійких (Ashraf et al., 2010; Nakashima, Suenaga, 2017; Deka et al., 2018). Це свідчить про здатність останніх підтримувати стабільність прооксидантно-антиоксидантної рівноваги за дії стресових факторів. Відзначено, що експресія багатьох генів, які беруть участь у процесах старіння рослин, індукується підвищеним продукуванням АФК у процесі онтогенезу, а продукти ПОЛ є не лише відображенням окиснювальної деструкції ліпідів, а можуть бути задіяні на етапі старіння (Baranenko, 2009). Крім того ефективність роботи антиоксидантної системи знижується впродовж онтогенезу, що сприяє розвитку вільнорадикального окиснення. Так, показано

підвищення вмісту продуктів ліпопероксидації у рослин суходільного екотипу *Sium latifolium* L., що обумовлено прискореними процесами розвитку, в порівнянні із повітряно-водними (Baranenko, 2009). Досліджено, що у бульбочках сої (*Glycine max* (L.) Merr.) інтенсифікуються процеси ПОЛ на початкових етапах інокуляції *Bradyrhizobium japonicum*, але різко знижуються після збільшення вмісту леггемоглобіну та швидкості фіксації азоту (Nadeem et al., 2019). Крім того, рівень МДА у неефективних бульбочках був вищим, ніж у ефективних (Mohammadi, Kart, 2001; Nadeem et al., 2019). Такі дані вказують на участь процесу ліпопероксидації в забезпеченні оптимального функціонування метаболізму рослин за симбіотичної взаємодії та перспективи подальшого вивчення його ролі в життєдіяльності клітини за мутуалістичних взаємовідносин.

Отже, окиснювальний вибух є центральним компонентом в інтегрованій сигнальній системі, яка реалізує наступний каскад відповідей рослинних клітин за дії стрес-факторів. При цьому активація ПОЛ є одним із пускових механізмів, що призводить до порушення метаболізму, пов'язаних із пошкодженням клітинних і субклітинних мембран. Підтримання окиснювальних процесів на необхідному і безпечному для клітини рівні є життєвою стратегією рослини та реалізується за допомогою багатокомпонентної системи антиоксидантного захисту.

Проникність плазмолемі, як інтегральний показник функціонального стану рослин за стресу

Поліненасичені жирні кислоти є основними субстратами для ПОЛ (Yin et al., 2011), які належать до родини ліпідів із двома або більше подвійними зв'язками і їх можна класифікувати як омега-3 (n-3) та омега-6 (n-6) жирні кислоти відповідно до місця розташування останнього подвійного зв'язку щодо метильного кінця молекули (Massey, Nicolaou, 2011; Domingues et al., 2013). Постійне окиснення бічних ланцюгів жирних кислот та вивільнення поліненасичені жирних кислот, а також фрагментація пероксидів із утворенням альдегідів призводять до втрати цілісності мембрани шляхом зміни її текучості, що призводить до інактивації білків, пов'язаних із мембраною. Загалом реакції ПОЛ можуть викликати функціональні зміни у мембранах, які впливають на плинність і роботу іонних каналів і транспортерів, функції сигнальних білків, сполучених із мембраною, а також підвищувати іонну проникність (Hohenberger, 2011). На відміну від радикалів, які атакують біомолекули, розташовані

менше ніж на кілька нанометрів від місця їхньої генерації, альдегіди, утворені в результаті ПОЛ, можуть легко дифундувати по мембранах і ковалентно модифікувати будь-який білок у цитоплазмі та ядрі далеко від місця їхнього виникнення (Negre-Salvayre et al., 2008). Продукти ПОЛ можуть формувати похідні із неліпідними сполуками – білками і ДНК, які порушують мембраноасоційовані сигнальні шляхи, ушкоджують ДНК та викликають мутагенез (Barrera et al., 2018).

Продукти ПОЛ, які нагромаджуються при активації цього процесу за дії стресору, виявляють певний модифікуючий вплив на мембрани та деякі ферменти. Зокрема, кінцевий продукт ПОЛ, МДА взаємодіє із вільними аміногрупами білків, компонентами фосфоліпідів, що індукує появу в мембранах етилену та призводить до змін властивостей як окремих компонентів, так і мембран у цілому (Borysova, 2001). Виникає деформація мембран, а за подальшого прогресування ланцюгових радикальних реакцій – механічні дефекти мембрани, а саме "пероксидні кластери", які є "каналами" пасивної проникності для іонів (Vladymyrov, 2000). Доведено, що за дії стресора, в першу чергу, пригнічується активність розчинних цитоплазматичних і пластидних ферментів (Chaves, 2003; Perraki et al., 2014; Zhang et al., 2014). При цьому інтегральні білки мембран ще забезпечують стійкість електронного транспорту і відновлення нікотинамід-аденін-динуклеотид-фосфату (НАДФ), але спряженість перенесення електронів із процесом фосфорилування вже порушується. Тривала дія стресора індукує інактивацію структурних білків, зниження транспорту електронів, зміну проникності клітинних мембран та зменшення активності зв'язаних із ними ферментів, які відповідають зокрема за синтез мембранних ліпідів (Farooq et al., 2009; Kraft, 2013; Bagam et al., 2017; Ott, 2017).

Прогресуюче порушення основних життєвих функцій рослини, індуковане дією стресових факторів, перш за все, супроводжується невпорядкованістю структури цитоплазми (Sweeney et al., 2016; Fathi, Tari, 2017; Nakashima, Suenaga, 2017), що призводить до змін у її структурі та проникності (Chen et al., 2006). Порушення цитоплазматичних структур характеризується підвищенням виходу електролітів із клітини, що є функцією проникності клітинних мембран та ступеня їхнього пошкодження (Rucińska, Gwozdz, 2005). Доведено існування послідовності змін у мембранах клітин за дії несприятливих умов: фазовий перехід частини ліпідів мембран,

порушення структури на ділянках міжфазних меж і підвищення їхньої проникності у межах дефектних ділянок (Veselov, 2001). Оскільки підвищення проникності цитоплазми настає раніше видимої деформації клітин, то це порушення є одним із перших показників негативної дії стресових факторів на рослинний організм (Zamzami et al., 2007). Десорбція електролітів рослин свідчить про ступінь збереження мікроструктури цитоплазми як цілісної системи, проникність якої зростає особливо різко в момент коагуляції її колоїдів. За тривалого впливу стресору на рослинний організм спостерігаються незворотні порушення її структури (Deka et al., 2018). На зростання екзоосмосу електролітів безпосередньо впливає пригнічення мембранозв'язаних ферментів, у т. ч. транспортних АТФаз, зміна рН, активація мембранних фосфоліпаз і ПОЛ. Вважають, що величина виходу електролітів може слугувати показником ступеня впорядкованості внутріклітинних структур (Rucińska, Gwozdz, 2005). При цьому зміна проникності цитоплазми для електролітів характеризує її колоїдно-хімічний стан, а зниження структурованості цитоплазми обумовлює зниження стійкості рослин до пошкоджуючого фактору. Зафіксовано, що чим вище стійкість рослин до дії стресу, тим менший ступінь пошкодження мікроструктур цитоплазми та нижчий вихід речовин і електролітів із листків у розчин (Fathi, Tari, 2017; Nakashima, Suenaga, 2017).

Досліджено, що короткочасний водний стрес викликає істотні пошкодження ультраструктурних елементів клітин, які знижують проникність мембран для води (Xue et al., 2006). При цьому спостерігаються ультраструктурні зміни найбільш чутливих до зневоднення органел клітин листка – мітохондрій і хлоропластів, що відображається на стабільності мембран і їхній стійкості до водного дефіциту (Wijewardana et al., 2011; Voothuluru et al., 2016). Виділення електролітів із листків рослин пов'язане з послабленням їхнього зв'язку із біологічними структурами та змінами проникності клітинних мембран (Rucińska, Gwozdz, 2005). Особливості водного режиму рослин переважно обумовлені властивостями гідрофільних колоїдів цитоплазми. Тому, велика увага приділяється вивченню зміни колоїдно-хімічних властивостей цитоплазматичних структур за дії зневоднення тканин, про ступінь змін яких можна судити за величиною виходу з клітин у розчин як електролітів, так і неелектролітів (Xue

et al., 2006; Wijewardana et al., 2011; Sweeney et al., 2018a, b).

Вважають, що толерантність до несприятливих факторів навколишнього середовища обумовлена перш за все стійкістю і проникністю клітинних мембран як інтегрального показника функціонального стану рослин, який свідчить про здатність рослинних тканин у меншій мірі знижувати фізіологічну та метаболічну активність за зниженого водного потенціалу (Rossard et al., 2006; Hohenberger et al., 2011; Auler et al., 2019). Зростання екзоосмосу електролітів за дії стресу є відображенням багатьох процесів. Зокрема, збільшення десорбції електролітів мембранами і звільнення їх при розпаді лабільних біокомплексів, зниження сорбційної здатності протоплазми (Hohenberger et al., 2011). Досліджено, що стійкі рослини відрізняються стабільністю мембранного апарату і здатністю до підтримання гомеостазу клітин (Ashraf et al., 2010; Nakashima, Suenaga, 2017; Deka et al., 2018). Тривалому збереженню цілісності мембран сприяють гальмування розпаду їхніх компонентів – ліпідів і білків, що пов'язано з ефективною роботою механізмів антиоксидантного захисту та інгібуванням ферментів розпаду білків (CHirkova, 1997; Demir et al., 2013; Seifert et al., 2014; Gutierrez-Carbonell et al., 2016). Важливими також є адаптаційні перебудови жирних кислот, конформаційні зміни у мембранних білках, регуляція кальцієвого обміну в клітинах. Ці реакції взаємозв'язані завдяки чіткій мембранній системі регуляції, яка бере участь у координації обміну речовин у рослинах за дії стресу (CHirkova, 1997; Srivastava et al., 2013).

Клітинні мембрани відіграють ключову роль у стійкості рослин до несприятливих впливів та є важливою складовою комплексної системи регуляції метаболізму рослин, його адаптаційною ознакою, яка широко використовується для оцінки стійкості різних культур. Властивість рослин накопичувати чи виділяти різну кількість електролітів розглядається як показник для порівняльної оцінки ступеня стійкості різних генотипів культурних рослин до дії стресу.

Значення процесів ліпопероксидації у формуванні стрес-захисних реакцій та підтриманні гомеостазу рослин

Виявлено чітку залежність чутливості рослин до дії несприятливих умов зі зменшенням вмісту мембранних ліпідів, особливо тих, що входять до складу мембран хлоропластів і відіграють важливу

роль у забезпеченні певної конформації ферментних білків, а отже їхньої активності (Veselov et al., 2002; Haney et al., 2011; Jarsch, Ott, 2011; Takahashi et al., 2016). Зменшення вмісту ліпідів нижче критичного рівня може призвести до втрати активності ферментів. Тому для збереження активності мембран за дії стресору необхідно підтримання оптимального співвідношення ліпідів і білків у мембрані (Lingwood, Simons, 2010; Cacas et al., 2012; Li et al., 2012; Fan et al., 2015).

У відповідь на ПОЛ мембран та відповідно до конкретних умов, метаболізм клітини та його відновлення можуть викликати або загибель клітин, або сприяти їхньому виживанню. За умов фізіологічних або низьких показників рівня ПОЛ (субтоксичні умови) клітини стимулюють підтримання свого функціонування та виживання за допомогою конституційної системи антиоксидантного захисту або активації сигнальних шляхів, які активують антиоксидантні білки, що призводить до адаптивної відповіді (Ayala et al., 2014; Laxa et al., 2019). Навпаки, при середній або високій швидкості ПОЛ (токсичні умови) ступінь окиснювального пошкодження перевищує здатність до відновлення і може викликати апоптоз або некроз, запрограмовану загибель клітин. Обидва процеси врешті-решт призводять до пошкодження молекулярних клітин, що може сприяти розвитку різних патологічних станів та прискоренню процесів старіння (Ayala et al., 2014). ПОЛ є первинною реакцією рослинних клітин на дію стресів, що призводить до руйнування ліпідного комплексу мембран, порушуючи їхні транспортні функції, а також пригнічуючи процеси генерації енергії, що в кінцевому результаті знижує життєдіяльність клітин (Varaboi, 1991; Takahashi et al., 2016). Водночас ці процеси індукують стрес-захисні реакції, що мають важливе значення для відновлення та адаптації функціонуючих структур, внаслідок підвищення ефективності ферментативного та неферментативного антиоксидантного захисту та чіткого контролю вмісту активних кисневих радикалів, ліпідних пероксидів і каталізаторів пероксидазних реакцій (Zhu, 2016; Laxa et al., 2019).

Впливаючи на компоненти біологічних мембран, продукти ПОЛ залучаються в модуляцію сигнальних шляхів у клітині. Вважають (Ostapchenko et al., 2016), що така модуляція може здійснюватися шляхом:

- нековалентних модифікацій (змін структурно-функціонального стану мембрани (плинності), які

впливають на зв'язування лігандів із рецепторами та на активацію транспортних систем);

- ковалентних модифікацій (безпосередньої модифікації внутрішньо мембранних білків-ферментів і транспортерів через їхні амінокислотні залишки);
- активуючих сигнальних каскадів, що зумовлюють вхід Ca^{2+} у клітину та зростання внутрішньоклітинного синтезу активних форм азоту.

Процес ПОЛ може бути важливою складовою у механізмі загального синдрому адаптації, оскільки його продукти розглядають як первинні і вторинні медіатори стресу, що показує необхідність їхнього кількісного визначення для своєчасного й ефективного застосування антистресових заходів (Terek et al., 2004). Метаболіти рослинних клітин, зокрема й вільні радикали, що утворюються внаслідок функціонування клітинних систем організму, електронно-транспортних ланцюгів у хлоропластах, мітохондріях, ендоплазматичному ретикулумі, ядерних мембранах є ініціаторами ПОЛ (Tuteja, Sopory, 2008). За оптимальних умов росту та розвитку їхня концентрація та індуковані ними процеси ліпопероксидації протікають на незначному рівні, що є безпечним для клітин і всього організму. За несприятливих умов відбувається накопичення вільних радикалів, унаслідок чого зростає й інтенсивність процесів ПОЛ у клітинах, що призводить до деструкції та пошкодження мембранних структур (DaCosta, Huang, 2007; Savicka, Škute, 2010; Zhang et al., 2014).

Роль мембран у сприйнятті сигналів важко переоцінити, особливо враховуючи наявність у них більшості стартових ферментних систем (Kolupaev, Kosakivska, 2008). Досліджено, що з мембранами зв'язані фосфоліпази, причетні до ініціації кальцієвої, ліпоксигеназної, фосфатид-оксалатної сигнальних систем (Tarchevskiy, 2002; Kaur, Gupta, 2005). У плазмолемі також локалізовані ферменти, що продукують АФК, а саме – НАДФ-оксидаза, деякі форми пероксидаз (Minibaeva, Hordon, 2003; Sagi, Fluhr, 2006; Zhu et al., 2018; Laxa et al., 2019). У зв'язку з цим, досить ймовірно є участь ПОЛ у регуляції активності систем підтримки гомеостазу рослинних клітин. Це доводить значна кількість досліджень, в яких показана активізація процесу ПОЛ як універсальна реакція рослинної клітини на несприятливі умови зовнішнього середовища (Baraboi, 1991; Veselov et al., 2002; Agarwal, Shaheen,

2007; Finkel, Holbrook, 2008; Tatari et al., 2012; Guo et al., 2018). Вважають, що зсув рівноваги в бік прооксидантів є найінформативнішим показником для оцінки ступеня впливу різних факторів на організм (Baraboi, 1991). Водночас активація ПОЛ є однією з перших неспецифічних ланок у загальній стрес-реакції організму і може ініціювати включення інших механізмів захисту (Baraboi, 1991; Veselov et al., 2002; Gawel et al., 2004).

Збалансованість між обома частинами прооксидантно-антиоксидантної системи – ПОЛ, з одного боку, та антиоксидантної активності з іншого – необхідна умова для забезпечення нормальної життєдіяльності клітини (Minibaeva, Hordon; 2003; Sagi, Fluhr, 2006; Agarwal, Shaheen, 2007; Finkel, Holbrook, 2008; Tatari et al., 2012; Guo et al., 2018; Laxa et al., 2019). Збереження про-антиоксидантної рівноваги у стаціонарному режимі є однією з перших неспецифічних ланок у розвитку загальної реакції організму на стрес і може слугувати тією біологічно найважливішою зміною внутрішнього середовища клітини, яке запускає інші механізми захисту (Baraboi, 1991). Доведено, що проміжні та кінцеві продукти ПОЛ можуть бути "індукторами" і "первинними медіаторами", які свідчать про перехід клітинного метаболізму в стресорний стан (Baraboi, 1991), а процес ліпопероксидації відігравати ключову роль у формуванні стрес-захисних реакцій та підтриманні гомеостазу рослин за впливу несприятливих факторів. Наразі є чимало відомостей про сигнальні функції як АФК, так і продуктів ПОЛ (Agarwal, Shaheen, 2007; Finkel, Holbrook, 2008; Tatari et al., 2012; Guo et al., 2018; Laxa et al., 2019), які розглядаються одночасно як маркери стресового стану та сигнальні посередники (Gawel et al., 2004; Kolupaev, Karpets, 2007), необхідні для розвитку адаптивної відповіді.

Незважаючи на значну кількість робіт, присвячених вивченню ролі ПОЛ у регуляції систем підтримки клітинного гомеостазу в рослинах за дії стрес-факторів, є питання, які потребують подальшого вивчення. Залишається малодослідженим розуміння участі процесів ліпопероксидації у механізмах регуляції систем, що забезпечують підтримання гомеостазу клітин у мікробно-рослинних взаємодіях за стресових впливів. Особливо актуальним є вивчення цього питання з точки зору ефективності роботи симбіотичних систем за умов стресу, що залежить від здатності макро- та мікросимбіонтів у симбіозі індукувати захисні механізми та реалізувати свій симбіотичний потенціал. Наші

дослідження зосереджені на вивченні інтенсивності процесів ліпопероксидації у різних за ефективністю симбіотичних системах *Glycine max-Bradyrhizobium japonicum* за умов посухи. Показано, що неефективні симбіотичні системи, утворені за участі рослин сої та неактивних штамів ризобій, відзначаються накопиченням вмісту МДА у бульбочках, коренях і листках за умов посухи, що свідчить про інтенсифікацію ПОЛ та порушення цілісності клітинних мембран. Для ефективного соєво-ризобіального симбіозу характерним є незначний розвиток процесів ліпопероксидації за тривалого зневоднення та швидке відновлення їхнього рівня до оптимального після дії стресу.

У результаті проведеної роботи зроблено висновки, що активізація процесу ПОЛ є універсальною реакцією різних за ефективністю симбіотичних систем на дію посухи, інтенсивність розвитку якого залежить від їхньої здатності реалізувати свій адаптаційний потенціал за несприятливих умов вирощування. Знання механізмів регуляції гомеостазу за участі процесів ПОЛ дозволить розробити нові підходи до пошуку ефективних симбіотичних систем, здатних реалізувати та підтримувати свій адаптаційний потенціал за впливу несприятливих факторів довкілля.

Отже, одним із механізмів дії активних форм кисню на рослинні тканини є активація пероксидного окиснення ліпідів, насамперед ненасичених жирних кислот плазматичної мембрани, що, з одного боку, може спричинювати розвиток пошкоджень клітини та її загибель. З іншого – індукувати включення стрес-захисних механізмів та розвиток адаптивних реакцій, спрямованих на підвищення стресостійкості рослинних клітин. Тому подальші дослідження в цьому напрямку є досить перспективними і актуальними для кращого розуміння важливої ролі пероксидного окиснення ліпідів у сигналіngu, регуляції та підтриманні гомеостазу рослинних клітин за дії стрес-факторів.

Список посилань

- Agadjanyan Z.S., Dmitriev L.F., Dugin S.F. 2005. A new role of phosphoglucose isomerase. involvement of the glycolytic enzyme in aldehyde metabolism. *Biochemistry*, 70(11): 1251–1255. <https://doi.org/10.1007/s10541-005-0255-4>
- Agarwal S., Shaheen, R. 2007. Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Momordica charantia*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19(2): 149–161. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202007000200007>
- Apel K., Hirt H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 5: 373–399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>
- Argüelles S., García S., Maldonado M., Machado A., Ayala A. 2004. Do the serum oxidative stress biomarkers provide a reasonable index of the general oxidative stress status? *Biochimica et Biophysica Acta: General Subjects*, 1674(3): 251–259. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2004.06.023>
- Argüelles S., Gómez A., Machado A., Ayala A. 2007. A preliminary analysis of within-subject variation in human serum oxidative stress parameters as a function of time. *Rejuvenation Research*, 10(4): 621–636. <https://doi.org/10.1089/rej.2006.0528>
- Ashraf M.A., Ashraf M., Ali Q. 2010. Response of two genetically diverse wheat cultivars to salt stress at different growth stages: leaf lipid peroxidation and phenolic contents. *Pakistan Journal of Botany*, 42(1): 559–565.
- Ashraf M., Foolad M.R. 2013. Crop breeding for salt tolerance in the era of molecular markers and marker-assisted selection. *Plant Breeding*, 132(1): 10–20. <https://doi.org/10.1111/pbr.12000>
- Auler P.A., do Amaral M.N., Rossatto T., Vighi I.L., Benitez L.C., da Maia L.C., Braga E.J.B. 2019. Expression of transcription factors involved with dehydration in contrasting rice genotypes submitted to different levels of soil moisture. *Genetics and Molecular Research*, 18 (1): 1–15. <https://doi.org/10.4238/gmr18247>
- Ayala A., Muñoz M.F., Argüelles S. 2014. Lipid peroxidation: Production, metabolism, and signaling mechanisms of malondialdehyde and 4-hydroxy-2-nonenal. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 2014(6): 360–438. <https://doi.org/10.1155/2014/360438>
- Bagam P., Singh D.P., Inda M.E., Batra S. 2017. Unraveling the role of membrane microdomains during microbial infection. *Cell Biology and Toxicology*, 33(5): 429–455. <https://doi.org/10.1007/s10565-017-9386-9>
- Barrera G., Pizzimenti S., Daga M., Dianzani C., Arcaro A., Cetrangolo G.P., Giordano G., Cucci M.A., Graf M., Gentile F. 2018. Lipid peroxidation-derived aldehydes, 4-hydroxynonenal and malondialdehyde in aging-related disorders. *Antioxidants*, 7(8): 1–17. <https://doi.org/10.3390/antiox7080102>
- Bandurka N.M. 2014. *Biomedical and Biosocial Anthropology*, 23: 263–269. [Бандурка Н.М. 2014. Роль мембранних ліпідів у механізмах іонного транспорту – фізіологічні та патологічні аспекти. *Biomedical and Biosocial Anthropology*, 23: 263–269].
- Baraboi V.A. 1991. *Uspekhi Sovremennoi Biologii*, 111(6): 923–932. [Барабой В.А. 1991. Механізми стресса і перекисное окисление липидов. *Успехи современной биологии*, 111(6): 923–932].
- Baranenko V.V. 2009. *Ukrainian Botanical Journal*, 66(5): 713–721. [Бараненко В.В. 2009. Пероксидне окиснення ліпідів у листках *Sium latifolium* L. за різних умов

- водозабезпечення. *Український ботанічний журнал*, 66(5): 713–721].
- Cacas J.-L., Furt F., Le Guédard M., Schmitter J.M., Buré C., Gerbeau-Pissot P., Moreau P., Bessoule J.J., Simon-Plas F., Mongrand S. 2012. Lipids of plant membrane rafts. *Progress in Lipid Research*, 51(3): 272–299. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2012.04.001>
- Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J.S. 2003. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30(3): 239–264. <https://doi.org/10.1071/FP02076>
- Chen C., Smye S.W., Robinson M.P., Evans J.A. 2006. Membrane electroporation theories: a review. *Medical and Biological Engineering and Computer*, 44(1–2): 5–14. <https://doi.org/10.1007/s11517-005-0020-2>
- Chirkova T.V. 1997. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal*, 9: 12–17. [Чиркова Т.В. 1997. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям. *Соросовский образовательный журнал*, 9: 12–17].
- Cerezini P., Riar M.K., Sinclair T.R. 2016. Transpiration and nitrogen fixation recovery capacity in soybean following drought stress. *Journal of Crop Improvement*, 30(5): 562–571. <https://doi.org/10.1080/15427528.2016.1196469>
- DaCosta M., Huang B. 2007. Changes in antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation for bentgrass species in response to drought stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 132(3): 319–326. <https://doi.org/10.21273/JASHS.132.3.319>
- Deka D., Singh A.K., Singh A.K. 2018. Effect of drought stress on crop plants with special reference to drought avoidance and tolerance mechanisms. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7(9): 2703–2721. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.709.336>
- Demir F., Horntrich C., Blachutzik J.O., Scherzer S., Reinders Y., Kierszniowska S., Schulze W.X., Harms G.S., Hedrich R., Geiger D., Kreuzer I. 2013. *Arabidopsis* nanodomain-delimited ABA signaling pathway regulates the anion channel SLAH3. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 110(20): 8296–8301. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211667110>
- Domingues R.M., Domingues P., Melo T., Pérez-Sala D., Reis A., Spickett C.M. 2013. Lipoxidation adducts with peptides and proteins: deleterious modifications or signaling mechanisms? *Journal of Proteomics*, 92: 110–131. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2013.06.004>
- Dong S., Jiang Y., Dong Y., Wang L., Wang W., Ma Z., Yan C., Ma C., Liu L. 2019. A study on soybean responses to drought stress and rehydration. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(8): 2006–2017. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.08.005>
- Fan L., Li R., Pan J., Ding Z., Lin J. 2015. Endocytosis and its regulation in plants. *Trends in Plant Science*, 20(6): 388–397. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.03.014>
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita, D., Basra S.M.A. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(1): 185–212. <https://doi.org/10.1051/agro:2008021>
- Fathi A., Tari D.B. 2016. Effect of drought stress and its mechanism in plants. *International Journal of Life Sciences*, 10(1): 1–6. <https://doi.org/10.3126/ijls.v10i1.14509>
- Finkel T., Holbrook N.J. 2000. Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature*, 408(6809): 239–247. <https://doi.org/10.1038/35041687>
- Gawel S., Wardas M., Niedworok E., Wardas P. 2004. Malondialdehyde (MDA) as a lipid peroxidation marker. *Wiadomości lekarskie*, 57(9–10): 453–455.
- Giera M., Lingeman H., Niessen W.M.A. 2012. Recent advancements in the LC- and GC-based analysis of malondialdehyde (MDA): a brief overview. *Chromatographia*, 75(9–10): 433–440. <https://doi.org/10.1007/s10337-012-2237-1>
- Guo Y.Y., Yu H.Y., Yang M.M., Kong D.S., Zhang Y.J. 2018. Effect of drought stress on lipid peroxidation, osmotic adjustment and antioxidant enzyme activity of leaves and roots of *Lycium ruthenicum* Murr. seedling. *Russian Journal of Plant Physiology*, 65(2): 244–250. <https://doi.org/10.1134/S1021443718020127>
- Gutierrez-Carbonell E., Takahashi D., Lüthje S., González-Reyes J.A., Mongrand S., Contreras-Moreira B., Abadía A., Uemura M., Abadía J., López-Millán A.F. 2016. Shotgun proteomic approach reveals that Fe deficiency causes marked changes in the protein profiles of plasma membrane and detergent-resistant microdomain preparations from *Beta vulgaris* roots. *Journal of Proteome Research*, 15(8): 2510–2524. <https://doi.org/10.1021/acs.jproteome.6b00026>
- Haney C.H., Riely B.K., Tricoli D.M., Cook D.R., Ehrhardt D.W., Long S.R. 2011. Symbiotic rhizobia bacteria trigger a change in localization and dynamics of the *Medicago truncatula* receptor kinase LYK3. *Plant Cell*, 23: 2774–2787. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.086389>
- Hohenberger P., Eing C., Straessner R., Durst S., Frey W., Nick P. 2011. Plantactin controls membrane permeability. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1808(9): 2304–2312. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2011.05.019>
- Jarsch I.K., Ott T. 2011. Perspectives on remorin proteins, membrane rafts, and their role during plant–microbe interactions. *Molecular Plant–Microbe Interactions*, 24(1): 7–12. <https://doi.org/10.1094/MPMI-07-10-0166>
- Jemo M., Sulieman S., Bekkaoui F., Oluwatosin A.K., Olomide A. H., Allah E.F.A., Alqarawi A.A., Tran L.S.P. 2017. Comparative analysis of the combined effects of different water and phosphate levels on growth and biological nitrogen fixation of nine cowpea varieties. *Frontiers in Plant Science*, 8(2111): 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02111>
- Khoubnasabjafari M., Ansarin K., Jouyban A. 2015. Reliability of malondialdehyde as a biomarker of oxidative stress in psychological disorders. *Bioimpacts*, 5(3): 123–127. <https://doi.org/doi:10.15171/bi.2015.20>
- Kaur N., Gupta A.K. 2005. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant. *Current Science*, 88(11): 1771–1780.
- Kinnunen P.K.J., Kaarniranta K., Mahalka A.K. 2012. Protein-oxidized phospholipid interactions in cellular signaling

- for cell death: from biophysics to clinical correlations. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1818(10): 2446–2455. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2012.04.008>
- Kolupaev Yu.Ye., Karpets Yu.V. 2007. *Ukrainian Botanical Journal*, 64(5): 713–719. [Колупаєв Ю.Є., Карпець Ю.В. 2007. Кальцій залежний вплив пероксиду водню на теплостійкість колеоптилів *Triticum aestivum* L. *Український ботанічний журнал*, 64(5): 713–719].
- Kolupaev Yu.Ie., Kosakivska I.V. 2008. *Ukrainian Botanical Journal*, 65(3): 418–430. [Колупаєв Ю.Є., Косаківська І.В. 2008. Роль сигнальних систем і фітогормонів у реалізації стресових реакції рослин. *Український ботанічний журнал*, 65(3): 418–430].
- Kraft M. L. 2013. Plasma membrane organization and function: moving past lipid rafts. *Molecular Biology of the Cell*, 24(18): 2765–2768. <https://doi.org/10.1091/mbc.E13-03-0165>
- Kunert K.J., Vorster B.J., Fenta B. A., Kibido T., Dionisio G., Foyer C.H. 2016. Drought stress responses in soybean roots and nodules. *Frontiers in Plant Science*, 7(442): 1–7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01015>
- Laxa M., Liebthal M., Telman W., Chibani K., Dietz K.-J. 2019. The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. *Antioxidants (Basel)*, 8(4): 1–31. <https://doi.org/10.3390/antiox8040094>
- Li R., Liu P., Wan Y., Chen T., Wang Q., Mettlich U., Baluska F., Samaj J., Fang X., Lucas W.J., Lin J. 2012. A membrane microdomain-associated protein, *Arabidopsis* Flot1, is involved in a clathrin-independent endocytic pathway and is required for seedling development. *Plant Cell*, 24(5): 2105–2122. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.095695>
- Lingwood D., Simons K. 2010. Lipid rafts as a membrane-organizing principle. *Science*, 327(5961): 46–50. <https://doi.org/10.1126/science>
- Massey K.A., Nicolaou A. 2011. Lipidomics of polyunsaturated-fatty-acid-derived oxygenated metabolites. *Biochemical Society Transactions*, 39(5): 1240–1246. <https://doi.org/10.1042/BST0391240>
- Mhamdi A., Van Breusegem F. 2018. Reactive oxygen species in plant development. *Development*, 145(15): 1–12. <https://doi.org/10.1242/dev.164376>
- Minibaeva F.V., Hordon L.Kh. 2003. *Fiziologiya rasteniy*, 50(3): 459–464. [Минибаєва Ф.В., Гордон Л.Х. 2003. Продукция супероксида и активность внеклеточной пероксидазы в растительных тканях при стрессе. *Физиология растений*, 50(3): 459–464].
- Mittler R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9): 405–409. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02312-9)
- Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M., Van Breusegem F. 2004. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, 9: 490–498. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.08.009>
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V. B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Breusegem F.V. 2011. ROS signaling: the new wave? *Trends in Plant Science*, 16(6): 300–309. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.03.007>
- Mittler R. 2017. ROS are good. *Trends in Plant Science*, 22(1): 11–19. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.08.002>
- Mohammadi M., Karr A.L. 2001. Membrane lipid peroxidation, nitrogen fixation and leghemoglobin content in soybean root nodules. *Journal of Plant Physiology*, 158(1): 9–19. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00204>
- Muller B., Pantin F., Génard M., Turc O., Freixes S., Piques M. 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*, 62(6): 1715–29. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq438>
- Nadeem M., Li J., Yahya M., Sher A., Ma C., Wang X., Qiu L. 2019. Research progress and perspective on drought stress in legumes: A Review. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(10): 2–32. <https://dx.doi.org/10.3390/ijms20102541>
- Nakashima K., Suenaga K. 2017. Toward the genetic improvement of drought tolerance in crops. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 51(1): 1–10. <https://doi.org/10.6090/jarq.51.1>
- Negre-Salvayre A., Coatrieux C., Ingueneau C., Salvayre R. 2008. Advanced lipid peroxidation end products in oxidative damage to proteins. Potential role in diseases and therapeutic prospects for the inhibitors. *British Journal of Pharmacology*, 153(1): 6–20. <https://doi.org/10.1038/sj.bjpp.0707395>
- Niki E. 2014. Biomarkers of lipid peroxidation in clinical material. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1840(2): 809–817. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2013.03.020>
- Niki E., Yoshida Y., Saito Y. 2005. Lipid peroxidation: mechanisms, inhibition, and biological effects. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 338(1): 668–676. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2005.08.072>
- Niu C.F., Wei W., Zhou Q.Y., Tian A.G., Hao Y.J., Zhang W.K., Ma B., Lin Q., Zhang Z.B., Zhang J.S., Chen S.Y. 2012. Wheat WRKY genes TaWRKY2 and TaWRKY19 regulate abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants. *Plant Cell Environ*, 35(6): 1156–1170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02480.x>
- Onyango A.N., Baba N. 2010. New hypotheses on the pathways of formation of malondialdehyde and isofurans. *Free Radical Biology and Medicine*, 49(10): 1594–1600. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2010.08.012>
- Ostapchenko L.I., Synelnyk T.B., Kompanets I.V. 2016. *Biologichni membrany ta osnovy vnutrishnoklitynoi syhnalizatsii. Teoretychni aspekty: navch. posib.* Kyiv: Vyd-vo Kyivskoho universytetu, 639 pp. [Остапченко Л.І., Синельник Т.Б., Компанець І.В. 2016. *Біологічні мембрани та основи внутрішньоклітинної сигналізації. Теоретичні аспекти: навч. посіб.* Київ: Вид-во Київського університету, 639 с.].
- Ott T. 2017. Membrane nanodomains and microdomains in plant–microbe interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 40: 82–88. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.08.008>

- Perraki A., Binaghi M., Mecchia M.A., Gronnier J., German-Retana S., Mongrand S., Bayer E., Zelada A.M., Germain V. 2014. StRemorin1.3 hampers Potato virus X TGBp1 ability to increase plasmodesmata permeability, but does not interfere with its silencing suppressor activity. *FEBS Letters*, 588(9): 1699–1705. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2014.03.014>
- Reis A., Spickett C.M. 2012. Chemistry of phospholipid oxidation. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1818(10): 2374–2387. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2012.02.002>
- Rossard S., Luini E., Pérault J.-M., Bonmort J., Roblin G. 2006. Early changes in membrane permeability, production of oxidative burst and modification of PAL activity induced by ergosterol in cotyledons of *Mimosa pudica*. *Journal of Experimental Botany*, 57(6): 1245–1252. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj090>
- Rucińska R., Gwozdz E.A. 2005. Influence of lead on membrane permeability and lipoxygenase activity in lupine roots. *Biologia Plantarum*, 49: 617–619. <https://doi.org/10.1007/s10535-005-0059-9>
- Sagi M., Fluhr R. 2006. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases. *Plant Physiology*, 141(2): 336–340. <https://doi.org/10.1104/pp.106.078089>
- Savicka M., Škute N. 2010. Effects of high temperature on malondialdehyde content, superoxide production and growth changes in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). *Ekologija*, 56(1–2): 26–33. <https://doi.org/10.2478/v10055-010-0004-x>
- Schaur R.J. 2003. Basic aspects of the biochemical reactivity of 4-hydroxynonenal. *Molecular Aspects of Medicine*, 24(4–5): 149–159. [https://doi.org/10.1016/S0098-2997\(03\)00009-8](https://doi.org/10.1016/S0098-2997(03)00009-8)
- Seifert G.J., Xue H., Acet T. 2014. The *Arabidopsis thaliana* FASCICLIN LIKE ARABINOGALACTAN PROTEIN 4 gene acts synergistically with abscisic acid signalling to control root growth. *Annals of Botany*, 114(6): 1125–1133. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu010>
- Segal L.M., Wilson R.A. 2018. Reactive oxygen species metabolism and plant-fungal interactions. *Fungal Genetics and Biology*, 110: 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2017.12.003>
- Sies H. 2017. Hydrogen peroxide as a central redox signaling molecule in physiological oxidative stress: oxidative stress. *Redox Biology*, 11: 613–619. <https://doi.org/10.1016/j.redox.2016.12.035>
- Srivastava V., Malm E., Sundqvist G., Bulone V. 2013. Quantitative proteomics reveals that plasma membrane microdomains from poplar cell suspension cultures are enriched in markers of signal transduction, molecular transport, and callose biosynthesis. *Molecular and Cellular Proteomics*, 12(12): 3874–3885. <https://dx.doi.org/10.1074%2Fmcp.M113.029033>
- Sweeney D.C., Reberšek M., Dermol J., Rems L., Miklavčič D., Davalos R.V. 2016. Quantification of cell membrane permeability induced by monopolar and high-frequency bipolar bursts of electrical pulses. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*, 1858(8): 2689–2698. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2016.06.024>
- Sweeney D.C., Weaver J.C., Davalos R.V. 2018a. Characterization of cell membrane permeability *in vitro* part I: transport behavior induced by single-pulse electric fields. *Technology in Cancer Research & Treatment*, 17: 1–15. <https://doi.org/10.1177/1533033818792491>
- Sweeney D.C., Douglas T.A., Davalos R.V. 2018b. Characterization of cell membrane permeability *in vitro* part II: computational model of electroporation-mediated membrane transport. *Technology in Cancer Research & Treatment*, 17: 1–13. <https://doi.org/10.1177/1533033818792490>
- Takahashi D., Imai H., Kawamura Y., Uemura M. 2016. Lipid profiles of detergent resistant fractions of the plasma membrane in oat and rye in association with cold acclimation and freezing tolerance. *Cryobiology*, 72(2): 123–134. <https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2016.02.003>
- Tarчевский Я.А. 2002. *Plant cell signaling systems*. Moscow: Nauka, 294 pp. [Тарчевский Я.А. 2002. *Сигнальные системы клеток растений*. Москва: Наука, 294 с.]
- Tatari M., Ghazvini R.F., Etemadi N., Ahadi A.M., Mousavi A. 2012. Analysis of antioxidant enzymes activity, lipid peroxidation and proline content of *Agropyron desertorum* under drought stress. *South-Western Journal of Horticulture Biology and Environment*, 3(1): 9–24.
- Terek O., Reshetylo S., Velychko O., Yavorska N. 2004. *Visnyk of Lviv University. Biological series*, 37: 218–220. [Терек О., Решетило С., Величко О., Яворська Н. 2004. Інтенсивність перекисного окислення ліпідів у паростках сої під дією емістиму С в умовах токсичного впливу іонів свинцю та кадмію. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 37: 218–220].
- Tuteja N., Sopory S.K. 2008. Chemical signaling under abiotic stress environment in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 3(8): 525–536. <https://doi.org/10.4161/psb.3.8.6186>
- Venero J.L., Revuelta M., Atiki L. Santiago M., Toms-Camardiel M.C., Cano J., Machado A. 2003. Evidence for dopamine-derived hydroxyl radical formation in the nigrostriatal system in response to axotomy. *Free Radical Biology and Medicine*, 34(1): 111–123. [https://doi.org/10.1016/S0891-5849\(02\)01191-7](https://doi.org/10.1016/S0891-5849(02)01191-7)
- Veselov A.P. 2001. *Fiziologiya rastenyi*, 48(3): 124–131. [Веселов А.П. 2001. Математическая модель возможного триггера обратимого включения режима стресса у растений. *Физиология растений*, 48(3): 124–131].
- Veselov A.P., Kurhanova L.N., Lykhacheva A.V., Sushkova U.A. 2002. *Fyzyolohiya rastenyi*, 49(3): 385–390. [Веселов А.П., Курганова Л.Н., Лихачева А.В., Сушкова У.А. 2002. Возможное регуляторное влияние перекисного окисления липидов на активность Н⁺-АТФазы плазмалеммы в условиях стресса. *Физиология растений*, 49(3): 385–390.
- Vladymyrov Yu.A. 2000. *Sorosovskiy obrazovatelnyy zhurnal*, 12: 13–19. [Владимиров Ю.А. 2000. Свободные радикалы в биологических системах. *Сorosovskiy obrazovatelnyy zhurnal*, 12: 13–19].
- Voothuluru P., Anderson J.C., Sharp R.E., Peck S.C. 2016. Plasma membrane proteomics in the maize primary root

- growth zone: novel insights into root growth adaptation to water stress. *Plant Cell and Environment*, 39(9): 2043–2054. <https://doi.org/10.1111/pce.12778>
- Wijewardana C., Alsajri F.A., Irby J.T., Krutz L.J., Golden B., Henry W.B., Gao W., Reddy K.R. 2011. Physiological assessment of water deficit in soybean using midday leaf water potential and spectral features. *Functional Plant Biology*, 38(6): 523–533. <https://doi.org/10.1071/FP11021>
- Xue Q., Zhu Z., Musick J.T., Stevart B.A., Dusek, D.A. 2006. Physiological mechanisms contributing to the increased water-use efficiency in winter wheat under deficit irrigation. *Plant Physiology*, 162(2): 154–164. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.04.026> <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.04.026>
- Yin H., Xu L., Porter N.A. 2011. Free radical lipid peroxidation: mechanisms and analysis. *Chemical Reviews*, 111(10): 5944–5972. <https://doi.org/10.1021/cr200084z>
- Zamzami N., Maise C., Métivier D., Kroemer G. 2007. Measurement of membrane permeability and the permeability transition of mitochondria. *Methods in Cell Biology*, 80: 327–340. [https://doi.org/10.1016/S0091-679X\(06\)80016-6](https://doi.org/10.1016/S0091-679X(06)80016-6)
- Zhang L., Peng J., Chen T.T., Zhao X.H., Zhang S.P., Liu S.D., Dong H.L., Feng L., Yu S.X. 2014. Effect of drought stress on lipid peroxidation and proline content in cotton roots. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 24(6): 1729–1736.
- Zheng J., Fu J., Gou M., Huai J., Liu Y., Jian M., Huang Q., Guo X., Dong Z., Wang H., Wang G. 2010. Genome-wide transcriptome analysis of two maize inbred lines under drought stress. *Plant Molecular Biology*, 72(4–5): 407–423. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9579-6>
- Zhu J.-K. 2016. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167(2): 313–324. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>
- Zhu S.Y., Zhuang J.S., Wu Q., Liu Z.Y., Liao C.R., Luo S.G., Chen J.T., Zhong Z.M. 2018. Advanced oxidation protein products induce pre-osteoblast apoptosis through a nicotinamide adenine dinucleotide phosphate oxidase-dependent, mitogen-activated protein kinases-mediated intrinsic apoptosis pathway. *Aging Cell*, 17(4): e12764. <https://doi.org/10.1111/acel.12764>

Рекомендує до друку І.В. Косаківська



Елеонора Захарівна КОВАЛЬ (до 90-річчя від дня народження)



У серпні 2020 року виповнилось 90 років від дня народження відомого міколога, знаного фахівця з питань систематики та екології мікроскопічних грибів, доктора біологічних наук, лауреата премії Ради Міністрів СРСР, автора і співавтора низки монографій та понад 300 наукових статей Елеонори Захарівни Коваль.

Елеонора Захарівна народилася 10 серпня 1930 року в м. Умань (тепер Черкаська обл.). На долю її покоління з раннього дитинства припало чимало випробувань: голодні 30-ті роки, війна, життя в окупації, повоєнне лихоліття. Довелося пережити й особисті трагедії – загибель батька, розстріл репресованого діда – знаного українського педагога, етнографа і краєзнавця Марка Грушевського.

Незважаючи на скруту і всі негаразди, Елеонора Захарівна прагнула здобути освіту і на початку 50-х років вступила до Київського державного університету ім. Т.Г. Шевченка. З дитинства вона полюбила фізику і мріяла обрати саме цей фах, але тодішні важкі часи внесли корективи в її плани: згідно з тогочасними постановами, заняття фізикою було заборонене для осіб, які перебували в окупації. Так, майже випадково, Елеонора Захарівна опинилася серед студентів біолого-грунтознавчого факультету.

Проте, очевидно, в житті не буває випадкових речей. Під час навчання вона обрала кафедру мікології і фітопатології, де вперше зустрілась із завідувачем кафедри, професором С.Ф. Морочковським. Ця зустріч стала доленосною і заклала перші підвалини процесу формування її як фахівця-міколога. Згодом Елеонора Захарівна згадувала: "Саме Семен Филимонович направив мене і благословив експедиційний стиль життя міколога-дослідника природи. Забути першу зустріч із Семеном Филимоновичем неможливо і дякую Долі, яка направила мене до нього. Добрі слова його про мої перші рисунки додали впевненості в своїх можливостях і згодом, коли виникала потреба проілюструвати визначений матеріал для публікацій, виконувала все сама, як і для останньої монографії "Пеніцилії"...".

Навчання тривало не лише в стінах університету, а й під час експедиційних виїздів під керівництвом професора С.Ф. Морочковського (вже як завідувача кафедри нижчих рослин), доцента кафедри З.Г. Лавітської, а також за участі співробітників Ботанічного музею Київського університету. Її перша наукова стаття була опублікована в 1957 р. за матеріалами студентських експедиційних зборів у журналі "Бюллетень Главного Ботанического сада СССР".

Ще в університетські роки Е.З. Коваль брала участь в експедиціях на Далекий Схід колишнього СРСР. Після закінчення університету в 1955 р. вона знову повернулася до цього цікавого для проведення наукових досліджень регіону і до 1960 р. працювала

у Далекосхідній філії Сибірського відділення АН СРСР (м. Владивосток Приморського краю, РФ). Предметом її досліджень було видове різноманіття грибів (мікофлора) заповідних територій Примор'я, Сахаліну, Курильських островів. Внаслідок ретельних мікологічних обстежень далекосхідного регіону нею були знайдені нові, цікаві та рідкісні види грибів. Результати вивчення грибів на території одного з обстежених заповідних об'єктів Е.З. Коваль узагальнила в дисертаційній роботі на здобуття ступеня кандидата біологічних наук "Микофлора заповідника "Кедровая падь"", яку успішно захистила в 1962 р. вже у Києві.

Після повернення до Києва в 1960 р. Е.З. Коваль спочатку працювала у відділі мікології Інституту ботаніки АН УРСР, завідувачем якого на той час був професор С.Ф. Морочковський. З 1961 р. вона перейшла до Інституту мікробіології і вірусології АН УРСР, а саме до відділу фізіології грибів, який очолювала член-кореспондент АН УРСР В.Й. Білай. Тут Е.З. Коваль працювала до 1992 р., спочатку старшим науковим співробітником, а згодом провідним науковим співробітником і тривалий час була заступником керівника відділу. У 1992–1994 рр. вона була провідним науковим співробітником Інноваційного центру НАН України.

Сфера наукових інтересів Елеонори Захарівни у галузі мікології є надзвичайно широкою і охоплює різноманітні об'єкти. На початку своєї наукової діяльності вона займалась вивченням видів грибів-патогенів дерев і чагарників, мікобіоти степових заповідників України, грибів як компонентів біогеоценозів, мікроміцетів ризосфери сільськогосподарських рослин, зокрема, пшениці та бавовника за умов зрошення у південних регіонах України, мікроскопічних грибів у різних типах ґрунтів тощо. Е.З. Коваль є одним із співавторів збірника "Микромицеты почв" (Билай В.И. и др., 1984), де наведено дані про поширення деяких таксономічних груп мікроміцетів та їхню роль у процесах трансформації органічної речовини в ґрунті.

Дослідження грибовостійкості матеріалів було започатковано на базі відділу мікології, який очолював чл.-кор. АН України М.М. Підоплічко, та відділу фізіології грибів під керівництвом чл.-кор. АН України В.Й. Білай (з 1979 р. – єдиного відділу фізіології і систематики мікроміцетів). З 1960-х років Е.З. Коваль, вивчаючи мікроміцети ґрунтів, зокрема, забруднених вуглеводнями, розпочинає

дослідження росту і засвоєння грибами широкого спектру вуглеводнів, а також амінокислотного складу і вмісту білка в міцеліальній біомасі, вирощеній на вуглеводнях. Перша друкована праця за цією тематикою вийшла друком у 1965 р., а отже саме цей час можна вважати початком подальших досліджень проблем грибовостійкості. Е.З. Коваль також започаткувала дослідження хітину і хітинолізу у грибів, і цей напрям є актуальним і дотепер.

Проблема біопшкоджень матеріалів, виробів і різноманітних конструкцій була й залишається надзвичайно важливою впродовж багатьох десятиріч. Для координації цих досліджень наприкінці 60-х років минулого століття у колишньому СРСР за ініціативою Державного комітету з питань науки та техніки була створена Наукова рада з біопшкоджень, постійним членом якої до 1992 р. була Е.З. Коваль.

Починаючи з 1975 р., з'являються численні публікації та авторські свідоцтва Е.З. Коваль з питань грибовостійкості різних матеріалів – склокристалічних, дорожньо-будівельних, гіпсокартону, кремній-органічних сполук, в тому числі захисних покриттів, таких як ситали, перліти, тонкі металеві плівки, алюмосилікати, поліуретанові еластomers, лакофарбові покриття, а також різних видів палива, моторних олій та змашувально-охолоджуючих рідин, і загалом різноманітних конструкційних матеріалів та виробів, зокрема, в умовах морського тропічного клімату.

Разом із колегами (Т.І. Редчиць, Л.П. Сидоренко, С.П. Мельник, О.С. Харкевич, пізніше Р.Ю. Пашкевич) дослідження грибовостійкості різних матеріалів проводились у співпраці з низкою установ як в Україні (Інститут проблем матеріалознавства АН УРСР, Інститут колоїдної хімії та хімії води АН УРСР, Інститут хімії високомолекулярних сполук АН УРСР, НДІ "Автодор", Київський політехнічний інститут, Київський інженерно-будівельний інститут, НДІ шкіряної промисловості, НВО "Арсенал", НВО "Карат", аеропорт "Жуляни", Український центр стандартизації та метрології), так і за її межами (ВНДІ авіаційних матеріалів, ВО "КамАЗ", лабораторія біодеструкції Інституту ботаніки АН Литовської РСР). На засадах цієї співпраці в подальшому було створено Випробувальну лабораторію технічних виробів та матеріалів (нині – лабораторія грибовостійкості та мікробіологічних досліджень Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України). Е.З. Коваль є співавтором декількох монографій за цією тематикою, зокрема, "Рост грибів на

углеводородах нефти" (1980), "Микробная коррозия и ее возбудители" (1980), яка отримала премію Ради Міністрів СРСР у 1983 р., "Микодеструкторы промышленных материалов" (1989).

Як міколог-систематик Е.З. Коваль завжди приділяла увагу сучасним методам мікроскопічних досліджень мікологічних об'єктів. Свій значний досвід у використанні методів експериментальної мікології вона виклала в розділі "Микроскопическое изучение грибов" у двох виданнях довідника "Методы экспериментальной микологии" (1973, 1982).

Ще у студентські роки, під час експедиційних виїздів по Україні і на Кавказ із З.Г. Лавітською, доцентом кафедри нижчих рослин Київського державного університету ім. Т.Г. Шевченка, Елеонора Захарівна захопилась вивченням ентомофільних грибів. Це захоплення переросло у справжній науковий інтерес, і внаслідок ретельного вивчення цієї надзвичайно цікавої і недостатньо вивченої групи грибів упродовж багатьох років на теренах колишнього Радянського Союзу Е.З. Коваль опублікувала монографію "Определитель энтомофильных грибов СССР" (1974). У цьому визначнику наводяться ключі для визначення і морфологічні описи 432 видів грибів із різних таксономічних груп, які були знайдені на комах і павукоподібних. Згодом вийшла друком ще одна її монографія, присвячена ентомопатогенним і фітопатогенним грибам порядку *Clavicipitales*, – "Клавиципитальные грибы СССР" (1984). У 1983 р. Е.З. Коваль успішно захистила докторську дисертацію на тему "Энтомофильные грибы СССР".

Е.З. Коваль є автором одного з томів багатомомного видання "Флора грибов Украины", а саме монографії "Флора грибов Украины. Зигомицеты. Энтомофторальные грибы" (2007), яка стала підсумком проведених упродовж 40 років досліджень цієї групи грибів в Україні. У цій монографії вона узагальнила проаналізовані дані з морфології, систематики, еволюції, екології, біології, фізіології та поширення ентомофторальних грибів в Україні.

Е.З. Коваль є також співавтором ще декількох монографій і визначників мікроскопічних грибів, зокрема, родів *Aspergillus* і *Penicillium*, які є поширеними у природі і мають важливе господарське значення: "Аспергиллы" (1988), "Пеницилли в навколишньому середовищі" (2014, частини 1, 2), "Пеницилли" (2016).

Елеонора Захарівна виявила інтерес і ще до одного аспекту прикладної мікології, а саме зацікавилася вивченням ролі мікроскопічних грибів у біопшкодженнях різноманітних творів образотворчого мистецтва та музейних пам'яток. За її ініціативи та активної участі проводилися спільні наукові дослідження із Національним науково-дослідним реставраційним центром України і Музеєм народної архітектури та побуту України.

З 2002 року й дотепер Е.З. Коваль є провідним науковим співробітником відділу біологічних досліджень Національного науково-дослідного реставраційного центру України. Предметом її досліджень є проблема біологічної безпеки культурних цінностей, і зокрема, адаптація методів експериментальної мікології до проведення мікологічної експертизи творів мистецтва та визначення критеріїв для оцінки контамінації музейних експонатів мікроміцетами. Результати цієї роботи узагальнено в монографії "Мікологічне обстеження музейних пам'яток" (2014 р.), у якій наведено ключі для ідентифікації та описи найпоширеніших 118 видів грибів із різних таксонів, виділених у культуру із пошкоджених творів мистецтва і пам'яток архітектури в результаті багаторічних обстежень музейних колекцій.

З нагоди ювілею Е.З. Коваль була нещодавно нагороджена Почесною відзнакою Міністерства культури України "За багаторічну плідну працю в галузі культури".

Загалом упродовж своєї наукової діяльності Е.З. Коваль описала 19 нових для науки видів грибів. Її ім'ям названо два види грибів – *Notomitra kovaliae* ("kovalii") Raitv. і *Sawadaea kovaliana* V.P. Heluta.

Мікологи України, члени секції мікології і фітопатології Українського ботанічного товариства, керівництво і колектив Інституту ботаніки щиро вітають Елеонору Захарівну зі славним ювілеєм. Бажаємо Вам, дорога Елеоноро Захарівно, доброго здоров'я, радості у житті, родинного щастя, затишку і злагоди, невичерпної енергії та наснаги для подальших творчих справ на многії літа!

Н.А. БІСЬКО, Л.І. БУРДЮКОВА, В.П. ГАЙОВА,
В.П. ГЕЛЮТА, Т.Л. ГОРОВА, Л.Ф. ГОРОВИЙ,
І.М. КУРЧЕНКО, О.С. ХАРКЕВИЧ

Український ботанічний журнал. 2020 • 77 • 4. Національна академія наук України. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного. Науковий журнал. Заснований у 1921 р. Виходить один раз на два місяці (українською, англійською та російською мовами). Головний редактор С.Л. Мосякін

Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
(протокол №11 от 25 серпня 2020 року)

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

Редактор *О.В. Пилипенко*
Технічний редактор *О.Є. Бондаренко*
Комп'ютерна верстка *Д.С. Решетников*

Формат 84×108/16. Ум.-друк. арк. 9,0. Обл.-вид. арк. 11,5. Тираж 176 прим. Зам. №

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



Fig. E1. Young upper leaves of *Chenopodium ucrainicum* with golden-pinkish mealy indumentum. Kyiv Region, Hrebinky, 16 May 2020



Fig. E2. Young upper leaves of *Chenopodium ucrainicum* with golden-pinkish mealy indumentum. Kyiv Region, Hrebinky, 6 July 2019



Fig. E3. Young plants of *Chenopodium ucrainicum*. Kyiv city, *locus classicus*, 7 July 2018



Fig. E4. Plants of *Chenopodium ukrainicum* growing along the Kyiv-Odesa highway. Kyiv Region, Hrebinky, 13 July 2019



Fig. E5. Plants of *Chenopodium ukrainicum*. Kyiv Region, Hrebinky, 13 July 2019



Fig. E6. Plants of *Chenopodium ucrainicum* collected for the KW herbarium. Kyiv Region, Hrebinky, 13 July 2019
e3



Fig. E7. Plants of *Chenopodium ucrainicum*. Kyiv city, *locus classicus*, 17 July 2019



Fig. E8. *Chenopodium ucrainicum*. Kyiv Region, Hrebinky, 20 July 2019



Fig. E9. *Chenopodium ucrainicum* growing together with *C. betaceum*. *Chenopodium album* and *C. ficifolium* were also present at this site. Kyiv Region, Hrebinky, 26 July 2020



Fig. E10. *Chenopodium ukrainicum* growing under trees along the Syrets Rivulet. Nyvky Park, W part of Kyiv city, 5 August 2020



Fig. E11. *Chenopodium ukrainicum*; fully developed plants in fruit. Kyiv city, *locus classicus*, 1 November 2019



Fig. E12. *Chenopodium ukrainicum*; fully developed plants in fruit. Kyiv city, *locus classicus*, 1 November 2019



Fig. E13. *Chenopodium ukrainicum*; a lateral branch of a fully developed plant in fruit, close-up. Kyiv city, *locus classicus*, 1 November 2019



Fig. E14. *Chenopodium ucrainicum*; a fully developed plant that was growing at an open spot. Kyiv city, *locus classicus*, 1 November 2019. Note that some leaves are superficially similar to leaves of *C. acerifolium*



Fig. E15. Groups of plants of *Chenopodium ucrainicum*, still green in the beginning of November. Kyiv city, *locus classicus*, 2 November 2018



Fig. E16. A lateral branch of *Chenopodium ucrainicum* with fruits and still green leaves. Kyiv city, *locus classicus*, 13 November 2019



Fig. E17. *Chenopodium ucrainicum* – parts collected for herbarium in mid-November. Kyiv city, *locus classicus*, 13 November 2019



Fig. E18. *Chenopodium ukrainicum*: close-up of glomerules and solitary flowers in the inflorescence. 1 November 2019

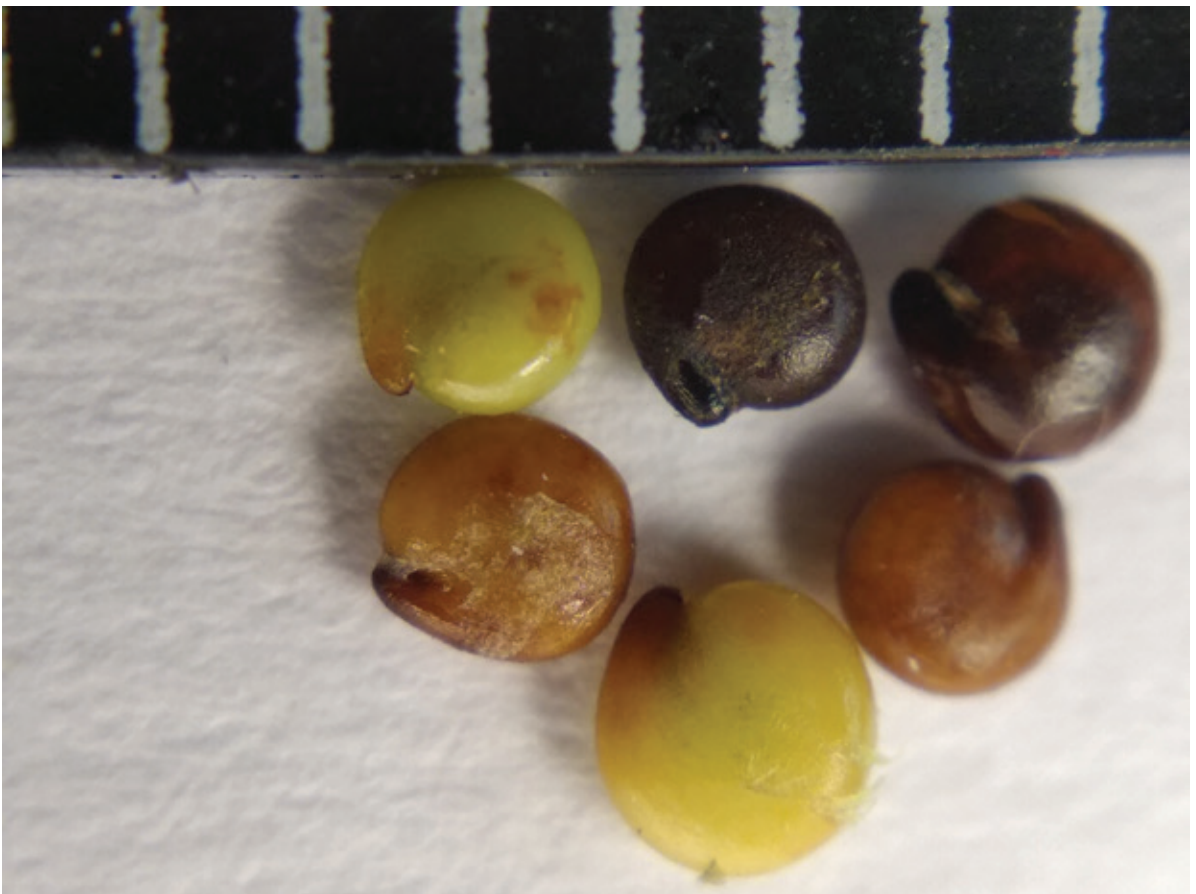


Fig. E19. Fruits/seeds from one plant of *Chenopodium ukrainicum*, collected in Kyiv city, *locus classicus*, 13 November 2019

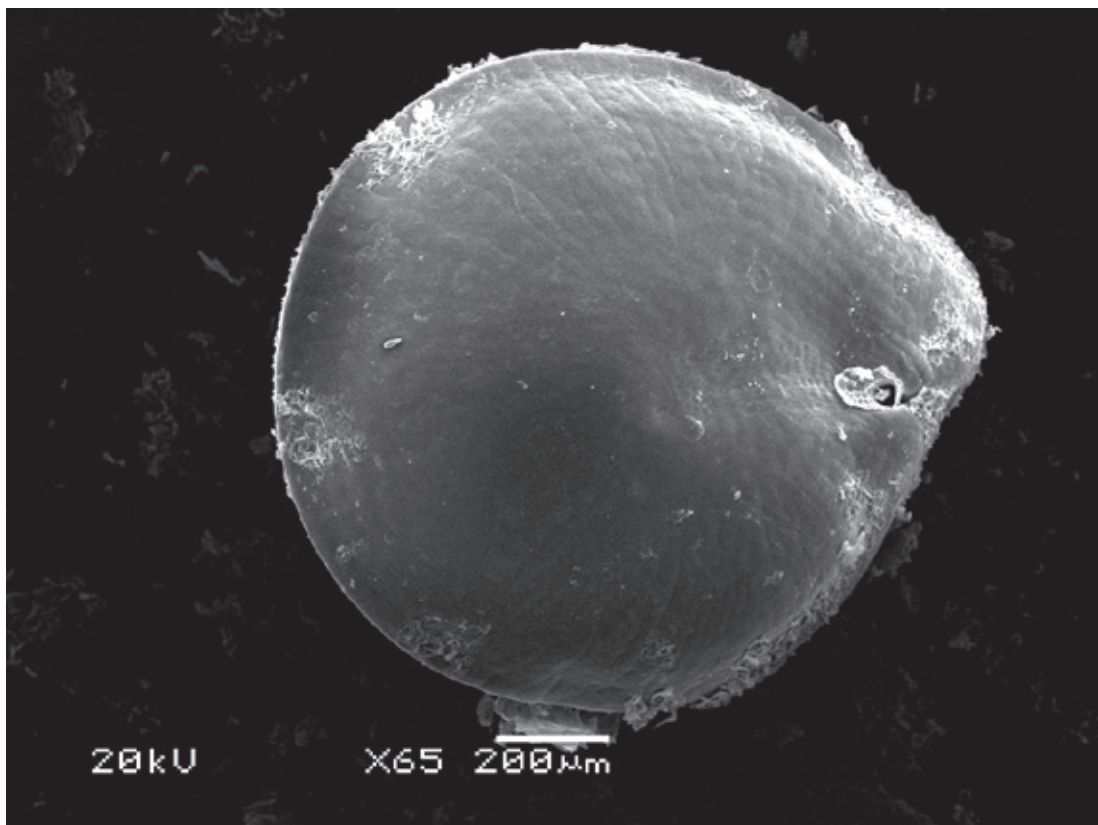


Fig. E20. A: fruits with pericarp; B: seed, pericarp removed. SEM, scale bars 500 μm (20A) and 200 μm (20B)

