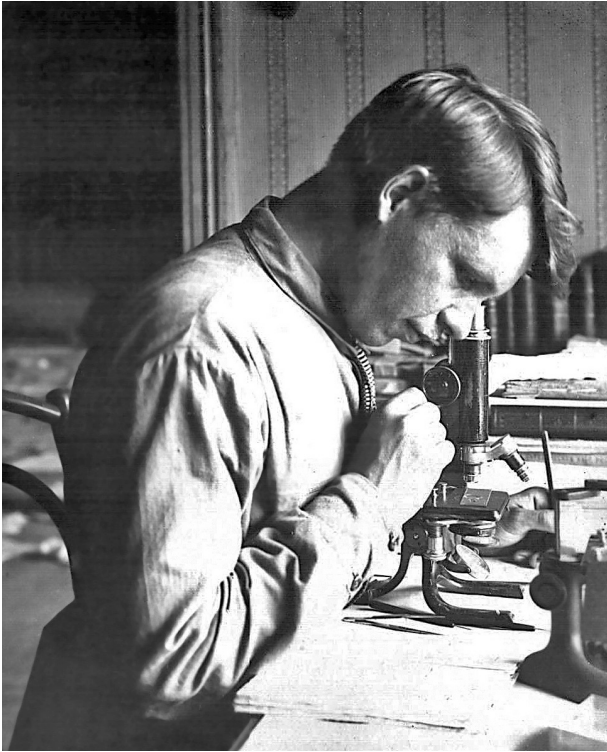


До 120-річчя від дня народження вченого



**Академік Дмитро Костьович Зеров
(20.09.1895 – 20.12.1971)**

Видатний український учений-ботанік, бріолог, криптогаміст, дійсний член Академії наук Української РСР, професор, доктор біологічних наук, засновник болотознавства в Україні, Київської бріологічної та української палеоботанічної наукових шкіл, один із засновників відомої Київської школи флористів, систематиків та філогенетиків спорових рослин, фундатор найбільшого в Україні бріологічного гербарію, заслужений діяч науки України, лауреат Державної премії України



Дмитро Зеров. 1920-ті роки



Д.К. Зеров. 1943 рік

Родина Зерових. *Нижній ряд:* Олена Дмитрівна (сестра Д.К. Зерова), Костик (син Миколи Зерова), Валерія (сестра), Софія Федорівна (дружина Миколи), Михайло Зеров (М. Орест, брат Д.К. Зерова). *Середній ряд:* Іван Іщенко (чоловік Валерії,) Георгій (наймолодший брат Д.К. Зерова), Марія (дружина Дмитра), Кость Іраклійович і Марія Яківна (батьки Д.К. Зерова). *Верхній ряд:* Дмитро Костьович, Костянтин Костьович (брат) з дружиною і Микола Костьович. Ботанічний сад Київського університету. Серпень, 1934 рік. Фото П.М. Юрченка.



УКРАЇНСЬКИЙ ТОМ 72 • 6 • 2015

БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

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

З М І С Т

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Давидов Д.А., Ємельянова С.М. Сучасний стан синтаксономії та актуальні завдання вивчення піонерної рослинності України527

Судинні рослини: систематика, географія, флора

Федорончук М.М. Система родини *Caryophyllaceae* флори України. 1. Підродини: *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae*542

Червона книга України

Безсмертна О.О., Соколенко О.А., Перегрим М.М. Знахідка *Marsilea quadrifolia* (*Marsileaceae*) у Київській області555

Спорові рослини та гриби

Лобачевська О.В., Бойко І.В. Морфофізіологічні пристосування мохів *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum* (*Bryophyta*) до періодичного висушування559

Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д. Адаптація бріофітів до водного дефіциту на території відвалу в місцях видобутку сірки566

Кондратюк С.Я., Кім Ю.А., Ю Н.-Н., Джеонг М.-Х., Янг С.-Х., Кондратюк А.С., Зареї-Даркі Б., Хо Д.-С. *Zeroviella*, новий рід ксанторіодних лишайників (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*), підтверджений даними тригенної філогенії574

Пірогов М.В. *Clupeococcum cetrariae* (*Dacampiaceae*, *Ascomycota*) в Українських Карпатах585

Фізіологія, анатомія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин

Хоркавців Я.Д., Кордюм Є.Л., Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Кіт Н.А. Галуження протонеми <i>Ceratodon purpureus</i> в умовах зміненої сили тяжіння	588
Щербаченко О.І., Рабик І.В., Лобачевська О.В. Участь мохоподібних у ренатуралізації девастрованих територій Немирівського родовища сірки (Львівська обл.)	596
Горюнова І.І., Ємець А.І., Блюм Я.Б. Порівняльний аналіз впливу нікелю та кадмію на організацію мікротрубочок у клітинах коренів <i>Arabidopsis thaliana</i>	603

Історія науки

Партика Л.Я. Академік Дмитро Костьович Зеров (до 120-річчя від дня народження)	610
--	-----

Ювілейні дати

Кордюм Є.Л. Спогади про академіка Дмитра Костянтиновича Зерова	619
Дудка І.О. Д.К. Зерова — учений, вчитель, людина	621
Голубець М.А. Три життєдайні чинники для мене від академіка Д.К. Зерова	624
Морозюк С.С. Я згадуватиму Д.К. Зерова, допоки буде жива моя пам'ять	625
Кондратюк А. Світлий дух Зерових (уривок з есе, січень 2010 р.)	626

Хроніка

Оніпко В.В., Ольшанський І.Г., Райда О.В. Міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології», присвячена 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова (15—20 вересня 2015 р., м. Полтава)	628
--	-----

Показчик статей, опублікованих в «Українському ботанічному журналі» в 2015 році	630
---	-----

НОВІ ВИДАННЯ

Вірченко В.М. Мохоподібні природно-заповідних територій Українського Полісся. — К.: ТОВ «НВП «Інтерсервіс», 2014. — 224 с.

В книзі подані відомості про бріофлору природних заповідників, національних природних парків та інших природно-заповідних територій Українського Полісся. Для кожного заповідного об'єкта наводиться історія бріологічних досліджень, аналіз таксономічного різноманіття бріофітів, їх еколого-ценотична диференціація. Особлива увага приділяється рідкісним видам та тим, які занесені до Червоної книги України і Червоної книги мохоподібних Європи.

Для ботаніків, природоохоронців, викладачів та студентів природничих факультетів вищих навчальних закладів.

Virchenko V.M. Bryophytes of protected areas of the Ukrainian Polissya, Kyiv: TOV «NVP «Interservis», 2014, 224 pp.

The data on bryophyte flora of the nature reserves, national nature parks and other protected territories of the Ukrainian Polissya are provided. The book covers the history of bryological studies, the analysis of taxonomic diversity and coenological differentiation of bryophytes for each protected area. A special attention is paid to rare species and those listed in the Red Data Book of Ukraine and the Red Data Book of European Bryophytes.

The edition is recommended for botanists, nature conservationists, lecturers and students of natural sciences faculties of universities.



doi: 10.15407/ukrbotj72.06.527

Д.В. ДУБИНА, Т.П. ДЗЮБА, Д.А. ДАВИДОВ, С.М. ЄМЕЛЬЯНОВА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

geobot@ukr.net

СУЧАСНИЙ СТАН СИНТАКСОНОМІЇ ТА АКТУАЛЬНІ ЗАВДАННЯ ВИВЧЕННЯ ПІОНЕРНОЇ РОСЛИННОСТІ УКРАЇНИ

Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Давидов Д.А., Ємельянова С.М. **Сучасний стан синтаксономії та актуальні завдання вивчення піонерної рослинності України.** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 527-541.

Викладена коротка історія синтаксономічного дослідження піонерної рослинності України, розглянуті особливості її складу, фактори територіальної й екологічної диференціації, а також актуальні завдання подальших досліджень. Встановлено, що на території України піонерна рослинність охоплює ценози 76 асоціацій, які належать до 13 союзів, 10 порядків і дев'яти класів. Вона представлена угрупованнями засоленних приморських і континентальних екоотопів (класи *Thero-Salicornietea* і *Crypsidetea aculeatae*), морських кам'янистих пляжів і кліфів (*Crithmo-Staticetea*), приморсько-дюнних екосистем (*Ammophiletea* і *Cakiletea maritimae*), прибережних ділянок континентальних водойм і водотоків (*Isöeto-Nano-Juncetea* і *Bidentetea tripartitae*), а також пісків і піщаних степів (*Koelerio-Corynepherea* і *Festucetea vaginatae*). Для всіх класів характерний середньоевропейський рівень ценотичного багатства, крім *Koelerio-Corynepherea*, в якого він нижчий. Встановлено, що факторами територіальної й екологічної диференціації, які також обумовлюють ценотичне багатство угруповань, є: для *Thero-Salicornietea* і *Crypsidetea aculeatae* — рельєф місцезростань, тривалість нагінного підтоплення, ступінь засолення ґрунтів і їхній склад; для *Crithmo-Staticetea* — ступінь зволоження й засолення субстрату; для *Ammophiletea* — інтенсивність абразивно-аккумулятивної діяльності моря, а також тип і щільність субстрату; для *Cakiletea maritimae* — інтенсивність абразивно-аккумулятивної діяльності моря, тип і щільність ґрунтового покриву, вміст сполук азоту; для *Isöeto-Nano-Juncetea* — характер рельєфу екоотопів, склад ґрунтів, потужність і ступінь їхньої аерації, а також рівень залягання ґрунтових вод; для *Bidentetea tripartitae* — склад ґрунтів і тривалість поверхневого підтоплення; для *Koelerio-Corynepherea* — рельєф місцезростань й особливості складу ґрунтів (зокрема, реакція ґрунтового розчину); для *Festucetea vaginatae* — характер рельєфу, тип ґрунтів, гумусованість, їхня щільність і ступінь розвитку еолових процесів.

На сучасному рівні вивчення піонерної рослинності України в повнішому обсязі здійснена лише її синтаксономічна інвентаризація. Відзначається істотна трансформованість піонерної рослинності в Україні та необхідність реалізації відповідних природоохоронних заходів, зокрема створення нових природно-заповідних об'єктів й екологічної реставрації рослинності. Зазначено умови та деякі шляхи вирішення запропонованих й інших завдань з вивчення та збереження піонерної рослинності.

К л ю ч о в і с л о в а: піонерна рослинність, синтаксономія, Україна

Піонерна рослинність — це рослинність, яка формується на новоутворених територіях — аренах, косах і пляжах, глинистих відслоненнях, ділянках, звільнених від поверхневого затоплення, тощо, і складена переважно видами-терофітами. Екотопи, в яких вона розвивається, відзначаються специфічною структурою і є місцем формування біологічного різноманіття (Zaletaev, 1997). Такі угруповання мають особливий склад, структуру та механізми стійкості, відмінні від стабільніших місцезростань.

Підвищена флуктуаційна активність чинників середовища — одна з найважливіших особливостей новоутворених екоотопів, що визначають специфічну структуру, режим функціонування, механізми стійкості й умови розвитку фітоценозів. Вона забезпечує їм особливо важливу еволюційну роль, зокрема в розвитку процесів адаптаціогенезу організмів, спонтанної гібридизації та симпатричного формоутворення (Zaletaev, 1997). Висока варіабельність середовища і його ізоляція зумовлюють підвищений ступінь формоутворення та наявності поліморфних видів. Р.В. Камелін вважає, що всі

© Д.В. ДУБИНА, Т.П. ДЗЮБА, Д.А. ДАВИДОВ,
С.М. ЄМЕЛЬЯНОВА, 2015

процеси сингенезу, притаманні піонерній рослинності, є частішими випадками філоценогенезу, ніж зміни фітоценозів у результаті різних варіантів селектогенезу (Kamelin, 2007).

Види, характерні для угруповань піонерної рослинності, лише частково володіють властивостями експлерентів з невисокою конкурентною спроможністю, але, як і стретолеранти, характеризуються високою адаптивною витривалістю до змінних умов середовища — пересихання, підтоплення, засипання, вивітрювання, деградації та реградації солончаків тощо. Є припущення, що піонерні угруповання матимуть швидшу реакцію на глобальні зміни клімату, ніж представники інших типів організації рослинності; ця різниця зумовлена переважанням альтернативних механізмів регуляції сезонних циклів у піонерних видів (Sergienko, Sonina, 2011).

До особливостей структури угруповань піонерної рослинності належать невисоке проективне покриття та незначне флористичне багатство. Характер субстрату, зокрема його щільність і ступінь зволоження, визначають швидкість процесів заростання. Саме різноманітні поєднання екологічних факторів новоутворених ділянок і спричинюють високу фітоценотичну різноманітність піонерної рослинності України (Dubyna et al., 2004).

Піонерна рослинність формується в таких умовах, де інші типи організації не здатні розвиватися, і є оптимальною для порушених місцезростань. Вона відіграє важливу функціональну роль як початкова стадія заростання та відновлення природної рослинності; є місцем гніздування, годівлі, перебування під час перельотів багатьох видів птахів, а також слугує оселищем для ссавців, комах та інших тварин. Вона також виконує берегозакріплювальну, водоочисну, протиерозійну, протизсувну, ресурсну, екотуристичну та багато інших функцій.

Піонерна рослинність в Україні досліджена ще недостатньо. Узагальнювальних праць з синтаксономії даного типу організації на засадах еколого-флористичної класифікації в Україні досі ще мало. На сучасному етапі найбільш повно досліджені піонерні фітосистеми приморських геокомплексів, які репрезентовані угрупованнями *Cakiletea maritimae* R. Tüxen et Preising ex Braun-Blanquet et R. Tüxen 1952, *Ammophiletea* Braun-Blanquet et R. Tüxen ex Westhoff, Dijk et Passchier 1946, *Thero-Salicornietea* (Pignatti 1953) R. Tüxen in R. Tüxen et Oberdorfer 1958 та *Crypsidetea aculeatae* Vicherek 1973 (Dubyna

et al., 2004, 2011, 2013; Dubyna et al., 2010), а також ценози класу *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novák 1941 (Vicherek, 1972; Bajrak, 1998; Orlov, Yakushenko, 2005; Galchenko, 2006; Onyshchenko, 2006; Kuzemko, 2009). Для них з використанням сучасних статистичних методів обробки даних встановлено синтаксономічний склад і виявлено еколого-ценотичні особливості. Значно менше у фітоценотичному аспекті досліджені угруповання гідрофільних однорічників з ефемерним типом вегетації (клас *Isöeto-Nano-Juncetea* Braun-Blanquet et R. Tüxen ex Braun-Blanquet et al. 1952), а також ценози нітрофільних однорічників на перезволожених субстратах (клас *Bidentetea tripartitae* R. Tüxen et al. ex von Rochow 1951) (Dubyna et al., 2003, 2004; Gomlya, 2005; Orlov, Yakushenko, 2005; Senchylo, Goncharenko, 2006; Shapoval, 2006; Didukh et al., 2008; Soroka, 2010; Kovalenko, 2014). У цій роботі висвітлена історія вивчення синтаксономії піонерної рослинності в Україні, розглянуті особливості її складу, фактори територіальної та екологічної диференціації синтаксонів, а також окреслені актуальні завдання подальших досліджень.

В Україні піонерна рослинність представлена ценозами засоленних приморських і континентальних екотопів, узбереж морських і континентальних водойм, прибережних ділянок континентальних водойм і водотоків, а також пісків і піщаних степів. За нашими даними, вона охоплює угруповання 76 асоціацій, що належать до 13 союзів, десяти порядків і дев'яти класів (*Thero-Salicornietea*, *Crypsidetea aculeatae*, *Crithmo-Staticetea* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Roussine et Nègre 1952, *Ammophiletea*, *Cakiletea maritimae*, *Isöeto-Nano-Juncetea*, *Bidentetea tripartitae*, *Koelerio-Corynephoretea* і *Festucetea vaginatae* Soó ex Vicherek 1972). Піонерні угруповання відслонень кам'янистих порід автори відносять до хазмофітної рослинності (класи *Asplenietea trichomanis* (Braun-Blanquet in Meier et Braun-Blanquet 1934) Oberdorfer 1977, *Adiantetea capilli-veneris* Braun-Blanquet 1948, *Thlaspietea rotundifolii* Braun-Blanquet 1948, *Helianthemum-Thymetea* Romaschenko, Didukh et V. Solomakha 1996, *Onosmato polyphyllae-Ptilostemonetea echinocephali* Korzhenevskiy 1990 і *Sedo-Scleranthetea* Braun-Blanquet 1955).

Піонерна рослинність засоленних приморських і континентальних екотопів. Її синтаксономічна різноманітність представлена угрупованнями кла-

сів *Thero-Salicornietea* і *Crypsidetea aculeatae*. Клас *Thero-Salicornietea* охоплює ценози однорічних трав'яних сукулентних галофітів, що тяжують до періодично затоплюваних або надмірно зволжених місцезростань — берегів морів і лиманів, терас річок тощо. Вони зазвичай розташовуються в рельєфі вузькими смугами різних розмірів і конфігурації та відіграють важливу роль в утворенні рослинного покриву, сприяючи деградації солончаків і формуванню на їхньому місці засоленолучної рослинності. Фітоценози класу найхарактерніші для півдня степової зони та рівнинного Криму, особливо для Присивашся, але подекуди також трапляються й на півночі Степу, і навіть у південній смузі Лівобережного Лісостепу, на терасах приток Дніпра — річок Сули, Псла, Ворскли, Орелі та Самари. У північніших регіонах ці угруповання зазвичай поширені мозаїчно та в комплексі з ценозами інших типів організації рослинності.

В Україні угруповання *Thero-Salicornietea* більше досліджувалися у приморській частині. Детально описано галофітну рослинність Причорномор'я (Dubyna et al., 1998, 2003, 2004, 2007; Umanets, Solomakha, 1998; Umanets et al., 2001; Voytyuk, 2005) і Приазов'я (Namliyeva, 1996; Tyshchenko, 2006; Dubyna, Neuhäuslová, 2003; Dubyna et al., 2007). Для Лівобережного Придніпров'я, без конкретних вказівок на місця описів, наводилися дві асоціації з класу *Thero-Salicornietea* (Vajrak, 1997).

Найповніша класифікаційна схема та продромус синтаксонів галофітної рослинності України подані в монографії Д.В. Дубини зі співавторами (Dubyna et al., 2007). У ній наводиться 10 асоціацій з класу *Thero-Salicornietea*. Зауважимо, що запропоновані авторами класифікаційна схема та продромус синтаксонів мали низку недоліків (Golub et al., 2008), тому був здійснений критичний їх перегляд, проведена обробка фітоценотичних матеріалів на основі індуктивного підходу до класифікації рослинності та сучасних кількісних методів інтерпретації фітосоціологічних даних, окремі синтаксони авторами валідизовані (Dubyna et al., 2011, 2013; Dubyna et al., 2013; Dziuba, 2013). За новітніми даними, в Україні поширені угруповання одного порядку *Thero-Salicornietalia* Pignatti 1953, двох союзів: *Salicornion prostratae* Géhu 1992 і *Thero-Suaedion* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Roussine et Nègre 1952 та десяти асоціацій: *Salicornietum prostratae* Soó 1927, *Petrosimonia oppositifoliae-Salicornietum* Korzhenevskiy et Klyukin in Dubyna et al. 2007,

Bassietum hirsutae Şerbănescu 1965, *Halimionetum pedunculatae* Şerbănescu 1965, *Ofaisto monandri-Salicornietum* Dubyna et Neuhäuslová 2003, *Suaedetum salsae* Golub et Tchorbade 1995, *Salicornio perennantis-Suaedetum salsae* Freitag, Golub et Yuritsyna 2001, *Suaedetum confusae* Golub et Tchorbade in Golub 1995, *Lepidietum crassifoliae* Korzhenevskiy et Klyukin 1991, *Petrosimonia brachiatae-Artemisietum santonicae* Korzhenevskiy et Klyukin 1991.

Угруповання класу *Thero-Salicornietea* характеризуються середньоєвропейським рівнем ценотичного багатства. Його ценотаксономічна специфіка проявляється у подібності діагностичних видів вищих рангів (класу та порядку) для України, Центральної, Південної та Східної Європи, регіональна — відображається складом діагностичних блоків синтаксонів середнього та нижчого рангів (союзів й асоціацій), а також супутніх видів. Відмінною особливістю ценоструктури угруповань *Thero-Salicornietea* є відсутність абсолютно характерних видів, що трапляються лише в одному із синтаксонів, складність виділення чітко відокремлених екологічних груп видів, а також невисокий загальний флористичний склад (96 видів), зумовлений вузьким діапазоном екологічної толерантності представників цього типу рослинності. Факторами територіальної диференціації виступають рельєф місцезростань, тривалість нагінного підтоплення, ступінь засолення ґрунтів, їхній тип і механічний склад.

Клас *Crypsidetea aculeatae* репрезентує угруповання засоленних подових ділянок і днищ балок із пухкими солончаковими ґрунтами Півдня України. Його угруповання трапляються на грязевулканічних засоленних місцезростаннях, а також на прибережних ділянках засоленних боліт, лиманів, рідше — на солончаках з мулистими ґрунтами. Флористичний склад останніх бідніший. В Україні клас охоплює порядок *Crypsidetalia aculeatae* Vicherek 1973 з союзами *Polygono salsuginei-Crypsion aculeatae* Korzhenevskiy et Klyukin in Korzhenevskiy, Klyukin et Korzhenevskaya 1997 (включає асоціацію *Polygono salsuginei-Crypsidetum aculeatae* Korzhenevskiy et Klyukin in Korzhenevskiy, Klyukin et Korzhenevskaya 1997) і *Cypero-Spergularion salinae* Slavnić 1948 (з асоціаціями *Crypsidetum aculeatae* Wenzl 1934 і *Heleochoëtum schoenoidis* Тора 1939). Цей клас в Україні теж характеризується середньоєвропейським рівнем ценотичного багатства. Провідними факторами територіальної та екологічної диференціа-

ції його синтаксонів є зволоження та засолення ґрунтів. Угруповання відзначаються переважанням однорічних видів, що розвиваються в умовах різко змінного режиму зволоження та засолення. Як і західноєвропейські, вони характеризуються низьким рівнем ценорізноманітності, що зумовлено відносно невеликим розмаїттям екоотопів — піщаних і дрібночерепашкових приморських наносів, до яких вони приурочені. Особливостями ценотичної структури класу є високе проективне покриття за маловидового складу. У сукцесійних рядах угруповання класу розташовуються між ценозами *Thero-Salicornietea* або *Juncetea maritimi* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Roussine et Nègre 1952 і *Festuco-Puccinellietea* Soó ex Vicherek 1973.

Піонерна рослинність морських узбереж. До її складу належать угруповання алювіальних піщано-черепашникових і валунно-галькових пляжів і кліфів, що формуються під впливом еолових процесів і солоних бризок на узбережжях Чорного й Азовського морів. Ці угруповання започатковують еколого-ценотичні ряди літоральних екосистем, виступаючи їхніми первинними ланками, але водночас являють собою і фінальні стадії сукцесій, оскільки морські хвилі постійно впливають на їхнє формування і перешкоджають подальшому розвитку (Dubyna et al., 2007).

Рослинність кам'янистих пляжів і кліфів на узбережжях Чорного й Азовського морів репрезентують ценози класу *Crithmo-Staticetea*. Синтаксономічна різноманітність цього класу є невисокою (три асоціації — *Puccinellio distantis-Limonietum meyeri* Korzhenevskiy et Klyukin 1987, *Crithmo-Elytrigietum bessarabicae* Korzhenevskiy et Klyukin in Korzhenevskiy 2001 та *Lactuco tataricae-Elytrigietum bessarabicae* Korzhenevskiy et Klyukin in Korzhenevskiy 2001, що належать до союзу *Kochio prostratae-Limonion meyeri* Korzhenevskiy et Klyukin 1987 порядку *Crithmo-Staticetalia* Molinier 1934). Вони трапляються на приморських узбережжях Кримського півострова, звідки й були описані (Korzhenevskiy, 2001).

Рослинність приморсько-дюнних екосистем, які являють собою вузькі еокліни зі своєрідною будовою, динамічністю екоотопів, багатим і різноманітним рослинним покривом, репрезентують класи *Ammophiletea* (псамофітні угруповання, сформовані переважно видами-багаторічниками з добре розвиненими кореневими системами та кореневищами)

та *Cakiletea maritimaе* (гало- та нітрофільні угруповання однорічників-терофітів). В Україні вони досліджувалися доволі детально. Описано рослинність арен Нижнього Дніпра (Vicherek, 1971), коси Бірючий острів (Dubyna et al., 1994, 1995), Білосарайської (Androsova, Solomakha, 1996; Tyshchenko, 2006), Обитічної, Самсонової, Безіменної, Кривої, Бердянської та інших кіс північної частини Азовського узбережжя (Ляпинська, Широкинська, Степанівська і Федотова) (Tyshchenko, 2006), Кримського півострова (Korzhenevskiy et al., 1984; Korzhenevskiy, Klyukin, 1990; Kapralov, 2006), приморсько-дюнних екосистем Дунайського біосферного (Dubyna et al., 1996, 2003) та Чорноморського природного (Umanets et al., 2001) заповідників. Ці дослідження узагальнені в роботах Д.В. Дубини зі співавторами (Dubyna, Tymoshenko, 2003; Dubyna, Tymoshenko, Golub, 2007). Для України наводиться вісім асоціацій з класу *Ammophiletea* (*Tournefortietum sibiricae* Popescu et Sanda 1975, *Salsoletum sodae* Slavnić 1948, *Elymetum gigantei* Morariu 1957, *Artemisietum arenariae* Popescu et Sanda 1975, *Asparago levinae-Calamagrostidetum epigei* Vicherek 1971, *Elymo-Astrodaucetum littoralis* Korzhenevskiy et al. in Korzhenevskiy 2001, *Crambetum maritimaе* Şerbănescu 1970, *Centaureo odessanae-Elymetum gigantei* Vicherek 1971) та чотири — з класу *Cakiletea maritimaе* (*Cakilo euxinae-Euphorbietum peplidis* Dubyna et al. 1994, *Lactuco tataricae-Cakiletum euxinae* Korzhenevskiy et Klyukin in Korzhenevskiy 2001, *Cakilo euxinae-Salsoletum ruthenicae* Vicherek 1971 і *Cakilo euxinae-Salsoletum tragi* Vicherek 1971). Встановлено, що факторами територіальної та екологічної диференціації угруповань класу *Ammophiletea* виступають інтенсивність абразивно-акумулятивної діяльності моря, тип і щільність ґрунтового покриву. Угруповання приурочені до одних з найдинамічніших форм рельєфу — авандюн, які завжди перебувають у режимі трансформації. Вони зазнають як видування піску з уже утворених поверхонь, так і постійного його надходження з нижче розташованих ділянок пляжів. У сукцесійних рядах ці угруповання розміщуються між ценозами *Cakiletea maritimaе* і *Festucetea vaginatae*. Ценотаксономічна специфіка відображається у переважанні в складі ценофлори класу багаторічників — представників ксеромезофітного флорокомплексу, а також видів-терофітів. Угруповання, як і попередні, відзначаються середньоєвропейським рівнем ценорізноманіття, що зумовлено значними площами приморсько-

дюнних екосистем в Україні та специфічністю на рівні асоціацій, союзів і порядків. Особливості ценоструктури угруповань класу — розріджений трав'яний покрив (у середньому 30–50 %) і їхня невисока флористична насиченість (у середньому 7–9 видів, загалом — 106).

Факторами територіальної й екологічної диференціації синтаксонів *Cakiletea maritimaе* є тип і щільність ґрунтового покриву, вміст рухомих сполук азоту, а також інтенсивність абразивно-аккумулятивної діяльності моря. Встановлено, що особливостями ценоструктури угруповань класу *Cakiletea maritimaе* є низьке загальне проективне покриття фітоценозів (у середньому 10–20 %), малочисельність флористичного складу (38 видів) і переважна участь у ньому терофітів, зокрема видів, адаптованих до екстремальних умов регулярного затоплювання та вимивання. Специфічність угруповань спричинюється різко диференційованими за факторами середовища умовами і виявляється також у тому, що вони, з одного боку, започатковують еколого-ценотичні ряди літоральних геосистем, а з іншого — водночас являють собою фінальні стадії сукцесії, оскільки постійно зазнають дії морських хвиль. Вони є перехідними, що заміщують на межі прибою водні угруповання, і після виходу геосистем з-під впливу морських хвиль змінюються ценозами класу *Ammophiletea*. Як і західноєвропейські, ці угруповання характеризуються досить низьким рівнем ценорізноманітності, що зумовлено екстремальними умовами місцезростань.

Піонерна рослинність узбереж континентальних водойм і водотоків. У континентальній частині України піонерна рослинність формується на ділянках, пов'язаних із діяльністю річкових долин. Угруповання поширюються у посушливих ксерофітних умовах (на пісках борових терас) і в перезволожених місцях: по берегах річок, озер, ставків і різноманітних дрібних водотоків. В останньому випадку формування рослинності має періодичний характер і залежить від ранньовесняних повеней і процесів обміління водойм у посушливий літній період.

Піонерна рослинність узбереж континентальних водойм і водотоків представлена угрупованнями двох класів: *Isöeto-Nano-Juncetea* та *Bidentetea tripartitae*.

Клас *Isöeto-Nano-Juncetea* охоплює ценози терофітів, що зростають в умовах періодичної різкої зміни зволоження. Вони поширені по берегах річок і

струмків по всій території України. До характерних видів синтаксонів класу належать *Cyperus fuscus* L., *C. michelianus* (L.) Delile, *Juncus bufonius* L., *Limosella aquatica* L., *Peplis portula* L., *Pycreus flavescens* (L.) Rchb. та ін. У зв'язку з сезонністю розвитку їхніх угруповань для характеристики цієї рослинності часто вживається термін «заплавний ефемеретум» (Shennikov, 1938). У роботах різних авторів для території України наводилися окремі синтаксони класу. Зокрема, для Канівського природного заповідника та Середнього Дніпра загалом — асоціація *Cypero fusci-Limoselletum* (Oberdorfer 1957) Korneck 1960 (Senchylo, Goncharenko, 2006), для проектного Коростишівського національного природного парку — асоціація *Juncetum bufonii* Felföldy 1942 (Orlov, Yakushenko, 2005), для долини р. Хорол — дериватне угруповання *com. Juncus bufonius*, яке є тотожним асоціації *Juncetum bufonii* (Gomlya, 2005), для Північного Причорномор'я — асоціація *Dichostyli-Gnaphalietum uliginosi* Horvatič 1931 (Dubyna et al., 2004), для Національного природного парку «Пирятинський» — асоціації *Cyperetum flavescens* W. Koch ex Aichinger 1933, *Juncetum bufonii*, *Cyperetum micheliani* Horvatič 1931, *Eleocharito acicularis-Limoselletum aquaticae* Wendelberger-Zelinka 1952, *Eragrostietum suaveolentis* Golub et al. 2005 (Kovalenko, 2014a). Крім того, вперше з території України описані асоціації *Lythro volgensis-Juncetum tenageiae* Vicherek 1968, *Psammophiliello-Juncetum nastanthi* Kovalenko 2014, *Polygono recti-Juncetum juzepczukii* Kovalenko 2014, *Middendorffio borysthenicae-Crypsietum alopecuroides* Scharoval 2006, *Myosuro-Beckmannietum eruciformis* Scharoval 2006 (Scharoval, 2006; Kovalenko, 2014a). За новітніми даними, які отримані в результаті обробки фітоценотичних матеріалів із застосуванням сучасних статистичних методів, встановлено, що в Україні клас *Isöeto-Nano-Juncetea* містить один порядок *Nanocyperetalia* Klika 1935, два союзи (*Elatini-Eleocharition ovatae* Philippi 1968, *Verbenion supinae* Slavnič 1951) і сім асоціацій (*Middendorffio borysthenicae-Crypsietum alopecuroides*, *Stellario uliginosae-Isolepidetum setaceae* Libbert 1932, *Cyperetum flavescens*, *Cyperetum micheliani*, *Juncetum bufonii*, *Pulicario vulgaris-Menthetum pulegioidis* Slavnič 1951, *Eragrostietum suaveolentis* Golub et Kuzmina 1992). Імовірно, на території нашої держави можуть траплятися також інші асоціації цього класу (Taran, 1995; Brullo, Minissale, 1998), оскільки чимало синтаксонів, описаних у Західній Європі,

містять діагностичні види, широко представлені в Україні.

Провідними факторами територіальної та екологічної диференціації угруповань класу *Isöeto-Nano-Juncetea*, які обумовлюють також їхню ценотичну різноманітність, є характер рельєфу піонерних екоотопів (плоскі відмілини, схили флювіальних мікрогряд, міжгривні зниження тощо), механічний склад, потужність і ступінь аерації ґрунтів, рівень залягання ґрунтових вод. Особливості угруповань класу полягають у короткотривалості розвитку, слабкій ценотичній сформованості та низькій антропоотолерантності. Ценотаксономічна особливість синтаксонів зумовлює наявність видів, які пов'язані лише з одним-двома синтаксонами (*Pycreus flavescens*, *Cyperus fuscus*, *Juncus bufonius*, *Limosella aquatica* та ін.). Специфічний також екологічний спектр видів діагностичного блоку, де переважають терофіти з короткими термінами онтогенезу. Особливостями ценоструктури угруповань також є невисокі значення загального проективного покриття (в середньому до 30 %), висока видова насиченість (15–20 видів), агрегативний характер флористичної структури, що пояснюється слабкими ценотичними зв'язками й активними процесами занесення та перенесення діаспор. Формування ценофлор синтаксонів відбувається за рахунок власне диференційних і характерних видів класу, частка яких незначна (до 30 %), а також представників інших класів рослинності (*Phragmito-Magno-Caricetea* Klika in Klika et Novák 1941, *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tüxen 1937, *Salicetea purpureae* Moog 1958, *Bidentetea tripartitae*, *Plantaginetea majoris* R. Tüxen et Preisig ex von Rochow 1951 та ін.) з високою екологічною толерантністю до екстремальних умов.

Клас *Bidentetea tripartitae* охоплює угруповання терофітів, сформованих на відносно багатих (часто нітрифікованих), періодично затоплюваних екотопах біля різноманітних водойм і водотоків. Нерідко цей клас, з огляду на його значну синантропізацію, недостатньо обґрунтовано розглядають у складі рудеральної рослинності (Osypenko, Shevchuk, 2001). Хоча ценози класу й формуються саме в таких умовах, які є доволі сприятливими для проникнення адвентивних видів зі значним інвазійним потенціалом, проте вони зберігають своє чітке флористичне ядро, до найхарактерніших представників якого належать *Bidens tripartita* L., *B. cernua* L., *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Persicaria hydropiper* (L.)

Spach, *P. lapathifolia* (L.) S.F. Gray, *Ranunculus sceleratus* L., *Rumex maritimus* L. та ін. Окремі дані про синтаксономію цих угруповань відомі з міст Ялти (Levon, 1996) і Черкас (Osypenko, Shevchuk, 2001), дельти Кілійського гирла р. Дунаю (Dubyna et al., 2002), Житомирського Полісся (Yakushenko, 2004b), долини р. Хорол (Gomlya, 2005). Клас нараховує сім асоціацій (*Bidentetum tripartitae* W. Koch 1926, *Bidenti-Polygonetum hydropiperis* Lohmeyer in R. Tüxen 1960, *Bidentetum cernuae* (Kobendza 1948) Slavnič 1951, *Leersio-Bidentetum* (W. Koch 1926) Poli et R. Tüxen 1960), *Junco bufonii-Bidentetum connatae* (Timmermann 1993) Passarge 1996, *Myosoto aquatici-Bidentetum frondosae* O. Bolòs, J. M. Montserrat et Romo 1988, *Bidenti frondosae-Atriplicetum prostratae* Poli et J. Tüxen 1960 corr. Gutermann et Mucina 1993), два союзи (*Bidention tripartitae* Nordhagen 1940, *Chenopodion rubri* (R. Tüxen 1960) Hilbig et Jage 1972) та один порядок (*Bidentetalia tripartitae* Braun-Blanquet et R. Tüxen 1943).

Рослинність пісків і піщаних степів. Піски та піщані степи в Україні поширені у приморській смузі та її континентальній частині. В останній вони тяжіють до заплавних і перших надзаплавних терас річок із складним мікрорельєфом. Алювій, що входить до складу заплави, містить сірі глинисті піски, також місцями розвинений ґрунтовий горизонт. Найчіткіше заплавна тераса розвинена в долині Дніпра, де її висота сягає 1–3 м, а ширина — кількох десятків кілометрів. Надзаплавні тераси з виходами пісків у межах Понтичної степової області дуже характерні для річок басейнів Дніпра та Дону, місцями вони займають значні площі, особливо на Лівобережжі Дніпра (Fiziko-geograficheskoe..., 1968).

Рослинність пісків різних стадій заростання (від відкритих дюнних до задернованих) у синтаксономічному аспекті розглядається у складі класів *Koelerio-Corynephoretea* та *Festucetea vaginatae*.

Клас *Koelerio-Corynephoretea* охоплює піщані ценози бореальної зони Голарктики на бідних щодо поживних речовин малопотужних ґрунтах. В Україні такі угруповання поширені у Поліссі та в північній частині Лісостепу. Синтаксономія класу є доволі дискусійною. Нерідко його синонімізують із *Sedo-Scleranthetea*, зараховуючи до його складу угруповання, що формуються на кам'янистих відслоненнях лісової зони та Поділля, насамперед на вапняках і гранітах, які належать до союзів

Alyso-Sedion Oberdorfer et Müller in Müller 1961, *Hyperico perforati-Scleranthion perennis* Moravec 1967 та *Poo compressae-Rumicion acetosellae* Didukh et Kontar 1998 (Didukh, Kontar, 1998; Kontar, 2000; Onyshchenko, 2001; Abdulyeva, 2002). Однак таке рішення недостатньо обґрунтоване. На нашу думку, до складу класу *Koelerio-Corynephoretea* s.str. мають входити лише угруповання пісків лісостепової зони та Полісся, що належать до порядків *Corynephoralia canescentis* Klika 1934 та *Festuco-Sedetalia acris* R. Tüxen 1951 (= *Sedo acris-Festucetalia* R. Tüxen 1951 nom. invers. propos.), оскільки його діагностичний блок достатньо відокремлюється (*Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv., *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *Dianthus deltooides* L., *Veronica dillenii* Crantz, *Tragopogon ucrainicus* Artemcz., *Polytrichum commune* Hedw., *P. piliferum* Hedw., *Jasione montana* L., *Pilosella officinarum* F. W. Schultz & Sch. Bip., *Otites borysthenticus* (Grun.) Klokov, *Euphorbia cyparissias* L., *Jurinea cyanoides* (L.) Rchb., *Myosotis micrantha* Pall. ex Lehm. та ін.), та й характер екоотопів цих двох класів різний. Якщо навіть допустити об'єднання ценозів *Festucetea vaginatae* і *Koelerio-Corynephoretea* в один клас як таких, що охоплюють піщані екосистеми (за твердженням західноєвропейських фітоценологів), тоді угруповання кам'янистих відслонень до нього належати не можуть за визначенням і знаходяться ближче до хазмофітної рослинності.

Перший порядок класу *Koelerio-Corynephoretea* представлений союзом *Corynephorion canescentis* Klika 1931 (рухливі кислі піски на алювіальних флювіогляціальних відкладах) з асоціаціями *Corniculario aculeatae-Corynephorum canescentis* Steffen 1931, *Corynephorum-Silenetum tataricae* Libbert 1931 та *Veronico dillenii-Corynephorum* Passarge 1960, другий порядок — союзом *Koelerion glaucae* Volk 1931 з асоціаціями *Diantho borbasii-Agrostietum syreistschikovii* Vicherek 1972, *Veronico dillenii-Secalietum sylvestris* Shevchuk et V. Solomakha 1996 (перехідна до класу *Festucetea vaginatae*), *Thymo angustifolii-Festucetum beckeri* Vicherek 1972, *Chamaecytiso ruthenicae-Festucetum beckeri* Shevchuk et al. 1996 (включаючи *Thymo pallasiani-Centauretum sumensis* Shevchuk et al. 1996) і *Artemisio dniproicae-Salicetum acutifoliae* Shevchuk et Solomakha 1996. Імовірно, з союзу *Koelerion glaucae* в Україні будуть виявлені також угруповання асоціації *Festucetum polesicae* Regel 1928 (сам вид *Festuca polesica* Zapał. описано з території України, він спорадично трапляється на Поліссі та

в північній частині лісостепової зони), відомі, наприклад, з Латвії (Laipe, Tjarve, 2009), а на Західному Поліссі — *Diantho deltooides-Armerietum elongatae* Krausch ex Pötsch 1962. Найімовірніше, в Україні наявні й ценози асоціації *Festuco-Veronietum dillenii* Oberdorfer 1957, що тепер виділяється в окремий союз *Arabidopsion thalianae* Passarge 1964 (Chytrý, 2007), діагностичними видами якого є ранньовесняні ефемери (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Erophila verna* (L.) Besser, *Veronica dillenii* Crantz, *V. verna* L.).

Відомості про синтаксономічний склад угруповань класу *Koelerio-Corynephoretea* наявні з Канівського (Shevchuk et al., 1996) та Поліського природних заповідників (Vorobyov et al., 1997), прилеглих територій та островів Кременчуцького водосховища (Senchylo et al., 1997, 1998), м. Львова (Goryelov, 1998), гирлової частини р. Рось (Kuzemko, 1999), борової тераси Дніпра у Черкаській обл. (Shevchuk, Polishko, 2000), Житомирського Полісся (Yakushenko, 2004a). Вони узагальнені в роботі А.А. Куземко (Kuzemko, 2009).

Провідним фактором територіальної та екологічної диференціації класу *Koelerio-Corynephoretea* на рівні порядків є едафічні умови екоотопів, а саме реакція їх ґрунтового розчину. Цей же фактор визначальний і для диференціації союзів, оскільки більшість порядків є монотипними. Регіональна специфіка відображена на рівні асоціацій. Порівняно з європейським ценотаксономічне багатство класу на рівні асоціацій невисоке; однак на рівні вищих синтаксономічних одиниць воно практично не відрізняється від європейського. Особливостями структури угруповань класу є значна роль представників мохово-лишайникового ярусу за невисокого проективного покриття трав'яних рослин.

Клас *Festucetea vaginatae* охоплює угруповання відкритих пісків і сухих піщаних степів, поширених на півдні лісостепової та в степовій зоні Паннонського регіону та Східної Європи. На відміну від ценозів *Koelerio-Corynephoretea*, вони зростають у посушливіших континентальних напівпустельних умовах на дещо багатших ґрунтах. Разом із дернинними злаками (*Festuca valesiaca* Gaud., *F. beckeri* (Hack.) Trautv., *Stipa borysthena* Klokov ex Prokud.) вагомий відсоток їхнього складу становлять кореневищні види (*Carex colchica* J. Gay, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth та ін.), завдяки яким значною мірою і відбувається поступове заростання пісків. У

зв'язку з тим, що клас описаний відносно недавно, в 1972 р., саме з території України (Vicherek, 1972), його синтаксономія залишається дискусійною і потребує детального критичного аналізу. Вочевидь, цьому сприяють перехідний характер даних синтаксонів і спільність окремих діагностичних видів вищих рангів класифікації. Так, деякі європейські автори відносять такі фітоценози в якості порядку *Festucetalia vaginatae* Soó 1957 до класу *Koelerio-Corynephoretea* (Dring et al., 2002; Borhidi, 2003; Biondi et al., 2014), інші — до *Festuco-Brometea* (Rodwell et al., 2002). Самостійність класу визнають вчені Чехії (Chytrý, 2007), Румунії (Sanda, Öllerer, Burescu, 2008) та Росії (Dyomina, 2009; Ермаков, 2012), де синтаксономічна різноманітність піщаних степів вища за середньоевропейську.

На сьогодні накопичено велику кількість даних щодо синтаксономії та видового складу цих угруповань із різних регіонів як континентальної, так і приморської частин України (Korzhenevskiy, Klyukin, 1990; Dubyna et al., 1996, 2003; Shevchyk, Solomakha, 1996; Shevchyk et al., 1996; Didukh, Korotchenko, 1996; Tyshchenko, 2006; Androsova, Solomakha, 1996; Vorobyov et al., 1997; Senchylo et al., 1998; Umanets, Solomakha, 1999; Shevchyk, Polishko, 2000; Osypenko, Shevchyk, 2001; Goncharenko, 2003; Gomlya, 2005). Окрім того, низку нових синтаксонів класу нещодавно описано з суміжної Ростовської обл. Російської Федерації (Dyomina, 2009; Dyomina et al., 2012). В Україні поширено 28 асоціацій, які належать до одного порядку *Festucetalia vaginatae* і двох союзів. Союз *Festucion beckeri* Vicherek 1972, що є центральним у класі, представлений угрупованнями асоціацій *Festucetum beckeri* Ad. Orgea 1998, *Plantaginetum arenariae* (Buia et al. 1960) Popescu et Sanda 1987, *Ephedro-Caricetum colchicae* (Prodan, 1939) Sanda et Popescu 1973, *Melico chrysolepo-Ephedretum distachyae* Umanets et I. Solomakha 1999, *Secaletum sylvestre* Popescu et Sanda 1973, *Anisantho tectori-Medicaginetum kotovii* Tyschenko 1996, *Secali-Stipetum borysthenicae* Korzhenevskiy 1986, *Koelerio glaucae-Stipetum borysthenicae* Popescu et Sanda 1987, *Carici colchicae-Holoschoenetum vulgaris* Sorbu et al. 1995, *Secali sylvestri-Alysssetum borzaeani* (Borza 1931) Morariu 1959, *Aperetum maritimae* Popescu et Sanda 1972, *Centaureo odessanae-Festucetum beckeri* Vicherek 1972, *Centaureo borysthenicae-Festucetum beckeri* Vicherek 1972, *Centaureo brevipiti-Festucetum beckeri* Vicherek 1972, *Centaureo odessanae-Caricetum*

colchicae Tyschenko 1999, *Centaureo odessanae-Stipetum capillatae* Dubyna et al. 1995, *Poo bulbosae-Caricetum colchicae* Dubyna et al. 1995, *Scabioso ucranicae-Caricetum ligericae* (Simon 1960) Krausch 1965, *Secali-Cynodontetum dactyli* Dubyna et al. 1995, *Cynodonto-Medicaginetum minimae* Popescu et Sanda 1975, *Dauco guttati-Chrysopogonetum grylli* Popescu et al. 1980, *Trago-Anthemietum ruthenicae* Puşcaru-Soroceanu et al. 1963, *Salici rosmarinifoliae-Holoschoenetum vulgaris* Mititelu et al. 1973, *Anisantho tectori-Helichrysetum arenariae* Tyschenko 1999, *Linario odoraе-Agropyretum dasyanthi* Vicherek 1972, *Heliotropio dolosi-Brometum japonici* Dubyna et al. 1995. Угрупування союзу *Verbascion pinnatifidi* Korzhenevskiy et Kljukin 1990 nom. inval. (включаючи *Cynodonto-Teucrium polii* Korzhenevskiy et Klyukin 1990 nom. inval.) з асоціаціями *Astragalo borysthenici-Ephedretum distachyae* Korzhenevskiy et Kljukin 1990 nom. inval. (синонім — *Leymo-Verbascetum pinnatifidi* Korzhenevskiy et Kljukin 1990 nom. inval.) і *Carici liparicarpo-Centaureetum adpressae* Korzhenevskiy et Klyukin 1990 nom. inval. (синонім — *Cynodonto-Ajuetum chiaе* Korzhenevskiy et Klyukin 1990) характерні для молодих піщаних дюн і приморських валів Азово-Чорноморського узбережжя (Korzhenevskiy, Klyukin, 1990; Dubyna et al., 2011). Особливостями ценоструктури угруповань класу *Festucetea vaginatae* є невисока ценотична сформованість, низька антропоотолерантність і слабка відновлюваність. Провідними факторами територіальної диференціації угруповань, що також зумовлюють їхню ценотичну різноманітність, є характер рельєфу (елементи кучугур, міжкучугурні зниження та депресії, рівнинні ділянки арен), тип ґрунту, його гумусованість і щільність, ступінь впливу еолових процесів. Гіперпростір екологічних умов від зволжених (глибокі депресії) до напівпустельних (вершини кучугур) сприяє значному ценотичному багатству та ценорізноманіттю порівняно із зарубіжними. Ценотаксономічна специфіка полягає в екобіоморфологічній спорідненості характерних видів, серед яких переважають дернинні злаки, бульбоцибулинні та каудексові, а також коренепаросткові псамофіти. Особливостями ценоструктури є розрідженість травостою, невираженість під'ярусів, стійке положення домінуючих видів і невисока середня видова насиченість ценозів.

Отже, на сучасному етапі вивчення піонерної рослинності більш повно здійснена лише її синтаксономічна інвентаризація. Однак, як зазна-

чалоя, в цьому напрямку залишається ще багато питань, з'ясування яких буде пов'язане з проведенням нових синтаксономічних ревізій. Важливим є продовження порівняння новітніх синтаксономічних побудов із західноєвропейськими та середземноморськими, а також із даними щодо синтаксономії піонерної рослинності узбереж Чорного й Азовського морів за межами України. Результатом цих та інших робіт має бути черговий том багатомного видання «Рослинності України» — «Піонерна рослинність України». Необхідні також оцінка різних рівнів різноманітності рослинних угруповань і диференціації рослинності із застосуванням новітніх методик, індикація екологічних умов, уточнення екологічних шкал і розроблення класифікації біотопів на основі класифікації рослинності. Одним із наступних завдань має бути дослідження адаптивних стратегій видів піонерної рослинності, з'ясування шляхів формування парціальних флор, виявлення ареалів синтаксонів та оцінка їх складу і структури, а також якісний аналіз змін за градієнтом факторів середовища, найважливіші з яких — склад ґрунтів, режим їх поверхневого затоплення, алювіальні процеси та засолення. В цьому плані важливим є з'ясування флористичного складу та продуктивності фітоценозів, дослідження популяційної структури та закономірностей адаптаційної реакції різних екобіоморф на дію екологічних і ценотичних факторів. Не менш важливе і з'ясування динаміки формування піонерної рослинності на початкових, середніх і завершальних стадіях в умовах посилення адаптивної спеціалізації та оцінка змін угруповань у просторово-часовому вимірі. На часі також дослідження процесів природного відновлення порушених територій шляхом формування піонерної рослинності, а згодом — і вихідної природної. Очевидна і необхідність виявлення автохтонних і міграційних змін піонерної рослинності для оцінки рівня синантропізації та визначення угруповань, найвразливіших до фітоінвазій. Особливо важливо на основі з'ясування просторової та функціональної структур рослинності (Ipatov et al., 2010) виявити механізми інтеграції видів у піонерних угрупованнях через екоотопічний, біотопічний і ценотичний відбір та оцінити їхню роль у функціонуванні ценозів. Значний науковий інтерес становлять дослідження філоценогенетичної різноманітності угруповань піонерної рослинності, зокрема за ознаками відмінності видів конкретних ценозів, за їхнім

положенням у філогенетичній системі. Умовний консерватизм екологічних ніш і тенденції займати подібні еконіші близькоспорідненими видами, що взаємодіють один з одним конкурентно, як зазначає В.І. Василевич (Vasilevich, 2013), додають аргументів для з'ясування питань еволюції угруповань.

Для розв'язання теоретичних і прикладних завдань необхідне складання еколого-динамічних рядів і карт поширення, насамперед приморських піонерних угруповань, які стануть основою для категоризації територій з метою їх природоохоронного впорядкування. Для цього слід удосконалювати методи картографування піонерної рослинності шляхом застосування методики дистанційного зондування земної поверхні та новітніх програм (Pestunov, Sinyavskiy, 2006; Kuzmanenko et al., 2012). Досвід авторів вказує на значну перспективність таких досліджень, оскільки піонерна рослинність є зручним об'єктом для проведення подібних та інших робіт (Dubyna et al., 2014). Варто ширше використовувати у побудові легенд до геоботанічних карт поєднання синтаксонів — сигма-синтаксонів, які є чи не найбільш вираженими саме у піонерної рослинності.

В Україні різко розширюється сфера господарського впливу на берегові зони, що становить пряму загрозу високоспеціалізованим екосистемам, зокрема піонерним, і їхній рослинності. Тому поряд із здійсненням природоохоронних заходів шляхом створення об'єктів природно-заповідного фонду актуальною є екологічна реставрація піонерної рослинності. На часі — створення «червоних» списків раритетних угруповань піонерної рослинності та включення їхніх територій до елементів екомережі всіх трьох рівнів. Для розв'язання цих завдань важливою є також оцінка позитивних відносин між видами (створення мікроклімату, забезпечення захисту проростання насіння тощо) та меж, коли вони змінюються на конкурентні. Актуальне завдання — підбір асортименту видів піонерних угруповань для здійснення меліоративних заходів. Ця робота розпочата в Україні ще в середині минулого століття (Gordienko, 1969), але нині пригальмувалася.

Розв'язання названих і багатьох інших завдань буде успішним лише за умови подальших широкомасштабних досліджень піонерної рослинності, створення, доповнення та об'єднання комп'ютерних баз даних з метою збереження, опрацювання й узагальнення фітосоціологічного

матеріалу. Це сприятиме підвищенню загального рівня таких досліджень, здійсненню моніторингу стану піонерної рослинності, зокрема в зонах великого техногенного навантаження, розробленню та впровадженню заходів з його мінімізації, а також підготовці компетентних спеціалістів та об'єднанню зусиль фахівців різних галузей біологічної науки.

Висновки

Піонерна рослинність України охоплює ценози 76 асоціацій, які належать до 13 союзів, 10 порядків і дев'яти класів. Вона представлена угрупованнями засолених приморських і материкових екоотопів (класи *Thero-Salicornietea* і *Crypsidetea aculeatae*), кам'янистих морських пляжів і кліфів (*Crithmo-Staticetea*), приморсько-дюнних екосистем (*Ammophiletea* і *Cakiletea maritimae*), прибережних ділянок континентальних водойм і водотоків (*Isöeto-Nano-Juncetea* і *Bidentetea tripartitae*), а також пісків і піщаних степів (*Koelerio-Corynephoretea* і *Festucetea vaginatae*). Факторами територіальної та екологічної диференціації, які також обумовлюють ценотичне багатство угруповань, є: для *Thero-Salicornietea* і *Crypsidetea aculeatae* — рельєф місцезростань, тривалість нагінного підтоплення, ступінь засолення ґрунтів і їхній склад; для *Crithmo-Staticetea* — ступінь зволоження та засолення субстрату; для *Ammophiletea* — інтенсивність абразивно-аккумулятивної діяльності моря, тип і щільність субстрату; для *Cakiletea maritimae* — інтенсивність абразивно-аккумулятивної діяльності моря, тип і щільність ґрунтового покриву, вміст сполук азоту; для *Isöeto-Nano-Juncetea* — характер рельєфу екоотопів, склад і потужність ґрунтів, ступінь їхньої аерації, рівень залягання ґрунтових вод; для *Bidentetea tripartitae* — склад ґрунтів і тривалість поверхневого підтоплення; для *Koelerio-Corynephoretea* — рельєф місцезростань й особливості складу ґрунтів (зокрема, реакція ґрунтового розчину); для *Festucetea vaginatae* — характер рельєфу, тип ґрунтів, гумусованість, її щільність, а також ступінь розвитку еолових процесів.

На сучасному рівні вивчення піонерної рослинності в Україні її синтаксономічна інвентаризація здійснена достатньо повно. Основними напрямками подальших досліджень є проведення нових синтаксономічних ревізій, оцінка різних рівнів різноманіття рослинних угруповань і диференціації рослинності, індикація екологічних умов, уточнення

екологічних шкал і розробка класифікації біотопів на основі класифікації піонерної рослинності. Важливими завданнями є також вивчення адаптаційних стратегій видів піонерної рослинності, її динаміки, дослідження популяційної структури та реакції різних екоморф на вплив екологічних і ценотичних факторів тощо.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Abduloyeva O.S. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 2002, **1**(18), pp. 124–144. [Абдулоєва О.С. До синтаксономії ксерофітної трав'янистої рослинності Західного Лісостепу (Придністровське Поділля, Товтровий кряж, Кременецькі гори) // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 2002. — Вип. 1(18). — С. 124–144].
- Androsova A.Yu., Solomakha T.D. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1996, **1**, pp. 41–48. [Андросова А.Ю., Соломаха Т.Д. Псамофітна рослинність Білосарайської коси і морського узбережжя поблизу м. Маріуполя // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1996. — Вип. 1. — С. 41–48].
- Bajrak O.M. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1997, **2**(7), pp. 68–74. [Байрак О.М. Синтаксономія галофітної рослинності Лівобережного Придніпров'я // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1997. — Вип. 2(7). — С. 68–74].
- Bajrak O.M. *Ukr. Bot. J.*, 1998, **55**(2), pp. 139–145. [Байрак О.М. Флористична класифікація рослинного покриву Лівобережного Придніпров'я // *Укр. ботан. журн.* — 1998. — **55**(2). — С. 139–145].
- Biondi E., Blasi C., Allegranza M., Anzellotti I., Azzella M. M., Carli E., Casavecchia S., Copiz R., Del Vico E., Facioni L., Galdenzi D., Gasparri R., Lasen C., Pesaresi S., Poldini L., Sbrulino G., Taffetani F., Vagge I., Zitti S., Zivkovic L. *Plant communities of Italy: The Vegetation Prodrome, Plant Biosystems*, 2014, **148**(4), pp. 728–814.
- Borhidi A. *Magyarország növényirtársulásai*, Budapest: Akadémiai Kiadó, 2003, 610 pp.
- Brullo S., Minissale P. Considerazioni sintassonomiche sulla classe *Isöeto-Nanojuncetea*, *Itinera Geobotanica*, 1998, **11**, pp. 263–290.
- Vegetace České republiky. I. Travinná a keříčková vegetace.* Ed. Chytrý M., Praha: Academia, 2007, 526 pp.
- Dring J., Hoda P., Mersinllari M., Mullaj A., Pignatti S., Rodwell J. *Plant communities of Albania — a preliminary overview, Annali di botanica*, 2002, **2**, pp. 7–30.
- Dyomina O.N. *Materialy Mosk. Tsent. Russk. Geogr. obva. Biogeografiya*, Moscow, 2009, **15**, pp. 27–38. [Дємина О.Н. Сообщества класса *Festucetea vaginatae* Soó em. Vicherek 1972 на территории Цимлянских песков в Ростовской области // *Мат-лы Моск. Центр. Русск. геогр. об-ва. Биogeография.* — М., 2009. — **15**. — С. 27–38].
- Dyomina O.N., Dmitriev P.A., Rogal L.L. *Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2012, **14**(1(4)), pp. 1004–1007. [Дємина О.Н., Дмитриев П.А., Роголь Л.Л. Псаммофитные сообщества Песковатского песчаного массива // *Изв. Самарск. науч. центра РАН.* — 2012. — **14**(1(4)). — С. 1004–1007].

- Didukh Ya.P., Kontar I.S. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1998, 2(11), pp. 62–90. [Дідух Я.П., Контар І.С. Синтаксономія рослинності відслонень кристалічних порід лісової зони України. І. Класи *Asplenietea trichomanis* та *Sedo-Scleranthetea* // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1998. — Вип. 2(11). — С. 62–90].
- Didukh Ya.P., Korotchenko I.A. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1996, 2, pp. 56–63. [Дідух Я.П., Коротченко І.А. Степова рослинність південної частини Лівобережного Лісостепу України. І. Класи *Festucetea vaginatae* та *Helianthemo-Thymetea* // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1996. — Вип. 2. — С. 56–63].
- Didukh Ya.P., Yakushenko D.M., Fitsaylo T.V. Kласyfikatsiya roslinnosti ta biotopiv ukrainiskoi chastyny transkordonnogo biosferного rezervatu «Zakhidne Polissya». In: *Stvorennya transkordonnogo biosferного rezervatu ta regionalnoi ekologichnoi merezhi v Polissi*, Kyiv, 2008, pp. 41–56. [Дідух Я.П., Якушенко Д.М., Фіцайло Т.В. Класифікація рослинності та біотопів української частини транскордонного біосферного резервату «Західне Полісся» // *Створення транскордонного біосферного резервату та регіональної екологічної мережі в Поліссі*. — К., 2008. — С. 41–56].
- Dubyna D.V., Dvoretzkiy T.V., Dziuba T.P., Zhmud O.I. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1998, 1(11), pp. 98–108. [Дубина Д.В., Дворецький Т.В., Дзюба Т.П., Жмуд О.І. Синтаксономія солонцевої і солончакової рослинності дельти Кілійського гирла Дунаю // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1998. — Вип. 1(11). — С. 98–108].
- Dubyna D.V., Dvoretzkiy T.V., Dziuba T.P., Zhmud O.I., Tymoshenko P.A. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 2002, 1(18), pp. 110–123. [Дубина Д.В., Дворецький Т.В., Дзюба Т.П., Жмуд О.І., Тимошенко П.А. Синантропна рослинність дельти Кілійського гирла Дунаю // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 2002. — Вип. 1(18). — С. 110–123].
- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Iemelianova S.N. In: *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznობraziya: materialy IV vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem*, Yoshkar Ola: Mar. gos. un-t, 2010, pp. 110–113. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Емельянова С.Н. Фитоценологическое разнообразие приморской растительности Украины // *Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Мат-лы IV Всеросс. науч. конф. с междунар. участием*. — Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2010. — С. 110–113].
- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Iemelianova S.M. Syntaxonomy of class *Festuco-Puccinellietea* in Ukraine. In: *Dry Grassland of Europe: biodiversity, classification, conservation and management. 8th European Dry Grassland Meeting (13–17 June, Uman', Ukraine): Abstracts*, Uman': Vizavi, 2011, pp. 20.
- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Iemelianova S.M. *Chornomor. botan. zhurn.*, 2011, 7(3), pp. 205–214. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Емельянова С.М. Ценогичне різноманіття приморської псамофітної рослинності України у фітосозологічному аспекті // *Чорномор. ботан. журн.* — 2011. — 7(3). — С. 205–214].
- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Iemelianova S.M. *Ukr. Bot. J.*, 2013, 70(4), pp. 429–449. doi: 10.15407/ukrbotj70.04.429 [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Емельянова С.М. Синтаксономія класу *Festuco-Puccinellietea* Соó ex Vicherek 1973 в Україні // *Укр. ботан. журн.* — 2013. — 70(4). — С. 429–449].
- Dubyna D., Dziuba T., Iemelianova S. Coastal halophytic vegetation of Ukraine. In: *22nd EVS International Workshop (9–11 April 2013, Roma, Italy): Abstracts*, Roma: Centro Stampa Università, 2013, pp. 46–47.
- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Neuhäuslová Z., Solomakha V.A., Tyshchenko O.V., Shelyag-Sosonko Yu.R. *Halophytic vegetation. Vegetation of Ukraine*, Kyiv: Phytosociocentre, 2007, 314 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Нойгойзлова З., Соломаха В.А., Тищенко О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. *Галофітна рослинність / Рослинність України*. — К.: Фітосоціоцентр, 2007. — 315 с].
- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Zhmud O.I., Tymoshenko P.A., Shelyag-Sosonko Yu.R. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1996, 2, pp. 44–55. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Жмуд О.І., Тимошенко П.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Синтаксономія рослинності Жебриянського приморського пасма (Одеська обл.). І. Піски // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1996. — Вип. 2. — С. 44–55].
- Dubyna D.V., Neuhäuslová Z. The vegetation of the Azov-Sivash National Nature Park. Class *Thero-Salicornietea* (S. Pignatti 1953) R. Tx. in R. Tx. et Oberdorfer 1958, *Thaiszia. J. Bot.*, 2003, 13(1), pp. 1–30.
- Dubyna D.V., Neuhäuslová Z., Shelyag-Sosonko Yu.R. Coastal vegetation of the «Birjucij Island» spit in the Azov Sea, Ukraine, *Preslia*, 1994, 66, pp. 193–216.
- Dubyna D.V., Neuhäuslová Z., Shelyag-Sosonko Yu.R. Vegetation of the «Birjucij Island» spit in the Azov Sea. Sand Steppe Vegetation, *Folia Geobot. Phytotax.*, 1995, 30, pp. 1–31.
- Dubyna D.V., Neuhäuslova Z., Dziuba T.P., Shelyag-Sosonko Yu.R. *Prodrome of syntaxonomical diversity of reservoirs, floodlands and arenas of the Northern Black Sea Region*, Kyiv: Phytosociocentre, 2004, 200 pp. [Дубина Д.В., Нойгойзлова З., Дзюба Т.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. *Класифікація та продромус рослинності водойм, перезволожених територій та арен Північного Причорномор'я*. — К.: Фітосоціоцентр, 2004. — 200 с.].
- Dubyna D.V., Shelyag-Sosonko Yu.R., Zhmud O.I., Dvoretzkiy T.V., Dziuba T.P., Tymoshenko P.A. *Dunaisky Biosphere Reserve. Plant Kingdom*, Kyiv: Phytosociocentre, 2003, 448 pp. [Дубина Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Жмуд О.І., Дворецький Т.В., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. *Дунайський біосферний заповідник. Рослинний світ*. — К.: Фітосоціоцентр, 2003. — 448 с.].
- Dubyna D.V., Tymoshenko P.A. Syntaksonomiya klasu *Ammophiletea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943 Pivnichnoho Prychornomor'ya. In: *Zbirn. nauk. prats «Faltsfeynivski chytannya»*, Kherson, 2003, pp. 98–106. [Дубина Д.В., Тимошенко П.А. Синтаксономія класу *Ammophiletea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943 Північного Причорномор'я // *Збірн. наук. праць «Фальсфейнівські читання»*. — Херсон, 2003. — С. 98–106].
- Dubyna D.V., Tymoshenko P.A., Golub V.B. *Chornomor. botan. zhurn.*, 2007, 3(2), pp. 19–36 [Дубина Д.В., Тимошенко П.А., Голуб В.Б. Синтаксономія

- рослинності приморсько-дюнних екосистем України. Класи *Cakiletea maritimaе* і *Amphiphiletea* // *Чорномор. ботан. журн.* — 2007. — 3(2). — С. 19–36].
- Dubyna D.V., Vakarenko L.P., Dziuba T.P., Ermakov M.B., Pestunov I.A. *Ukr. Bot. J.*, 2014, 71(5), pp. 531–537. doi: 10.15407/ukrbotj71.05.531 [Дубина Д.В., Вакаренко Л.П., Дзюба Т.П., Єрмаков М.Б., Пестунов І.А. Картографічна модель галофітної рослинності приморського сектора дельти Кілійського гирла Дунаю // *Укр. ботан. журн.* — 2014. — 71(5). — С. 531–537].
- Dziuba T. Inland saline vegetation of Ukraine. In: *22nd EVS International Workshop (9–11 April 2013, Roma, Italy): Abstracts*, Roma: Centro Stampa Università, 2013, pp. 48–49.
- Ermakov N.B. Prodrumy vysshikh edynits rastitelnosti Rossii. In: Mirkin B.M., Naumova L.G. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitelnosti*, Ufa: Gilem, 2012, pp. 377–483. [Єрмаков Н.Б. Продромус высших единиц растительности России // Миркин Б.М., Наумова Л.Г. *Современное состояние основных концепций науки о растительности*. Уфа: Гилем, 2012. — С. 377–483].
- Fiziko-geograficheskoe rayonirovaniye Ukrainской SSR*. Eds V.P. Popov, A.M. Marinich, A.I. Lanko, Kyiv: Kievsk. un-t, 1968, 684 pp. [*Физико-географическое районирование Украинской ССР* / Ред. В.П. Попов, А.М. Маринич, А.И. Ланько. — К.: Изд-во Киевск. ун-та, 1968. — 684 с].
- Galchenko N.P. *Regionalnyy landshaftnyy park «Kremenchutski plavnii». Roslynnyy svit*, Kyiv: Phytosociocentre, 2006, 176 pp. [Гальченко Н.П. *Регіональний ландшафтний парк «Кременчуцькі плавні». Рослинний світ*. — К.: Фітосоціоцентр, 2006. — 176 с].
- Golub V.B., Nikolaychuk L.F., Sorokin A.N. *Vegetation of Russia*, SPb, 2008, 13, pp. 138–146. [Голуб В.Б., Николайчук Л.Ф., Сорокин А.Н. Рецензия: Дубина Д.В. та ін. Галофітна рослинність / Рослинність України. — К., 2007 // *Растительность России*. — СПб., 2008. — 13. — С. 138–146].
- Gomlya L.M. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 2005, 1(22), 187 pp. [Гомля Л.М. *Рослинність долини річки Хорол* // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 2005. — Вип. 1(22). — 187 с.].
- Goncharenko I.V. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 2003, 1(19), 203 pp. [Гончаренко І.В. Аналіз рослинного покриву Північно-Східного Лісостепу України // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 2003. — Вип. 1(19). — 203 с.].
- Hordienko I.I. *Oleshkovskie peski i biogeotsenoticheskie svyazi v protsesse ikh zarastaniya*, Kyiv: Naukova Dumka, 1969, 244 pp. [Гордиенко И.И. *Олешковские пески и биогеоценотические связи в процессе их зарастания*. — Киев: Наук. думка, 1969. — 244 с.].
- Goryelov O.O. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1998, 1(9), pp. 11–21 [Горелов О.О. Синтаксономія трав'янистої рослинності приміських соснових лісів Львова // *Укр. фітоцен. зб.* — 1998. — Сер. А, Вип. 1(9). — С. 11–21].
- Ipatov V.S., Lebedeva V. Kh., Tykhodeeva M.Yu., Zhuravleva E.N. *Botan. zhurn.*, 2010, 95(1), pp. 117–128. [Іпатов В.С., Лебедева В.Х., Тиходеєва М.Ю., Журавлева Е.Н. Метод анализа функциональной структуры растительного сообщества // *Ботан. журн.* — 2010. — 95(1). — С. 117–128].
- Kamelin R.V. In: *Aktualnye problemy geobotaniki: III Vserossiyskaya shkola-konferentsiya. Lektzii*, Petrozavodsk: KARNTs RAN, 2007, pp. 8–21. [Камелин Р.В. Геоботаника и фитогеография: сфера взаимодействия и проблемы развития // *Актуальные проблемы геоботаники: III Всеросс. школа-конференция. Лекции*. — Петрозаводск: КАРНЦ РАН, 2007. — С. 8–21].
- Kapralov A.A. *Bioraznoobrazie prirodnykh zapovednikov Kerchenskogo poluostrova: Sb. nauch. tr.*, 2006, 126, pp. 121–132. [Капралов А.А. Разнообразие растительных сообществ и их динамика на пересыпи Кояшского озера // *Биоразнообразие природных заповедников Керченского п-ова: Сб. науч. тр.* — 2006. — 126. — С. 121–132].
- Kontar I.S. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 2000, 1(16), pp. 16–28. [Контар І.С. Синтаксономія рослинності відслонень кристалічних порід Лісостепу України. II. Класи *Festuco-Brometea* та *Sedo-Scleranthetea* // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 2000. — Вип. 1(16). — С. 16–28].
- Korzhenevskiy V.V. *Tr. Nikit. bot. sada*, 2001, 120, pp. 107–124. [Корженевский В.В. Синтаксономическая схема и типология местообитаний Азовского и Черноморского побережий Крыма // *Тр. Никит. бот. сада*. — Ялта, 2001. — 120. — С. 107–124].
- Korzhenevskiy V.V., Klyukin A.A. *Rastitelnost abraziionnykh i akumulativnykh form relefa morskikh poberezhii i ozer Kryma*, Moscow: Biol. nauki, 1990, 108 pp., ruk. dep. v VINITI 10.07.1990, № 3822–V90. [Корженевский В.В., Клюкин А.А. *Растительность абразионных и аккумулятивных форм рельефа морских побережий и озер Крыма*. — М.: Биол. науки, 1990. — 108 с. — Рук. деп. в ВИНТИ 10.07.1990. — № 3822–V90].
- Korzhenevskiy V.V., Volkova T.A., Klyukin A.A. *Botan. J.*, 1984, 69(11), pp. 1462–1467. [Корженевский В.В., Волкова Т.А., Клюкин А.А. О синтаксономическом положении растительности пляжей и формирующихся дюн Азовского побережья Керченского полуострова // *Ботан. журн.* — 1984. — 69(11). — С. 1462–1467].
- Kovalenko A.A. *Botan. J.*, 2014, 99(1), pp. 34–60. [Коваленко А.А. Синтаксономія сообществ пойменного эфемеретума (*Isöeto-Nano-Juncetea*) национального природного парка «Пирятинский» (Полтавская область, Украина) // *Ботан. журн.* — 2014. — 99(1). — С. 34–60].
- Kuzemko A.A. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1999, 3(14), pp. 122–139. [Куземко А.А. Синтаксономія лучної рослинності заплави середньої та нижньої течії р. Рось // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1999. — Вип. 3(14). — С. 122–139].
- Kuzemko A. Dry grasslands on sandy soils in the forest and forest-steppe zones of the plains region of Ukraine: present state of syntaxonomy, *Tuexenia*, 2009, 29, pp. 369–390.
- Kuzmanenko O.L., Orlov O.O., Aksom O.S., Mykytyuk O.Yu. In: *Biotopy (oselyshcha) Ukrayiny: naukovi zasady yikh doslidzhennya ta praktychni rezultaty inventaryzatsiyi: Materialy rob. seminaru (Biotopes (Habitats) of Ukraine: scientific basis of research and inventory results: Workshop*

- proceedings, Kyiv; Lviv, 2012, pp. 109–118. [Кузьманенко О.Л., Орлов О.О., Аксьом О.С., Микитюк О.Ю. Методика картування екоотопів на основі дешифрування мультиспектральних космічних знімків // *Біотопи (оселища) України: наукові засади їх дослідження та практичні результати інвентаризації: Мат-ли роб. семінару* (Київ, 21–22 березня 2012 р.). — Київ—Львів, 2012. — С. 109–118].
- Laime V., Tjarve D. Grey dune plant communities (*Koelerio-Corynephoretea*) on the Baltic coast in Latvia, *Tuexenia*, 2009, **29**, pp. 405–429.
- Levon A.F. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1996, **3**, pp. 104–107. [Левон А.Ф. Синтаксономія рудеральної растительности Ялты. III. Класс *Bidentetea tripartiti* // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1996. — Вип. 3. — С. 104–107].
- Namlijeva L.M. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1996, **3**, pp. 25–34. [Намлієва Л.М. Галофільна рослинність північно-західної частини Приазов'я // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1996. — Вип. 3. — С. 25–34].
- Onyshchenko V.A. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 2001, **1**(17), pp. 86–104. [Онищенко В.А. Рослинність карбонатних відслонень природного заповідника «Медобори» // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 2001. — Вип. 1(17). — С. 86–104].
- Onyshchenko V.A. Florystychna klasyfikatsiya roslynnosti Ukrainkoho Polissya. In: *Fitoriznomanitnya Ukrainkoho Polissya ta yogo okhorona* / Ed. T.L. Andriyenko, Kyiv: Phytosociocentre, 2006, pp. 43–84. [Онищенко В.А. Флористична класифікація рослинності Українського Полісся / *Фіторизнomanitnya Українського Полісся та його охорона* / Ред. Т.Л. Андрієнко. — К.: Фітосоціоцентр, 2006. — С. 43–84].
- Orlov O.O., Yakushenko D.M. *Plant cover of projected Korostyshiv Nature National Park*, Kyiv: Phytosociocentre, 2005, 180 pp. [Орлов О.О., Якушенко Д.М. *Рослинний покрив проєктованого Коростишівського національного природного парку*. — К.: Фітосоціоцентр, 2005. — 180 с.].
- Osyupenko V.V., Shevchuk V.L. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 2001, **1**(17), pp. 104–121. [Осипенко В.В., Шевчик В.Л. Спонтанна рослинність м. Черкаси. 6. Рудеральна рослинність прибережної частини м. Черкаси // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 2001. — Вип. 1(17). — С. 104–121].
- Pestunov I.A., Sinyavskiy Yu.N. *Avtometriya*, 2006, **42**(2), pp. 90–99. [Пестунов І.А., Синявський Ю.Н. Непараметрический алгоритм кластеризации данных дистанционного зондирования на основе GRID-подхода // *Автометрия*. — 2006. — **42**(2). — С. 90–99].
- Rodwell J.S., Schaminee J.H.J., Mucina L., Pignatti S., Dring J., Moss D. *The diversity of European Vegetation. An overview of phytosociological alliances and their relationships to EUNIS habitats*, Wageningen, 2002, 168 pp.
- Sanda V., Öllerer K., Burescu P. *Fitocenozele din România. Sintaxonomia, structură, dinamică si evoluție*, București: Ars docendi, 2008, 576 pp.
- Senchylo O.O., Goncharenko I.V. *Visn. Donetsk. nats. un-tu*, Ser. A: Pryrodnychi nauky, 2006, **2**, pp. 334–343. [Сенчило О.О., Гончаренко І.В. *Isoeto-Nanojuncetea* межених оголень Лисостепоного Дніпра // *Visn. Donetsk. nats. un-tu*. Ser. A: Pryrodnychi nauky. — 2006. — **2**. — С. 334–343].
- Senchylo O.O., Shevchuk V.L., Solomakha V.A. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1997, **2**(7), pp. 39–49. [Сенчило О.О., Шевчик В.Л., Соломаха В.А. Синтаксономія лучного масиву у заплаві Дніпра у верхів'ї Кременчуцького водосховища // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1997. — Вип. 2(7). — С. 39–49].
- Senchylo O.O., Shevchuk V.L., Solomakha I.V. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1998, **1**(9), pp. 21–29. [Сенчило О.О., Шевчик В.Л., Соломаха І.В. Рослинність острова Собачого (Кременчуцьке водосховище) // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1998. — Вип. 1(9). — С. 21–29].
- Sergienko L.A., Sonina A.V. *Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya (Modern problems of science and education)*, 2011, **6**, p. 4. [Сергиєнко Л.А., Сони́на А.В. Основные пути освоения околводных северных территорий высшими растениями и лишайниками // *Современные проблемы науки и образования*. — 2011. — **6**. — С. 4].
- Shapoval V.V. *Visti biosf. zapov. «Askaniya-Nova»*, 2006, **8**, pp. 15–48. [Шаповал В.В. До синтаксономії рослинності депресій Лівобережжя нижнього Дніпра. Класи: *Isoeto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et R. Tx. ex Westhoff et al. 1946, *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 та *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et R. Tx. in Br.-Bl. 1949 // *Visti biosf. zapov. «Askaniya-Nova»*. — 2006. — **8**. — С. 15–48].
- Shennikov A.P. Lugovaya rastitelnost SSSR. In: *Rastitelnost SSSR, Moscow; Leningrad*, 1938, **1**, pp. 1–622. [Шенников А.П. Луговая растительность СССР // *Растительность СССР*. — М.; Л., 1938. — **1**. — С. 1–622].
- Shevchuk V.L., Polishko O.D. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 2000, **1**(16), pp. 67–89. [Шевчик В.Л., Полішко О.Д. Синтаксономія рослинності ділянки борової тераси (Ліпльавське лісництво Черкаської області) // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 2000. — Вип. 1(16). — С. 67–89].
- Shevchuk V.L., Solomakha V.A. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1996, **1**, pp. 12–27. [Шевчик В.Л., Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності островів Круглик та Шелестів Канівського природного заповідника // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1996. — **1**. — С. 12–27].
- Shevchuk V.L., Solomakha V.A., Voytyuk Yu.O. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. B, 1996, **1**(4), 120 pp. [Шевчик В.Л., Соломаха В.А., Войтюк Ю.О. *Синтаксономія рослинності та список флори Канівського природного заповідника* // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. Б. — 1996. — Вип. 1(4). — 120 с.].
- Soroka M.I. *Vegetation of Rostochia: differentiation, syntaxonomy, development: Doc. Sci. Diss. Abstract*, Lviv, 2010, 32 pp. [Сорока М.І. *Рослинність Розточчя: диференціація, синтаксономія, тенденції розвитку*: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка». — Львів, 2010. — 32 с.].
- Taran G.S. *Sibirskiy ekolog. zhurn. (Siberian Journal of Ecology)*, 1995, **1**(4), pp. 373–382. [Таран Г.С. Малоизвестный класс растительности бывшего СССР — пойменный эфемеретум (*Isoeto-*

- Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 43) // *Сибирский эколог. журн.* — 1995. — 1(4). — С. 373–382].
- Tyshchenko O.V. *Roslynnist prytnorskyykh kis pivnichnogo uzberezhzhya Azovskogo morya (Vegetation of the Northern Azov sea coast maritime splits)*, Kyiv: Phytosociocentre, 2006, 156 pp. [Тищенко О.В. *Рослинність приморських кіс північного узбережжя Азовського моря.* — К.: Фітосоціоцентр, 2006. — 156 с].
- Umanets O.Yu., Solomakha I.V. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1998, 2(11), pp. 109–127. [Уманець О.Ю., Соломаха І.В. Синтаксономія рослинності Чорноморського біосферного заповідника. I. Урочище «Ягорлицький Кут» // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1998. — Вип. 2(11). — С. 109–127].
- Umanets O.Yu., Solomakha I.V. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 1999, 3(14), pp. 84–102. [Уманець О.Ю., Соломаха І.В. Синтаксономія рослинності Чорноморського біосферного заповідника. III. Ділянка Івано-Рибальчанська // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 1999. — Вип. 3(14). — С. 84–102].
- Umanets O.Yu., Voytyuk B.Yu., Solomakha I.V. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. A, 2001, 1(17), pp. 66–86. [Уманець О.Ю., Войтюк Б.Ю., Соломаха І.В. Синтаксономія рослинності Чорноморського біосферного заповідника. IV. Ділянка Потіївська // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. А. — 2001. — Вип. 1(17). — С. 66–86].
- Vasilevich V.I. *Sovremennaya fitotsenolohiya*. In: *Materialy XIII s'ezda russ. botan. obshchestva*, Tolyatti, 2013, pp. 174–176. [Василевич В.І. Современная фитоценология: *Мат-лы XIII съезда русс. ботан. об-ва (Тольятти, 16–22 сентября 2013 г.)*. — Тольятти, 2013. — С. 174–176].
- Vicherek J. Grundriss einer Systematik der Strandgesellschaften des Schwarzen Meeres, *Folia Geobot. Phytotax.*, 1971, 6, pp. 127–145.
- Vicherek J. Die Sandpflanzengesellschaften des unteren und mittleren Dnjeprstromgebietes (die Ukraine), *Folia Geobot. Phytotax.*, 1972, 7, pp. 9–46.
- Vorobyov Ye.O., Balashov L.S., Solomakha V.A. *Ukr. Phytosoc. Col.*, Ser. B, 1997, 1(8), 128 pp. [Воробйов Є.О., Балашов Л.С., Соломаха В.А. *Синтаксономія рослинності Поліського природного заповідника* // *Укр. фітоцен. зб.* Сер. Б. — 1997. — Вип. 1(8). — 128 с].
- Voytyuk B.Yu. *Roslynnist zasolenykh gruntiv Pivnichno-Zakhidnogo Prychornomor'ya (suchasnyy stan, klasyfikatsiya, napryamky transformatsiyi, okhorona)*, Kyiv: Phytosociocentre, 2005, 224 pp. [Войтюк Б.Ю. *Рослинність засоленних ґрунтів Північно-Західного Причорномор'я (сучасний стан, класифікація, напрямки трансформації, охорона)*. — К.: Фітосоціоцентр, 2005. — 224 с].
- Yakushenko D.M. *Visn. Lvivsk. un-tu*, Ser. biol., 2004a, 35, pp. 95–101. [Якушенко Д.М. Нова асоціація псамофільної рослинності зі сходу Житомирського Полісся // *Вісн. Львівськ. ун-ту*, Сер. біол. — 2004а. — 35. — С. 95–101].
- Yakushenko D.M. In: *Aktualni problemy botaniky ta ekologiyi: materialy konf. mol. vchenykh-botanikiv*, Kyiv, 2004b, 9, pp. 142–144. [Якушенко Д.М. Синтаксономія угруповань класу *Bidentetea tripartiti* R. Tx., Lohm. et Prsg 1950 на Житомирському Поліссі // *Актуальні проблеми ботаніки та екології: мат-ли конф. мол. вчених-ботаніків (Київ, 7–10 вересня 2004 р.)*. — К., 2004б. — 9. — С. 142–144].
- Zaletaev V.S. *Strukturnaya orhanizatsiya ekotonov v kontekste upravleniya*. In: *Ekotony v biosfere*, Moscow: RASKhN, 1997, pp. 11–30. [Залетаєв В.С. Структурная организация экотонів в контексте управління // *Экотоны в биосфере*. — М.: РАСХН, 1997. — С. 11–30].

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 08.15.2015 р.

Дубына Д.В., Дзюба Т.П., Давыдов Д.А.,
Емельянова С.Н. **Современное состояние синтаксономии и актуальные задачи изучения пионерной растительности Украины.** — *Укр. ботан. журн.* — 2015. — 72(6): 527–541.
Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН
Украины

ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина

Изложена краткая история синтаксономического исследования пионерной растительности Украины, рассмотрены особенности ее состава, факторы территориальной и экологической дифференциации, а также актуальные задачи дальнейших исследований. Установлено, что на территории Украины пионерная растительность охватывает ценозы 76 ассоциаций, принадлежащих к 13 союзам, 10 порядкам и 9 классам. Она представлена сообществами засоленных приморских и континентальных экотопов (классы *Thero-Salicornietea* и *Crypsidetea aculeatae*), морских каменистых пляжей и клифов (*Crithmo-Staticetea*), приморско-дюнных экосистем (*Ammophiletea* и *Cakiletea maritima*), прибрежных участков континентальных водоемов и водотоков (*Isöeto-Nano-Juncetea* и *Bidentetea tripartita*), а также песков и песчаных степей (*Koelerio-Corynepherea* и *Festucetea vaginatae*). Для всех классов характерным является среднеевропейский уровень ценогического богатства, кроме *Koelerio-Corynepherea*, у которого он более низкий. Установлено, что факторами территориальной и экологической дифференциации, которые также обуславливают ценогическое богатство сообществ, являются для *Thero-Salicornietea* и *Crypsidetea aculeatae* — рельеф местообитаний, длительность нагонного подтопления, степень засоления почв и их состав; для *Crithmo-Staticetea* — степень увлажнения и засоления субстрата; для *Ammophiletea* — интенсивность абразивно-аккумулятивной деятельности моря, а также тип и плотность субстрата; для *Cakiletea maritima* — интенсивность абразивно-аккумулятивной деятельности моря, тип и плотность почвенного покрова, содержание соединений азота; для *Isöeto-Nano-Juncetea* — характер рельефа экотопов, состав почв, мощность и степень их аэрации, уровень залегания грунтовых вод; для *Bidentetea tripartita* — состав почв и длительность поверхностного подтопления; для *Koelerio-Corynepherea* — рельеф местообитаний и особенности состава (в частности, реакция почвенного раствора) почв; для *Festucetea vaginatae* — характер рельефа,

тип ґрунтів, гумусованість, її щільність, а також ступінь розвитку ґрунтових процесів.

Зазначено, що на сучасному рівні вивчення піонерної рослинності в Україні в більш повному обсязі здійснено лише її синтаксономічна інвентаризація. Підкреслюється значуща трансформаційність піонерної рослинності в Україні та необхідність проведення відповідних природоохоронних заходів, включаючи створення нових природно-заповідних об'єктів та екологічну реставрацію рослинності. Зазначено умови та деякі шляхи вирішення запропонованих та інших завдань з вивчення та збереженню піонерної рослинності.

Ключові слова: піонерна рослинність, синтаксономія, Україна.

Dubyna D.V., Dziuba T.P., Davydov D.A., Iemelianova S.M. **Contemporary status of syntaxonomy and current tasks of the research on pioneer vegetation in Ukraine.** — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 527—541.

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

The paper presents a short history of syntaxonomical investigation of the pioneer vegetation in Ukraine. Peculiarities of its composition and factors of territorial differentiation as well as actual tasks of further research are considered. It is defined that in Ukraine the pioneer vegetation covers communities of 76 associations belonging to 13 alliances, 10 orders and 9 classes. This vegetation is represented by communities of salted maritime and land ecotopes (*Thero-Salicornietea* and *Crypsidetea aculeatae* classes), sea beaches and cliffs

(*Crithmo-Staticetea*), seaside-dune ecosystems (*Ammophiletea* and *Cakiletea maritima*), coastal parts of continental reservoirs and watercourses (*Isöeto-Nano-Juncetea* and *Bidentetea tripartitae*), sands and sandy steppes (*Koelerio-Corynephoretea* and *Festucetea vaginatae*). Middle European level of coenotic wealth is typical for all classes, except *Koelerio-Corynephoretea* demonstrating lower level. The following factors of territorial and ecological differentiation causing coenotic richness have been established: habitat relief, duration of onset inundation, salt degree of soils and their composition (for the *Thero-Salicornietea* and *Crypsidetea aculeatae* classes); humidification degree and soil salinization (for *Crithmo-Staticetea*); intensity of abrasive-accumulation sea activity, substrate type and density (for *Ammophiletea*); intensity of abrasive-accumulation sea activity, type and density of soil cover, content of nitrogen compounds (for *Cakiletea maritima*), relief character of pioneer ecotopes, soil composition and degree of aeration, level of groundwater (for *Isöeto-Nano-Juncetea*); soil composition and duration of surface inundation (for *Bidentetea tripartitae*), habitat relief and composition peculiarities, in particular reaction of soil solution (for *Koelerio-Corynephoretea*); relief character, soil type, humusness level, its density, as well as degree of eolic process development (for *Festucetea vaginatae*).

It is noted that up to now only syntaxonomical inventory of pioneer vegetation in Ukraine has been more fully implemented. It is also emphasized that pioneer vegetation in Ukraine is quite transformed and requires protection measures including establishment of new nature conservation areas and environmental restoration. Conditions and some ways of implementation of the suggested and other tasks in conservation of pioneer vegetation are indicated.

Ключові слова: піонерна рослинність, синтаксономія, Україна

НОВІ ВИДАННЯ

Мінарченко В.М., Махія Л.М., Ковальська Н.П., Струменська О.М., Нікітіна О.О., Тимченко І.А., Ємельянова О.І. **Практикум з курсу фармацевтичної ботаніки. Частина 1. Морфологія та анатомія рослин: Навч. посібник для студентів вищів** / Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Національний медичний університет імені О.О.Богомольця. — К.: Фітосоціоцентр, 2015. — 272 с.

Навчальний посібник містить основні теоретичні матеріали для вивчення будови клітин, тканин, вегетативних і генеративних органів рослин. Також подано опис об'єктів лікарських рослин, що використовуються на практичних заняттях, інструкції з виготовлення мікропрепаратів, застосування фіксованого матеріалу та гербарних зразків. З метою кращого засвоєння матеріалу та перевірки отриманих знань запропоновано контрольні питання, тестові та ситуаційні завдання, джерела інформації.

Видання передбачає використання його для вивчення базової дисципліни — фармацевтичної ботаніки й опрацювання окремих розділів професійно орієнтованих дисциплін.



М.М. ФЕДОРОНЧУК

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

**СИСТЕМА РОДИНИ *CARYOPHYLLACEAE* ФЛОРИ УКРАЇНИ. 1. ПІДРОДИНИ:
POLYCARPOIDEAE, *PARONYCHIOIDEAE*, *ALSINOIDEAE***

Федорончук М.М. Система родини *Caryophyllaceae* флори України. 1. Підродини: *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae*. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 542–554.

Подано короткі відомості про центри видового різноманіття та філогенетичні зв'язки родини *Caryophyllaceae* Juss. З використанням нових даних систематики й узагальненням таксономічного різноманіття представлена система родини гвоздикових флори України (підродини *Polycarpoideae* Tanfan., *Paronychioideae* Vierh., *Alsinoideae* A. Braun). Для кожного таксона надвидового рангу вказані тип і номенклатурна цитатація, для родів і видів — основні синоніми, а також українські назви.

Ключові слова: *Caryophyllaceae*, *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae*, рід, вид, номенклатурний тип, флора України

Родина *Caryophyllaceae* Juss. — одна з великих і складних у порядку *Caryophyllales*, яка входить до 20–25 провідних родин світової флори і налічує близько 130 родів і 3000 видів, поширених на всіх континентах, але переважно поза тропіками. Найбільша кількість видів зосереджена в помірній області Північної півкулі, особливо в Середземномор'ї, Західній і Середній Азії, де *Caryophyllaceae* входять до десяти провідних родин. Найвище видове багатство *Caryophyllaceae* та різноманіття життєвих форм притаманні Ірано-Туранській і Середземноморській флористичним областям Древньо-Середземноморського підцарства Голарктичного царства, де є чимало ендемічних родів і видів. Багате на гвоздичні також Бореальне підцарство, але ендемічних родів тут мало й ендемізм проявляється здебільшого на видовому рівні, що характерно для флористичних провінцій цього підцарства. В Україні гвоздичні посідають одне з чільних місць у спектрі родин покритонасінних (43 роди та 224 види, з них 7 культивуються, більшість із яких ди-чавіє), вони характерні для всіх ботаніко-географічних районів.

© М.М. ФЕДОРОНЧУК, 2015

Родині *Caryophyllaceae*, як і всьому порядку *Caryophyllales*, властива висока спеціалізація і яскраво виявлена гетеробатмія ознак, що значною мірою ускладнює з'ясування еволюційних зв'язків між таксонами та побудову філогенетичної системи. Характерна особливість гвоздичних — відсутність чітких розмежувальних ознак між таксонами вищого рангу, що є основною причиною різного трактування їхнього обсягу. Загалом, на сьогодні існують два діаметрально різні погляди на обсяг підродин, триб та окремих родів у родині *Caryophyllaceae* — їх укрупнення і надмірне подрібнення.

Розробкою системи родини *Caryophyllaceae* та вивченням її видового різноманіття займалися багато відомих зарубіжних і вітчизняних ботаніків. Але найповнішим зведенням, яке охоплює систематику, філогенію, ембріологію, анатомію, морфологію та географію гвоздичних, є обробка, здійснена Ф. Паксом і К. Гоффманном (Pax, Hoffmann, 1934). Тут представлена система родини, яка розподіляється на три гілки — *Paronychieae*, *Alsineae* і *Lychnideae*, що нині аналізуються на рівні підродин — *Paronychioideae* Vierh., *Alsinoideae*

А. Braun і *Caryophylloideae*. Однак деякі дослідники (Kozhanchikov, 1970, 1975) вважають за доцільне розглядати їх як три самостійні родини: *Alsinaceae* Wahlenb., *Illecebraceae* R.Br. (= *Paronychiaceae* Pax) і *Caryophyllaceae* (= *Silenaceae* Lindl.). Причому обсяг родини *Illecebraceae* трактується по-різному — включається лише один рід *Illecebrum* L. (Kozhanchikov, 1970, 1975) або ще низка інших родів — *Herniaria* L., *Paronychia* Mill., *Scleranthus* L. (Hutchinson, 1926; Tsvelev, 2004). Деякі автори розрізняють тільки дві окремі родини — *Caryophyllaceae* і *Illecebraceae*. До останньої відносять *Corrigiola* L., *Illecebrum*, *Paronychia*, *Herniaria* (Friedrich, 1979) або долучають ще *Spergula* L. і *Spergularia* (Pers.) J. Presl & C. Presl (Tsvelev, 2004). У найновішій обробці *Caryophyllaceae* для флори Північної Америки (Rabeleg, Hartman, 2005) у межах родини, окрім вищеназваних трьох підродин, виділяється ще одна — *Polycarpoideae* Taufan., куди, крім родів *Drymaria* Willd., *Polycarpha* Lam., *Polycarpon* Loef., *Loeflingia* L., *Stipulicida* Michx., включені також *Spergula* і *Spergularia*, які в більшості систем віднесені до складу підродини *Paronychioideae*, хоча за даними молекулярної систематики, останні роди ближчі до *Alsinoideae*.

Родина *Caryophyllaceae* викликає особливу зацікавленість дослідників, оскільки вона типова для порядку *Caryophyllales*, який є достатньо природною групою рослин. Їхні характерні особливості — вільна (центральна) плацентажія (звідси й інша назва порядку — центронасінні), наявність перисперму, що оточений зігнутих або кільцевим периферійним зародком, відсутність ендосперму. Єдність цієї групи підтверджується також хемотаксономічними дослідженнями. Зокрема, пігментом беталаїном, який відсутній лише в *Caryophyllaceae* і *Molluginaceae* Wight, котрі містять антоціан, і наявністю унікального Р-типу пластид ситоподібних трубок (підтип Р-III), що не трапляється більше ніде серед покритонасінних. Усі представники порядку *Caryophyllales* також унікальні щодо наявності ферулінової кислоти, яка виявлена на стінках клітин, і відсутності особливого інтрону (включення) у хлоропластній ДНК («*rpl2* intron»), що спостерігається у більшості покритонасінних (Zurawski, Clegg, 1987; Downie, 1991). Однак відсутність у родини *Caryophyllaceae* беталаїнових пігментів і наявність сапоніну відрізняє її від інших родин порядку гвоздиків. Це дає підстави дослідникам час від часу повертатися до питання про

склад порядку *Caryophyllales* і місце в ньому родини *Caryophyllaceae*.

Родинні зв'язки та шляхи філогенетичного розвитку всередині порядку *Caryophyllales* ще не можуть вважатися повністю з'ясованими, незважаючи на те, що цій проблемі давно приділяється велика увага. Особливо пошвавилася вивчення філогенетичних зв'язків *Caryophyllaceae* з іншими родинами порядку центронасінних від другої половини ХХ століття. Проте нині ще немає єдиної думки щодо філогенетичних зв'язків родини *Caryophyllaceae* і шляхів її еволюції. Вважається, що *Caryophyllaceae* виникли від ентомофільних представників, а вітрозапильні форми з'явилися внаслідок редукції квіткі у зв'язку з переходом до анемофілії. У більшості систем родина *Caryophyllaceae* розглядається як одна з високоспеціалізованих груп *Caryophyllales*, найімовірнішим предком якої може вважатися група, близька до сучасних *Phytolaccaceae* R. Br., що нині налічує понад 100 видів трав, кущів і дерев, поширених у тропічній і субтропічній Америці й Африці. Квітки сучасних фітолакових характеризуються великим різноманіттям будови, із яких можна вивести декілька ліній розвитку, що представлені в інших родинах порядку *Caryophyllales*. Усі ці філогенетичні лінії могли розвинулися незалежно одна від одної, виникнувши від спільного предка, близького до сучасних *Phytolaccaceae*.

Родина *Caryophyllaceae* s. l. протягом багатьох років вивчалася різнобічно. Останнім часом для з'ясування питань систематики та філогенії родини застосовують молекулярно-генетичні методи (Rettig, Wilson, Manhart, 1992; Downie, Palmer, 1994; Oxelman, Liden, 1995; Downie, Katz-Downie, Cho, 1997; Oxelman, Liden, Berglund, 1997; Cuenod, Savolainen, Chatrou et al., 2002; Smisssen, Clement, Garnock-Jones, Chambers, 2002; Fior, Karis, Casazza et al., 2006; Fior, Karis, 2007; Erixon, Oxelman, 2008; Frajman, Heidari, Oxelman, 2009; Greenberg, Donoghue, 2011; Dillenberger, Kadereit, 2014 etc.). Використання методів молекулярної систематики значно поглибило уявлення про філогенію групи. Однак цих даних ще недостатньо для того, щоб з упевненістю окреслити межі родини, її філогенетичні зв'язки та місце окремих родів. Результати молекулярної систематики, які інтерпретуються переважно методами кладистики, не завжди узгоджуються з класичними уявленнями щодо філогенії порядку *Caryophyllales*. Нерідко дані, що

ґрунтуються на різних методах молекулярної систематики, не збігаються і є суперечливими. Для об'єктивної оцінки філогенетичних взаємовідносин між родинами порядку *Caryophyllales* і між родами родини *Caryophyllaceae* необхідні як розширення арсеналу придатних для порівняльного аналізу даних, так і розробка коректних методів їхньої оцінки.

У запропонованій обробці гвоздичних флори України родина *Caryophyllaceae* розподілена на чотири підродини: *Paronychioideae*, *Polycarpoideae*, *Alsinoideae* та *Caryophylloideae*. Для видів підродини *Paronychioideae* характерні наявність листків із прилистками, вільні чашолистки та відсутність віночка, що часто представлений стамінодіями (зачатковими пелюстками), а також зменшення кількості насінних зачатків (до одного). Спрощення віночка можна пояснити анемофілією або самозапиленням.

Підродина *Polycarpoideae*, яка у флорі України представлена родами *Spergula* і *Spergularia*, що раніше розглядалися в складі підродини *Paronychioideae* чи тепер — *Illecebraceae* R. Br. (Tsvelev, 2004, 2012), від останньої відрізняється типом плода — багатонасінною коробочкою. Це характерно також для інших родів *Polycarpoideae*, відсутніх у флорі України (*Drymaria* Willd., *Polycarpaea* Lam., *Polycarpon* Loeffling ex L., *Loeflingia* L., *Stipulicida* Michaux), тоді як у *Paronychioideae* s. str. (*Paronychia*, *Herniaria*) плоди однонасінні, нерозкривні, замкнені в розширену в нижній частині чашечку.

Підродина *Alsinoideae* характеризується роздільнолистою чашечкою та наявністю пелюсток без нігтики, тоді як типова підродина *Caryophylloideae* об'єднує види, де чашечка зрослолиста, часто має видовжену, циліндричну форму (з чим і пов'язано видовження у смілкових нижньої частини пелюсток у нігтик і наявність видовженого квітколожа вище місця прикріплення чашолисток — андрогінофора). Остання підродина — *Caryophylloideae* — це добре окреслений таксон, який розділяється на дві чітко розмежовані групи (триби) — *Sileneae* DC. (= *Lychnideae* A. Braun) і *Caryophylleae* (= *Diantheae* A. Braun), однак межі окремих родів тут не досить чіткі, а в багатьох випадках їх важко відділити. Підродина *Caryophylloideae* дуже різноманітна за біоморфологічними ознаками, зокрема, за характером відновлення пагонів, кореневої системи, особливостями вегетативного розмноження, типами суцвіть, будовою квітки та ін., що свід-

чить про високу еволюційну просунутість. Найбільш спеціалізованими в трибі *Sileneae* можна вважати монотипний рід *Drypis* L. (*D. spinosa* L.), ареал якого обмежується балканськими горами, і рід *Cucubalus* L. (*C. bacifer* L.), що характеризується оригінальним одногніздом ягодоподібним плодом (за природою він відповідає коробочці) та витким стеблом. Найменш просунутий у трибі *Caryophylleae* — рід *Gypsophila* L., що, за деякими примітивними ознаками, подібний до *Acanthophyllum* C.A. Mey., *Bolanthus* (Ser.) Rchb., *Phryna* (Boiss.) Pax ex K. Hoffm. та інших низькоспеціалізованих близьких родів, відсутніх у флорі України. Нижче наводимо конспект системи трьох підродин родини *Caryophyllaceae* (*Paronychioideae*, *Polycarpoideae* та *Alsinoideae*). Фрагмент системи для типової підродини *Caryophylloideae* подамо в наступній публікації.

Система родини *Caryophyllaceae* флори України (підродини: *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae*)

Familia **CARYOPHYLLACEAE** Juss. 1789, Gen. Pl., 48: 299 («*Caryophylleae*»). — *Illecebraceae* A. Braun, 1810, Fl. Nov. Holl., 1: 420, nom. conserv. — *Alsinaeae* Wahlenb. 1824, Fl. Suec., 2: 74. — *Sileneaeae* Bartl. 1830, Ord. Nat. Plant.: 305 (sub «*Sileneae*») — *Dianthaceae* Drude, 1887, in Schenk, Handb. Bot. 3, 2: 395, nom. illeg. — Родина **Гвоздикові**.

Typus: *Dianthus* L.

Subfamilia 1. **POLYCARPOIDEAE** Tanfan. 1892, in F. Parlatore, Fl. Ital., 9: 623 («*Polycarpineae*»). — *Caryophyllaceae* Juss. subfam. *Paronychioideae* Vierh. 1907, Oesterr. Bot. Zeitschr. 17: 96, p. p. — *Illecebraceae* R. Br. 1810, Fl. Nov. Holl., 1: 420, nom. conserv. p. p.

Typus: *Polycarpaea* Lam.

Genus 1. **Spergula** L. 1753, Sp. Pl. 1: 440; id., 1754, Gen. Pl. 5: 199. — *Arenaria* Adans. 1763, Famil. 2: 256, non L. 1753. — Рід **Стелюх (шпергель)**.

Lectotypus: *S. arvensis* L.

Sectio 1. **Spergula**. — *Spergula* L. ser. *Arvenses* Schischk. 1936, Фл. СССР, 6: 551, descr. ross.

Typus: generis typus.

1. ***S. arvensis*** L. 1753, Sp. Pl. 1: 440. — *S. vulgaris* Boenn. 1824, Prodr. Fl. Monats.: 135. — *S. arvensis* L. subsp. *vulgaris* (Boenn.) Čelak. 1875, Prodr. Fl. Böhm. 3: 492. — **С. польовий (ш. польовий)**.

2. ***S. sativa*** Boenn. 1824, Prodr. Fl. Monats.: 135. — *S. arvensis* L. subsp. *sativa* (Boenn.) Čelak. 1875, Prodr.

Fl. Böhnen, 3: 360. — *S. arvensis* L. var. *sativa* (Boenn.) Mert. & W.D.J. Koch, 1831, in Röhl., Deutschl. Fl., ed. 3, 3: 360, sine auct. comb. — *S. arvensis* auct. non L. — **С. посівний (ш. посівний)**.

3. *S. maxima* Weihe, 1824, Arch. Deutsch. Apoth. Ver. 8: 51. — *S. arvensis* auct. non L. — *S. arvensis* L. subsp. *maxima* (Weihe) O. Schwarz, 1949, Mitt. Thüring. Bot. Ges., N. F. 1 (1): 99. — *S. arvensis* var. (γ) *maxima* (Weihe) Mert. & W.D.J. Koch, 1831, in Röhl., Deutschl. Fl., ed. 3, 3: 361. — **С. найбільший (ш. найбільший)**.

4. *S. linicola* Boreau, 1865, Mem. de la Soc. Acad. d'Angers, 20: 14. — *S. praevisa* I. Zinger, 1906, Тр. Ботан. муз. Акад. наук, 6: 85. — *S. sativa* Boenn. subsp. *linicola* (Boreau) O. Schwarz, 1949, Mitt. Thüring. Bot. Ver. 1, 1: 99. — *S. arvensis* L. subsp. *linicola* (Boreau) Janch. 1953, Phytion, 5: 76. — *S. arvensis* auct. non L. — **С. льоновий (ш. льоновий)**.

Sectio 2. *Pentandrae* Tzvelev, 2000, Новости сист. высш. раст. 32: 27. — *Spergula* L. ser. *Vernales* Schischk. 1936, Фл. СССР, 6: 555, descr. ross.

Typus: *S. pentandra* L.

5. *S. morisonii* Boreau, 1847, in Duchartre, Rev. Bot. 2: 424. — *S. vernalis* auct. non Willd. — *S. pentandra* auct. non L. — *S. pentandra* L. var. (b) *vernalis* (Willd.) Racz. 1897, Фл. Полесья: 107. — **С. Морисона (ш. весняний, ш. Морисона)**.

Genus 2. *Spergularia* (Pers.) J. Presl & C. Presl, 1819, Fl. Čech.: 94, nom. conserv. — *Arenaria* L. subgen. *Spergularia* Pers. 1805, Syn. Pl.: 504. — Рід **Стелюшок**.

Lectotypus: *S. rubra* (L.) J. Presl & C. Presl.

Підрид. 1. *Spergularia*.

Typus: generis typus.

Sectio 1. *Leiosperma* (Kindb.) Tzvelev, 2000, Новости сист. высш. раст. 32: 27. — *Lepigonum* Wahlb. sect. *Leiosperma* Kindb. 1863, Monogr. Lepig.: 15, s. str.

Lectotypus: *Lepigonum marinum* (Roth.) Wahlenb. [= *Spergularia media* (L.) C. Presl].

1. *S. media* (L.) C. Presl, 1826, Fl. Sic.: 161. — *Arenaria media* L. 1762, Sp. Pl. 2: 606. — *A. marginata* DC. 1805, in Lam. et DC., Fl. Fr., ed. 3, 4, 2: 793, nom. illeg. — *Spergularia marginata* (DC.) Kittel, 1844, Tauschenb. der Fl. Deutsch. 2: 1004, comb. illeg. — *S. maritima* (All.) Chiov. 1912, Ann. Bot. (Roma), 10: 22. — **С. середній**.

Секція 2. *Spergularia*.

Typus: lectotypus generis.

2. *S. rubra* (L.) J. Presl & C. Presl, 1819, Fl. Čech.: 94. — *Arenaria rubra* L. 1753, Sp. Pl. 1: 423, p. p., quoad

var. *campestris* L. — *Arenaria campestris* (L.) All. 1785, Fl. Pedem. 2: 114. — *Spergularia campestris* (L.) Asch. 1859, Bot. Zeit. 17: 292. — **С. червоний**.

3. *S. marina* (L.) Besser, 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 97. — *Arenaria rubra* L. var. *marina* L. 1753, Sp. Pl.: 423. — *Spergularia salina* auct. non J. Presl & C. Presl. — **С. приморський**.

4. *S. salina* J. Presl & C. Presl, 1819, Fl. Čech.: 95. — *Lepigonum medium* (L.) Wahlb. 1820, Fl. Gothob.: 45. — *Spergularia media* (L.) C. Presl var. *heterosperma* Fenzl, 1844, in Ledeb., Fl. Ross., 2: 168. — *S. marina* auct. non (L.) Besser. — **С. солончаковий**.

5. *S. syvaschica* Tzvelev, 2000, Новости сист. высш. раст. 32: 28. — *S. marina* auct. non (L.) Besser. — **С. сиваський**.

Subfamilia 2. *PARONYCHIOIDEAE* Vierh. 1907, Oesterr. Bot. Zeitschr. 17: 96. — *Illecebraceae* R. Br. 1810, Fl. Nov. Holl., 1: 420, nom. conserv., p. p.

Typus: *Paronychia* Mill.

Genus 3. *Paronychia* Mill. 1754, Gard. Dict. Abridg. 4: 3. — Рід **Загнітник (загнітниця, пароніхія)**.

Lectotypus: *P. argentea* Lam. (= *Illecebrum paronychia* L.).

1. *P. cephalotes* (M. Bieb.) Besser, 1830, Enum. Hort. Cremenec: 4. — *Illecebrum cephalotes* M. Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3: 169. — *Paronychia cephalotes* subsp. *pontica* Borhidi, 1966, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 12, 1–2: 39. — *P. cephalotes* subsp. *taurica* (Borhidi & Sikura) Tzvelev. — *P. pontica* (Borhidi) Chaudhuri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285: 241, tab. 13, fig. 25–29. — *P. taurica* Borhidi & Sikura, 1961, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 7, 1–2: 3, fig. 1. — **З. головчастий (з. головчаста, п. головчаста)**.

Genus 4. *Herniaria* L. 1753, Sp. Pl. 1: 218; id., 1754, Gen. Pl. 5: 103. — Рід **Грижниця (остудник)**.

Лектотип: *H. glabra* L.

Секція 1. *Herniaria*. — *Herniaria* L. sect. *Euherniaria* F.N. Williams, 1896, Bull. Herb. Boiss. 4: 558.

Typus: generis typus.

1. *H. glabra* L. 1753, Sp. Pl. 1: 218. — *H. suavis* Клоков, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, 4, 1–2: 70–71. — **Г. гола (о. голий)**.

2. *H. kotovii* Клоков, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, 4, 1–2: 72. — **Г. Котова (о. Котова)**.

3. *H. besseri* Fisch. ex Hornem. 1819, Hort. Hafn. Suppl.: 127. — *H. incana* auct. non Lam. — **Г. Бессера (о. Бессера)**.

4. *H. hirsuta* L. 1753, Sp. Pl. 1: 218. — **Г. шорстково-волосиста (о. шорсткововолосистий).**

Секція 2. *Paronychiella* F.N. Willams, 1896, Bull. Herb. Boiss. 4: 558.

Lectotypus: *H. polygama* J. Gay.

5. *H. polygama* J. Day, 1847, in Ducharthre, Rev. Bot. 2: 371. — *H. odorata* Andrzej. ex Schmalh. 1860, Исчисл. раст. Подол. губ.: 43, nom. nud. (in syn.). — **Г. багатощлюбна (о. багатощлюбний).**

6. *H. euxina* Klokov, Ботан. журн. АН УРСР, 4, 1—2: 73—74. — *H. polygama* auct. non J. Gay. — **Г. чорноморська (о. чорноморський).**

Subfamilia 3. *ALSINOIDEAE* A. Braun, 1860, in Asch., Fl. Prov. Brandeb. 1: 60, p. p.

Typus: *Alsine* L.

Tribus 1. *Alsineae* Pax, 1889, Naturl. Pflanzenf. 3, 1 b: 78.

Typus: subfamilia typus.

Genus 5. *Stellaria* L. 1753, Sp. Pl. 1: 421; id., 1754, Gen. Pl. 5: 193. — Під **Зірочниця (зірочник).**

Lectotypus: *S. holostea* L.

Section 1. *Stellaria*. — *Stellaria* L. sect. *Eustellaria* (Fenzl) Boiss. 1867, Fl. Or., 1: 706. — *Stellaria* subgen. *Eustellaria* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 375. — *Stellaria* ser. *Holostea* (Fenzl) Schischk. 1936, Фл. СССР, 6: 401, sine auct. comb. — *Stellaria* div. *Holostea* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 381.

Typus: lectotypus generis.

1. *S. holostea* L. 1753, Sp. Pl. 1: 422. — *Alsine holostea* (L.) Britt. 1894, Mem. Torr. Club. 5: 150. — **З. косянцева (з. ланцетоподібна, з. лісова; зірочник ланцетоподібний, з. лісовий).**

Section 2. *Larbrea* (St.-Hil.) Bluff et Fingerh. 1835, Comb. Fl. Germ., ed 2. 1, 1: 109. — *Labrea* St.-Hil. 1815, Mém. Mus. Hist. Nat. (Paris), 2: 287.

Typus: *Labrea aquatica* St.-Hil. (= *Stellaria alsine* Grimm).

2. *S. alsine* Grimm, 1767, Nova Acta Leop.-Carol 3, App.: 313. — *S. uliginosa* Murray, 1770, Prodr. Stirp. Gott.: 55. — *Larbrea uliginosa* (Murray) Rchb. 1841, Icon. Fl. Germ. 5: 36. — **З. мокрицева (з. багнова; зірочник-мокричник, з. багновий).**

3. *S. crassifolia* Ehrh. 1784, Hannov. Magaz. 8: 116. — *Alsine crassifolia* (Ehrh.) Britt. 1894, Mem. Torr. Bot. Club. 5: 150. — *Stellaria elodes* M. Bieb. ex Rchb. 1841, Icon. Fl. Germ. 5: 36, tab. 225. — **З. товстолиста (з. товстолистий).**

4. *S. graminea* L. 1753, Sp. Pl. 1: 422. — *Alsine graminea* (L.) Britt. 1894, Mem. Torr. Club. 5: 150. —

Stellaria hebecalyx auct. non Fenzl. — **З. злакоподібна (з. злакоподібний).**

5. *S. subulata* Boeber ex Schlecht. 1816, Ges. Naturf. Freunde Berlin Mag. 7: 195. — *Stellaria graminea* L. var. *hippocotona* Czern. 1859, Consp. Fl. Charkov: 11. — *S. hippocotona* (Czern.) Klokov, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 15. — *S. graminea* auct. non L. — **З. шилоподібна (з. шилоподібний).**

6. *S. fennica* (Murb.) Perfil. 1936, Фл. Сев. края, 2—3: 77. — *S. palustris* Retz var. *fennica* Murb. 1899, Bot. Not. (lund), 1899: 206. — *S. fragilis* Klokov, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 19, s. str. — **З. фінська (з. фінський).**

7. *S. palustris* Ehrh. & Hoffm. 1791, Deutschl. Fl.: 152. — *S. palustris* Retz. 1795, Fl. Scand. Prodr. ed. 2: 106, nom. illeg. — *S. glauca* With. 1796, Arrang. Brit. Pl., ed. 3, 2: 420. — *Alsine glauca* (With.) Britt. 1914, in Britt a. Brown., Ill. Fl. North. Un. Stat., ed. 2, 2: 44. — **З. болотна (з. болотний).**

8. *S. barthiana* Schur, 1877, Verh. Naturf. Ver. Brunn, 15, 2: 142. — *S. graminea* L. var. *barthiana* (Schur) Simonk. 1886, Enum. Fl. Transsilv.: 137. — *S. palustris* auct. non Ehrh. & Hoffm. — **З. Барта (з. Барта).**

9. *S. longifolia* Muehl. ex Willd. 1809, Enum. Pl. Horti Berol.: 479. — *S. diffusa* Willd. ex Schlecht. 1816, Magaz. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 7: 195. — *S. mosquensis* M. Bieb. ex Schlecht. 1816, Ges. Naturf. Freunde Berlin Mag. 7: 195. — *S. friesiana* Ser. 1824, in DC., Prodr. 1: 395. — **З. довголиста (з. довголистий).**

Genus 6. *Hylebia* (W.D.J. Koch) Fourr. 1868, Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S. 16: 347. — *Stellaria* L. sect. *Hylebia* W.D.J. Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. Helv.: 118. — *Stellaria* auct., non L. — *Stellaria* div. *Petiolares* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 375, p. p. — Під **Мокричник (зірковик).**

Lectotypus: *H. nemorum* (L.) Fourr. (= *Stellaria nemorum* L.).

1. *H. nemorum* (L.) Fourr. 1868, Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S. 16: 347. — *Stellaria nemorum* L. 1753, Sp. Pl. 1: 421. — *Alsine nemorum* (L.) Schreb. 1771, Spicil. Fl. Lips.: 30. — **М. дібровний (з. гайовий).**

Genus 7. *Alsine* L. 1753, Sp. Pl. 1: 272; id., 1754, Gen. Pl. 5: 132. — *Stellaria* auct., non L. — *Stellaria* L. ser. *Petiolares* (Fenzl) Schischk. 1936, Фл. СССР, 6: 394, sine auct. comb., p. p. — *Stellaria* div. *Petiolares* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 375, p. p. — Під **Мокриця (мокрець) L.**

Lectotypus: *A. media* L.

1. *A. media* L. 1753, Sp. Pl. 1: 272. — *Stellaria media* (L.) Vill. 1789, Hist. Pl. Dauph. 3: 615. —

S. xanthanthera Pobed. 1929, Изв. Главн. ботан. сада, **28**, 1—2: 583. — **М. середня (м. середній)**.

2. *A. neglecta* (Weihe) A. Löve & D. Löve, 1974, Preslia, **46**: 128. — *Stellaria neglecta* Weihe, 1825, in Bluff et Fingerh., Comp. Fl. Germ. et Helv. ed. 1, 1: 560. — *S. media* (L.) Vill. subsp. *neglecta* (Weihe) Murb. 1899, Bot. Not. (Lund), 1899: 198. — **М. забута (м. непомітна); м. забутий (м. непомітний)**.

3. *A. pallida* Dumort. 1823, Fl. Belg.: 109. — *Stellaria pallida* (Dumort.) Piré, 1863, Bull. Bot. Belg. **2**: 43. — *S. pallida* (Dumort.) Crép. 1866, Man. Fl. Belque, ed. 2: 19, comb. superfl. — **М. бліда (м. блідий)**.

Genus 8. Myosoton Moench, 1794, Meth.: 225. — *Malachium* Fr. 1817, Fl. Hall.: 78. — Рід **Мяковоло-ник (слабник)**.

Lectotypus: *M. aquaticum* (L.) Moench (= *Malachium aquaticum* L.).

1. *M. aquaticum* (L.) Moench, 1794, Meth.: 225. — *Cerastium aquaticum* L. 1753, Sp. Pl. **1**: 439. — *Malachium aquaticum* (L.) Fr. 1817, Fl. Hall.: 78. — *M. aquaticum* subsp. *sarmaticum* Zapał. 1911, Consp. Fl. Galic. Crit. **3**: 35. — *M. sarmaticum* (Zapał.) Savul. & Rayss, 1926, Mat. Fl. Bessarab., **2**: 97. — **М. водяний (с. водяний)**.

Genus 9. Dichodon (Bartl.) Rchb. 1841, Nomencl. Bot.: 205. — *Stellaria* L. sect. *Dichodon* Bartl. 1836, in Koch, Syn. Fl. Germ. **1**: 118. — *Cerastium* L. subgen. *Dichodon* (Bartl.) Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 396, sine auct. comb. — *Cerastium* sect. *Dichodon* (Bartl.) Boiss. 1867, Fl. Or. **1**: 713. — *Provencheria* V. Boivin, 1966, Natur. Canad. **93**: 644. — Рід **Рогачка (діходон, роговиця)**.

Typus: *D. viscidum* (M. Bieb.) Holub [= *D. dubium* (Bast.) Ikonn.].

Sectio 1. *Dichodon*. — *Cerastium* L. subgen. *Dichodon* (Bartl.) Fenzl sect. *Anomala* Janch. 1956, Cat. Fl. Austr. **1**: 154, nom. nud.

Typus: generis typus.

1. *D. viscidum* (M. Bieb.) Holub, 1974, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), **9**, 3: 273. — *Cerastium anomalum* Waldst. & Kit. 1799, in Willd., Sp. Pl. **2**: 812, non Schrank, 1795. — *Stellaria viscida* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. **1**: 342 (nom. legit!). — *S. dubia* Bast. 1812, Ess. Fl. Maine Loire, Suppl.: 24. — *Cerastium dubium* (Bast.) Guepin, 1830, Fl. du Maine et Loire, ed. 2, 1: 267. — *Dichodon anomalum* (Waldst. & Kit.) Rchb. 1842, Icon. Fl. Germ. **5**: 34, nom. invalid. — *D. dubium* (Bast.) Ikonn. 1973, Новости сист. высш. раст. **10**: 141. — *Provencheria dubia* (Bast.) V. Boivin,

1966, Natur. Canad. **93**: 644. — **Р. клейка (д. клейкий, р. клейка)**.

Sectio 2. *Perennia* Ikonn. 1973, Новости сист. высш. раст. **10**: 142.

Typus: *D. cerastoides* (L.) Rchb.

2. *D. cerastoides* (L.) Rchb. 1842, Icon. Fl. Germ. **5**: 34. — *Stellaria cerastoides* L. 1753, Sp. Pl. **1**: 422. — *Cerastium cerastoides* (L.) Britton, 1894, Mem. Torrey Bot. Club, **5**: 150. — *Provencheria cerastoides* (L.) V. Boivin, 1966, Natur. Canad. **93**: 645. — **Р. рогови-кова (д. роговиків, р. роговикова)**.

Genus 10. Cerastium L. 1753, Sp. Pl. **1**: 437; id., 1754, Gen. Pl. **5**: 199. — Рід **Роговик**.

Lectotypus: *C. arvense* L.

Subgenus 1. *Cerastium*. — *Cerastium* L. sect. *Orthodon* Ser. 1824, in DC., Prodr. **1**: 415, p. p. — *Cerastium* subgen. *Orthodon* (Ser.) Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 403.

Typus: generis lectotypus.

Sectio 1. *Cerastium*. — *Cerastium* L. ** *Perennia* Boiss. 1867, Fl. Or. **1**: 714. — *Cerastium* subsect. *Perennia* (Boiss.) Pax & K. Hoffm. 1934, in Engl. u. Prantl, Natur. Pflanzenfam., Aufl. 2, 16 c: 325. — *Cerastium* sect. *Perennia* (Boiss.) Janch. 1956, Cat. Fl. Austr. **1**, 1: 154.

Typus: generis lectotypus.

Subsectio 1. *Cerastium*.

Typus: generis lectotypus.

1. *C. arvense* L. 1753, Sp. Pl. **1**: 438. — **Р. польовий**.

2. *C. eriophorum* Kit. 1824, in Rochel, Pl. Banat. Rar.: in ind. — *C. alpinum* auct. non L. — *C. lanatum* auct. non Lam. (1785, Encycl. Meth. Bot. **1**: 680). — **Р. вовнистий**.

Subsectio 2. *Grandiflorae* Borza, 1913, Bot. Kozlem.: 52.

Typus: *C. biebersteinii* DC.

3. *C. biebersteinii* DC. 1822, Mémoires. Soc. Phys. Genève, **1**: 436. — **Р. Біберштейна (кримський едель-вейс)**.

Sectio 2. *Fugacia* (Fenzl ex Pax & K. Hoffm.) Janchen, 1956, Catal. Fl. Austr. **1** (1): 154. — *Cerastium* L. sect. *Fugacia* (Fenzl ex Pax & K. Hoffm.) I.V. Sokolova, 1991, Пробл. флорист. и систем.: 48, comb. superfl. — *Cerastium* subsect. *Fugacia* Fenzl ex Pax & K. Hoffm. 1934, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. **2**, 16 c: 325, cum auct. Fenzl (1842, pro div., non valide publ.).

Typus: *C. semidecandrum* L.

Subsectio 1. **Brachypetala** (Lonsing) Fedoronchuk, 2002, Екофл. Укр., **3**: 21. — *Cerastium* L. ser. *Brachypetala* Lonsing, 1939, Feddes Repert. **46**: 153.

Typus: *C. brachypetalum* Desp. ex Pers.

4. *C. tauricum* Spreng. 1818, Nov. Provent.: 10. — *C. brachypetalum* auct. non Desp. ex Pers. — *C. brachypetalum* Desp. ex Pers. var. *tauricum* (Spreng.) A. Kerner, 1883, Schedae ad Fl. exc. Ausro-Hung. **1**: 381. — *C. brachypetalum* subsp. *tauricum* (Spreng.) Murb. 1892, Lunds Univ. Årskr. **27**, 5: 158. — *C. villosum* Steven, 1856, Bull. Soc. Nat. Moscou, **29**, 1, 2: 322, p. p., quoad lectotypo, non Baumg. 1816, nec Hegetschw. 1822. — *C. stevenii* Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**: 466, p. p. — **Р. таврійський**.

5. *C. glomeratum* Thuill. 1799, Fl. Par. **2**: 226. — **Р. клубочковий (р. скупчений)**.

Subsectio 2. **Clavatoglandulosa** (Möschl) Fedoronchuk, 2002, Екофл. Укр., **3**: 22. — *Cerastium* L. ser. *Clavatoglandulosa* Möschl, 1936, Feddes Repert. **41**: 151. — *Cerastium* ser. *Leiopetala* Fenzl ex Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**: 450, nom. illeg., cum auct. Fenzl (1842, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 405, non valide publ.), p. p.

Typus: *C. semidecandrum* L.

Serio 1. **Semidecandra** Klokov, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 34.

Typus: *C. semidecandrum* L.

6. *C. semidecandrum* L. 1753, Sp. Pl. **1**: 438. — *C. rotundatum* Schur, 1877, Verh. Naturf. Ver. Brünn. **15**, 2: 146. — **Р. п'ятигичинковий**.

7. *C. heterotrichum* Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1—2: 65. — *C. semidecandrum* auct. non L. — **Р. різноволосий**.

8. *C. balearicum* F. Herm. 1913, Verh. Bot. Ver. Brandeb. **54**: 247, in obs. — *C. dentatum* Möschl, 1935, Österr. Bot. Zeitschr. **82**, 3: 230. — *C. semidecandrum* auct. non L. — **Р. баlearський**.

Serio 2. **Pumila** Klokov, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 25.

Typus: *C. pumilum* Curtis.

9. *C. pumilum* Curtis, 1777, Fl. Lond. **2**, 6: tab. 30. — **Р. карликовий**.

10. *C. ucrainicum* (Клеоров) Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1—2: 61. — *C. pallens* F.W. Schultz var. *ucrainica* Kleorow, 1930, Вісн. Київ. ботан. сада: 33, pp. — *C. ucrainicum* Pacz., in Sched. pro max. parte. — *C. glutinosum* auct. non Fr. — **Р. український**.

11. *C. crassiusculum* Klokov, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 26. — *C. glutinosum* auct. non Fr. — *C. stevenii* Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**:

466, pp. — *C. pumilum* auct. non Curtis. — **Р. товстуватий**.

12. *C. kioviense* Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1—2: 62. — ?*C. atriunculatum* Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1—2: 64. — *C. glutinosum* auct. non Fr. — **Р. київський**.

13. *C. odessanum* Klokov, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 29. — *C. glutinosum* auct. non Fr. — *C. pumilum* auct. non Curtis. — **Р. одеський**.

14. *C. syvaschicum* Клеоров, 1939, Журн. Ин-ту ботан. АН УРСР, 21—22 (29—30): 345. — *C. glutinosum* auct. non Fr. — **Роговик сиваський**.

Subsectio 3. **Ovoglandulosa** (Möschl) Fedoronchuk, 2002, Екофл. Укр., **3**: 22. — *Cerastium* L. ser. *Ovoglandulosa* Möschl, 1936, Feddes Repert. **41**: 162. — *Cerastium* ser. *Leiopetala* Fenzl ex Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**: 450, nom. illeg., cum auct. Fenzl (1842, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 405, non valide publ.), p. p.

Typus: *C. riaei* Desm.

15. *C. schmalhausenii* Pacz. 1889, Записки Киев. общ. естествоисп. **10**, 2: 423. — *C. bulgaricum* auct., non Uechtr. — **Р. Шмальгаузена**.

16. *C. pseudobulgaricum* Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1—2: 60. — *C. schmalhausenii* auct. non Pacz. — *C. bulgaricum* auct., non Uechtr. — **Р. несправжньоболгарський**.

Sectio 3. **Caespitosa** (Pax ex K. Hoffm.) Janchen, 1956, Catal. Fl. Austr. **11**: 154. — *Cerastium* L. sect. *Caespitosa* (Pax ex K. Hoffm.) I.V. Sokolova, 1991, Пробл. флорист. и систем.: 48, comb. superfl. — *Cerastium* ser. *Leiostemona* Fenzl ex Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**: 455, non valide publ.

Typus: *C. holosteoides* Fr. (= *C. caespitosum* Gilib. nom. illeg.).

17. *C. holosteoides* Fr. 1817, Nov. Fl. Suec. **1**, 4: 52. — *C. caespitosum* Gilib. 1781, Fl. Lithuan. **5**: 159, nom. illeg. — *C. fontanum* Baumg. subsp. *triviale* (Spenn.) Jalas, 1963, Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, **18**, 1: 63, cum auct. basion. Link. — *C. fontanum* subsp. *vulgare* (C. Hartm.) Greuter & Burdet, 1982, Willdenowia, **12**: 37. — *C. vulgatum* auct., non L. — **Р. косянцевий**.

18. *C. fontanum* Baumg. 1816, Enum. Stirp. Transs. **1**: 425. — *C. macrocarpum* Schur, 1859, Verh. Mitt. Sieben. Ver. Naturw. **10**: 131. — **Р. джерельний**.

19. *C. lucorum* (Schur) Möschl, 1973, Mitt. Naturw. Ver. Steierm. **103**: 157, sine auct. comb. — *C. glanduliferum* Schur b [var.] *lucorum* Schur, 1877, Verh. Naturf. Ver. Brünn, **15**: 150. — *C. macrocarpum* Schur subsp. *lucorum* (Schur) Gartner, 1939, Feddes Repert. Beih. **113**: 44. — *C. fontanum* Baumg. subsp.

lucorum (Schur) Soó, 1969, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 15: 340. — **Р. гайовий**.

20. *C. sylvaticum* Waldst. & Kit. 1802, Descr. Ic. Pl. Rar. Hung. 1: 100, t. 97. — **Р. лісовий**.

Subgen. 2. **Schizodon** Fenzl, 1841, in Endl., Gen. Pl.: 970.

Typus: *C. dichotomum* L.

Sectio 4. **Strephodon** Ser. 1824, in DC., Prodr. 1: 414. — *Dichodon* (Bartl.) Rchb. sect. *Strephodon* (Ser.) Á. Löve & D. Löve, 1975, Bot. Not. (Lund), 128, 4: 507.

Typus: *C. perfoliatum* L.

21. *C. nemorale* M. Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3: 317. — **Р. дібровний**.

22. *C. perfoliatum* L. 1753, Sp. Pl. 1: 437. — *Dichodon perfoliatum* (L.) A. Löve & D. Löve, 1975, Bot. Not. (Lund), 128, 4: 507. — **Р. пронизанолистий**.

Genus 11. **Holosteum** L. 1753, Sp. Pl. 1: 88; id., 1754, Gen. Pl. 5: 39. — Рід **Цілоко́стник (ко́стянець)**.

Lectotypus: *H. umbellatum* L.

1. *H. umbellatum* L. 1753, Sp. Pl. 1: 88. — *H. sylvaschicum* Kleorow, 1939, Журн. Ін-ту ботан. АН УРСР, 21—22 (29—30): 246. — *H. umbellatum* subsp. *sylvaschicum* (Kleorow) Tzvelev, 2004, Фл. Вост. Евр. 11: 173. — *H. umbellatum* subsp. *klopotovii* Tzvelev, 2004, Фл. Вост. Евр. 11: 172. — *H. klopotovii* (Tzvelev) Tzvelev, 2012, Консп. фл. Вост. Евр., 1: 215. — **Ц. зонтичний (к. зонтичний)**.

2. *H. glutinosum* (M. Bieb.) Fisch. & C.A. Mey. 1839, Ind. Sem. Hort. Petropol. 6: 52. — *Arenaria glutinosa* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1: 344. — *Holosteum liniflorum* Fisch. & C.A. Mey. ex Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 374. — *H. umbellatum* L. subsp. *glutinosum* (M. Bieb.) Nym. 1878, Consp. Fl. Europ.: 112. — **Ц. клейкий (к. клейкий)**.

3. *H. subglutinosum* Клоков, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 38. — *H. glutinosum* auct. non (M. Bieb.) Fisch. & C.A. Mey. — *H. umbellatum* L. subsp. *subglutinosum* (Клоков) Tzvelev, 2004, Фл. Вост. Евр. 11: 173. — **Ц. слабоклейкий (к. слабоклейкий)**.

Genus 12. **Moehringia** L. 1753, Sp. Pl. 1: 359; id., 1754, Gen. Pl. 5: 170. — Рід **Мерингія**.

Lectotypus: *M. muscosa* L.

Subgenus 1. **Bulavkinia** Tzvelev, 2002, Ботан. журн. 87, 3: 121.

Typus: *M. lateriflora* (L.) Fenzl

1. *M. lateriflora* (L.) Fenzl, 1833, Vers. Darstell. Alsin.: tab. ad 18, 38. — *Arenaria lateriflora* L. 1753, Sp. Pl. 1: 423. — **М. бокоkwіткова**.

Subgenus 2. **Alsinanthus** (Desv.) Tzvelev, 2002, Ботан. журн. 87, 3: 121. — *Alsinanthus* Desv. 1816, Journ. Bot. (Paris) 3: 221. — *Moehringia* L. sect. *Latifoliae* Nym. 1878, Consp. Fl. Eur.: 112, nom. nud.

Typus: *M. trinervia* (L.) Clairv. (= *Alsinanthus trinervius* (L.) Fourr.).

2. *M. trinervia* (L.) Clairv. 1811, Man. Herb.: 150. — *Arenaria trinervia* L. 1753, Sp. Pl. 1: 423. — *Alsinella trinervis* (L.) S.F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 655. — *Alsinanthus trinervius* (L.) Fourr. 1868, Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S., 16: 347. — **М. трижилкова**.

Subgenus 3. **Moehringia**. — *Moehringia* L. sect. *Angustifoliae* Nym. 1878, Consp. Fl. Europ.: 113, nom. nud.

Typus: generis typus.

3. *M. muscosa* L. 1753, Sp. Pl. 1: 359. — **М. мохоподібна**.

4. *M. hypanica* Grynj & Klokov, 1951 (1950), Укр. ботан. журн. АН УРСР, 7, 4: 56, рис. 1. — **М. бузька**.

Genus 13. **Bufonia** L. 1753, Sp. Pl. 1: 123; id. 1754, Gen. Pl. 5: 17. — Рід **Жабниця**.

Lectotypus: *B. tenuifolia* L.

1. *B. parviflora* Griseb. 1843, Spicil. Fl. Rum. Bith. 1: 197. — *B. tenuifolia* auct. non L. — *B. virgata* Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 665. — **Ж. дрібноkwіткова**.

Genus 14. **Cherleria** L. 1753, Sp. Pl.: 425. — *Minuartia* L. sect. *Spectabiles* (Fenzl) Hayek, 1908, Fl. Sterirm. 1: 274, p. p., excl. ser. *Laricinae* (Mattf.) McNeill, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24: 140. — *Alsine* L. grex *Spectabiles* Fenzl, 1840, in Engl., Gen. Pl.: 965. — *Wierzbickia* Rchb. 1841, Icon. Fl. Germ. 5: 30. — Рід **Черлерія**.

Typus: *C. sedoides* L.

1. *C. eglanulosa* (Fenzl) Fedoronchuk, comb. nov. — *Minuartia eglanulosa* (Fenzl) Klokov, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 47. — *Alsine pinifolia* Fenzl var. *egalndulosa* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 354. — *Arenaria pinifolia* auct. non M. Bieb.: Steven, 1857, Bull. Soc. Nat. Moscou, 30, 3: 85. — *Minuartia caucasica* (Adams ex Rupr.) Mattf., nom. illeg.: Шишк. 1947, в Е.В. Вульф, Фл. Крыма, 2, 1: 136. — **Ч. незалозиста**.

Genus 15. **Minuartia** L. 1753, Sp. Pl.: 89—90. — *Alsine* auct. non L. — *Minuartia* sect. *Minuartia*. — *Minuartia* sect. *Plurinerviae* McNeil, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2: 142. — *Chetropis* Raf. 1837, Fl. Tellur. 3: 80. — *Minuartia* subgen. *Chetropis* (Raf.) Tzvelev, 2002, Ботан. журн. 87, 3: 126. — *Xeralsine* Fourr. 1868, Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S., 16: 347. — *Minuartia* sect. *Minuartia* subsect. *Xeralsine* (Fourr.)

McNeill, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. **24**, 3: 148. — *Minuartia* sect. *Xeralsine* (Fourr.) Tzvelev, 2002, Ботан. журн. **87**, 3: 127. — *Minuartia* sect. *Euminuartia* grex *Setaceae* Mattf. [1921, Bot. Jahrb. 57, Beibl. **126**: 30, nom. nud.] 1922, Feddes Repert. Beih. **15**: 54, 91. — *Minuartia* sect. *Euminuartia* (Fenzl) Graebn. ser. *Setaceae* (Mattf.) Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**: 492, ut «ser. *Setaceae* Mattf. 1921». — *Minuartia* sect. *Euminuartia* ser. *Leiosperma* Klokov, 1954, Фл. УРСР, **4**: 479, nom. nud. — *Minuartia* ser. *Eusetacea* Klokov, там же: 480, nom. nud. — Рід **Мінуарція** L.

Lectotypus: *M. dichotoma* L.

1. *M. glomerata* (M. Bieb.) Degen, 1910, Mitt. Nat. Ver. Steiermark, **46**: 319. — *Arenaria glomerata* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. **1**: 350. — **М. скупчена**.

2. *M. wiesneri* (Stapf) Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**: 490. — *Alsine wiesneri* Stapf, 1886, Denkschr. K. K. Akad. Wien: 20. — *Minuartia montana* L. subsp. *wiesneri* (Stapf) McNeill, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. **24**, 3: 359. — *M. montana* auct. non L. — **М. Візнера**.

3. *M. hirsuta* (M. Bieb.) Hand.-Mazz. 1909, Ann. K.K. Hoffm. Wien, **23**: 152, ex parte. — *Arenaria hirsuta* M. Bieb. 1808, Fl. Taur. — Cauc. **1**: 349. — **М. шорстковолисста**.

4. *M. leiosperma* Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1—2: 69. — *M. setacea* auct. fl. ucr. non (Thull.) Hayek. **1**: 226. — **М. гладконасінна**.

5. *M. aucta* Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1—2: 70. — *M. setacea* auct. fl. ucr. non (Thull.) Hayek. — **М. побільшена**.

6. *M. thyraica* (Zapał.) Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1—2: 68. — *M. setacea* auct. fl. ucr. non (Thull.) Hayek. — *M. setacea* var. *thyraica* Zapał. 1911, Consp. Fl. Galic. Crit. **3**: 24. — **М. дністровська**.

7. *M. euxina* Klokov, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 44, рис. 12. — *M. setacea* auct. fl. ucr. non (Thull.) Hayek. — **М. чорноморська**.

8. *M. adenotricha* Schischk. [1936, Фл. СССР, **6**: 495, descr. ross.] 1937, Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. 1, **3**: 169. — *Alsine setaceae* (Thull.) Fenzl var. *pubescens* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 136. — **М. залозистоволосиста**.

Genus 16. Sabulina Rchb. 1843, Fl. Germ. Excurs.: 785, p. p. — *Minuartia* L. sect. *Sabulina* (Rchb.) Graebn. 1919, in Asch. u. Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. **5**: 1: 700. — *Minuartia* subgen. *Sabulina* (Rchb.) Tzvelev, 2004, Фл. Вост. Европы, **11**: 199. — *Alsine* grex *Tryphane* Fenzl, 1840, in Engl., Gen. Pl.: 965, s. str. — *Tryphane* (Fenzl) Rchb. 1840, Deutsche Bot. Herbarienbuch (Nomend.): 205, p. p. — *Minuartia* sect.

Tryphane (Fenzl) Hayek, 1908, Fl. Steirm. **1**: 271. — *Minuartia* subgen. *Tryphane* (Fenzl) Tzvelev, 2004, Фл. Вост. Европы, **11**: 199, p. p. — *Alsine* L. grex *Acutiflorae* Fenzl, 1840, in Engl., Gen. Pl.: 965. — *Minuartia* sect. *Acutiflorae* (Fenzl) Hayek, 1908, Fl. Steirm. **1**: 274. — *Alsine* grex *Alsinanthe* Fenzl, 1840, in Engl., Gen. Pl.: 965. — *Alsine* sect. *Alsinanthe* (Fenzl) Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 356. — *Minuartia* sect. *Alsinanthe* (Fenzl) Graebn. 1919, in Asch. u. Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. **5**, 1: 771. — Рід **Сабуліна**.

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

1. *S. taurica* (Steven) Dillenb. & Kadereit, 2014, Taxon, **63**, 1: 88. — *Minuartia taurica* (Steven) Graebn. 1918, in Asch. u. Graebn., Syn. Mitteleurop. Fl. **5**, 1: 758. — *Alsine taurica* Steven, 1856, Bull. Soc. Nat. Mosc. **29**, 1: 319. — **С. таврійська (с. кримська)**.

2. *S. verna* (L.) Rchb. 1832, Fl. Germ. Excurs. **2**: 788. — *Minuartia verna* (L.) Hiern., 1899, Journ. Bot. (London), **37**: 320. — *Arenaria verna* L. 1767, Mant. Pl. **1**: 72. — *Alsine verna* (L.) Wahlenb. 1812, Fl. Lapp.: 129. — *Minuartia gerardii* (Willd.) Hayek, 1908, Fl. Steirm. **1**: 272. — *Arenaria gerardii* Willd., 1799, Sp. Pl. **2**: 729. — *Minuartia verna* subsp. *gerardii* (Willd.) Graebn. 1918, in Asch. et Graebner, Syn. Mitteleur. Fl. **5** (1): 747. — *M. zarezchnyi* (Zapał.) Klokov, 1950, Визн. посл. УРСР: 632. — *Alsine zarezchnyi* Zapał. 1910, Bull. Int. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. Math., Ser. B, Sci. Nat.: 168; id. 1911, Consp. Fl. Galic. Crit. **3**: 25. — *Minuartia pauciflora* (Kit. ex Kanitz) Dvořáková, 2003, Preslia, Praha, **75**: 350. — *Arenaria pauciflora* Kit. ex Kanitz, 1863, Linnaea, **32**: 510. — **С. весняна**.

3. *S. oxypetala* (Woł.) Mosyakin & Fedoronchuk, 2015, Phytotaxa, **233**(1): 96. — *Minuartia oxypetala* (Woł.) Kulcz. 1921, Fl. Polska, **2**: 231. — *Alsine oxypetala* Woł. 1888, Spraw. Kom. Fiz. Akad. Umiej. **22**, 2: 214. — *Minuartia verna* (L.) Hiern. subsp. *oxypetala* (Woł.) Halliday, 1964, Feddes Repert. **69**: 13; id. 1993, Fl. Europ., ed. 2., **1**: 158. — *M. zarezchnyi* auct. non (Zapał.) Klokov. — *Sabulina verna* subsp. *oxypetala* (Woł.) Dillenb. & Kadereit, 2014, Taxon, **63**, 1: 88. — **С. гостропелюсткова**.

4. *S. bilykiana* (Klokov) Dillenb. & Kadereit, 2014, Taxon, **63**, 1: 85. — *Minuartia bilykiana* Klokov, 1952, Фл. УРСР, **4**: 654, 470, рис. 83. — *M. hybrida* auct. non (Vill.) Schischk. — **С. Білика**.

5. *S. hypanica* (Klokov) Mosyakin & Fedoronchuk, 2015, Phytotaxa, **233**(1): 96. — *Minuartia hypanica* Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1—2: 66. — *M. hybrida* auct. non (Vill.) Schischk. — ? *M. birjuczensis*

Клоков, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, 4, 1—2: 67. — **С. бузька.**

6. *S. viscosa* (Schreb.) Rchb. 1832, Fl. Germ. Excurs.: 786. — *Minuartia viscosa* (Schreb.) Schinz & Thell. 1907, Bull. Herb. Boiss. ser. 2, 7: 404. — *Alsine viscosa* Schreb. 1771, Spicil. Fl. Lips.: 30. — *Minuartia piskunovii* Klokov, 1952, Фл. УРСР, 4: 655, 474, рис. 85. — **С. клейка.**

7. *S. pseudohybrida* (Klokov) Mosyakin & Fedoronchuk, 2015, Phytotaxa, 233(1):96. — *Minuartia pseudohybrida* Клоков, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 40. — **С. несправжньогібридна.**

Genus 17. *Queria* L. 1753, Sp. Pl. 1: 90; id., 1754, Gen. Pl. 5: 40. — Рід **Кверія.**

Lectotypus: *Q. hispanica* L.

1. *Q. hispanica* L. 1753, Sp. Pl. 1: 90. — *Scleranthus hamatus* Hausskn. & Bornm. 1890, Mitt. d. Bot. Ver. Thuring. 9: 17. — *Minuartia hamata* (Hausskn. & Bornm.) Mattf. 1921, in Engl., Bot. Jahrb. 57, Beibl. 126: 29, non *M. hispanica* L. ex Graebn. — **К. іспанська.**

Genus 18. *Sagina* L. 1753, Sp. Pl. 1: 128; id., 1754, Gen. Pl. 5: 62. — Рід **Моховинка.**

Lectotypus: *S. procumbens* L.

Sectio 1. *Spergella* (Rchb.) W.D.J. Koch, 1843, Syn. Fl. Germ. Helv., ed. 2: 117. — *Spergella* Rchb. 1825, in Mössl., Handb. Gewächsk., ed. 2, 1: 65. — *Sagina* L. subgen. *Spergella* (Rchb.) F.N. Williams 1896, Journ. Bot. (London), 34: 427.

Typus: *S. nodosa* (L.) Fenzl (= *Spergella nodosa* (L.) Rchb.; = *Spergula nodosa* L.).

1. *S. nodosa* (L.) Fenzl, 1833, Vers. Darstell. Alsin.: tab. ad p. 18; id., 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 340. — *Spergula nodosa* L. 1753, Sp. Pl. 1: 440. — *Spergula glandulosa* Besser, 1809, Prim. Fl. Galic. 1: 198. — *Spergella nodosa* (L.) Rchb. 1832, Fl. Germ. Excurs.: 795. — *Sagina glandulosa* (Besser) Klokov, in Schedis. — *Sagina nodosa* var. (α) *glaberrima* Rogov. 1869, Обозр.: 48, nom. nud. — *Sagina nodosa* var. *glabra* Rouy & Foucard, 1869, 3: 296. — **М. вузлувата.**

Sectio 2. *Sagina*. — *Sagina* L. sect. *Saginella* W.D.J. Koch, 1843, Syn. 2: 117.

Typus: generis typus.

2. *S. saginoides* (L.) H. Karst. 1882, Deutsche Fl. (Pharm.-Med. Bot.): 539. — *Spergula saginoides* L. 1753, Sp. Pl. 1: 441. — *Spergula micrantha* Bunge, 1830, in Ledeb., Fl. Alt. 2: 183. — *Sagina linnaei* C. Presl, 1831, Reliq. Haenk. 2: 14, nom. illeg. — *Sagina linnaei* var. *decandra* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 339. — *Sagina linnaei* var. *micrantha* (Bunge) Fenzl,

1842, op. cit.: 339. — *Spergella macrocarpa* Rchb. 1841, Icon. Fl. Germ. 5: 26. — **М. мохоподібна.**

3. *S. subulata* (Sw.) C. Presl, 1826, Fl. Sic.: 158. — *Spergula subulata* Sw. 1789, Sv. Vet.-Akad. Handl. 1789: 45. — **М. шилоподібна.**

4. *S. procumbens* L. 1753, Sp. Pl. 1: 128. — **М. лежача.**

5. *S. maritima* G. Don, 1806, Herb. Brit., fasc. 7, N 155. — **М. приморська.**

6. *S. schiraevskii* Tzvelev, 2002, Ботан. журн., 87, 3: 122. — *S. apetala* Ard. var. *imberbis* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 338. — *S. apetala* var. *glabrata* F. Schulz, 1849, Flora (Regensb.), N. F., 7, 15: 226. — *S. apetala* subsp. *erecta* (Hornem.) F. Herm. 1912, Fl. Deutschl. Fennoscand.: 182, p. p. — *S. micropetala* Rauschert, 1969, Feddes Reper. 79: 413, p.p. — *S. apetala* auct. non Ard. — **М. Шпір'явського.**

Genus 19. *Eremogone* Fenzl, 1833, Vers. Darstell. Alsin.: 13. — *Arenaria* L. subgen. *Eremogone* (Fenzl) Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 360. — Рід **Пустельниця (Пісочник).**

Lectotypus: *E. saxatilis* (L.) Ikonn. (= *Arenaria graminifolia* Schrad.).

Sectio 1. *Rigidae* (McNeill) Ikonn. 1973, Новости сист. высш. раст. 10: 138. — *Arenaria* L. sect. *Rigidae* McNeill, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2: 125. — *Arenaria* subgen. *Eremogone* (Fenzl) Fenzl ser. *Glomeriflorae* (Fenzl ex F.N. Williams) Schischk. & Knorr. 1936, Фл. СССР, 6: 520, ut ser. *Glomeriflorae* Fenzl (1842, pro div., non valide publ.). — *Arenaria* subgen. *Eremogone* ser. *Rigidae* Schischk. & Knorr. 1936, Фл. СССР, 6: 521, descr. ross.

Typus: *E. rigida* (M. Bieb.) Fenzl (= *Arenaria rigida* M. Bieb.).

Subsectio 1. *Glomeriflorae* (Fenzl ex F.N. Williams) **Fedoronchuk, comb. et stat. nov., hic designatus.** — *Arenaria* L. subgen. *Eremogone* (Fenzl) Fenzl ser. *Glomeriflorae* (Fenzl ex F.N. Williams) Schischk. & Knorr. 1936, Фл. СССР, 6: 520, ut ser. *Glomeriflorae* Fenzl (1842, pro div., non valide publ.).

Typus: *Eremogone dianthoides* (Smith.) Ikonn. (= *Arenaria dianthoides* Smith.).

1. *E. cephalotes* (M. Bieb.) Fenzl, 1833, Vers. Darstell. Alsin.: tab. ad p. 44. — *Arenaria cephalotes* M. Bieb. 1809, Fl. Taur.-Cauc. 1: 346. — **П. головчаста (п. головчастий).**

Subsectio 2. *Rigidae* (McNeill) **Fedoronchuk, comb. et stat. nov., hic designatus.** — *Arenaria* L. subgen. *Eremogone* (Fenzl) Fenzl ser. *Rigidae* Schischk. & Knorr. 1936, Фл. СССР, 6: 521, descr. ross. — *Arenaria*

subgen. *Eremogone* ser. *Rigidae* McNeill, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. **24**, 2: 125.

Typus: *Eremogone rigida* (M. Bieb.) Fenzl

2. *E. rigida* (M. Bieb.) Fenzl, 1833, Vers. Darstell. Alsin.: tab. ad p. 46. — *Arenaria rigida* M. Bieb, 1809, Fl. Taur.-Cauc. **1**: 346. — **П. жорстка (п. жорсткий)**.

Sectio 2. *Eremogone*. — *Arenaria* L. sect. *Eremogone* (Fenzl) F.N. Williams, 1895, Bull. Herb. Boiss. **3**: 601. — *Arenaria* subgen. *Eremogone* (Fenzl) Fenzl ser. *Xerolemma* Fenzl ex Schischk. & Knorr. 1936, Фл. СССР, **6**: 525, cum auct. Fenzl (1842, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 361, pro subdiv., non valide publ.).

Typus: generis typus.

3. *E. biebersteinii* (Schlecht.) Holub. 1974, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), **9**, 3: 265. — *Arenaria biebersteinii* Schlecht. 1816, Mag. Ges. Naturf. Freunde Berlin, **7**: 202. — *A. procera* Spreng. 1808, Hist. Rei Herb. **2**: 153, p. p. (excl. typo). — *A. procera* subsp. *pubescens* (Fenzl) Jalas, 1983, Ann. Bot. Fenn. **20**: 109, p. p. — *A. graminifolia* auct. non Ard., nec Schrad. — *A. graminifolia* var. *pubescens* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 364. — *Eremogone procera* auct. non (Spreng.) Rchb. — **П. Біберштейна (п. Біберштейна)**.

4. *E. pineticola* (Klokov) Klokov, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 51. — *Arenaria pineticola* Klokov, 1952, Фл. УРСР, **4**: 655, 488. — *A. procera* Spreng. subsp. *pubescens* (Fenzl) Jalas, 1983, Ann. Bot. Fenn. **20**: 109, p. p. — **П. борова (п. боровай)**.

5. *E. micradenia* (P. Smirn.) Ikonn. 1973, Новости сист. высш. раст. **10**: 137. — *Arenaria micradenia* P. Smirn. 1940 (1939), Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. **48**, 5—6: 120. — *A. graminifolia* Schrad. 1809, Hort. Gotting.: 5, p. p., non Ard. 1764; — *A. graminifolia* Schrad. var. *grandiflora* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 364. — *Eremogone graminifolia* (Schrad.) Fenzl, 1833, Vers. Darstell. Alsin.: 37, p. p. — *A. ucranica* Spreng. ex Klokov, 1952, Фл. УРСР, **4**: 488. — *A. procera* Spreng. subsp. *glabra* (F.N. Williams) Holub, 1956, Preslia, **28**: 94. — **П. дрібнозубчаста (п. дрібнозубчастий)**.

6. *E. saxatilis* (L.) Ikonn. 1973, Новости сист. высш. раст. **10**: 137. — *Arenaria saxatilis* L. 1753, Sp. Pl. **1**: 424. — *A. graminifolia* auct. non Schrad. — *A. procera* Spreng. 1808, Hist. Rei Herb. **2**: 153, nom. nud. — *A. procera* subsp. *glabra* (F.N. Williams) Holub, 1956, Preslia, **28**, 1: 94, p. p. — *A. stenophylla* Ledeb. 1823, Index Sem. Horti Acad. Dorpat Suppl. **1**: 1. — *A. syreistschikowii* P. Smirn. 1940 (1939), Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. **48**, 5—6: 121. —

Eremogone procera (Spreng.) Rchb. 1841, Icon. Fl. Germ. **5**: 33, comb. illeg. — **П. скельна (п. скельний)**.

7. *E. longifolia* (M. Bieb.) Fenzl, 1833, Vers. Darstell. Alsin: 47. — *Arenaria longifolia* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. **1**: 345. — **П. довголиста (п. довголистий)**.

Genus 20. *Arenaria* L. 1753, Sp. Pl. **1**: 423; id., 1754, Gen. Pl. **5**: 193. — *Arenaria* subgen. *Euthalia* (Fenzl) Fenzl, 1942, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 368. — Під **Піщанка**.

Lectotypus: *A. serpyllifolia* L.

1. *A. serpyllifolia* L. 1753, Sp. Pl. **1**: 423. — *A. serpyllifolia* var. *scabra* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. **1**: 168. — **П. чебрецелиста**.

2. *A. viscida* Hall. fil. ex Lois. 1809, Journ. Bot. (Desv.), **2**: 324. — *A. serpyllifolia* L. var. *viscida* (Hall. fil. ex Lois.) Asch. 1860, Fl. Prov. Brandeb. **1**: 97. — *A. serpyllifolia* var. *glutinosa* Mert. & W.D.J. Koch, 1823, Deutschl. Fl. **3**: 266. — *A. serpyllifolia* subsp. *glutinosa* (Mert. & W.D.J. Koch) Arcang. 1822, Comp. Fl. Ital.: 101. — *A. serpyllifolia* subsp. *sarmatica* Zapal. 1911, Consp. Fl. Galic. Crit. **3**: 35. — *A. brevifolia* Gilib. 1781, Fl. Lithuan. **3**: 155, nom. invalid. — *A. steppicola* Klokov, 1952, Фл. УРСР, **4**: 492, descr. ucr. — *A. uralensis* Pall. ex Spreng. 1825, Syst. Veg. **2**: 396. — *A. zozii* Kleorow, 1939, Журн. Ін-ту ботан. АН УРСР, 21—22 (29—30): 247. — **П. клейка**.

3. *A. leptoclados* (Rchb.) Guss. 1845, Fl. Sic. Syn. **2**: 284. — *A. serpyllifolia* L. var. *leptoclados* Rchb. 1841, Icon. Fl. Germ. **5**: 32, fig. 4941b. — *A. serpyllifolia* subsp. *leptoclados* (Rchb.) Nym. 1878, Consp. Fl. Europ. **1**: 112. — **П. тонкогалузиста**.

4. *A. viscidula* (Dvořák) Fedoronchuk, 2002, Екофл. Укр., **3**: 26, 178. — *A. viscidula* (Dvořák) Tzvelev, 2012, Консп. фл. Вост. Евр., **1**: 220, comb. superfl. — *A. leptoclados* (Rchb.) Guss. subsp. *viscidula* Dvořák, 1984, Biologia, **39**: 835. — *A. serpyllifolia* L. subsp. *leptoclados* (Rchb.) Nym. var. *viscidula* (Dvořák) Ruoy & Fouc. 1896, Fl. Fr. **3**: 342, non *A. serpyllifolia* var. *viscidula* (Dvořák) Roth, 1827. — **П. клейкувата**.

5. *A. martrinii* Tzvelev, 2000, Новости сист. высш. раст. **32**: 34. — **П. Мартріна**.

Tribus 2. *Sclerantheae* Vierh. 1907, Oesterr. Bot. Zeitschr. **17**: 41, 91.

Typus: *Scleranthus* L.

Genus 21. *Scleranthus* L. 1753, Sp. Pl. **1**: 406. — Під **Жорсткоцвіт (червець)**.

Lectotypus: *S. annuus* L.

1. *S. perennis* L. 1753, Sp. Pl. **1**: 406. — **Ж. багаторічний (ч. багаторічний)**.

2. *S. annuus* L. 1753, Sp. Pl. **1**: 406. — *S. annuus* var. (β) *cyomosus* Fenzl, 1844, in Ledeb., Fl. Ross. **2**: 157. — *S. tauricus* C. Pres ex Knaf, 1872, Oesterr. Bot. Zeitschr.

22: 187, nom. invalid. — *S. lindemannii* Rchb. 1971, Delectus Sem. Hort. Dresd.: 2, nom. nud. — **Ж. одно-річний (ч. однорічний).**

3. *S. polycarpus* L. 1756, Gen. Pl. 2: 16. — *S. annuus* L. subsp. *polycarpus* (L.) Bonnier & Layens, 1894, Tabl. Syn. Pl. Vasc. Fr.: 109. — ?*S. x intermedius* Kittel, 1844, Taschenb. Fl. Deutschl., ed. 2: 1009. — **Ж. багато-плідний (ч. багатоплідний).**

4. *S. verticillatus* Tausch. 1829, Flora (Regesb.) 12, Suppl. 1: 50. — *S. annuus* L. subsp. *verticillatus* (Tausch) Arcang. 1882, Comp. Fl. Ital.: 110. — *S. syvaschicus* Kleopow, 1939, Журн. Ін-та ботан. АН УРСР, 21—22 (29—30): 247. — **Ж. кільчастий (ч. кільчастий).**

5. *S. uncinatus* Schur [1850, Verh. Siebenb. Ver. Naturw. 1: 107, 108, nom. nud.] 1851, Verh. Siebenb. Ver. Naturw. 2: 10. — **Ж. гачкуватий (ч. гачкуватий).**

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Cuenod P., Savolainen V., Chatrou L.W., Powell M., Gray-er R.J., Chase M.W. Molecular phylogenetics of *Caryophyllales* based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences, *Amer. J. Bot.*, 2002, **89**, pp. 132—144.
- Dillenberger M.S., Kadereit J.W. Maximum polyphyly: Multiple origins and delimitation with plesiomorphic characters require a new circumscription of *Minuartia* (*Caryophyllaceae*), *Taxon*, 2014, **63**, pp. 64—88.
- Downie S.R., Katz-Downie S., Cho K. Relationships in the *Caryophyllales* as suggested by phylogenetic analysis of partial chloroplast DNA ORF2280 homolog sequences, *Amer. J. Bot.*, 1997, **84**, pp. 252—273.
- Downie S.R., Palmer J.D. A chloroplast DNA phylogeny of the *Caryophyllales* based on structural and inverted repeat restriction site variation, *Syst. Bot.*, 1994, **19**, pp. 236—252.
- Erixon P., Oxelman B. Reticulate or tree-like chloroplast DNA evolution in *Sileneae* (*Caryophyllaceae*)?, *Molec. Phylogenet. Evol.*, 2008, **48**, pp. 313—325.
- Fior S., Karis P.O. Phylogeny, evolution and systematics of *Moehringia* (*Caryophyllaceae*) as inferred from molecular and morphological data: a case of homology reassessment, *Cladistics*, 2007, **23**, pp. 362—372.
- Fior S., Karis P.O., Casazza G., Minuto L., Sala F. Molecular phylogeny of the *Caryophyllaceae* (*Caryophyllales*) inferred from chloroplast *matK* and nuclear rDNA ITS sequences, *Amer. J. Bot.*, 2006, **93**, pp. 399—411.
- Frajman B., Heidari N., Oxelman B. Phylogenetic relationships of *Atocion* and *Viscaria* (*Sileneae*, *Caryophyllaceae*) inferred from chloroplast, nuclear ribosomal, and low-copy gene DNA sequences, *Taxon*, 2009, **58**, pp. 811—824.
- Friedrich H.C. *Illecebraceae*, *Caryophyllaceae*. In: Hegi G. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Berlin-Hamburg: Verlag Paul Parey, 1979, Bd. 3, Teil 2, pp. 749—762, 763—946.
- Greenberg A.K., Donoghue M.J. Molecular systematics of *Caryophyllaceae*, *Taxon*, 2011, **60**(6), pp. 1637—1652.
- Harbaugh D.T., Nepokroeff M., Rabeler R.K., McNeill J., Zimmer E.A., Wagner W.L. New lineage-based tribal clas-sification of the family *Caryophyllaceae*, *Intern. J. Plant Sci.*, 2010, **171**(2), pp. 185—198.
- Hutchinson J. *The Families of Flowering Plants. Dicotyledons*, London: McMillan and Co, 1926, vol. 1, 328 p.
- Kozhanchikov V.I. *Morphological and geographical study of the seeds of representatives of the family Caryophyllaceae Juss. of the European parts of the USSR*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Leningrad, 1970, 19 p. [Кожанчиков В.И. *Морфолого-географические исследования семян представителей семейства Caryophyllaceae Juss. Европейской части СССР*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаника». — Ленинград, 1970. — 19 с.].
- Kozhanchikov V.I. Izmenchivost' morfologicheskikh priznakov semyan predstavitelei semeistva *Caryophyllaceae*. In: *Voprosy sovremennoi morfologii semennykh rasteniy*, Leningrad: Nauka, 1975, pp. 108—128. [Кожанчиков В.И. Изменчивость морфологических признаков семян представителей семейства *Caryophyllaceae* // *Вопросы современной морфологии семенных растений*. — Л.: Наука, 1975. — С. 108—128].
- Oxelman B., Liden M. Generic boundaries in the tribe *Sileneae* (*Caryophyllaceae*) as inferred from nuclear rDNA sequences, *Taxon*, 1995, **44**, pp. 525—542.
- Oxelman B., Liden M., Berglund D. Chloroplast rps16 intron phylogeny of the tribe *Sileneae* (*Caryophyllaceae*), *Plant. Syst. Evol.*, 1997, **206**, pp. 393—410.
- Oxelman B., Liden M., Rabeler R.K., Popp M. A revised generic classification of the tribe *Sileneae* (*Caryophyllaceae*), *Nord. J. Bot.*, 2001, **20**, pp. 743—748.
- Pax F., Hoffmann K. *Caryophyllaceae*. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds A. Engler, H. Harms, Leipzig: Engelmann, 1934, ed. 2, vol. 16, pp. 275—363.
- Rabeler R.K., Hartman R.L. *Caryophyllaceae*. In: *Flora of North America Editorial Committee, eds. Flora of North America North of Mexico*, New York: Oxford Univer. Press, 2005, vol. 5, pp. 3—8.
- Rettig J.H., Wilson H.D., Manhart J.R. Phylogeny of the *Caryophyllales*: gene sequence data, *Taxon*, 1992, **41**, pp. 201—209.
- Smitsen R.D., Clement J.C., Garnock-Jones P.J., Chambers G.K. Subfamilial relationships within *Caryophyllaceae* as inferred from 5' *ndhF* sequences, *Amer. J. Bot.*, 2002, **89**, pp. 1336—1341.
- Tsvelev N.N. *Illecebraceae* R. Br., nom. conserv. In: *Flora Vostochnoi Evropy (Flora Europae Orientalis)*, Moscow; St. Peterburg: Oficina Editoria KMK, 2004, vol. 11, pp. 124—138. [Цвелев Н.Н. *Illecebraceae* R. Br., nom. cons. — Кудрявковые // *Флора Восточной Европы*. — М.; СПб.: Тов-во науч. изданий КМК, 2004. — Т. 11. — С. 124—138].
- Tsvelev N.N. *Illecebraceae* R. Br. In: *Conspect Florae Vostochnoi Evropy (Conspectus Florae Europae Orientalis)*, St. Peterburg; Moscow: Consociatio editionum scientificarum KMK, 2012, vol. 1, pp. 200—205. [Цвелев Н.Н. *Illecebraceae* R. Br., nom. cons. — Кудрявковые // *Конспект Флоры Восточной Европы*. — 200—205. СПб.; М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2004. — Т. 1. — С. 200—205].

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 23.09.2015 р.

Федорончук Н.М. Система семейства *Caryophyllaceae* флоры Украины. 1. Подсемейства: *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae*. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 542—554.

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

Приведены краткие сведения о центрах видовой разнообразия и филогенетических связях семейства *Caryophyllaceae* Juss. С использованием новых данных систематики и обобщения таксономического разнообразия представлена система гвоздичных флоры Украины (подсемейства: *Polycarpoideae* Tanfan., *Paronychioideae* Vierh., *Alsinoideae* A. Braun). Для каждого таксона надвидового ранга указаны тип и номенклатурная цитация, для родов и видов — основные синонимы, а также украинские названия.

Ключевые слова: *Caryophyllaceae*, *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae*, род, вид, номенклатурный тип, флора Украины.

Fedoronchuk M.M. System of the family *Caryophyllaceae* in the Ukrainian flora. 1. Subfamilies *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae*. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 542—554.

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

Brief information on the centers of species diversity and phylogenetic connections in the family *Caryophyllaceae* is reported. According to new data and generalized information on taxonomical diversity, a system of *Caryophyllaceae* of Ukraine (subfamilies *Polycarpoideae* Tanfan., *Paronychioideae* Vierh., *Alsinoideae* A. Braun) is proposed. The type and nomenclature citation for superspecies taxa and main synonyms for species are presented. For genera and species, the Ukrainian names are also given.

Key words: *Caryophyllaceae*, *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae*, genera, species, nomenclature type, flora of Ukraine.

НОВІ ВИДАННЯ

Зиман С.М., Дербак М.Ю., Булах О.В. Рідкісні і зникаючі судинні рослини високогірної флори Українських Карпат: порівняльні дослідження *in situ* й *ex situ* / Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Національний природний парк «Синевир». — К.: Фітосоціоцентр, 2014. — 58 с.

У книзі представлені стислі результати багаторічних досліджень рідкісних і зникаючих судинних рослин високогірної флори Українських Карпат з акцентом на їх порівняльному дослідженні *in situ* (у природних популяціях) і *ex situ* (на експериментальній дослідній ділянці Національного природного парку «Синевир»). Розглядаються актуальні проблеми охорони фіторізноманіття природно-заповідних об'єктів Карпат.

Для ботаніків і фахівців з питань охорони природи.



doi: 10.15407/ukrbotj72.06.555

О.О. БЕЗСМЕРТНА¹, О.А. СОКОЛЕНКО², М.М. ПЕРЕГРИМ¹

¹Навчально-науковий центр «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка
Ботанічний сад імені акад. О.В. Фоміна, вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна
olesya.bezsmertna@gmail.com, peregrym@ua.fm

²ВГО «Національний екологічний центр України»
вул. Саксаганського, 52-А, м. Київ, 01033, Україна
shnurochek@gmail.com

ЗНАХІДКА *MARSILEA QUADRIFOLIA* (*MARSILEACEAE*) У КИЇВСЬКІЙ ОБЛАСТІ

Безсмертна О.О., Соколенко О.А., Перегрим М.М. Знахідка *Marsilea quadrifolia* (*Marsileaceae*) у Київській області. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 555—558.

Наведено інформацію про знахідку двох локалітетів *Marsilea quadrifolia* L. (*Marsileaceae*) на території заказника «Козинський» у долині р. Козинки, в околицях с. Козин Обухівського р-ну Київської обл. Описано особливості місцезростань виду, дискутується питання природного або антропогенного походження виявлених локалітетів *M. quadrifolia*. Акцентується увага на можливості та наслідках занесення у природні екотопи видів рослин, які активно використовуються в акваріумістиці.

К л ю ч о в і с л о в а: *Marsilea quadrifolia*, флористична знахідка, рідкісний, зникаючий вид, Червона книга України

Marsilea quadrifolia L. (*Marsileaceae*) — рідкісний і зникаючий вид природної флори України (Dubyna, Chorna, 2009), який охороняється на європейському та світовому рівнях (Bilz et al., 2011; Gupta, 2013). Він має доволі широке розповсюдження: Середземномор'я, Середня, Атлантична та південь Східної Європи, Кавказ, Південна, Південно-Східна та Східна Азія, а також Північна Америка (Bobrov et al., 1974; Dubyna, 1981; Venson et al., 2004; Dubyna, Chorna, 2009; Bruni et al., 2013). В Україні *M. quadrifolia* фіксувалася на території декількох регіонів: у Закарпатті, Львівській, Волинській, Івано-Франківській, Тернопільській, Вінницькій та Одеській областях (Zawadzki, 1835, 1836; Pachoskii, 1927; Komendar, Fodor, 1966; Bobrov et al., 1974; Chopik, 1978; Dubyna, 1981; Zaverukha, 1985; Dubyna, Chorna, 2009). Відомі локалітети виду приурочені до басейнів річок Дунаю, Дністра та Південного Бугу. Повідомлялося також про відокремлену знахідку на Шацьких озерах у Західному Поліссі. Нині місцезнаходження *M. quadrifolia* підтверджується лише в долині р. Латориця (басейн р. Дунай, Закарпатська обл.) (Komendar, Fodor, 1966; Kish et al., 2009). Тому з'ясування сучасного

поширення цієї рідкісної, зникаючої водної папороті є важливим завданням у контексті успішного збереження виду.

Під час експедиційних досліджень у серпні—вересні 2015 р. в околицях смт Козин Обухівського р-ну Київської обл., у долині р. Козинка (басейн Дніпра), на території ландшафтного заказника загальнодержавного значення «Козинський» ми виявили нове місцезнаходження *M. quadrifolia*. Тут вид представлений двома локалітетами площею 3,5 і 2 м² відповідно на відстані приблизно 500 м один від одного.

У першому локалітеті *M. quadrifolia* зростає у прибережній зоні одного з рукавів р. Козинки — на суходолі й у воді до глибини близько 40–50 см. Загальне проективне покриття водної поверхні — до 25 %. Проективне покриття виявленої папороті становить близько 5 %. У рослинному угрупованні також беруть участь *Typha angustifolia* L. (10 %), *Hydrocharis morsus-ranae* L. (5 %), *Ceratophyllum demersum* L. (5 %), поодинокі зафіксовані *Fontinalis antipyretica* Hedw., *Hottonia palustris* L., *Lemna trisulca* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Salvinia natans* (L.) All., *Sparganium emersum* Rehman, *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Stratiotes aloides* L. Підкреслимо, що вздовж берега до самого урізу води домінує *Amorpha fruticosa* L.

© О.О. БЕЗСМЕРТНА, О.А. СОКОЛЕНКО,
М.М. ПЕРЕГРИМ, 2015

із незначною домішкою *Salix caprea* L. (3–5 %). На освітлених місцях і в заростях чагарників розвиваються *Bidens cernua* L., *Carex pseudocyperus* L., *Lycopus europaeus* L., *Persicaria dubia* (Stein) Fourg., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Solanum dulcamara* L. Слід зазначити, що у прибережній смугі виявлено значну кількість цьогорічних особин *Amorpha fruticosa*, навіть між рослинами *Typha angustifolia* на притоплених водою ділянках.

Другий локалітет знаходиться в прибережній зоні внутрішньої водойми умовного острова між рукавами р. Козинки. Ймовірно, ця стариця може сполучатися з основним руслом під час повеней. Загальне проективне покриття водного плеса — 100 %. Тут разом із *Marsilea quadrifolia* (5 %), що зростає як на суходолі, так і у воді до глибини 10–20 см, виявлені *Wolffia arhizza* (L.) Horkel ex Wimmer (90 %), *Salvinia natans* (3 %), *Spirodela polyrrhiza* (3 %), поодинокі трапляються *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*. Слід зауважити, що чимала частина берега значно затінена гілками *Quercus robur* L. і *Betula pendula* Roth, які зростають уздовж водойми на підвищенні. Також тут розвинутий, фактично до самого урізу води, чагарниковий ярус — *Amorpha fruticosa* (до 80 %), *Salix caprea* L. (до 10 %), *Rhamnus cathartica* L. Трав'яний ярус із проективним покриттям до 50 % репрезентований *Bidens cernua*, *Carex pseudocyperus*, *Iris pseudacorus* L., *Lycopus europaeus* і *Rumex hydrolapathum* Huds.

Звісно, знахідка *M. quadrifolia* у басейні Дніпра є доволі неочікуваною, оскільки найближчі існуючі на сьогодні локалітети виду виявлені в Закарпатті та дельті Дунаю (Dubyna, Chorna, 2009; Strat, 2012). Тому перед авторами постало питання щодо природності походження виду, особливо враховуючи наслідки останніх аматорських експериментів із акваріумними видами рослин і риб (Lushpa, 2009; Kutsokon et al., 2012; Kazarinova et al., 2014) та, власне, популярність цієї водної папороті серед акваріумістів. Проте, зваживши всі аргументи, схилиємося до думки, що локальні популяції *M. quadrifolia* в долині р. Козинки є природного походження, оскільки: 1) за площею та часткою проективного покриття *M. quadrifolia* вони подібні до відомих закарпатських популяцій, досліджених першим автором цього повідомлення в рамках проекту «Conservation of rare aquatic ferns' natural habitats in Ukraine» за підтримки «Rufford Small Grants Foundation»; 2) чітко простежується однотипність місцезростань виду — мілководдя зі стоячою водою (товща води — до

20 см), що добре прогріваються (освітлені ділянки) та приурочені до певного типу субстрату (теригенний мул) із незначною кількістю або ж цілковитою відсутністю водних макрофітів; 3) як на Закарпатті, так і в умовах Київщини виявлено особини зі спорокарпіями, і спороношення відзначено лише в наземній формі виду; 4) наявність достатньо віддалених двох локальних популяцій *M. quadrifolia* в заказнику «Козинський». Разом з тим розуміємо, що наблизитися до остаточної відповіді в цьому питанні можна лише із застосуванням молекулярно-генетичних методів досліджень.

Якщо ж наше припущення щодо природності виявленого місцезнаходження *M. quadrifolia* є правильним, то питання його походження усе-таки залишається відкритим. Важко повірити, що в околицях м. Києва така популяція існує тривалий час і досі не фіксувалася фахівцями-ботаніками. Тому вважаємо, що локальні популяції *M. quadrifolia* на території заказника «Козинський», імовірно, відносно молоді за віком, а діаспори виду могли потрапити сюди завдяки мігруючим водоплавним птахам, оскільки такий шлях перенесення діаспор водних папоротей уже розглядався в літературі (Szczęśniak, Szlachetka, 2008).

Аналізуючи перспективи збереження *M. quadrifolia* в долині р. Козинки, відзначимо позитив у тому, що цей вид зростає на території природно-заповідного фонду загальнодержавного значення і, відповідно, є всі підстави для того, щоб він існував тут тривалий час. Разом з тим констатуємо, що в заказнику «Козинський» спостерігається значна кількість порушень режиму охорони цього об'єкта. Зокрема, перший локалітет *M. quadrifolia* перебуває під особливим ризиком, оскільки він дуже близький до рекреаційної ділянки — на березі помітні сліди причалювання човнів, вирубування чагарників, розведення багать й інші маркери антропогенної діяльності. Тому в найближчому майбутньому необхідно домогтися виконання пропианого режиму охорони цієї заповідної території.

Таким чином, наша знахідка *M. quadrifolia* в Київській обл. доповнює відомості щодо сучасного поширення цього рідкісного, зникаючого виду світової флори. Також постає чимало питань щодо можливості та наслідків розповсюдження видів рослин, які нині активно використовуються акваріумістами.

Зібрані гербарні зразки передані до гербарних фондів Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного

НАН України (KW, № 115946), Ботанічного саду імені акад. О.В. Фоміна ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка (KWHU) та кафедри ботаніки Київського національного університету імені Тараса Шевченка (KWU).

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

Benson A.J., Jacomo C.C., Fuller P.L., Mc Kercher E.R., Richerson M.M. *Summery Report of Nonindigenous Aquatic Species in U.S. Fish and Wildlife Service Region 5*, Arlington, VA, 2004, 142 pp.

Bilz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdown R.V. *European Red List of Vascular Plants*, Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011, x + 132 pp.

Bobrov A.E., Bobrov E.G., Fedorov An.A., Tselev N.N. *Flora evropeiskoi chasti SSSR (Flora Europae Orientalis)*. Ed. An.A. Fedorov, Leningrad: Nauka, 1974, vol. 1, 404 pp. [Бобров А.Е., Бобров Е.Г., Федоров А.А., Цвелев Н.Н. *Флора европейской части СССР* / Под ред. А.А. Федорова. — Л.: Наука, 1974. — Т. I. — 404 с.]

Bruni I., Gentil R., Mattia De F., Cortis P., Rossi G., Labra M. A multi-level analysis to evaluate the extinction risk of and conservation strategy for the aquatic fern *Marsilea quadrifolia* L. in Europe, *Aquatic Botany*, 2013, **111**, pp. 35–42. doi: 10.1016/j.aquabot.2013.08.005

Chopik V.I. *Redkie i ischezayushchie rasteniya Ukrainy: spravochnik*. Kiev: Naukova Dumka, 1978, 216 pp. [Чопик В.И. *Редкие и исчезающие растения Украины: справочник*. — Киев: Наук. думка, 1978. — 216 с.]

Dubyna D.V. *Ukr. Bot. J.*, 1981, **38**(1), pp. 27–33, 66. [Дубина Д.В. Поширення, екологія та ценологія *Marsilea quadrifolia* L. на території України // *Укр. ботан. журн.* — 1981. — **38**(1). — С. 27–33, 66].

Dubyna D.V., Chorna G.A. *Marsilea quadrifolia* L. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom)*, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, p. 32. [Дубина Д.В., Чорна Г.А. Марсиля чотирилиста — *Marsilea quadrifolia* L. // *Червона книга України. Рослинний світ*. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — С. 32].

Gupta A.K. *Marsilea quadrifolia*. In: *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*: e.T161864A5505853. available at: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T161864A5505853.en> (accessed 22 September 2015)

Kazarinova G.O., Gamulya Yu.G., Gromakova A.B. *Ukr. Bot. J.*, 2014, **71**(1), pp. 17–21. doi: <http://dx.doi.org/10.15.407/ukrbotj71.01.017> [Казарінова Г.О., Гамуля Ю.Г., Громакова А.Б. Масовий розвиток *Pistia stratiotes* (Araceae) в р. Сіверський Донець (Харківська область) // *Укр. ботан. журн.* — 2014. — **71**(1). — С. 17–21].

Kish R., Prots' B., Polyanovskiy A., Bashta T.A., Vovk O., Hodun'ko R., Danylyk I., Dresher A., Luhovoi O., Mateleshko O., Myhal' A., Mirutenko V., Mounford O., Orlov O., Popov S., Potish L., Rizun V., Sabadosh V., Yamelynets T. *Regional Landscape Park «Prytysyanskyi» — conservation of Transcarpathian natural heritage*, Uzhgorod: Mystetska liniya, 2009, 20 pp. [Киш Р., Проць Б., Поляновський А., Башта Т.А., Вовк О.,

Годунько Р., Данилик І., Дрешер А., Луговой О., Мателешко О., Мигаль А., Мірутенко В., Моунфорд О., Орлов О., Попов С., Потіш Л., Різун В., Сабодос В., Ямелинець Т. *Регіональний ландшафтний парк «Прийтисянський» — збереження природної спадщини рівнинного Закарпаття*. — Ужгород: Мистецька лінія, 2009. — 20 с.]

Komendar V.I., Fodor S.S. *Vodnye paporotniki v Zakarpatt'e*. In: *Karpatskie zapovedniki*, Uzhgorod: Karpaty, 1966, pp. 119–121. [Комендар В.И., Фодор С.С. Водные папоротники в Закарпатье // *Карпатские заповедники*. — Ужгород: Карпаты, 1966. — С. 119–121].

Kutsokon Yu., Nekrasova O., Shkammera V., Loparev S. Rozpovsyudzhennya hupi (*Poecilia reticulata* Peters, 1859) v kanali Bortnytskoi stantsii aeratsii m. Kyeva. In: *Dynamika bioriznomanitnya 2012*. Ed. I. Zagorodnyuk, Luhansk: Vyd-vo DZ LNU imeni Tarasa Shevchenka, 2012, pp. 94–95. [Куцоконь Ю., Некрасова О., Шкамерда В., Лопарев С. Розповсюдження гупи (*Poecilia reticulata* Peters, 1859) в каналі Бортницької станції аерації м. Києва // *Динаміка біорізноманіття 2012* / За ред. І. Загороднюка. — Луганськ: Вид-во ДЗ «ЛНУ імені Тараса Шевченка», 2012. — С. 94–95].

Lushpa V.I. *Nauk. visn. Nats. un-tu bioresursiv i pryrodokorystuvannya Ukrainy*, 2009, **134**(1), pp. 147–152. [Лушпа В.І. Водяний латук (*Pistia stratiotes* L.) у Голосіївському ставку м. Києва // *Наук. вісн. Нац. ун-ту біоресурсів і природокористування України*. — 2009. — Вип. 134., ч. 1. — С. 147–152].

Pachoskii I.K. *Opisanie rastitelnosti Khersonskoi gubernii*. In: *Materialy po issledovaniyu pochv i gruntov Khersonskoi gubernii*. Вып. 3. *Plavni, peski, solonchaki, sornye rasteniya*, Kherson, 1927, 228 pp. [Пачоский И.К. Описание растительности Херсонской губернии // *Материалы по исследованию почв и грунтов Херсонской губернии*. Вып. 3. *Плавни, пески, солончаки, сорные растения*. — Херсон, 1927. — 228 с.]

Strat D. *Marsilea quadrifolia* L. in the protected wetlands from Romania. In: *Conf. Proceedings «Water resources and wetlands» (14–16 September 2012, Tulcea, Romania)*. Eds P. Gâştescu, W.L. Jr., P. Breţcan, Tulcea, 2012, pp. 449–457.

Szczęśniak E., Szlachetka A. *Pillwort (Pilularia globulifera* L.) in Lower Silesia biology and ecology. In: *Club mosses, horsetails and ferns in Poland resources and protection*, Wroclaw, 2008, pp. 161–171.

Zaverukha B.V. *Flora Volyno-Podolii i eyo genesis*, Kiev: Naukova Dumka, 1985, 192 p. [Заверуха Б.В. *Флора Волино-Подолії та її генезис*. — Київ: Наук. думка, 1985. — 192 с.]

Zawadzki A. *Flora der stad Lemberg, oder Beschreibung, der um Lemberg wildwachsenden Pflanzen, nach ihrer Blüthezeit geordnet*, Lemberg: bei Kuhn und Millikowski, 1836, 230 pp.

Zawadzki A. *Enumeratio plantarum Galiciae et Bucowinae oder die in Galizien und der Bukowina wildwachsenden Pflanzen mit genauer Angabe ihrer Standorte*, Breslau: Korn, 1835, 200 S.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 22.09.2015 р.

Безсмертна О.А.¹, Соколенко А.А.², Перегрим Н.Н.¹
Находка *Marsilea quadrifolia* L. (*Marsileaceae*) в Киевской области. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 555—558.

¹ Учебно-научный центр «Институт биологии»
Киевского национального университета имени Тараса Шевченко

Ботанический сад имени акад. О.В. Фомина, ул. Симона Петлюры, 1, г. Киев, 01032, Украина

² ВОО «Национальный экологический центр Украины»
ул. Саксаганского, 52-А, г. Киев, 01033, Украина

Приведена інформація про знахідку двох локалітетів *Marsilea quadrifolia* L. (*Marsileaceae*) на території заказника «Козинський» в долині р. Козинка, в околицях с. Козин Обуховського р-на Київської області. Описані особливості місцезростання виду, обговорюється питання походження виявлених локалітетів *M. quadrifolia* — природного або антропогенного. Акцентується увага на можливості і наслідках занесення в природні місцяобитання видів рослин, які сьогодні активно використовуються в акваріумистикі.

Ключевые слова: *Marsilea quadrifolia*, флористическая находка, редкий, исчезающий вид, Красная книга Украины.

Bezsmertna O.O.¹, Sokolenko O.A.², Peregrym M.M.¹.
A find of *Marsilea quadrifolia* L. (*Marsileaceae*) in Kyiv Region. — Ukr. Bot. J. — 2016. — 72(6): 555—558.

¹ Educational and Scientific Centre «Institute of Biology»,
Taras Shevchenko National University of Kyiv

O.V. Fomin Botanical Garden, 1, Symona Petliury Str., Kyiv, 01032, Ukraine

² NGO «National ecological center of Ukraine»
52A, Saksaganskogo Str., Kyiv, 01033, Ukraine

A find of *Marsilea quadrifolia* L. (*Marsileaceae*) in two localities in Kozynskyi reserve, within the Kozynka River valley near Kozyn village, Obukhiv District, Kyiv Region, is reported. Features of the species habitat are described. Natural or anthropogenic origin of the new localities of *M. quadrifolia* is considered. Possible consequences of introduction of the plant species widely used in aquariums into natural habitat are discussed.

Key words: *Marsilea quadrifolia*, floristic finding, rare and treated species, Red Data Book of Ukraine, Ukraine.

НОВІ ВИДАННЯ

Мінарченко В.М., Ємельянова О.І., Нікітіна О.О., Карпюк У.В., Чолак І.С. Практикум «Лікарські рослини і фітотерапія» / Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Національний медичний університет імені О.О.Богомольця. — К.: Фітосоціоцентр, 2015. — 128 с.

Навчальний посібник створено на основі робочої програми для студентів фармацевтичних факультетів вишів. Він містить блок інформаційних матеріалів для комплексного узагальнення знань у галузі лікарських рослин, біологічно активних речовин з них, дії на організм людини та використання у фітотерапії. У посібнику викладено теоретичні матеріали та завдання для практичної роботи за тематичним планом занять.

Посібник знадобиться для викладання спецкурсу «Лікарські рослини і фітотерапія» у вищих фармацевтичних навчальних закладах стаціонарної та заочної форм навчання за спеціальністю 7.110.201 «Фармація», згідно з робочою навчальною програмою.



doi: 10.15407/ukrbotj72.06.559

О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА, І.В. БОЙКО

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаніка, 11, м. Львів, 79005, Україна
morphogenesis@gmail.com

МОРФОФІЗІОЛОГІЧНІ ПРИСТОСУВАННЯ МОХІВ *FUNARIA HYGROMETRICA* І *BRACHYTHECIUM GLAREOSUM* (BRYOPHYTA) ДО ПЕРІОДИЧНОГО ВИСУШУВАННЯ

Лобачевська О.В., Бойко І.В. Морфофізіологічні пристосування мохів *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum* (Bryophyta) до періодичного висушування. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 559—565.

Визначено особливості морфофізіологічних пристосувань мохів *Funaria hygrometrica* Hedw. і *Brachythecium glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp. до періодичного висушування в контрольованих умовах. Збільшення вмісту хлорофілу *b*, каротиноїдів і підвищення міцності пігмент-білкових комплексів свідчить про їхню важливу роль у захисті фотосинтетичної системи в умовах висушування. Толерантність до висушування може ініціюватися як тривалим, так і короткочасним його періодом, на що вказує підвищення синтезу метаболічно активних речовин. З'ясовано, що періодичне тривале висушування значно пришвидшує стадію відновлення життєздатності мохових дернин, мабуть, унаслідок поступового загартування рослини.

К л ю ч о в і с л о в а: толерантність, висушування, пігментна система, осмопротектори, *Funaria hygrometrica*, *Brachythecium glareosum*

Вступ

Мохоподібні — це самостійна гаметофітна лінія розвитку вищих рослин, представники якої в ході еволюції сформували толерантність до висушування не лише нестатевих спор, а й неспеціалізованих вегетативних органів. Вважають, що толерантними до висушування є види мохів, які зберігають життєздатність в умовах —162 МПа водного потенціалу, чи 30 % відносної вологості. Хоча серед мохоподібних задокументовано лише 210 стійких до висушування видів із семи таксономічних класів, проте припускають, що більшість наземних мохоподібних певною мірою є толерантними до нестачі води (Oliver et al., 2005; Koster et al., 2010; Stark et al., 2012; Greenwood, Stark, 2014).

Мохоподібні демонструють альтернативну стратегію адаптації до наземного життя, розвитку і фотосинтетичної активності в умовах вільного доступу води та здатності припинити метаболізм за її відсутності завдяки активації протекторних механізмів. Бріофіти можуть знижувати інтенсивність метаболізму до критичного рівня без втрати життєздатності під час дегідратації та швидко відновлювати процеси обміну після регідратації. Зокрема, рівень фотосинтезу відновлюється до показників, які передували гідратації, через 48 год, а позитив-
© О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА, І.В. БОЙКО, 2015

ний баланс Карбону — за 1 год (Tuba et al., 1996; Proctor, Pence, 2002; Proctor et al., 2007). На рівень толерантності мохів впливають: інтенсивність висушування, його тривалість, активність відновлення життєздатності після фази загартування/втрати загартування під час дегідратації/регидратації (Stark et al., 2013). У стійких видів мохів конститутивний захист на стадії висушування, який забезпечується механізмами захисту та стабілізації клітинної цілісності протягом періоду оптимального росту та метаболізму, поєднаний із репараційними механізмами, індукованими регідратацією. Окрім конститутивної стійкості неспеціалізованих клітин за будь-якої швидкості висушування, розрізняють екологічну, або індуковану толерантність, що має важливе значення для виживання та життєздатності рослин тільки в умовах повільного висушування.

На сьогодні окремі фізіологічні й екологічні аспекти адаптивної стратегії мохоподібних лише починають досліджувати, зокрема, виживання в стресових умовах нестачі вологи. Специфічні пристосування у бріофітів насамперед спрямовані на забезпечення потенційно проблемних потреб для фотосинтезу: транспортування води, її збереження та вільного обміну CO₂ (Oliver et al., 2000; Proctor, 2009; Shaw et al., 2011). У польових умовах

неможливо стандартизувати режим висушування, оскільки хаотично чергуються висушування та регідратація мохових дернин залежно від їхніх розміру, структури та локальних атмосферних умов.

У зв'язку з цим метою дослідження було визначення морфологічних особливостей пристосувань мохів із різною життєвою стратегією до періодичного висушування в контрольованих умовах.

Об'єкти та методи досліджень

Об'єктами дослідження слугували мохи *Funaria hygrometrica* Hedw. і *Brachythecium glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp., зібрані в околицях м. Львова. *Funaria hygrometrica* є представником стратегії життєвого циклу мохоподібних видів-біженців з високим статевим репродуктивним зусиллям. Це верхоплідний мох із коротким життєвим циклом (до 1,5 року), проте його малого розміру спори доволі довго зберігають життєздатність; часто мох є піонерним поселенцем, приуроченим до нових вологих місцезростань. Бокоплідний мох *B. glareosum* — багаторічник, росте на сухих, відкритих піщаних місцях і схилах; тип стратегії — багаторічний конкурентний стаер із швидким ростом і низькою репродуктивною здатністю.

Для дослідження впливу періодичного висушування на фенотипну мінливість стерильні культури мохів вирощували в контрольованих умовах: освітлення (2,0–2,2 тис. лк), температура (+22–23° С), вологість (90–95 %) і за 16-годинного світлового режиму. Для посіву спор на стерильне агаризоване середовище коробочки *F. hygrometrica* стерилізували 1 хв 0,1 % розчином сулеми. За три місяці односпорові гаметофори моху пересаджували на піщану культуру. Ізольовані двосантиметрові пагони *B. glareosum* дезінфікували 5 хв 20 % розчином «Білизни» та висаджували на стерильний пісок у горщиках. Таким чином, у лабораторних умовах використовували культуру пагонів мохів одного віку з однаковим рівнем відносної вологості.

Поливали рослини двічі на тиждень обприскуванням розчином Кнопа, розведеним у концентрації 1:5. Через шість тижнів розпочинали почергове висушування та полив. У варіанті досліді з тривалим висушуванням і помірним поливом гаметофори зазнавали 24-годинної дегідратації, поливали рослини раз на тиждень — на третій день після висушування. У варіанті з короткочасним висушуванням полив здійснювали двічі на тиждень: одразу по закінченні дегідратації та на третій день після

висушування. Рослини контролю обприскували двічі на тиждень. Тривалість експерименту — 12 тижнів. Після його завершення відбирали рослинний матеріал із кожного дослідного горщика, формуючи середню пробу з розрахунку не менше 50 мг на кожен аналітичний зразок, для визначення морфометричних і фізіолого-біохімічних показників.

Морфометричний аналіз рослин — вимірювання довжини пагонів, розмірів клітин, листків і їхньої кількості на стеблі — виконували на моторизованому мікроскопі Axio Image M1 (Carl Zeiss) із використанням програмного забезпечення Carl Zeiss AxioVision 4.6 та UTHSCSA Image Tool 3.0 і стереобінокуляра Stemi 2000-C (Carl Zeiss) із фотонасадкою та цифровою камерою «Nikon».

Концентрацію фотосинтетичних пігментів вимірювали за методом Г. Хольма та Д. Веттштейна (Musiyenko et al., 2001). Міцність пігмент-білкових комплексів розраховували, порівнюючи екстракти пігментів 100 % і 60 % ацетоном (Nikolaychuk et al., 2000). Вміст феофітинів визначали спектрофотометрично після феофітинізації хлорофілвмісних екстрактів 25 % HCl (Romanyuk et al., 2003). Загальну концентрацію вуглеводів встановлювали фенол-сульфатним методом після кислотного гідролізу проб (Sadasivam et al., 2007). Вміст білків оцінювали за методом О. Лоупі (Dosen et al., 1991).

Результати досліджень та їх обговорення

Результати вивчення впливу періодичного висушування на приріст біомаси мохів свідчать, що для обох видів мохів характерний період втрати стійкості до висушування. На першій стадії (1–6 тижнів) мохи проявляли найменшу здатність до відновлення після впливу короткочасного та тривалого висушування (гальмування росту гаметофорів, хлороз листків). Істотне зміцнення культури мохів, особливо в досліді з тривалим висушуванням, спостерігали на другій стадії (6–9 тижнів), а саме відновлення росту пагонів, їхньої щільності. Очевидно, внаслідок адаптації до висушування на третій стадії (після 10 тижнів) поява нової протонемі та підвищення регенераційної здатності пагонів свідчили про наближення стану культури моху до контролю.

На початкових стадіях втрати стійкості найменший приріст біомаси пагонів зафіксовано під впливом тривалого висушування для *F. hygrometrica* (у межах 0,16–0,40 мг), порівняно з дією короткочасного висушування (0,24–0,52 мг) і контро-

Таблиця 1. Вплив тривалого (ТВ) і короткочасного висушування (КВ) на розміри пагонів, листків і їхніх клітин у *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum*

Table 1. Effect of long-term (ТВ) and short-term desiccation (КВ) on shoot, leaf and cell size of mosses *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum*

Висушування	Довжина пагона, мм	Кількість листків на пагоні, шт.	Довжина листка, мм	Ширина листка, мм	Довжина/ширина листка	Довжина клітини, мкм	Ширина клітини, мкм	Довжина/ширина клітини
<i>Funaria hygrometrica</i>								
Контроль	6,28 ± 0,40	23 ± 1	1,42 ± 0,06	0,47 ± 0,01	3,02	55,77 ± 3,88	23,58 ± 1,57	2,37
ТВ	3,58 ± 0,18 ^a	12 ± 1 ^a	1,55 ± 0,02	0,55 ± 0,01 ^a	2,82	52,61 ± 2,91	22,17 ± 1,14	2,37
КВ	3,02 ± 0,07 ^a	14 ± 1 ^a	0,92 ± 0,05 ^{a,b}	0,35 ± 0,02 ^{a,b}	2,67	48,94 ± 2,37	21,58 ± 1,01	2,27
<i>Brachythecium glareosum</i>								
Контроль	24 ± 3	51 ± 4	1,19 ± 0,07	0,54 ± 0,03	2,2	57,37 ± 2,87	8,73 ± 0,47	6,6
ТВ	10 ± 2 ^a	45 ± 5	1,00 ± 0,06	0,42 ± 0,02 ^a	2,4	70,08 ± 4,20	10,15 ± 0,56	6,9

Примітка: * (тут і далі)^a — достовірна різниця щодо контролю, ^b — достовірна різниця між варіантами ТВ і КВ при $p \geq 0,95$.

лем (0,22–0,28 мг). Після стадії загартовування (відновлення) приріст біомаси пагонів під впливом короткочасного висушування був меншим (0,14–0,37 мг), аніж за тривалого висушування (0,15–0,56 мг) та в контролі (0,59–0,85 мг). У варіантах *B. glareosum* істотної різниці біомаси пагонів не виявлено.

На підставі аналізу морфометричних параметрів *F. hygrometrica* встановлено достовірне зменшення під впливом тривалого та короткочасного висушування показників довжини пагонів у 1,7 і 2,1 раза та кількості листків на пагоні в 1,6 та 1,9 раза (порівняно з контролем). Найменше співвідношення довжини до ширини листків і їхніх клітин було в рослин моху під впливом короткочасного висушування, причому достовірну різницю для розмірів листків визначено як щодо контролю, так і між дослідями з різним періодом висушування (табл. 1). У випадку висушування зафіксовано зменшення розмірів листків і їхньої кількості на пагонах *B. glareosum*. Відзначено збільшення розмірів клітин листкової пластинки, порівняно з кон-

тролем, особливо довжини клітин, у 1,2 і 1,4 раза в умовах тривалого та короткочасного висушування відповідно. Це свідчить про посилення транспортування та збереження води завдяки зменшенню транспірації у бокоплідних пагонах, які утворюють пухке плетиво. Короткочасне висушування не лише спричиняло значне збільшення розмірів клітин листків, а й активувало видовження пагонів, тоді як тривале висушування — істотно гальмувало їхній ріст (табл. 1). Відомо, що апекс пагона мохів стійкіший до висушування, ніж його нижні листки (Proctor, Pence, 2002). У *B. glareosum* верхівки пагонів залишалися не пошкодженими навіть після тривалого висушування та регенерували. Високий рівень толерантності до висушування апекса пагонів пов'язують з ефектом «губки», який сприяє гальмуванню втрати води (Тао, Zhang, 2012). Бокоплідним мохам набагато легше отримувати вологу та розподіляти її між клітинами, оскільки вони ростуть горизонтально.

Як свідчать результати дослідження кількісних та якісних змін пігментної системи, рослини

Таблиця 2. Вміст фотосинтетичних пігментів у пагонах *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum* в умовах тривалого (ТВ) і короткочасного (КВ) висушування

Table 2. Photosynthetic pigments content in the shoots of mosses *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum* effected with long-term (ТВ) and short-term (КВ) desiccation

Висушування	Хлорофіл a, мг/г	Хлорофіл b, мг/г	Хлорофіли a+b, мг/г	Хлорофіл a/b	Каротиноїди, мг/г	Хлорофіли/ каротиноїди
<i>Funaria hygrometrica</i>						
Контроль	0,421 ± 0,029	0,125 ± 0,014	0,543 ± 0,037	3,37	0,166 ± 0,006	3,27
ТВ	0,416 ± 0,018	0,135 ± 0,009	0,540 ± 0,031	3,08	0,185 ± 0,008	2,92
КВ	0,400 ± 0,022	0,208 ± 0,011 ^a	0,609 ± 0,017	1,92	0,168 ± 0,006	3,63
<i>Brachythecium glareosum</i>						
Контроль	0,449 ± 0,022	0,239 ± 0,013	0,688 ± 0,036	1,88	0,144 ± 0,007	4,78
ТВ	0,430 ± 0,019	0,246 ± 0,014	0,676 ± 0,034	1,75	0,149 ± 0,008	4,54
КВ	0,271 ± 0,014 ^{a,b}	0,145 ± 0,007 ^{a,b}	0,416 ± 0,022 ^{a,b}	1,87	0,094 ± 0,005 ^{a,b}	4,43

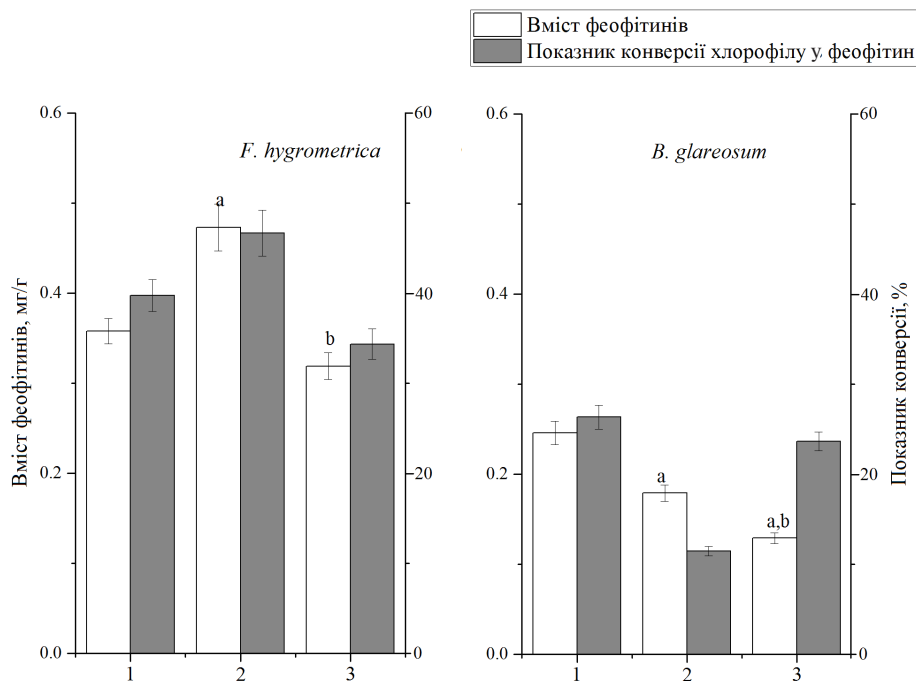
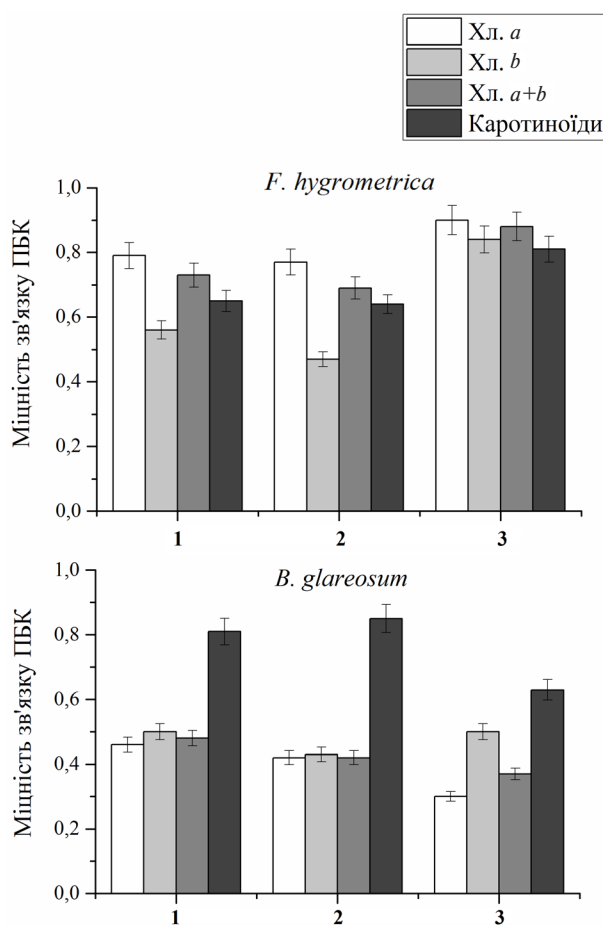


Рис. 1. Вміст феофітинів і показник конверсії хлорофілу у феофітин у пагонах *Funaria hygrometrica* та *Brachythecium glareosum* після періодичного тривалого (ТВ) і короткочасного висушування (КВ). 1 – контроль; 2 – ТВ; 3 – КВ

Fig. 1. The pheophytin content and index of chlorophyll-to-pheophytin conversion in the shoots of *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum* after periodical long-term (LD) and short-term desiccation (SD). 1 – control; 2 – LD; 3 – SD



F. hygrometrica пристосовувалися до короткочасного висушування завдяки збільшенню вмісту хлорофілу *b*, порівняно з контролем, та відповідного зменшення співвідношення хлорофілів *a/b*, що відіграє важливу роль у захисті фотосинтетичної системи в умовах нестабільного гідротермічного режиму середовища (табл. 2). Відомо, що хлорофіл *b* здатний забезпечувати стабільність пігмент-білкових комплексів (ПБК) завдяки своїй специфічній просторовій організації (Hooper et al., 2007). У рослин *F. hygrometrica* в умовах тривалої нестачі вологи виявлено збільшення вмісту каротиноїдів і зменшення співвідношення хлорофіли/каротиноїди в 1,2 рази, а також відзначено підвищення вмісту феофітинів — показник конверсії хлорофілу у феофітин був більшим у 1,4 рази, порівняно з короткочасним висушуванням (рис. 1).

Збільшення вмісту каротиноїдів і зростання міцності їхнього зв'язку в ПБК свідчать не лише про

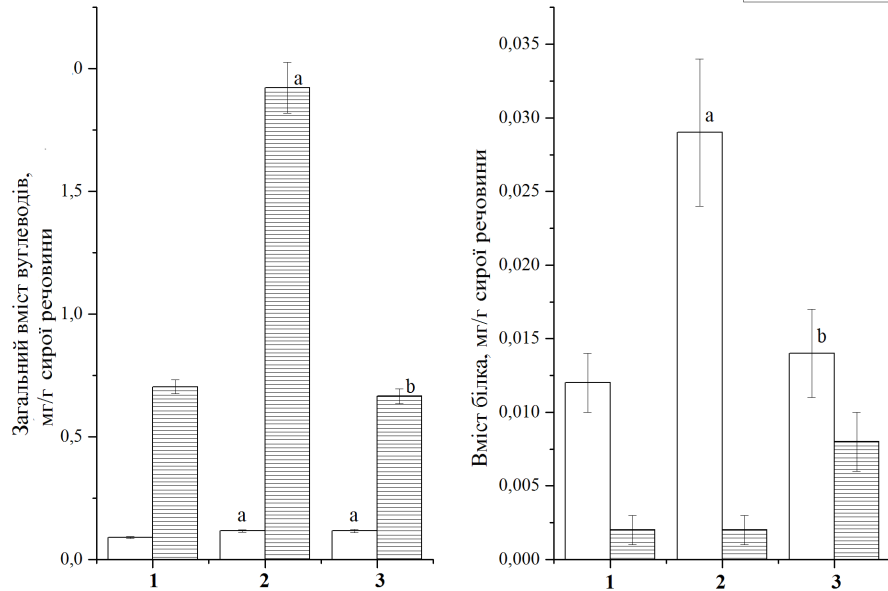
Рис. 2. Міцність зв'язку пігмент-білкових комплексів (ПБК) у пагонах *Funaria hygrometrica* і *Brachythecium glareosum* в умовах тривалого (ТВ) і короткочасного висушування (КВ). 1 – контроль; 2 – ТВ; 3 – КВ

Fig. 2. Affinity of pigment-protein complexes (PPC) in the shoots of *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum* under the conditions of long-term (LD) and short-term desiccation (SD). 1 – control; 2 – LD; 3 – SD

F. hygrometrica
 B. glareosum

Рис. 3. Вплив тривалого (ТВ) і короткочасного висушування (КВ) на вміст білків і вуглеводів у пагонах мохів *Funaria hygrometrica* та *Brachythecium glareosum*. 1 – контроль; 2 – ТВ; 3 – КВ

Fig. 3. The effect of long-term (LD) and short-term desiccation (SD) on protein and sugar content in the shoots of *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum*. 1 – control; 2 – LD; 3 – SD



підвищення толерантності пігментного комплексу до стресових умов, а й про активацію антиоксидантної системи захисту моху. Окрім того, відзначено зміцнення зв'язку хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів із ліпопротейними компонентами мембран за короткочасного стресу, які забезпечують пігментам необхідне взаєморозташування та відповідну конформацію на мембранах тилакоїдів (рис. 2).

Відомо, що ПБК можуть бути мішенями дії стресорів на рослинний організм, зокрема, виявлено їхню дестабілізацію за дефіциту вологи (Athar, Ashraf, 2005). Вплив висушування на стан пігментної системи пагонів *B. glareosum* був істотнішим порівняно з *F. hygrometrica*. Зі збільшенням тривалості висушування кількість пігментів і міцність їхнього зв'язку з ПБК зменшувалися, лише під впливом тривалого висушування зафіксовано незначне підвищення вмісту хлорофілу *b* і каротиноїдів та зростання міцності зв'язку ПБК. Це свідчить про посилення їхньої ролі в антиоксидантному захисті молекул хлорофілу від фотоокиснення та пошкодження вільними радикалами (табл. 2; рис. 2).

Результати аналізу вказують на те, що індукція толерантності вегетативних органів *F. hygrometrica* до тривалого висушування пов'язана з активуванням білкового синтезу: в гаметофорах вміст білка

зростав у 2,1 і 2,4 раза, порівняно з умовами короткочасного висушування та контролем (рис. 3).

Проте загальний вміст вуглеводів у пагонах зростав як в умовах короткочасної, так і тривалої нестачі вологи в середньому в 1,3 раза, порівняно з контролем, що свідчить про нагромадження сполук з осмопротекторними властивостями як прояву захисних механізмів мохів до висушування. У *B. glareosum* вміст білка у пагонах збільшувався вчетверо лише під впливом короткочасного висушування, коли посилювалося видовження пагонів. Тривале ж висушування моху активувало нагромадження вуглеводів: їхня загальна концентрація зростала в 2,7 раза, порівняно з контролем. Очевидно, в умовах нестачі вологи пригнічувався фотосинтез і зменшувався вміст крохмалю в пластидах листків унаслідок перетворення на цукри, переважно на сахарозу і трегалозу. Завдяки вітрифікації — взаємодії цукрів з іншими молекулами, зокрема білками, забезпечувалася підтримка тургору в клітинах й обмежувалося утворення вільних радикалів, що перешкоджало денатурації білків і злиттю клітинних мембран у стресових умовах. З'ясовано, що апікальна меристема здебільшого використовує механізми конститутивної стійкості до висушування, тоді як сам пагін може реалізувати індуквану толерантність (Stark et al., 2013).

Висновки

Толерантність до висушування у мохів може підвищуватися як під впливом його тривалого, так і короткочасного періоду завдяки підвищенню стійкості пігментного комплексу, активації антиоксидантного захисту та вмісту осмопротекторів.

Короткочасне висушування у *B. glareosum* індукує посилення транспортування води та сповільнення транспірації внаслідок видовження пагонів, збільшення розмірів клітин листків, але зменшення їхніх кількості та розмірів.

Тривале висушування істотно пришвидшує стадію відновлення життєздатності мохів після нестачі вологи. Очевидно, екологічна стратегія толерантності до висушування є значно поширенішою, ніж вважалося раніше, і під впливом стресу індукується не лише в аридних видів мохів (Stark et al., 2013; Greenwood, Stark, 2014), а й у вологолюбних, наприклад у *F. hygrometrica*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Athar H.R., Ashraf M. Photosynthesis under drought stress. In: *Handbook of Photosynthesis*, Boca Raton: CRC Press, 2005, pp. 793–804.
- Doson R., Elliot D., Elliot U., Jones K. *Spravochnik biokhimiya*, Moscow: Mir, 1991, 554 pp. [Досон Р., Елліот Д., Елліот У., Джонс К. *Справочник биохимика*, М.: Мир, 1991, 554 с.].
- Greenwood J.L., Stark L.R. The rate of drying determines the extent of desiccation tolerance in *Physcomitrella patens*, *Functional Plant Biology*, 2014, **41**(5), pp. 460–467.
- Hooper J.K., Eggink L.L., Chen M. Chlorophylls, ligands and assembly of light-harvesting complexes in chloroplasts, *Photosynthesis Research*, 2007, **94**(2), pp. 387–400.
- Koster K.L., Balsamo R.A., Espinoza C., Oliver M.J. Desiccation sensitivity and tolerance in the moss *Physcomitrella patens*: Assessing limits and damage, *Plant Growth Regulation*, 2010, **62**, pp. 293–302.
- Lowry O.A., Rosenbrough N.J., Farr A.L., Randall R.I. Protein measurement with the Folin phenol reagent, *J. Biol. Chem.*, 1951, **193**(1), pp. 265–275.
- Musiyenko M.M., Parshykova T.V., Slavnyi P.S. *Spektrofotometricheskie metody v praktike fiziologii, biochimii i ekologii rastenii*, Kiev: Phytosociocentre, 2001, 200 pp. [Мусяненко М.М., Паршикова Т.В., Славный П.С. *Спектрофотометрические методы в практике физиологии, биохимии и экологии растений*. — Киев: Фитосоциоцентр, 2001. — 200 с.].
- Nikolaychuk V.I., Belchhazi V.Y., Bilyk P.P. *Spetspraktikum z fiziologii i biochimii roslin*, Uzhhorod, 2000, 210 pp. [Ніколайчук В.І., Белчгазі В.Й., Білик П.П. *Спецпрактикум з фізіології і біохімії рослин*. — Ужгород, 2000. — 210 с.].
- Oliver M. J., Tuba Z., Mishler B.D. The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants, *Plant Ecol.*, 2000, **151**, pp. 85–100.
- Oliver M.J., Velten J., Mishler B.D. Desiccation-tolerance in Bryophytes: A reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats?, *Interg. Comp. Biol.*, 2005, **45**, pp. 788–799.
- Proctor M.C.F., Pence V.C. Vegetative tissues: Bryophytes, vascular 'resurrection plants' and vegetative propagules. In: *Desiccation and plant survival*. Eds H. Pritchard, M. Black, Wallingford, UK: CABI Publishing, 2002, pp. 207–237.
- Proctor M.C.F., Oliver M.J., Wood A.J., Alpert P., Stark L.R., Cleavitt N.L., Mishler B.D. Desiccation-tolerance in Bryophytes: A review, *Bryologist*, 2007, **110**, pp. 595–621.
- Proctor M.C.F. Physiological ecology. In: *Bryophyte Biology*. Eds B. Goffinet, A.J. Shaw, Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2009, pp. 237–268.
- Romanyuk N., Tsvilynyuk O., Mykyeyevych I., Terek O. *Fiziologiya roslin. Metodichni vkazivky do laboratornykh robot z maloho praktykumu dlia studentiv biologichnoho fakultetu*, Lviv: Vyd-vo L'viv. nats. un-tu im. Ivana Franka, 2003, 84 pp. [Романюк Н., Цвілинюк О., Микієвич І., Терек О. *Фізіологія рослин. Методичні вказівки до лабораторних робіт з малого практикуму для студентів біологічного факультету*. — Львів: Вид-во Львів. нац. ун-ту ім. Івана Франка, 2003. — 84 с.].
- Sadasivam S., Manickam A. *Biochemical methods*, New Delhi: New Age International, 2007, 284 pp.
- Shaw A.J., Szövényi P., Shaw B. Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants, *Amer. J. Bot.*, 2011, **98**(3), pp. 352–369.
- Stark L.R., Brinda J.C., McLetchie D.N., Oliver M.J. Extended periods of hydration do not elicit dehardening to desiccation tolerance in regeneration trials of the moss *Syntrichia caninervis*, *Inter. J. of Plant Sci.*, 2012, **173**, pp. 333–343.
- Stark L.R., Greenwood J.L., Brinda J.C., Oliver M.J. The desert moss *Pterygoneurum lamellatum* (Pottiaceae) exhibits an inducible ecological strategy of desiccation tolerance: effects of rate of drying on shoot damage and regeneration, *Amer. J. Bot.*, 2013, **100**(8), pp. 1522–1531.
- Tao Y., Zhang Y.M. Effects of leaf hair points of a desert moss on water retention and dew formation: Implications for desiccation tolerance, *J. Plant Research*, 2012, **125**, pp. 351–360.
- Tuba Z., Csintalan Z., Proctor M.C.F. Photosynthetic responses of a moss, *Tortula ruralis* ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* and *C. furcata* to water deficit and short periods of desiccation, and their ecophysiological significance: a baseline study at present-day CO₂ concentration, *New Phytologist*, 1996, **133**, pp. 353–361.

Рекомендує до друку

Надійшла 07.09.2015 р.

I.В. Косаківська

Лобачевская О.В., Бойко И.В. **Морфофизиологические приспособления мхов *Funaria hygrometrica* и *Brachythecium glareosum* (Bryophyta) к периодическому высушиванию.** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 559—565.

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

Определены особенности морфофизиологических приспособлений мхов *Funaria hygrometrica* Hedw. и *Brachythecium glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp. к периодическому высушиванию в контролируемых условиях. Увеличение содержания хлорофилла *b*, каротиноидов и повышение прочности пигмент-белковых комплексов свидетельствует об их важной роли в защите фотосинтетической системы в условиях высушивания. Толерантность к высушиванию может индуцироваться как длительным его периодом, так и кратковременным, на что указывает увеличение синтеза метаболически активных веществ. Установлено, что периодическое длительное высушивание значительно ускоряет стадию восстановления жизнедеятельности моховых дерновинок, вероятно, вследствие постепенного закаливания растений.

Ключевые слова: толерантность, высушивание, пигментная система, осмопротекторы, *Funaria hygrometrica*, *Brachythecium glareosum*.

Lobachevska O.V., Boiko I.V. **Morphological and physiological adaptation of the mosses *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum* (Bryophyta) to periodic desiccation.** — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 559—565.

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

The features of morphological and physiological adaptation of the mosses *Funaria hygrometrica* Hedw. and *Brachythecium glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp. to periodic drying under controlled conditions are determined. The increase in chlorophyll *b* and carotenoids content, improving the strength of pigment-protein complexes, indicates their important role in protecting the photosynthetic system under drying conditions. Desiccation tolerance can be induced both by long- and short-term drying, as indicated by increased synthesis of metabolically active substances. It was found that the periodic long-term drying significantly accelerates the recovery of vital functions of moss turfs, probably due to gradual hardening of the plants.

Key words: tolerance, desiccation, pigment system, osmoprotectors, *Funaria hygrometrica*, *Brachythecium glareosum*.

НОВІ ВИДАННЯ

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

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

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

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

АДАПТАЦІЯ БРІОФІТІВ ДО ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ НА ТЕРИТОРІЇ ВІДВАЛУ В МІСЦЯХ ВИДОБУТКУ СІРКИ

Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д. Адаптація бріофітів до водного дефіциту на території відвалу в місцях видобутку сірки. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 566—573.

Викладено результати досліджень адаптивних реакцій мохів із різною чутливістю до дефіциту вологи — *Bryum argenteum* Hedw. і *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp на території відвалу в місцях видобутку сірки. За несприятливого гідротермічного режиму у пагонах мохів виявлено збільшення загальної антиоксидантної активності низькомолекулярних антиоксидантів і нагромадження осмотично активних речовин — розчинних вуглеводів та вільного проліну. Толерантніші до водного стресу рослини *B. argenteum* характеризуються значною пластичністю компонентів осморегуляторної системи й антиоксидантної активності протягом вегетаційного сезону. Показано, що адаптація до водного стресу може реалізуватися з участю епігенетичних систем.

Ключові слова: водний дефіцит, цукри, пролін, антиоксидантна активність, сезонні зміни, флуоресценція ДНК, бріофіти

Вступ

Водний режим має важливе значення для рослин, їхньої пристосованості до умов існування, оскільки впливає на ріст, метаболічну активність, інтенсивність процесів газообміну. У зв'язку зі специфікою організації гаметофіту мохів (невеликі розміри, примітивна провідна система, відсутність коренів та ін.) цій групі рослин притаманні певні особливості водного режиму (Baisheva, 2007). Більшість мохів є ектогідричними, їхній гаметофіт поглинає воду з розчиненими мінеральними речовинами всією поверхнею, а листки переважно одношарові, тому добре адаптовані до такого способу поглинання. Відсутність кутикули та продихів сприяє вільному водо- та газообміну крізь клітинні стінки. Тобто бріофіти, на відміну від судинних рослин, не мають ефективної системи регуляції водного режиму, гідратура їхніх клітин цілковито залежить від зовнішніх умов. Ці рослини пристосовані до значних втрат вологи та висихання, здатні до швидкої регідратації, що є свідченням високої толерантності до тривалих періодів водного стресу.

Відомо, що в умовах дефіциту вологи у бріофітів захисні функції виконують цукри, вільні амінокислоти, антиоксидантні системи, які зводять до мінімуму негативні наслідки зневоднення, та протеїни — гомологи LEA-білків судинних рослин, що синтезуються у відповідь на втрату вологи рослинним організмом унаслідок дії водного, осмотичного та низькотемпературного стресів (Proctor

et al., 2007; Lobachevska, 2008; Kyyak, Bun'o, 2012). Водночас показано відмінності в реакції толерантних і чутливих до дефіциту вологи видів бріофітів на однакові стресові навантаження (Wu et al., 2012; Khorkavtsiv, Kit, 2013).

Здатність накопичувати осмотично активні речовини чималою мірою визначає стійкість рослин до стресів, причому найстійкішими вважають ті з них, які водночас нагромаджують сполуки різних типів — сахарозу, моноцукри, органічні кислоти й амінокислоти (Glime, 2007). Збільшення концентрації розчинних вуглеводів, що супроводжується підвищенням осмотичного потенціалу клітини, є одним із найважливіших механізмів адаптації бріофітів до водного дефіциту. Відомо, що цукри (насамперед сахароза та рафіноза) приєднуються до полярних кінцевих груп фосфоліпідів мембран і таким чином стабілізують мембранну структуру клітин мохів за умов осмотичного стресу (Zivkovic et al., 2005).

Дослідження метаболічних змін, які відбуваються під час онтогенезу рослин унаслідок пристосування до екологічних стресів, актуальні для розуміння адаптивної стратегії толерантних видів, зокрема мохів, які першими заселяють девастовані території та беруть активну участь у ренатуралізації антропогенно трансформованого середовища. У зв'язку з цим нашою метою була оцінка адаптивних реакцій мохів, які мають різну чутливість до дефіциту вологи — *Bryum argenteum* Hedw. і *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp., зібраних на території відвалу № 1 Язівського сірчаного родовища, підпо-

рядкованого Новояворівському державному гірничо-хімічному підприємству (ДГХП) «Сірка». Тут мохоподібні оселилися одними з перших і з часом сформували рясні, багатовидові обростання. Для відвалів після сірчаного видобутку характерні контрастні кліматичні умови (нестабільний водний і температурний режими, висока інсоляція), тому важливе значення має вивчення механізмів адаптації піонерних видів рослин до мінливих екологічних факторів, які дають їм можливість колонізувати техногенно порушені території.

Матеріали та методика досліджень

На території відвалу № 1 зразки мохів *Bryum argenteum* і *Amblystegium serpens* збирали на двох дослідних трансектах північної експозиції (схил і вершина) впродовж вегетаційного сезону 2014 р. Для аналізу використовували свіжозібраний рослинний матеріал.

Для визначення вмісту розчинних вуглеводів застосовували метод У. Дюбойса (Pleshkov, 1976). Оптичну густину розчинів вимірювали на спектрофотометрі Specord 210 Plus за довжини хвилі 490 нм. Вміст цукрів виражали в мкмоль/г маси сухої речовини.

Пролін екстрагували та визначали із застосуванням нінгідринового реактиву за методом Л. Бейтса зі співавторами (Bates et al., 1973). Проби фотометрували за довжини хвилі 520 нм на спектрофотометрі Specord 210 Plus. Вміст вільного проліну виражали в мкмоль/г маси сухої речовини.

Загальну антиоксидантну активність низькомолекулярних антиоксидантів оцінювали в реакції рослинного екстракту з розчином радикала — 1,1-дифеніл-2-пікридилгідразилом (ДФПГ) за методом В. Бранд-Вільямса зі співавторами (Brand-Williams et al., 1995). Проби фотометрували за довжини хвилі 517 нм на спектрофотометрі Specord 210 Plus. Загальну антиоксидантну активність виражали у відсотках зменшення кількості ДФПГ (таблиця).

Вміст вологи у мохових дернинах визначали ваговим методом та обчислювали у відсотках від ваги абсолютно сухої речовини (Mineev, 1979). Інтенсивність освітлення на дослідних ділянках вимірювали за допомогою люксметра Ю 116.

В експерименті водний дефіцит створювали додаванням до агаризованого середовища Кнопа поліетиленгліколю (ПЕГ) у концентраціях 1, 2, 3 і 4 %. Спори мохів висівали в стерильних умовах у

чашки Петрі на бакто-агар із різним умістом ПЕГ і вирощували в люмінестаті за контрольованих показників освітлення (2,5–3,0 тис. лк), температури (+20–22° С) та вологості (85–90 %). Спостерігали за характером проростання спор під мікроскопом «Primo Star» безпосередньо в чашках Петрі, не порушуючи стерильності матеріалу. Динаміку проростання спор визначали за підрахунком відсотка пророслих спор упродовж перших двох тижнів після посіву.

Інгібітор метилювання ДНК 5-азацитидин додавали в агаризоване середовище після стерилізації в концентрації 50 мкмоль/л. Регенеранти (фрагменти пагонів) моху *A. serpens* вирощували на середовищі з інгібітором протягом 10 днів, потім переносили на середовище Кнопа для подальшої регенерації й отримання гаметофорів. Контролем слугували рослини, які вирощували на середовищі Кнопа без додавання 5-азацитидину. Через 20 днів гаметофори відсаджували на бакто-агар із різними концентраціями ПЕГ, де вони росли впродовж двох тижнів і надалі рослини використовували для аналізу ядерної ДНК.

Для оцінки вмісту ядерної ДНК застосували методику флуоресцентного фарбування барвником DAPI (4',6'-діамідино-2-фенілндол) (Chazotte, 2011). Інтенсивність флуоресценції ДНК вимірювали в клітинах листків на моторизованому флуоресцентному мікроскопі Axio Imager M1 (Carl Zeiss).

Усі досліди повторювали тричі, одержані цифрові результати опрацьовували статистично (Plokhinskij, 1970).

Результати досліджень та їх обговорення

Досліджено фізіологічні реакції мохів *B. argenteum* та *A. serpens* із різною толерантністю до водного дефіциту. Ці види відрізняються своєю водоутримувальною здатністю та приурочені до різних оселищ на території відвалу після видобутку сірки з доволі відмінними мікрокліматичними умовами. Рослини *A. serpens* ростуть у мікророзниженнях рельєфу, на вологих і затінених ділянках, тому менше залежні від водного дефіциту: навіть у посушливі літні місяці відносна вологість у пагонах була не нижчою 38–45 %. Для цього виду характерна життєва форма плетива, що теж засвідчує схильність до умов із помірним водним дефіцитом. Дернини *B. argenteum* трапляються на відкритих місцях, де отримують надлишок світлової енергії. Росли-

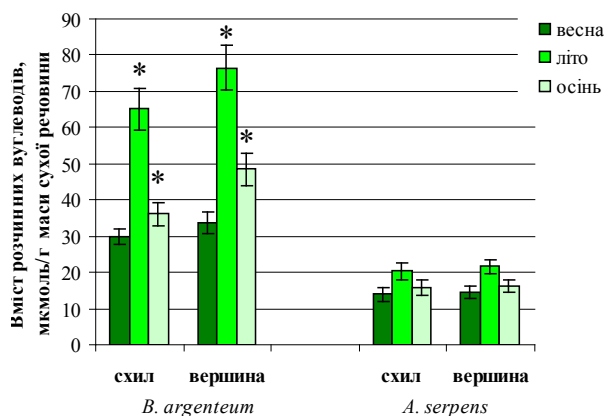


Рис. 1. Вміст розчинних вуглеводів у пагонах *Bryum argenteum* і *Amblystegium serpens* протягом вегетаційного сезону; * — різниця між зразками одного виду моху в межах дослідної трансекти статистично достовірна при $p < 0,05$

Fig. 1. Content of the soluble carbohydrates in *Bryum argenteum* and *Amblystegium serpens* shoots during the vegetative season; * — difference between samples of the same moss species within research transect statistically significant at $p < 0.05$

ни цього виду мають життєву форму низької пухкої дернини, яка сприяє кращому доступу вологи та запобігає надмірному перегріванню пагонів. У весняні місяці в місцезростаннях *B. argenteum* зафіксований найсприятливіший гідротермічний режим (температура на поверхні субстрату становила $+14,2$ – $+21,5^{\circ}\text{C}$, інтенсивність світла — 70–80 тис. лк, а вологість субстрату — 46,2–58,4 %). Натомість у літній період амплітуда мінливості середніх температур на поверхні субстрату була в діапазоні $+21,1$ – $+36,8^{\circ}\text{C}$, а на вершині відвалу підвищувалася до $+40,5^{\circ}\text{C}$, інтенсивність світла — 100–110 тис. лк, вологість субстрату зменшувалася до 4,8–14,2 %. Існування рослин у таких умовах суттєво залежало від механізмів, які захищають організм від висихання та фотоінгібування.

Проаналізовано вміст розчинних вуглеводів у пагонах мохів протягом вегетаційного сезону. В рослинах *A. serpens* визначено невисоку концентрацію цукрів упродовж весняно-осіннього періоду (13,9–16,3 мкмоль/г маси сухої речовини (с.р.)) та незначне їх збільшення в літні місяці (до 21,6 мкмоль/г маси с.р.) (рис. 1).

Вміст осмотично активних речовин суттєво не залежав від експозиції рослин на схилах відвалу. У пагонах *B. argenteum* зафіксовано вище накопичення розчинних вуглеводів: їхній сумарний

вміст у весняні й осінні місяці становив 29,8–48,6 мкмоль/г маси с.р., у червні-липні зростав майже вдвічі. Також відзначено залежність концентрації цих осмопротекторів у пагонах *B. argenteum* від умов місцезростань на відвалі, оскільки вищий вміст вуглеводів відзначено в рослинах із вершини відвалу, де несприятливіші умови водозабезпечення.

Із літературних джерел також відомо про зміну вуглеводного обміну в мохів у бік нагромадження цукрів. Зокрема, у *Syntrichia caninervis* Mitt. і *Plagiomnium acutum* (Lindb.) T.J. Кор. виявлено значне збільшення загального вмісту розчинних вуглеводів у відповідь на дефіцит вологи (Li et al., 2009; Wu et al., 2012). Відомо, що в багатьох видів мохів основну осмопротекторну роль відіграє сахароза. Наприклад, у гаметофіті стійкого до висушування моху *Tortula ruralis* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb. вміст сахарози становив майже 10 % від загальної маси сухої речовини, і ця кількість не змінювалася ні в процесі висушування рослини, ні під час регідратації (Glime, 2007). У рослинах *Dicranum majus* Turner, *Hookeria lucens* (Hedw.) Sm., *Polytrichum commune* Hedw., *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid., *Thuidium tamariscinum* (Hedw.) Schimp. і *Tortula ruraliformis* (Besch.) W. Ingham в умовах осмотичного стресу концентрація сахарози досягла 40 % від валового вмісту розчинних вуглеводів (Smirnoff, 1992). На підставі цих результатів можна підсумувати, що досліджувані види мохів упродовж вегетаційного сезону мають неоднакову спрямованість вуглеводного обміну. Рослинам *B. argenteum* властива значна пластичність обмінних процесів, які за стресових впливів зміщені у бік накопичення розчинних вуглеводів, що сприяє швидкій адаптації до мінливих умов існування.

Особлива роль у протекторно-адаптивних механізмах належить нітрогеновмісним сполукам, насамперед пулу вільних амінокислот. Важливість цих осмопротекторів зумовлена поліфункціональністю дії, оскільки вони забезпечують регуляцію осмотичного тиску, детоксикацію вільних радикалів, стабілізацію енергетичного метаболізму. Із всієї кількості амінокислот виділяють групу «стресових», які беруть участь у загальній відповіді рослинного організму на стрес. До них належать аланін, фенілаланін, аміномасляна кислота та пролін (Ashraf, Foolad, 2008). Кількість вільного проліну у пагонах досліджуваних видів мохів змінювалася упродовж вегетаційного сезону та суттєво зале-

Вміст вільного проліну та загальна антиоксидантна активність у пагонах мохів *Bryum argenteum* й *Amblystegium serpens* протягом вегетаційного сезону

Місце збору рослин на відвалі	Вміст вільного проліну, мкмоль/г маси сухої речовини			Загальна антиоксидантна активність, % зменшення кількості ДФПГ		
	весна	літо	осінь	весна	літо	осінь
<i>Bryum argenteum</i>						
схил	0,36±0,02	0,61±0,03*	0,38±0,02	40,8±2,5	63,2±5,5*	51,2±4,2*
вершина	0,40±0,03	0,64±0,06*	0,42±0,03	45,3±3,2	69,0±4,7*	58,3±3,1*
<i>Amblystegium serpens</i>						
схил	0,12±0,01	0,21±0,01*	0,16±0,01*	29,6±1,4	31,4±1,5	29,4±2,1
вершина	0,11±0,01	0,22±0,02*	0,14±0,01	28,1±1,7	33,2±1,8	30,2±1,8

Примітка: * — різниця між зразками одного виду моху в межах дослідної трансекти статистично достовірна при $p < 0,05$.

жала від їхніх видових особливостей (таблиця). В *A. serpens* його вміст був невисоким і доволі стабільним: у весняно-осінній період зафіксовано 0,12–0,16 мкмоль/г маси с.р. проліну та збільшення концентрації в літні місяці до 0,22 мкмоль/г маси с.р. У пагонах *B. argenteum* відзначено значну пластичність нагромадження цієї амінокислоти залежно від мікрокліматичних умов: її більший вміст протягом усього періоду вегетації порівняно з *A. serpens* і суттєве посилення акумуляції до 0,64 мкмоль/г маси с.р. улітку.

Істотне накопичення проліну також виявлено у пагонах толерантних до висушування мохів *Plagiomnium acutum* і *Syntrichia caninervis* (Li et al., 2009; Wu et al., 2012), у рослинах *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. та *Rhytidadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. за впливу високих температур, осмотичного стресу та важких металів (Lobachevska, 2008). Тобто нагромадження вільного проліну має переважно неспецифічний характер і є складовою загальних клітинних захисних систем. Посилення синтезу проліну у пагонах мохів за стресових умов пояснюється багатограним захисним біологічним ефектом, який виявляється не лише в осморегуляторній і протекторній, а й в антиоксидантній, енергетичній та інших функціях, що забезпечують підтримку клітинного гомеостазу та його перехід у новий адаптивний стан (Ashraf, Foolad, 2008). Таким чином, однією з адаптивних реакцій бріофітів на водний стрес є зміна метаболізму вільних амінокислот, що призводить до збільшення вмісту «стресової» амінокислоти — проліну.

Слід відзначити, що за несприятливих умов у бріофітів важливими компонентами неспецифічних клітинних захисних систем є низькомолекулярні антиоксиданти. Ці сполуки відіграють вагому

роль у разі температурного й осмотичного стресів, за дії важких металів (Seel et al., 1992; Panda, 2000; Кууак, 2007), тому ми проаналізували загальну антиоксидантну активність низькомолекулярних антиоксидантів, яка визначається антирадикальною активністю аскорбінової кислоти, глутатіону, α -токоферолу, флавоноїдів та інших низькомолекулярних сполук (Adedapo et al., 2008).

З літератури відомо, що бріофіти володіють набагато вищим антиоксидантним потенціалом порівняно з судинними рослинами. Це зумовлено як низькомолекулярними антиоксидантами (флавоноїдами, фенольними сполуками, аскорбатом), які у високих концентраціях містяться в їхніх клітинах, так і активністю ферментних систем (Dey, De, 2012), що є важливою адаптивною реакцією мохів до існування в несприятливих умовах середовища.

Виявлено, що у весняні та осінні місяці антиоксидантна активність у пагонах *B. argenteum* становила 40,8–51,2 % і значно підвищувалася спекотного літа (таблиця). Окрім того, зафіксовано збільшення цього показника в рослинах із вершини відвалу. У пагонах *A. serpens* антиоксидантна активність протягом вегетаційного сезону була значно нижчою (28,1–33,2 %) й істотної різниці між рослинами із дослідних трансект не виявлено.

На підставі отриманих результатів можна дійти висновку, що рослинам *B. argenteum* властивий високий рівень мінливості компонентів осморегуляторної системи (вмісту цукрів і проліну) й антиоксидантної активності. Це, очевидно, зумовлено наявністю потужних систем ендогенної регуляції, котрі нівелюють негативну дію факторів середовища. Відомо, що показники, які мають найбільшу пластичність, здебільшого і забезпечують адаптацію рослин до мінливих екологічних умов (Bongers, Porta, 2006). Окрім того, вважають, що піонерним

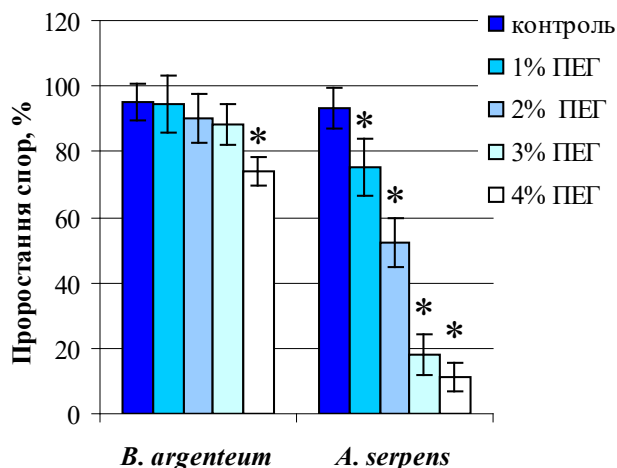


Рис. 2. Проростання спор мохів *Bryum argenteum* й *Amblystegium serpens* на середовищах із поліетиленгліколю (ПЕГ); * — різниця порівняно з контролем статистично достовірна при $p < 0,05$

Fig. 2. Spore germination of mosses *Bryum argenteum* and *Amblystegium serpens* on the medium with polyethylene glycol (PEG); * — difference compared to the control statistically significant at $p < 0.05$

видам (до яких належить *B. argenteum*) властива найвища пластичність морфо-фізіологічних ознак, оскільки вони пристосовуються до дуже гетерогенних умов середовища (Rozendaal et al., 2006). У рослинах *A. serpens* виявлено нижчу мінливість фізіологічних ознак упродовж вегетаційного сезону, що, можливо, зумовлено сприятливішими умовами їхніх місцезростань.

Для підтвердження неоднакового адаптивного потенціалу досліджуваних видів ми здійснили експериментальний порівняльний аналіз проростання спор обидвох видів мохів в умовах водного дефіциту, спричиненого дією ПЕГ концентрацією 1–4 %. Майже 95 % проростання спор виявлено для *B. argenteum* на контрольному середовищі Кнопа та в умовах помірного дефіциту вологи (1–2 % ПЕГ) (рис. 2). Ріст і розвиток протонемних дернин на цих середовищах відбувався, як у рослин контролю. За впливу вищої дози ПЕГ (4 %) проростання спор знижувалося, протонемні дернини слабше галузилися й утворювали менше бруньок гаметофорів порівняно з контролем.

Вплив дефіциту вологи на проростання спор *A. serpens* був більш вираженим, оскільки пригнічення проростання спор до 52–75 % спостерігалося вже за помірного осмотичного стресу (1–2 % ПЕГ).

Суттєво інгібувався ріст протонемі, виявлено вкорочення та потовщення клітин. За впливу 4 % ПЕГ проростало 11,2 % спор, утворювалися аномальні, сферичної форми клітини протонемі, які далі не розвивалися та гинули. Тобто отримані результати свідчать про значно вищу чутливість рослин *A. serpens* до дефіциту вологи порівняно з *B. argenteum*.

У підвищенні стійкості рослин до стресів різної природи важливу роль відіграє епігенетична регуляція експресії генів, яка завдяки метилуванню ДНК й ацетилюванню—деацетилюванню гістонів діє не лише в індивідуальному розвитку рослин, а й у їхніх реакціях-відповідях на різні абіотичні та біотичні стреси, такі як нестача вологи, засолення, УФ-опромінення, вплив знижених або підвищених температур, важких металів, ураження збудниками хвороб (Chinnusamy, Zhu, 2009).

Для вивчення впливу метилування ДНК, як фактора епігенетичного контролю процесів розвитку, досліджували дію 5-азацитину (інгібітору метилування ДНК) на толерантність рослин до дефіциту вологи. В роботі використали вид моху *A. serpens*, який у наших експериментальних дослідженнях показав високу чутливість до водного дефіциту. На низьких концентраціях ПЕГ візуальної селективної дії 5-азацитину не виявлено, але за наявності 4 % ПЕГ у середовищі (на якому не виживали рослини контролю) майже 20 % експлантів, попередньо оброблених інгібітором метилування, регенерували та дали початок дернинам. Фенотипно такі рослини не відрізнялися від контролю. Можна припустити, що в клітинах моху після дії 5-азацитину знизився загальний рівень метилування ДНК; зумовило активацію окремих генів, імовірно, пов'язаних зі стійкістю до водного дефіциту.

Для кількісної оцінки ядерної ДНК та її функціонального стану в умовах водного стресу в клітинах *A. serpens* проаналізовано флуоресценцію ядерної ДНК і встановлено, що ядра клітин дослідних зразків відрізнялися за інтенсивністю світіння (рисунки 3, 4). У клітинах рослин контролю ядра округлої форми, інтенсивність флуоресценції ДНК становила $196,1 \pm 7,9$ відн. од. Із наростанням осмотичного стресу в середовищі ядра набували більш овальної форми, світіння ДНК — неоднорідності, що свідчило про зміну її функціонального стану. Інтенсивність флуоресценції ДНК знижувалася майже в 2,5 раза. Подібні результати отримано й у

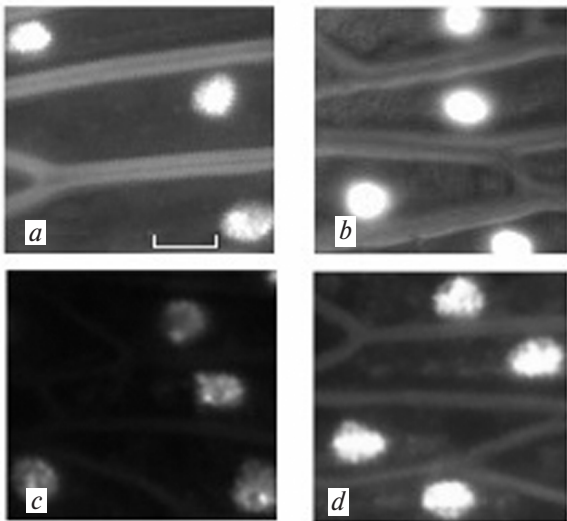


Рис. 3. Флуоресценція ядерної ДНК у клітинах *Amblystegium serpens*: *a* — контроль; *b* — післядія 5-азацитидину; *c* — 3 % ПЕГ; *d* — післядія 5-азацитидину + 3 % ПЕГ; штрих = 5 мкм

Fig. 3. Fluorescence of the nuclear DNA complex in the *Amblystegium serpens* cells: *a* — control; *b* — 5-azacytidine aftereffect; *c* — 3 % PEG; *d* — aftereffect of 5 - azacytidine + 3 % PEG; bar = 5 μm

дослідженнях із судинними рослинами. Наприклад, показано, що вплив водного дефіциту в рослинах *Pisum sativum* L. також призводив до зміни функціонального стану ДНК; це зумовлено гіперметилуванням специфічних ГЦ-сайтів у геномі (Labra et al., 2002).

У наших дослідженнях ефект 5-азацитидину проявлявся в інтенсивнішому світінні ядерної ДНК порівняно з контролем, що, імовірно, було результатом деметилування численних сайтів ДНК та їхньої активації.

В умовах дефіциту вологи більшу інтенсивність флуоресценції ядерної ДНК зафіксовано в клітинах гаметофорів, попередньо оброблених 5-азацитидином, порівняно з рослинами, необробленими інгібітором. Тобто отримані результати вказують на можливу участь епігенетичних механізмів у підвищенні толерантності рослин *A. serpens* до водного дефіциту. Для докладнішого їх розкриття подальша робота буде спрямована на дослідження післядії 5-азацитидину на білковий синтез, вміст осмолітів та активність ферментів антиоксидантного захисту.

Відомо, що інгібітор метилування ДНК сприяв підвищенню стійкості моху *Tortula modica* R.H. Zander до ртуті та пришвидшував проростання спор *Funaria hygrometrica* Hedw. у темря-

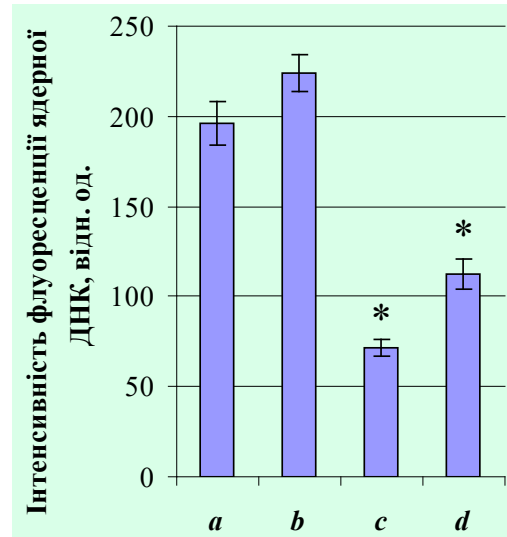


Рис. 4. Інтенсивність флуоресценції ядерної ДНК у клітинах *Amblystegium serpens*. Умовні позначення, як на рис. 3; * — різниця між зразками статистично достовірна при $p < 0,05$

Fig. 4. The fluorescence intensity of the nuclear DNA in the *Amblystegium serpens* cells. Symbols indicate as in Fig. 3; * — the difference between the samples statistically significant at $p < 0.05$

ві (Khorkavtsiv et al., 2008; Khorkavtsiv, Kit, 2013). 5-азацитидин стимулював гіпометилування ДНК *Oryza sativa* L. Це спричинювало повне деметилування промоторної ділянки гена резистентності до патогена й вищу стійкість рослин до збудника інфекцій *Xanthomonas oryzae* (Akimoto et al., 2007). Тобто епігенетична регуляція є вагомим фактором, що впливає на виживання рослин у стресових природних умовах.

Висновки

На відвалі після видобутку сірки за несприятливого гідротермічного режиму в обох мохів виявлено збільшення загальної антиоксидантної активності низькомолекулярних антиоксидантів і нагромадження в клітинах осмотично активних речовин — розчинних вуглеводів і вільного проліну, які забезпечують регуляцію осмотичного тиску та захист субклітинних структур.

Комплекс неспецифічних захисних реакцій в умовах дефіциту вологи подібний у *B. argenteum* й *A. serpens*. Однак толерантніші до водного стресу рослини *B. argenteum* мають більшу пластичність компонентів осморегуляторної системи й антиоксидантної активності у відповідь на дію стресового

чинника, що сприяє підтриманню гомеостазу організму за несприятливих умов.

Адаптація мохів до водного дефіциту може реалізуватися з участю епігенетичних систем.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Adedapo A., Jimoh F., Afolayan A., Masika P. Antioxidant activities and phenolic contents of the methanol extracts of the stems of *Acokanthera oppositifolia* and *Adenia gum-mifera*, *Complementary and Alternative Medicine*, 2008, **8**(54), pp. 46–254.
- Akimoto K., Katakami H., Kim H.-J. Epigenetic inheritance in rise plants, *Ann. of Bot.*, 2007, **100**, pp. 205–217.
- Ashraf M., Foolad M.R. Role of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance, *Environmental and Experimental Botany*, 2008, **59**, pp. 206–216.
- Baisheva E.Z. *Uspechi sovremennoj biologii*, 2007, **127**(3), pp. 316–333. [Байшева Э.З. Разнообразие мохообразных естественных экосистем: подходы к изучению и особенности охраны // *Успехи современной биол.* — 2007. — **127**(3). — С. 316–333].
- Bates L.S., Waldern R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies, *Plant Soil*, 1973, **39**, pp. 205–207.
- Bongers F., Popma J. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species, *Oecologia*, 2006, **75**(4), pp. 625–632.
- Brand-Williams W., Cuvelier M.E., Berset C. Use of free radical method to evaluate antioxidant activity, *Lebensm. Wiss. Technol.*, 1995, **28**, pp. 25–30.
- Chazotte B. Labeling Nuclear DNA Using DAPI. In: *Cold Spring Harbor Protocols*, NY: Cold Spring Harbor Press, 2011, pp. 83–86.
- Chinnusamy V., Zhu J.-K. Epigenetic regulation of stress responses in plants, *Plant Biology*, 2009, **12**, pp. 1–7.
- Dey Abhijit A., De Nath J. Antioxidative Potential of Bryophytes: Stress Tolerance and Commercial Perspectives: A Review, *Pharmacologia*, 2012, **3**(6), pp. 1246–1258.
- Glime J.M. *Physiological Ecology*. In: *Bryophyte Ecology*, 2007, vol. 1, available at: <http://www.bryocol.mtu.edu/> (accessed 15.08.2015).
- Khorkavtsiv Ya.D., Ripetskij R.T., Kit N.A. In: *Biologhija kletok rastenij in vitro i biotekhnologija: sb. tezisov dlja IX mezhdunar. konf.*, Moscow: МНУ, p. 432. [Хоркавців Я.Д., Рипецкий Р.Т., Кит Н.А. Стабильность клеточной дифференцировки проростков мха *Funaria hygrometrica* Hedw. / *Биология клеток растений in vitro и биотехнология: сб. тезисов для IX междунар. конф.* — М., 2008. — С. 432].
- Khorkavtsiv Ya.D., Kit N.A. *Ukr. Bot. J.*, 2013, **70**(1), pp. 81–87. [Хоркавців Я.Д., Кит Н.А. Про стійкість проростання спор і регенерації листків мохів до сполук ртуті та сірки // *Укр. ботан. журн.* — 2013. — **70**(1). — С. 81–87].
- Kuyak N.Ya. *Chornomors'k. botan. zhurn.*, 2007, **3**(1), pp. 56–64. [Кияк Н.Я. Особливості накопичення іонів свинцю та їх вплив на стан прооксидантно-антиоксидантної системи у пагонах водного моху *Fontinalis antipyretica* Hedw. // *Чорноморськ. ботан. журн.* — 2007. — **3**(1). — С. 56–64].
- Kuyak N.Ya., Bun'о L.V. *Biologhichni studiji*, 2012, **6**(3), pp. 165–176. [Кияк Н.Я., Буньо Л.В. Механізми пристосування моху *Vrium argenteum* Hedw. до нафтового забруднення // *Біол. студії.* — 2012. — **6**(3). — С. 165–176].
- Labra M., Ghiani A., Citterio S., Sgorbati S., Sala F., Van-nini C., Ruffini-Castiglione M., Bracale M. Analysis of Cytosine Methylation Pattern in Response to Water Deficit in Pea Root Tips, *Plant Biology*, 2002, **4**(6), pp. 694–699.
- Li Y., Sperry John S., Shao M. Hydraulic conductance and vulnerability to cavitation in corn (*Zea mays* L.) hybrids of differing drought resistance, *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **66**, pp. 341–346.
- Lobachevska O.V. *Chornomors'k. botan. zhurn.*, 2008, **4**(2), pp. 230–236. [Лобачевська О.В. Вміст вільного проліну та активність антиоксидантного захисту у мохоподібних за стресових умов // *Чорноморськ. ботан. журн.* — 2008. — **4**(2). — С. 230–236].
- Mineev V.H. *Praktykum po ahrokhymyi*, Moscow: Izd-vo MGU, 1979, 304 pp. [Минеев В.Г. *Практикум по агрохимии.* — М.: Изд-во МГУ, 1979. — 304 с.].
- Panda S.K. Heavy metal phytotoxicity induces oxidative stress in moss, *Taxithelium* sp., *Curr. Sci.*, 2000, **84**, pp. 631–663.
- Pleshkov V.P. *Praktykum po byokhymyi rastenyi*, Moscow: Kolos, 1976, 129 pp. [Плешков В.П. *Практикум по биохимии растений.* — М.: Колос, 1976. — 129 с.].
- Plokhinskij N.A. *Vyometryua*, Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 367 pp. [Плохинский Н.А. *Биометрия.* — М.: Изд-во МГУ, 1970. — 367 с.].
- Proctor M.C.F., Oliver M.J., Wood A.J., Alpert P., Stark L. R., Cleavitt N.L., Mishler B.D. Desiccation-tolerance in bryophytes: A review, *Bryologist.*, 2007, **110**(4), pp. 595–621.
- Rozendaal D.M.A., Hurtado V.H., Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature, *Functional Ecology*, 2006, **20**, pp. 207–216.
- Seel W.E., Hendry G.A.F., Lee J.A. The combined effects of desiccation and irradiance on mosses from xeric and hydric habitats, *J. Exper. Bot.*, 1992, **43**, pp. 1023–1030.
- Smirnoff N. The carbohydrates of bryophytes in relation to desiccation tolerance, *J. Bryology*, 1992, **17**, pp. 185–191.
- Wu N., Zhang Y.M., Downing A., Zhang J., Yang Ch. Membrane stability of the desert moss *Syntrichia caninervis* Mitt. during desiccation and rehydration, *J. of Bryology*, 2012, **34**(1), pp. 1–8.
- Zivkovic T., Quartacci M.F., Stevanovic B., Marinone F., Navari-Izzo F. Low-molecular weight substances in the poikilohydric plant *Ramonda serbica* during dehydration and rehydration, *Plant Sci.*, 2005, **168**, pp. 105–111.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 07.09.2015 р.

Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д. Адаптація бриофітов к водному дефіциту на території отвала в местах добычи серы. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 566—573.

Институт екології Карпат НАН України
ул. Стефаника, 11, г. Львов, 79005, Україна

Изложены результаты исследований адаптивных реакций мхов с разной чувствительностью к дефициту влаги — *Bryum argenteum* и *Amblystegium serpens* на территории отвала в местах добычи серы. В условиях неблагоприятного гидротермического режима в побегах мхов выявлено увеличение общей антиоксидантной активности низкомолекулярных антиоксидантов и накопление осмотически активных веществ — растворимых углеводов и свободного пролина. Более толерантные к водному стрессу растения *Bryum argenteum* обладают значительной пластичностью компонентов осморегуляторной системы и антиоксидантной активности на протяжении вегетационного сезона. Показано, что адаптация к водному стрессу может реализовываться с участием эпигенетических систем.

Ключевые слова: водный дефицит, растворимые углеводы, пролин, антиоксидантная активность, сезонные изменения, флуоресценция ДНК, бриофиты.

Kyyak N.Ya., Khorkavtsiv Ya.D. Adaptation of the bryophytes to water deficit in the dump area at sulfur deposit sites. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 566—573.

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

The article presents results of the investigations of adaptive reactions of the bryophytes with different sensitivity to water deficit, *Bryum argenteum* and *Amblystegium serpens*, in the dump area of sulfur deposits. Under the unfavorable hydrothermal conditions, an increase of total antioxidant activity of low-molecular antioxidants in the moss shoots, as well as accumulation of osmotically active substances, soluble carbohydrates, and free proline, were found. It was established that more tolerant to water stress plants of *Bryum argenteum* have considerably higher plasticity of the osmotically regulated system components and antioxidant activity during the vegetative season. It was shown that epigenetic systems can be involved in adaptation to water stress.

Keywords: water deficit, soluble carbohydrates, proline, antioxidant activity, seasonal changes, DNA fluorescence, bryophytes.

НОВІ ВИДАННЯ

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

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

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

S.Y. KONDRATYUK¹, J.A. KIM², N.-H. YU², M.-H. JEONG², S.H. JANG², A.S. KONDRATIUK^{2,3},
B. ZAREI-DARKI⁴, J.-S. HUR²

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

² Korean Lichen Research Institute, Sunchon National University
Sunchon 540-742, Korea
jshur1@sunchon.ac.kr

³ Institute of Biology, Scientific Educational Centre, Taras Shevchenko National University of Kyiv
64/13, Volodymyrska Str., Kyiv, 01601, Ukraine
tyukondra@gmail.com

⁴ Tarbiat Modares University
Jalal Ale Ahmad Highway 14115-318, Tehran, Iran
zareidarki@modares.ac.ir

ZEROVIELLA, A NEW GENUS OF XANTHOROIID LICHENS (*TELOSCHISTACEAE*, *ASCOMYCOTA*) PROVED BY THREE GENE PHYLOGENY

Kondratyuk S.Y., Kim J.A., Yu N.-H., Jeong M.-H., Jang S.H., Kondratiuk A.S., Zarei-Darki B., Hur J.-S. *Zeroviella*, a new genus of xanthoroid lichens (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*) proved by three gene phylogeny. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 574–584.

A new genus, *Zeroviella* S.Y. Kondr. & J.-S. Hur (*Xanthorioideae*, *Teloschistaceae*) for the widely distributed in the Palearctic *Rusavskia papillifera*-group is proposed on the basis of a combined phylogenetic data set based on ITS and LSU nrDNA and 12S SSU mtDNA sequences. A new species from Palearctic, *Zeroviella esfahanensis* S.Y. Kondr., B. Zarei-Darki & J.S. Hur, is described, illustrated and compared with closely related taxa. Seven new combinations for the genus *Zeroviella* (*Zeroviella coreana* (S.Y. Kondr. & J.-S. Hur) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, *Z. digitata* (S.Y. Kondr.) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, *Z. domogledensis* (Vězda) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, *Z. laxa* (Müll. Arg.) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, *Z. mandschurica* (A. Zahlbr.) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, *Z. papillifera* (Vain.) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, and *Z. ussurica* (S.Y. Kondr. & J.-S. Hur) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur) are proposed. Additionally, seven new combinations for various genera of the *Teloschistaceae* (i.e.: *Blastenia catalinae* (H. Magn.) E.D. Rudolf, *Fulgogasparrea brouardii* (B. de Lesd.) S.Y. Kondr., *Scythioria duritzii* (H. Magn.) S.Y. Kondr., *Scythioria flavogranulosa* (Arup) S.Y. Kondr., *Sirenophila cliffwetmorei* (S.Y. Kondr. & Kärnefelt) S.Y. Kondr., *Squamulea nesodes* (Poelt & Nimis) S.Y. Kondr., and *Villophora microphyllina* (Tuck.) S.Y. Kondr.) are proposed.

Key words: *Rusavskia*, *Zeroviella esfahanensis*, *Scythioria*, *Fulgogasparrea*, *Blastenia*

Introduction

The taxonomy of the *Teloschistaceae* has developed rapidly since 2012. A large number of new genera, based on molecular phylogeny investigations, have been proposed (Arup et al., 2013a; Fedorenko et al., 2012; Gaya et al., 2012; Kondratyuk et al., 2013b, 2014a,b, 2015a,c,d). The number of genera in the *Teloschistaceae* increased from 10 in Kärnefelt (1989) to 29 (Arup et al., 2013a) and presently to 78 (Kondratyuk et al., 2013b, 2014a, b, 2015a, c, d; Søchting et al. 2014a, b). The family is divided in three, *Caloplacoideae*, *Teloschistoideae*, and *Xanthorioideae* (Gaya et al., 2012; Arup et al., 2013b) or four subfamilies (Kondratyuk et al., 2015d) (Table 1).

The genus *Rusavskia* S.Y. Kondr. & Kärnefelt was described in 2003 (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003) on the basis of morphological, anatomical and chemical data, and for a long time was not accepted (because it was named as 'morphological' taxon). The *Rusavskia elegans*-group (or as *Xanthoria elegans*-group) as a separate monophyletic branch was confirmed by various authors (Fedorenko et al., 2009, 2012; Gaya et al., 2012; Arup et al. 2013a; Kondratyuk et al., 2014b) after nrDNA and mtDNA sequences. This genus was accepted in Arup et al. paper (2013a). However, the genus *Rusavskia* was not well accepted till 2015.

Within our study, the *Rusavskia* branch was found to be polyphyletic. The further collection of molecular data on members of the genus *Rusavskia* appeared to show that this genus includes two or three monophyletic groups which are characterized by the highest level of bootstrap support. These three groups are the following:

Table 1. Genera of four subfamilies of the *Teloschistaceae**

	Genus name	Type species	Original generic description /recent treatment	
1	<i>Catenarina</i>	<i>Catenarina desolata</i>	Søchting et al. (2014a)	Teloschistoideae — 17 genera
2	<i>Filsoniana</i>	<i>Filsoniana australiensis</i>	Kondratyuk et al. (2013c)	
3	<i>Follmannia</i>	<i>Follmannia rufa</i> [current name <i>F. orthoclada</i>]	Arup et al. (2013)	
4	<i>Fulgogasparrea</i>	<i>Fulgogasparrea decipioides</i>	Kondratyuk et al. (2013c)	
5	<i>Haloplaca</i>	<i>Haloplaca brittanica</i>	Arup et al. (2013)	
6	<i>Josefpoeltia</i>	<i>Josefpoeltia boliviensis</i> [current name <i>J. parva</i>]	Kondratyuk & Kärnefelt (1997)	
7	<i>Kaernefia</i>	<i>Kaernefia kaernefeltii</i>	Kondratyuk et al. (2013c)	
8	<i>Neobrownliella</i>	<i>Neobrownliella brownlieae</i>	Kondratyuk et al. (2015d)	
9	<i>Niorma</i>	<i>Niorma hypoglauca</i>	Kondratyuk et al. (2013c)	
10	<i>Scutaria</i>	<i>Scutaria andina</i>	Arup et al. (2013)	
11	<i>Sirenophila</i>	<i>Sirenophila gintarasii</i>	Arup et al. (2013)	
12	<i>Stellarangia</i>	<i>Stellarangia elegantissima</i>	Arup et al. (2013)	
13	<i>Tassiloa</i>	<i>Tassiloa digitaurea</i>	Kondratyuk et al. (2015a)	
14	<i>Teloschistes</i>	<i>Teloschistes flavicans</i>	Kondratyuk et al. (2013c)	
15	<i>Teloschistopsis</i>	<i>Teloschistopsis chrysocarpoides</i>	Arup et al. (2013)	
16	<i>Villophora</i>	<i>Villophora isidioclada</i>	Arup et al. (2013)	
17	<i>Wetmoreana</i>	<i>Wetmoreana texana</i>	Arup et al. (2013)	
1	<i>Amundsenia</i>	<i>Amundsenia austrocontinentalis</i>	Søchting et al. (2014b)	Xanthorithoideae — 36 genera
2	<i>Athallia</i>	<i>Athallia holocarpa</i>	Arup et al. (2013)	
3	<i>Austroplaca</i>	<i>Austroplaca ambitiosa</i>	Arup et al. (2013)	
4	<i>Calogaya</i>	<i>Calogaya biatorina</i>	Arup et al. (2013)	
5	<i>Cerothallia</i>	<i>Cerothallia luteolba</i>	Arup et al. (2013)	
6	<i>Charcotiana</i>	<i>Charcotiana antarctica</i>	Søchting et al. (2014b)	
7	<i>Dufourea</i> [s.str.]	<i>Dufourea flammea</i>	Arup et al. (2013)	
8	<i>Flavoplaca</i>	<i>Flavoplaca citrina</i>	Arup et al. (2013)	
9	<i>Gallowayella</i>	<i>Gallowayella gallowayii</i>	Fedorenko et al. (2012)	
10	<i>Golubkovaea</i>	<i>Golubkovaea trachyphylla</i>	Kondratyuk et al. (2014c as <i>Golubkovia</i>), see also Ahti et al. (2015)	
11	<i>Gondwania</i>	<i>Gondwania cribrosa</i>	Arup et al. (2013)	
12	<i>Honeggeria</i>	<i>Honeggeria rosmariae</i>	Fedorenko et al. (2012, p. 53)	
13	<i>Jackelixia</i>	<i>Jackelixia elixii</i>	Fedorenko et al. (2009, p. 74)	
14	<i>Jesmurrayia</i>	<i>Jesmurrayia novozelandica</i>	Fedorenko et al. (2012, p. 53)	
15	<i>Igneoplaca</i>	<i>Igneoplaca ignea</i>	Kondratyuk et al. (2014c)	
16	<i>Langeotia</i>	<i>Langeotia ottolangei</i>	Kondratyuk et al. (2014c)	
17	<i>Martinjahnsia</i>	<i>Martinjahnsia resendei</i>	Fedorenko et al. (2012)	
18	<i>Massjukiella</i>	<i>Massjukiella polycarpa</i>	Fedorenko et al. (2012)	
19	<i>Orientophila</i>	<i>Orientophila subscopularis</i>	Arup et al. (2013)	
20	<i>Ovealbornia</i>	<i>Ovealbornia bonae-spei</i>	Fedorenko et al. (2009)	
21	<i>Oxneria</i>	<i>Oxneria alfredii</i> [not <i>O. weberii</i> see Ahti et al. (2015)]	Kondratyuk & Kärnefelt (2003b) (see also Ahti et al. (2015))	
22	<i>Pachypeltis</i>	<i>Pachypeltis castellana</i>	Arup et al. (2013)	
23	<i>Parvoplaca</i>	<i>Parvoplaca tirolensis</i>	Arup et al. (2013)	
24	<i>Polycauliona</i> [s.str.]	<i>Polycauliona coralloides</i>	Arup et al. (2013)	
25	<i>Rusavskia</i>	<i>Rusavskia elegans</i>	Kondratyuk & Kärnefelt (2003b)	
26	<i>Scythioria</i>	<i>Scythioria phlogina</i>	Kondratyuk et al. (2014c)	
27	<i>Shackletonia</i>	<i>Shackletonia hertelii</i>	Arup et al. (2013)	
28	<i>Solitaria</i>	<i>Solitaria chrysophthalma</i>	Arup et al. (2013)	
29	<i>Squamulea</i>	<i>Squamulea subsoluta</i>	Arup et al. (2013)	

*Cited papers should be consulted for author names of taxa listed.

Continuation Table 1. Genera of four subfamilies of the *Teloschistaceae**

	Genus name	Type species	Original generic description /recent treatment	
30	<i>Verrucoplaca</i>	<i>Verrucoplaca verruculifera</i>	Kondratyuk et al. (2014c)	Xanthorioideae — 36 genera
31	<i>Xanthocarpia</i>	<i>Xanthocarpia ochracea</i>	Arup et al. (2013)	
32	<i>Xanthokarroa</i>	<i>Xanthokarroa karrooensis</i>	Fedorenko et al. (2009)	
33	<i>Xanthomendoza</i> [s.str.]	<i>Xanthomendoza mendoza</i>	Kondratyuk & Kärnefelt (1997)	
34	<i>Xanthopeltis</i>	<i>Xanthopeltis rupicola</i>	Arup et al. (2013)	
35	<i>Xanthoria</i> [s.str.]	<i>Xanthoria parietina</i>	Fedorenko et al. (2009, 2012)	
36	<i>Zeroviella</i>	<i>Zeroviella papillifera</i>	This paper	
1	<i>Blastenia</i>	<i>Blastenia ferruginea</i>	Kondratyuk et al. (2014a)	Caloplacoideae — 17 genera
2	<i>Bryoplaca</i>	<i>Bryoplaca sinapisperma</i>	Arup et al. (2013)	
3	<i>Caloplaca</i>	<i>Caloplaca cerina</i>	Kondratyuk et al. (2014a)	
4	<i>Eilifdahlia</i>	<i>Eilifdahlia dahlia</i>	Kondratyuk et al. (2014a)	
5	<i>Elenkiniana</i>	<i>Elenkiniana gloriae</i>	Kondratyuk et al. (2014a)	
6	<i>Franwilsia</i>	<i>Franwilsia bastowii</i>	Kondratyuk et al. (2014a)	
7	<i>Gyalolechia</i> s.str.	<i>Gyalolechia aurea</i>	Arup et al. (2013)	
8	<i>Huneckia</i>	<i>Huneckia pollinii</i>	Kondratyuk et al. (2014a)	
9	<i>Ioplaca</i>	<i>Ioplaca sphalera</i> [current name <i>I. pindarensis</i> (Räsänen) Poelt & Hinter.]	Arup et al. (2013)	
10	<i>Leproplaca</i>	<i>Leproplaca xantholyta</i>	Arup et al. (2013)	
11	<i>Mikhtomia</i>	<i>Mikhtomia gordejevii</i>	Kondratyuk et al. (2014a)	
12	<i>Pyrenodesmia</i>	<i>Pyrenodesmia chalybaea</i>	Arup et al. (2013)	
13	<i>Rufoplaca</i>	<i>Rufoplaca subpallida</i>	Arup et al. (2013)	
14	<i>Seiophora</i>	<i>Seiophora magara</i> [current name <i>Seiophora villosa</i>]	Arup et al. (2013)	
15	<i>Usnochroma</i>	<i>Usnochroma carphinea</i>	Arup et al. (2013)	
16	<i>Variospora</i>	<i>Variospora velana</i>	Arup et al. (2013)	
17	<i>Yoshimuria</i>	<i>Yoshimuria spodoplaca</i>	Kondratyuk et al. (2014a)	
1	<i>Brownliella</i>	<i>Brownliella aequata</i> [current name <i>Brownliella kobeana</i>]	Kondratyuk et al. (2013c, 2015d)	Brownielloideae — 8 genera
2	<i>Lazarenkoella</i>	<i>Lazarenkoella zoroasteriorum</i>	Kondratyuk et al. (2015d)	
3	<i>Marchantiana</i>	<i>Marchantiana occidentalis</i>	Kondratyuk et al. (2014a)	
4	<i>Raesaeneniana</i>	<i>Raesaeneniana maulensis</i>	Kondratyuk et al. (2015d)	
5	<i>Streimanniella</i>	<i>Streimanniella michelagoensis</i>	Kondratyuk et al. (2015d)	
6	<i>Tarasginia</i>	<i>Tarasginia whinrayi</i>	Kondratyuk et al. (2015d)	
7	<i>Tayloriella</i>	<i>Tayloriella erythrosticta</i>	Kondratyuk et al. (2015d)	
8	<i>Thelliana</i>	<i>Thelliana pseudokiamae</i>	Kondratyuk et al. (2015d)	

*Cited papers should be consulted for author names of taxa listed

the *Rusavskia elegans*-group, the *R. papillifera*-group and the species *Zeroviella esfahanensis* described below.

The *Rusavskia elegans*-group includes the type species of the genus as well as *R. soredata* and *R. dasanensis*, all widely distributed taxa; the first two are cosmopolitan bipolar taxa, while *R. dasanensis* is known so far from Eurasia only.

The *Rusavskia papillifera*-group includes *R. papillifera*, and *R. mandschurica*, known from the first half of the last century, and three more or less recently described taxa, i.e. *R. digitata*, *R. ussurica* and *R. coreana*. Among these taxa only *R. papillifera*

was recorded from all continents of the Northern Hemisphere (Europe, Asia, North America), while all these data are in urgent need of revision. *R. digitata* is so far a South-Eastern European endemic taxon, and *R. coreana*, *R. mandschurica* and *R. ussurica* are known only from Eastern Asian region.

Zeroviella esfahanensis represents the third group, which is located in somewhat intermediate position between *Rusavskia* and *Zeroviella* after different analyses when various taxa / numbers of species are included into analysis.

Table 2. Specimens of the genera *Rusavskia* and *Zeroviella* included in the phylogenetic analysis and their GenBank accession numbers

Species name	Voucher details / references	ITS	LSU	mtDNA
<i>Rusavskia dasanensis</i>	SK 653 Russia, 2011. I.A.Galanina 3-28, this paper	KU056845		KU043371
<i>Rusavskia dasanensis</i>	SK 702 , China CH 090097 (KoLRI 010711), this paper	KU056846		KU043372
<i>Rusavskia dasanensis</i>	SK 769, Norway, Svalbard Archipelago, Spitsbergen, 2009, Hur, J.-S. (ARCT 09028) KoLRI-011123, (Kondratyuk et al., 2014b)	KJ133479		
<i>Rusavskia dasanensis</i>	SK 773 , Norway, Svalbard Archipelago, Spitsbergen, 2009, Hur, J.-S. ARCT 09028 (KoLRI 011123), this paper	KU056847		
<i>Rusavskia elegans</i>	FNM 019, Ukraine, Kondratyuk 20350 et al. (<i>KW-L</i>); Fedorenko et al. (2009)	EU681336		EU680921
<i>Rusavskia elegans</i>	Arup et al.(2013a)		KC179238	KC179576
<i>Rusavskia soreidiata</i>	Norway, 2003 Lindblom 1229 (BG) Lindblom, Ekman (2005)	AY453647		
<i>Rusavskia soreidiata</i>	E. Gaya 367, A. Gomez-Bolea & Arino (BCN) Gaya et al. (2003, 2008)	EU639643*		
<i>Rusavskia soreidiata</i>	Søchting et al. (2002)	AY081153		
<i>Rusavskia soreidiata</i>	046 Finland, Haikonen 24238(H); Fedorenko et al. (2009)	EU681335		EU680920
<i>Rusavskia soreidiata</i>	Arup et al.(2013a)		KC179239	KC179577
<i>Zeroviella coreana</i>	SK D06 , Republic of Korea. Cheju-do province: Chejudo island, 19.06.2014 Kondratyuk, S. Y. (02), Lökös, L., Oh, S.-O., Hur, J.-S. (140327) (isotype: KoLRI 022689), this paper .	KU056848		KU043373
<i>Zeroviella digitata</i>	FNM 191, Ukraine, Kondratyuk 204158 (<i>KW-L</i>); Fedorenko et al. (2009)	EU681338		EU680923
<i>Zeroviella esfahanensis</i>	SK 501 , Iran: Karkas, 2010 B. Zarei-Darki 1336 (<i>KW-L</i> – holotype), this paper	KU056849		KU043374
<i>Zeroviella esfahanensis</i>	SK 502 , Iran: Karkas, 2010 B. Zarei-Darki 1069 (<i>KW-L</i>), this paper	KU056850		KU043375
<i>Zeroviella esfahanensis</i>	SK 505 , Iran: Karkas, 2010 B. Zarei-Darki 15 (<i>KW-L</i>), this paper	KU056851		KU043376
<i>Zeroviella esfahanensis</i>	SK 506 , Iran: Karkas, 2010 B. Zarei-Darki 2(1) (<i>KW-L</i>), this paper	KU056852		KU043377
<i>Zeroviella esfahanensis</i>	SK 3193, Spain, Tenerife, 2009 S.Y. Kondratyuk 20909 (<i>KW-L</i>), (Fedorenko et al. 2012 as <i>Rusavskia elegans</i>)	JN984133		
<i>Zeroviella laxa</i>	SK751 , China: CH080120 (KoLRI 008988), this paper	KU056853		KU043378
<i>Zeroviella laxa</i>	SK753 , China: CH 100017 (KoLRI 011881), this paper	KU056854		
<i>Zeroviella mandschurica</i>	SK 698 , China, CH090091 (KoLRI 010705), this paper	KU056855		
<i>Zeroviella mandschurica</i>	SK 703 , China CH 090097 (KoLRI 010711), this paper	KU056856		
<i>Zeroviella papillifera</i>	FNM 018, Ukraine, Kondratyuk 20350 et al. (<i>KW-L</i>); Fedorenko et al. (2009)	EU681331		EU680927
<i>Zeroviella papillifera</i>	FNM 203, Iran, Sohrabi 4000(<i>KW-L</i>); Fedorenko et al. (2009)	EU681339		EU680925
<i>Zeroviella papillifera</i>	FNM 204, Ukraine, Smerychyn'ska 0313(2)(<i>KW-L</i>); Fedorenko et al. (2009)	EU681330		EU680926
<i>Zeroviella ussurica</i>	SK D08 , Russia: Primorsky region: Khasan district, Zapredeljnoe settlement, Khaldoj Bay, Cape Bruce, 05.08.2013 S.Y. Kondratyuk RU130397 (KoLRI 019924 - isotype), this paper	KU056857		KU043379
<i>Zeroviella ussurica</i>	080252 KoLRI , South Korea, 37°35'02.1"N, 128°54'00.4"E 1058 m alt., 24.05.2008 080252 KoLRI 008498, this paper	KU056858		
<i>Zeroviella ussurica</i>	090032 KoLRI , South Korea, 33°33'53.6"N, 126°46'24.9"E, 5 m alt., 19.04.2009 090032 KoLRI 009796, this paper	KU056859		
<i>Zeroviella ussurica</i>	070125 KoLRI , South Korea, 34°00'38.9"N, 127°19'09.2"E, 27 m alt., 24.03.2007 070125 KoLRI 007112, this paper	KU056860		

A new genus was discovered within this study and is described below as *Zeroviella* for the widely distributed in the Palearctic *Rusavskia papillifera*-group. Furthermore, one new for science species of this genus, *Zeroviella esfahanensis*, from Palearctic is also described and illustrated below.

Materials and methods

Specimens were examined using standard microscopical techniques, i.e. hand-sectioned under a Nikon SMZ-645 dissecting microscope (Nikon Corp., Tokyo,

Japan), sections were observed under a Nikon E-200 and Olympus BX-51 microscope (same as above). Spot test reactions were performed on thalli. Chemicals were extracted in analytical grade acetone in a 1 mL Eppendorf tube. Thin layer chromatography (TLC) was performed using a glass plate coated with TLC Silica gel 60, in solvent system A (toluene : dioxin : acetic acid = 180:45:5) (Orange et al., 2010).

Voucher specimens of the genera *Rusavskia* and *Zeroviella* included in the phylogenetic analyses are listed (table 2), while the members of the other genera

of the *Teloschistaceae* included in the phylogenetic tree (Fig. 1) are cited in our previous paper (Kondratyuk et al., 2014a,b).

Total DNA was extracted directly from the thalli according to Ekman (1999) and was purified with DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN, Germany). The nuclear ribosomal RNA gene region including the internal transcribed spacers 1 and 2 and the 5.8S subunit (ITS) was amplified using the primers ITS1F (Gardes, Bruns, 1993) and ITS4 (White et al., 1990), the 28S LSU using the primer LR5 (Vilgalys, Hester, 1990), and the 12S mtSSU using the primers mtSSU1-mtSSU3R and mtSSU2R (Fedorenko et al. 2009, 2012).

The amplification was done using a Takara JP/TP600 PCR machine (Takara Bio Inc., Japan). One initial cycle of 5 min at 94 °C was followed by 30 cycles of the following steps: 30 seconds at 94 °C, 39 seconds at 57 °C and 1 min at 72 °C. Amplifications were ended with a final cycle at 72 °C for 10 min. PCR products were then sent to the sequencing facilities of the Genotech Cooperation, Seoul, South Korea for cleaning and sequencing. The sequencing was carried out using the fluorescent marker BigDye and an ABI 3730xl sequencing machine (Applied Biosystems, Carlsbad, CA, USA).

The consensus sequence was aligned with all related species sequences retrieved from the GenBank database. The consensus sequences were then deposited into GenBank under the accession numbers KU043371–KU043379 and KU056845–KU056860. Phylogenetic analysis was performed using the ITS region and LSU gene of nrDNA and 12S SSU mtDNA sequences of the treated fungi retrieved from the GenBank database and the 7 lichen-forming fungi investigated in this study. Sequence alignment was conducted in BioEdit and a phylogenetic tree was generated by the maximum parsimony (MP), minimum evolution (ME), and maximum likelihood (ML) analysis methods performed in Mega 5.0 (Tamura et al. 2011) with the number of bootstrap trials set to 1,000.

Altogether 25 sequences on nrDNA and mtDNA are submitted to GenBank.

Results and discussion

Description of taxa

Zeroviella S.Y. Kondr. et J.-S. Hur, **gen. nov.**

Mycobank No. MB 814860

Thallus saxicolous, foliose, yellow, orange to reddish orange, attached to the substratum by lower side. Both cortical layers paraplectenchymatous, medullary layer

without well-developed hollow. Apothecia zeorine/lecanorine, true excipulum scleroplectenchymatous. Conidia narrowly elongate, bacilliform. Constituents: parietin (major compound), teloschistin, fallacinal, parietinic acid and emodin (traces).

Type species: *Zeroviella papillifera* (Vain.) S.Y. Kondr. et J.-S. Hur.

Thallus saxicolous or muscicolous, distinctly foliose, rather thick, yellow, orange to reddish orange, with or without soredia or isidia, attached to the substratum by lower side. Corticate on both side, both upper and lower cortical layers paraplectenchymatous, medullary layer moderately developed, without well-developed hollow. Apothecia zeorine/lecanorine, sessile, disc concave, becoming plane at maturity, with thalline margin, concolorous with thallus, true excipulum scleroplectenchymatous, cortical layer of thalline margin paraplectenchymatous. Asci clavate, of *Teloschistes*-type. Ascospores colourless, ellipsoidal, polarilocular. Conidia narrowly elongate, bacilliform.

Chemistry: Thallus K+ purple. Constituents: parietin (major compound), teloschistin, fallacinal, parietinic acid and emodin (traces).

Ecology: Known from the coastal regions, where it grows abundantly on large siliceous boulders (rocks) both on subvertical and horizontal faces exposed to the sun along to high altitudes in mountainous regions especially in areas with limestone outcrops.

Species diversity: The genus includes so far 7 species, of which *Zeroviella papillifera* is the most widely distributed. *Z. mandschurica* and newly described *R. esfahanensis* are rather widely recorded within Asian continent while the other taxa (*Z. coreana*, *Z. digitata*, and *Z. ussurica*) are more restrictedly distributed.

Distribution: *Zeroviella* is presently rather widely distributed genus in the Palearctic (Europe, Asia and North Africa), while a few records of the type species *Zeroviella papillifera* from the Northern American continent are still in need of further confirmation.

Etymology: The genus honours the Ukrainian botanist Prof. Dmytro K. Zerov (1895–1971) (Kyiv, Ukraine), the founder of the Bryological Herbarium in KW, the founder of Kiev bryological scientific school and Ukrainian paleobotanic scientific school, to acknowledge his contributions, especially to the Eurasian flora of liverworts and sphagnous mosses.

Taxonomic notes: The members of the genus *Zeroviella* were previously placed in the *Rusavskia* s.l. However, the further accumulation of molecular data on this branch have shown the *Zeroviella* branch to be

separate robust monophyletic branch, while the level of the whole *Rusavskia* clade is rather weak.

The representatives of the genus *Zeroviella* differ from the members of the genus *Rusavskia* in having both paraplectenchymatous cortical layers of thallus (vs. mainly scleroplectenchymatous or with larger portion of scleroplectenchymatous tissue underlining very narrow paraplectenchymatous layer), in having much thinner thalline lobes owing to the lack of well-developed hollow in the medullar, as well as usually well-developed pseudocyphellae. Furthermore, the genus *Zeroviella* differs from the *Rusavskia* in having much thinner thalline lobes which seem to be convex owing to bent downwards edges (vs. thalline lobes very convex and usually with well-developed hollow medullar), in having mainly Mediterranean and Eastern Eurasian distribution (vs. bipolar distribution and high altitudes of all continents) as well as in positioning in separate monophyletic branch after combined phylogenetic analysis.

It should be mentioned that the *Rusavskia* clade, segregated for the first time in 2009 by Fedorenko et al. (2009), was characterized by rather low level of support. With addition of new data on *Rusavskia* species as well as especially on the *Rusavskia papillifera*-group, level of this support became even lower, while *Zeroviella* is a well supported robust branch.

It should be mentioned that a number of voucher specimens, molecular data on which were submitted to the GenBank as '*Xanthoria elegans*' belong to the genus *Rusavskia* s.str., i.e. the *Rusavskia elegans*-group. However, there are also specimens, which are without doubt members of the *Zeroviella esfahanensis* branch and the *Zeroviella* clade. These vouchers are in urgent need of further revision based on morphological and anatomical characters.

Furthermore, it should be stressed that there are also a number of vouchers selected from Antarctica, AF278753-AF278757, named as *Rusavskia elegans* in the GenBank (and published by Dyer & Murtagh 2001 as *Xanthoria elegans*), which in fact are members of the genus *Calogaya* Arup, Frödén & Søchting.

The *Zeroviella mandschurica*-group is probably one of the Eastern Asian species group similarly to the genera *Nipponoparmelia* (Kurok.) K.H. Moon, Y. Ohmura & Kashiw. (Kondratyuk et al., 2013d), *Kashiwadia* S.Y. Kondr., L. Lőkös, et J.-S. Hur (Kondratyuk et al., 2014c), *Ivanpisutia* S. Y. Kondr., L. Lőkös et J.-S. Hur (Kondratyuk et al., 2015b), *Orientophila* Arup, Søchting

& Frödén, *Yoshimuria* S.Y. Kondr., Kärnefelt, Elix, A. Thell et J.-S. Hur, *Jasonhuria* S.Y. Kondr., L. Lőkös et S.-O. Oh or *Loekoesia* S.Y. Kondr., S.-O. Oh et J.-S. Hur (Kondratyuk et al., 2014 a, b, 2015c) recently found to include only (or predominantly) Eastern Asian taxa (having the centre of species diversity in Eastern Asia), forming separate robust monophyletic branches in the phylogenetic trees of different families of the lichen-forming fungi.

As members of the same *Rusavskia* clade, both genera *Zeroviella* and *Rusavskia* are characterized by narrowly bacilliform conidia and the lack of any specialized organs of attachment to the substrate. The representatives of the genus *Rusavskia*, after original description (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003), differ from the other Xanthorias by lack of special organs of attachment to the substrate, lax medulla very often with well-developed hollow, anatomical characters of apothecia and thallus, bacilliform conidia and parietin chemosyndrom.

Zeroviella esfahanensis S.Y. Kondr., B. Zarei-Darki & J.S. Hur, **sp. nov.** **Figs. 2-3.**

MycoBank No. MB 814861

Similar to *Rusavskia mandschurica* but differs in having shorter and wider thalline lobes, in having paraplectenchymatous thalline exciple and narrower ascospore septum.

TYPE: Iran: Esfahan Province, about 250 km to S of Tehran, about 80 km to N of the Esfahan City, to the E of suburbs of Natanz settlement, Karkas hunting-prohibited Region, to S of Abdaraz farm and 6.5 km to NE of Kalherud village, 51°36'58"E 33°24'38"N, 2530 m alt., community with *Malva sylvestris* L. var. *silvestris*, *Bromus tectorum* L., *Valeriana cymbicarpa* C.A. Mey., *Amygdalus communis* L., on rocks, 19.IV.2010 B. Zarei-Darki (1336), S.J. Khajeddin, Safavi, Jabbari, Naghipur (*KW-L* - holotype);

Thallus 2–3 cm across, foliosus, often distinctly rosette-like; lobes 3–5(–7) mm long and (0.5–)0.7–1.5 mm wide somewhat widened towards the tips to 1.5–2 mm wide, seem to be semiconvex to very convex and somewhat semi-tubular (to 0.3–0.4 mm thick) owing to that laminal edges distinctly bent downwards, while in section they are 180–200(–250) µm thick, and only at the edges to 0.3–0.4(–0.45) mm thick, from single and somewhat distant each other to scarsely divided on 2–3 secondary lobules 2–3 mm long and almost the same width, total width of the whole lobes with secondary lobules 1.5–3 mm wide.

In section upper cortex 24–36 μm thick, paraplectenchymatous, with large cell lumina to 7–12 μm diam./across; medulla mainly lax 100–150 μm thick, often with hollow at the edges (and 200–250(–200) μm thick; lower cortical layer rather thin, 15–20(–25) μm thick, paraplectenchymatous, with small cell lumina to 3–5(–7) μm diam./across; algal layer a. 50 μm thick, not continuous, in pseudocyphellae portions absent; lower surface often undulating and in section may resemble hapter-like formations while any specialized organs of attachment to the substrate are absent; in pseudocyphellae – hyphae may be similar to scleroplectenchyma, but in fact they are close to textura intricata (separate hyphae to 5.2 μm diam., and lumina 1–1.5 μm diam. observed). Upper surface very uneven owing to numerous pseudocyphellae; pseudocyphellae especially numerous on older lobes (larger of 4 mm long), while younger lobes (less of 4 mm long) usually without pseudocyphellae; dull brownish-orange seem to be with pruline (while at large magnification more of X30 – without pruline); in the centre of thallus lobes often with whitish sides; rarely with transversal fissures/cracks and exfoliating in the central portions of thallus (similarly to *Caloplaca anularis* Clauzade & Poelt or *C. zeravshanica* Kudratov & S.Y. Kondr.).

Apothecia to 1–1.5 mm diam., (and to 0.25–0.3(–0.45) mm thick in section), especially numerous in the central portion of thallus, distinctly uplifted on attenuated stipae, lecanorinae, while often disc more or less slightly convex and thalline exciple well developed only on underside, cortical layer of thalline exciple 24–36(–48) μm thick, paraplectenchymatous or palisade with large more or less rounded or vertically elongated cell lumina (5–)7–12(–17) μm diam./across; true exciple mainly well developed only in the uppermost lateral portion, 50–72(–96) μm wide, paraplectenchymatous, with cell lumina 5–7(–9.6) μm diam./across; in lower lateral and basal portion disappearing or to 12 μm thick, textura intricata; hymenium 70–80 μm high; paraphyses widened towards the tips to 5–7 μm wide (in K: 7–8.5 μm diam.); subhymenium 20–30 μm thick, very thin; algal zone underlying subhymenium or true exciple very thick 100–120(–150) μm thick, or algae are in lax medullar; medullar without hollow; asci 8-spored, while usually only 1–2 adult bipolar together with abortive 1-septate ascospores seen; ascospores mainly ellipsoid with rounded ends, and rounded cell lumina, (8–)9.5–13.5 \times (4–)6.5–8.5 μm in water and (9.5–)10.5–14(–15) \times (5.5–)6.5–9.5 μm in K; septum

2.2–3.5(–4) μm wide in water and (3–)3.5–5.5(–7) μm wide in K.

Chemistry: Thallus K+ purple. Constituents: parietin (major compound), teloschistin, fallacinal, parietinic acid and emodin (traces).

Ecology: Known from the alpine or cold desert regions, where it grows abundantly on large siliceous boulders (rocks) both on subvertical and horizontal faces exposed to the sun.

Distribution: This species is presently known from distant localities in the Palearctic (Europe, Asia and North Africa).

Etymology: It is named after Esfahan Province of Iran, where type collection was made.

Taxonomic notes:

Zeroviella esfahanensis is similar to *Z. mandshurica* (Zahlbr.) S.Y. Kondr. & Kärnefelt, but differs in having much shorter (3–5(–7) mm vs. 8–17 mm long) and larger range of width (0.5–)0.8–1.5 mm vs. 0.9–1 mm wide) lobes, and in having narrower total width of lobes (1.5–3 mm vs. 3.5–4.5 mm wide), in having epruinose apothecium disc (vs. with white pruline in *Z. mandshurica*), in having paraplectenchymatous true exciple well developed in the uppermost lateral portion (vs. scleroplectenchymatous and much wider in basal portion in *R. mandshurica*) and in having narrower ascospore septum (2.2–3.5 μm vs. 4–6 μm wide), as well as in lack of scleroplectenchyma in cortex of thalline exciple.

Zeroviella esfahanensis is similar to *Rusavskia elegans* (Link) S.Y. Kondr. & Kärnefelt but differs in having much shorter (3–5 vs. 6–7 mm long) and much wider (0.8–1.5 mm vs. 0.5–1 mm wide) thalline lobes, in having both cortical layers paraplectenchymatous (vs. mainly scleroplectenchymatous in *R. elegans*), in having much thinner (50–72 μm vs. 400–450 μm wide) paraplectenchymatous (vs. scleroplectenchymatous in *R. elegans*) true exciple, in having somewhat shorter ascospores (10–13 μm vs. 11–16 μm long), and not becoming much wider in K, as well as in having narrower ascospore septum (2.2–3.5 μm vs. 5–6 μm wide), and in the lack of hollow in the medullar layer.

Zeroviella esfahanensis is similar to *Caloplaca vorukhica* S.Y. Kondr. & Kudratov, but differs in having smaller thallus and thalline lobes, in having numerous pseudocyphellae, in having much less developed true exciple (50–70 μm vs. 400–450 μm wide in the lateral portion and to 12 μm thick vs. 90–110(–120) μm thick in basal portion); in having much smaller/shorter

ascospores ($9.5\text{--}13.5 \times 7\text{--}8 \mu\text{m}$ vs. $11\text{--}16 \times 6\text{--}8 \mu\text{m}$), in having narrower ascospore septum ($2.2\text{--}3.5 \mu\text{m}$ vs. $5\text{--}6 \mu\text{m}$ wide), and in the lack of hollow medulla, in the lack of scleroplectenchymatous tissue in both upper and lower cortical layers, as well as in the lack of papillae in the centre of thallus (Kondratyuk et al., 2004).

The status of *Zeroviella esfahanensis* after molecular data is still under special study. It is in somewhat intermediate position between the *Zeroviella* and *Rusavskia* branches. After ITS nrDNA analysis the *Zeroviella esfahanensis* branch is within the *Zeroviella* clade while after the 12S mtSSU analysis it is a member of the *Rusavskia* clade. *Zeroviella esfahanensis* is here included into the genus *Zeroviella* because after data of combined phylogenetic analysis it is a member of the *Zeroviella* clade (Fig. 1).

Other selected specimens examined. Iran: Esfahan Province, about 80 km to the north of the Esfahan City, to the east of suburbs of Natanz settlement, Karkas Hunting-Prohibited Region, to the south of Abdaraz farm and 7 km to the north-east of Kalherud village, $51^{\circ}32'06''\text{E}$ $33^{\circ}22'26''\text{N}$, 2380 m alt., plant communities with *Delphinium lanigerum* Boiss. & Hohen. *Melica persica* Kunth, *Pistacia atlantica* Desf., on rock, 15.03.2010 and 29.08.2010 B. Zarei-Darki (2[1]), Khajeddin, Safavi, Jabbari (*KW-L*); 15 km to the north of Soh settlement and about 12 km to the west of Abyaneh settlement, $51^{\circ}27'11''\text{E}$ $33^{\circ}35'05''\text{N}$, 2664 m alt., plant communities with *Anemona biflora* DC. / *Pseudosedum multicaule* / *Bromus tomentellus* Boiss. / *Tulipa biflora* Pall. / *Euphorbia heteradenia* Jaub. & Spach, on rock, 02.05.2010 B. Zarei-Darki (15), Khajeddin, Safavi, Naghipur, Jabbari (*KW-L*); to the south of the Saleh Abad farm, 13 km to the south-east of Kalherud settlement, $51^{\circ}40'59''\text{E}$, $33^{\circ}18'45''\text{N}$, 2090 m alt., plant communities with *Euphorbia bungei* Boiss. *Malcolmia africana* (L.) R. Br., *Nonnea pulla* (L.) DC., *Tulipa biflora*, on rock, 29.08.2010 B. Zarei-Darki (1428), Khajeddin, Safavi, Naghipur, Jabbari (*KW-L*); to the south of Abdaraz farm and nearly 5 km to the north-east of Kalherud settlement, $51^{\circ}49'1''\text{E}$, $33^{\circ}32'56''\text{N}$, 1846 m alt., plant communities with *Astragalus glaucacathus* Fisch. / *Arrhenatherum kotschy* Boiss. / *Carduus pycnocephalus* L. / *Andrachne telephioides* / *Centaurea iberica* Trevir. ex Spreng. / *Phalaris minor* Retz., on rocks, 29.08.2010 B. Zarei-Darki (1936), Khajeddin, Safavi, Jabbari, Naghipur (*KW-L*); 13 km to the north of Soh and Tajrepaen farm, $51^{\circ}27'33''\text{E}$, $33^{\circ}35'23''\text{N}$, 2733 m alt., plant communities with *Anemona biflora* / *Pseudosedum multicaule* / *Bromus tomentellus* / *Tulipa biflora* / *Euphorbia heteradenia*, on rocks, 02.05.2010, 29.08.2010 B. Zarei-Darki (2851), Khajeddin, Safavi, Naghipur, Jabbari (*KW-L*); Varguran village, 6 km to the north of Targh settlement, towards Natanz settlement, $51^{\circ}48'52''\text{E}$, $33^{\circ}24'43''\text{N}$, 2127 m alt., plant communities with *Psychrogeton amorphoglossus* / *Melica persica* / *Lepidium persicum* Boiss. / *Helichrysum polyphyllum* Ledeb., rock, 26.05.2010 and 29.08.2010 B. Zarei-Darki (3195), Khajeddin, Safavi, Naghipur, Jabbari (*KW-L*); 1 km to the north of Kesheh village, $51^{\circ}46'31''\text{E}$, $33^{\circ}24'24''\text{N}$, 2550 m alt., plant communities with *Malcolmia africana*, *Euphorbia bungei*, *Nonnea pulla*, *Tulipa biflora*, on rocks, 18.04.2010

B. Zarei-Darki (1201), Khajeddin, Safavi, Naghipur (*KW-L*); to the north-east of Tajrehbala farm, 11 km to the east of Abyaneh settlement, $51^{\circ}28'12''\text{E}$, $33^{\circ}36'00''\text{N}$, 2859 m alt., plant communities with *Pseudosedum multicaule* / *Bromus tomentellus* / *Tulipa biflora* / *Euphorbia heteradenia*, on rocks, 02.05.2010 and 29.08.2010 B. Zarei-Darki (2117), Hajeddin, Safavi, Jabbari, Naghipur (TEH); 2 km to the south of Bidhend village, 14 km to the east of Natanz settlement, $51^{\circ}46'60''\text{E}$, $33^{\circ}29'20''\text{N}$, 2465 m alt., plant communities with *Descurainia sophia* (L.) / *Myostis stricta* Link / *Nonnea pulla* (L.) DC. / *Hyoscyamus pusillus* L. / *Adonis aestivalis* L., on rocks, 04.05.2010 B. Zarei-Darki (2349), Khajeddin, Safavi, Naghipur (*KW-L*); Varguran village, 6 km to the north of Targh settlement, towards Natanz settlement, $51^{\circ}48'52''\text{E}$, $33^{\circ}24'43''\text{N}$, 2127 m alt., plant communities with *Psychrogeton amorphoglossus* / *Melica persica* / *Lepidium persicum* / *Helichrysum polyphyllum*, 26.05.2010 and 29.08.2010 B. Zarei-Darki (3189), Khajeddin, Safavi, Naghipur, Jabbari (*KW-L*).

Iran, Esfahan and Markazi Province, about 200 km to the south of Tehran, about 85 km to the north of Esfahan City, between Meymeh and Delijan settlements, Moteh Wildlife Refuge, 6 km to the north-east of Abbaric check-point and to the west of Palangi Mountain. $51^{\circ}41'31''\text{E}$, $33^{\circ}40'37''\text{N}$, 2140 m alt., plant communities with *Artemisia sieberi* Besser, *Acanthophyllum spinosum* C.A. Mey., *Echinophora platyloba* DC., on rocks., 21.07.2010 and 21.01.2011 B. Zarei-Darki (441 [2]), Khajeddin, Naghipur, Jabbari (*KW-L*); 5.5 km to the Zarkan settlement and to the north-west of Mast Mountain. $50^{\circ}50'11''\text{E}$, $33^{\circ}26'37''\text{N}$, 2266 m alt., plant communities with *Artemisia sieberi*, *Acanthophyllum spinosum*, *Echinophora platyloba*, on rocks, 28.05.2010 and 21.07.2010 B. Zarei-Darki (1573), Khajeddin, Naghipur, Jabbari (*KW-L*).

[Spain]: Canary Islands: Tenerife, to the north of Botanical Garden of Teide National Park, $16^{\circ}33'91.2''\text{W}$, $26^{\circ}17'70.2''\text{N}$, 2184 m alt., alpine zone with *Legium* (*Ligulaceae*) and *Brassicaceae* dominated representatives, mainly on shaded and north-facing surfaces of rocks, 12.01.2009 S. Kondratyuk 20909, I. Kärnefelt, A. Thell & T. Feuerer (*KW-L*).

Totally 14 species previously included in the genus *Xanthoria* were combined to the genus *Rusavskia* in original description of this genus (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003), while only 5 species (*Rusavskia elegans*, type species; *R. aspera* (Savicz) S.Y. Kondr. & Kärnefelt, and *R. ectaniza* (Boistel) S.Y. Kondr. & Kärnefelt, as well as isidiate species *R. dasanensis* S.Y. Kondr., I. Galanina et J.-S. Hur, and sorediate taxon *R. sorediata*, [see also Kondratyuk et al., 2013c; Ahti et al., 2015]) are currently confirmed to the genus *Rusavskia* (as *Rusavskia* s.str.) after molecular data.

New combinations

Zeroviella coreana (S.Y. Kondr. & J.-S. Hur) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, **comb. nov.** – MycoBank No. MB 814862. Basionym: *Rusavskia coreana* S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, in Kondratyuk et al., Acta Botanica Hungarica 57(1–2): 118 (2015).

Zeroviella digitata (S.Y. Kondr. in Kondratyuk & Kärnefelt) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814864. Basionym: *Xanthoria digitata* S.Y. Kondratyuk in Kondratyuk & Kärnefelt, Ukrainian Botanical Journal, **60** (2): 121 (2003). — Synonym: *Rusavskia digitata* (S.Y. Kondr.) S.Y. Kondr. & Kärnefelt, Ukrainian Botanical Journal, **60** (4): 433 (2003).

Zeroviella domogledensis (Vězda) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814865. Basionym: *Xanthoria domogledensis* Vězda, Lichenes sel. Exsicc. Fasc. 52 No. 1294: 6 (1975). — Synonym: *Rusavskia domogledensis* (Vězda) S.Y. Kondr. & Kärnefelt, Ukrainian Botanical Journal, **60** (4): 433 (2003).

Zeroviella laxa (Müll. Arg.) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814879 Basionym: *Amphiloma elegans* var. *laxum* Müll. Arg., Flora, Regensburg **67**: 465 (1884).

Zeroviella mandschurica (A. Zahlbr.) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814868. Basionym: *Xanthoria parietina* (L.) Beltram. var. *mandschurica* A. Zahlbr., Ann. Mycolog., **29**: 85 (1931). — Synonym: *Rusavskia mandschurica* (A. Zahlbr.) S.Y. Kondr. & Kärnefelt, Ukrainian Botanical Journal, **60** (4): 434 (2003).

Zeroviella papillifera (Vain.) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814869. Basionym: *Placodium papilliferum* Vainio, Termeszetr. Füzetek, **22**: 294 (1899). — Synonym: *Rusavskia papillifera* (Vain.) S.Y. Kondr. & Kärnefelt, Ukrainian Botanical Journal, **60** (4): 434 (2003).

Zeroviella ussurica (S.Y. Kondr. & J.-S. Hur) S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814870. Basionym: *Rusavskia ussurica* S.Y. Kondr. & J.-S. Hur, in Kondratyuk et al., Acta Botanica Hungarica **57**(1–2): 122 (2015).

Zeroviella domogledensis was previously included in the genus *Zeroviella*. This opinion is in urgent need of further confirmation by molecular data.

Furthermore, the following new combinations are proposed for the taxa which position is recently confirmed by molecular data:

Blastenia catalinae (H. Magn.) E.D. Rudolf, **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814871. Basionym: *Caloplaca catalinae* H. Magn., Bot. Notiser **71** (1944).

Fulgospaarrea brouardii (B. de Lesd.) S.Y. Kondr., **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814872. Basionym: *Placodium brouardii* B. de Lesd., Lich. Mexique: **11** (1914). — Synonym: *Caloplaca brouardii* (B. de Lesd.) Zahlbr., Cat. Lich. Univers. **7**: 220 (1931).

Scythioria duritzii (H. Magn.) S.Y. Kondr., **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814873 Basionym: *Caloplaca durietzii* H. Magn., Bot. Notiser: 188 (1953).

Scythioria flavogranulosa (Arup) S.Y. Kondr., **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814874. Basionym: *Caloplaca flavogranulosa* Arup, Bryologist **96**: 598 (1993). — Synonym: *Polycauliona flavogranulosa* (Arup) Arup, Frödén & Söchting, Nordic Journal of Botany **31**: 51 (2013).

Sirenophila cliffwetmorei (S.Y. Kondr. & Kärnefelt) S.Y. Kondr., **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814875. Basionym: *Caloplaca cliffwetmorei* S.Y. Kondr. & Kärnefelt in Kondratyuk et al., *Bibliotheca Lichenologica (Diversity of Lichenology — Anniversary Volume. Thell, A., Seaward, M. R. D. & Feurer, T. (eds))* 100: 236 (2009).

Squamulea nesodes (Poelt & Nimis) S.Y. Kondr., **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814876. Basionym: *Caloplaca inconnexa* var. *nesodes* Poelt & Nimis, in Nimis & Poelt, Stud. Geobot. 7 (Suppl. 1): 66 (1987). — Synonym: *Caloplaca inconnexa* subsp. *nesodes* (Poelt & Nimis) CL. Roux, in Roux et al., Bull. Soc. Linn. Provence **57**: 83 (2006).

Vilophora microphyllina (Tuck.) S.Y. Kondr., **comb. nov.** — MycoBank No. MB 814877. Basionym: *Placodium microphyllum* Tuck., Synops. North. Americ. Lich. **1**: 174 (1882). — Synonym: *Caloplaca microphyllina* (Tuck.) Hasse, Contr. U.S. natnl. Herb. **17**: 114 (1913).

Conclusion

Molecular studies of the further specimens of the genera *Zeroviella* and *Rusavskia* s.l. from the African and South American continents are in progress and their status will be clarified in the nearest future.

Acknowledgement

We are thankful to I.A. Galanina (Vladivostok, Russia) and S.-O. Oh (Sunchon, South Korea) for the help with getting voucher specimens for molecular study.

Financial support of this study in parts from Ministry of Science and Education of Ukraine (M/90–2015–285) for SK is deeply acknowledged.

REFERENCES

- Ahti T., Kondratyuk S.Y., Kärnefelt I., Thell A. Nomenclatural corrections and notes on some taxa in the *Teloschistaceae* (lichenized ascomycetes), *Graphis Scripta*, 2015, **27**(1–2), pp. 37–41.
- Arup U., Søchting U., Frödén P. A new taxonomy of the family *Teloschistaceae*, *Nord. J. Bot.*, 2013a, **31**(1), pp. 16–83.
- Arup U., Søchting U., Frödén P., Addendum to 'A new taxonomy of the family *Teloschistaceae*', *Nord. J. Bot.*, 2013b, **31**(2), p. 256.
- Dyer P.S., Murtagh G.J. Variation in the ribosomal ITS-sequence of the lichens *Buellia frigida* and *Xanthoria elegans* from the Vestfold Hills, eastern Antarctica, *Lichenologist* (*Lond.*), 2001, **33**(2), pp. 151–159.
- Ekman S. PCR optimization and troubleshooting, with special reference to the amplification of ribosomal DNA in lichenized fungi, *Lichenologist*, 1999, **31**(5), pp. 517–531.
- Fedorenko N.M., Stenroos S., Thell A., Kärnefelt I., Kondratyuk S.Y. A phylogenetic analysis of xanthorioid lichens (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*) based on ITS and mtSSU sequences, *Bibl. Lichenol.*, 2009, **100**, pp. 49–84.
- Fedorenko N.M., Stenroos S., Thell A., Kärnefelt I., Elix J.A., Hur J.S., Kondratyuk S.Y. Molecular phylogeny of xanthorioid lichens (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*), with notes on their morphology, *Bibl. Lichenol.*, 2012, **108**, pp. 45–64.
- Gaya E., Lutzoni F., Zoller S., Navarro-Rosinés P. Phylogenetic study of *Fulgensia* and allied *Caloplaca* and *Xanthoria* species (*Teloschistaceae*, lichen-forming ascomycota), *Amer. J. Bot.*, 2003, **90**, pp. 1095–1103.
- Gaya E., Navarro-Rosinés P., Llimona X., Hladun N., Lutzoni F. Phylogenetic reassessment of the *Teloschistaceae* (lichen-forming *Ascomycota*, *Lecanoromycetes*), *Mycol. Res.*, 2008, **112**, pp. 528–546.
- Gaya E., Högnabba F., Holguin Á., Molnár K., Fernández-Brime S., Stenroos S., Arup U., Søchting U., van den Boom P., Lücking R., Sipman H.J.M., Lutzoni F. Implementing a cumulative supermatrix approach for a comprehensive phylogenetic study of the *Teloschistales* (*Pezizomycotina*, *Ascomycota*), *Mol. Phyl. Evol.*, 2012, **63**, pp. 374–387.
- Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts, *Mol. Ecol.*, 1993, **2**, pp. 113–118.
- Kärnefelt I. Morphology and phylogeny in the *Teloschistales*, *Cryptogamic Botany*, 1989, **1**, pp. 147–203.
- Kondratyuk S.Ya., Kärnefelt I. Revision of three natural groups of xanthorioid lichens (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*), *Ukr. Bot. J.*, 2003, **60**(4), pp. 443–453.
- Kondratyuk S.Ya., Oxner A.N., Khodosovtsev A.Ye. *Caloplaca*. In: *Operedelitel' lishajnikov Rossii. Vol. 9. Fuscideaceae, Teloschistaceae*. Eds M.P. Andreev, O.G. Roms, St. Petersburg: Nauka, 2004, pp. 38–236. [Кондратюк С.Я., Окснер А.Н., Ходосовцев А.Е. *Caloplaca* // *Определитель лишайников России, Т. 9. Фусцидеевые, Телосхистовые* /Ред. М.П. Андреев, Е.Г. Ромс. – СПб.: Наука, 2004. – С. 38–236].
- Kondratyuk S.Y., Lőkös L., Zarei-Darki B., Haji Moniri M., Tschabanenko S.I., Galanina I., Yakovchenko L., Hooshmand F., Ezhkin A.K., Hur J.S. Five new *Caloplaca* species (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*) from Asia, *Acta Bot. Hung.*, 2013a, **55**(1–2), pp. 41–60.
- Kondratyuk S., Jeong M.H., Yu N.H., Kärnefelt I., Thell A., Elix J.A., Kim J., Kondratyuk A.S., Hur J.S. Four new genera of Teloschistoid lichens (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*) based on molecular phylogeny, *Acta Bot. Hung.*, 2013b, **55**(3–4), pp. 251–274.
- Kondratyuk S., Yatsyna A.P., Lőkös L., Galanina I., Haji Moniri M., Hur J.-S. Three new *Xanthoria* and *Rusavskia* species (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*) from Europe, *Acta Bot. Hung.*, 2013c, **55**(3–4), pp. 351–365.
- Kondratyuk S.Ya., Tschabanenko S.I., Elix J.A., Oh S.-O., Thell A., Hur J.-S. *Nipponoparmelia perplicata* sp. nov. (*Parmeliaceae*, *Ascomycota*) from eastern Asia, *Mycotaxon*, 2013d, **126**, pp. 37–44.
- Kondratyuk S.Y., Jeong M.H., Yu N.N., Kärnefelt I., Thell A., Elix J.A., Kim J., Kondratyuk A.S., Hur J.S. A revised taxonomy for the subfamily *Caloplacoideae* (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*) based on molecular phylogeny, *Acta Bot. Hung.*, 2014a, **56**(1–2), pp. 93–123.
- Kondratyuk S.Ya., Kärnefelt I., Thell A., Elix J.A., Kim J., Jeong M.H., Yu N.H., Kondratyuk A.S., Hur J.S. A revised taxonomy of the subfamily *Xanthorioideae* (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*) based on molecular phylogeny, *Acta Bot. Hung.*, 2014b, **56**(1–2), pp. 141–178.
- Kondratyuk S.Ya., Lőkös L., Kim J., Jeong M.-H., Kondratyuk A. S., Oh S.-O., Hur J.-S. *Kashiwadia* gen. nov. (*Physciaceae*, Lichen-Forming *Ascomycota*) proved by phylogenetic analysis of the Eastern Asian *Physciaceae*, *Acta Bot. Hung.*, 2014c, **56**(3–4), pp. 367–376.
- Kondratyuk S.Ya., Kärnefelt I., Thell A., Elix J. A., Kim J., Kondratyuk A.S., Hur J.-S. *Tassiloa*, a new genus in the *Teloschistaceae* (lichenized ascomycetes), *Graphis Scripta*, 2015a, **27**(1–2), pp. 22–26.
- Kondratyuk S.Y., Lőkös L., E. Farkas, Oh S.-O., Hur J.-S. New and noteworthy lichen-forming and lichenicolous fungi, 2, *Acta Bot. Hung.*, 2015b, **57**(1–2), pp. 77–141.
- Kondratyuk S.Y., Lőkös L., Kim J.A., Kondratyuk A.S., Jeong M.H., Jang S.H., Oh S.-O., Hur J.-S. Three New Monotypic Genera of the Caloplacoid Lichens (*Teloschistaceae*, Lichen-Forming *Ascomycetes*), *Mycobiology*, 2015c, **43**(3), pp. 195–202, available at: <http://dx.doi.org/10.5941/MYCO.2015.43.3.00>
- Kondratyuk S.Ya., Kärnefelt I., Thell A., Elix J. A., Kim J., Kondratyuk A.S., Hur J.-S. *Brownlielloideae*, a new subfamily in the *Teloschistaceae* (*Lecanoromycetes*, *Ascomycota*), *Acta Bot. Hung.*, 2015d, **57**(3–4), pp. 321–341. doi: 10.1556/ABot.57.2015.3–4.6
- Lindblom L., Ekman S. Molecular evidence supports the distinction between *Xanthoria parietina* and *X. aureola* (*Teloschistaceae*, lichenized *Ascomycota*), *Mycol. Res.*, 2005, **109** (PT 2), pp. 187–199.

- Orange A., James P.W., White F.J. *Microchemical methods for the identification of lichens*. 2nd ed., London: British Lichen Society, 2010, 101 pp.
- Søchting U., Kärnefelt I., Kondratyuk S. Revision of *Xanthomendoza* (*Teloschistaceae*, *Lecanorales*) based on morphology, anatomy, secondary metabolites and molecular data, *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg*, 2002, **30–32**, pp. 225–240.
- Søchting U., Sogaard M.Z., Elix J.A., Arup U., Elvebakk A., Sancho L.G. *Catenarina* (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*), a new Southern Hemisphere genus with 7-chlorocatenarin, *Lichenologist*, 2014a, **46**(2), pp. 175–187.
- Søchting U., Garrido-Benavent I., Seppelt R., Castello M., Pérez-Ortega S., De Los Ríos Murillo A., Sancho L.G., Frödén P., Arup U. *Charcotiana* and *Amundsenia*, two new genera in *Teloschistaceae* (lichenized *Ascomycota*, subfamily *Xanthorioideae*) hosting two new species from continental Antarctica, and *Austroplaca frigida*, a new name for a continental Antarctic species, *Lichenologist*, 2014b, **46**(6), pp. 763–782.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods, *Mol. Biol. Evol.*, 2011, **28**, pp. 2731–2739.
- Vilgalys R., Hester M. Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species, *J. Bacteriol.*, 1990, **172**(8), pp. 4238–4246.
- White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *PCR protocols: a guide to methods and applications*, 1990, **38**, pp. 315–322.

Recommended by
I.O.Dudka

Submitted 15.10.2015

Кондратюк С. Я.¹, Кім Ю. А.², Ю Н.-Н.², Джеонг М.-Х.², Янг С.-Х., Кондратюк А. С.^{2,3}, Зареї-Даркі Б.⁴, Хо Д.-С.²
Zeroviella, новий рід ксанторіодних лишайників (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*), підтверджений даними тригенної філогенії. — Укр. ботан. журн. — 2015. — **72**(6): 574–584.

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

² Корейський інститут вивчення лишайників
Сунчон, Південна Корея

³ Навчально-науковий центр «Інститут біології»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська, 64/3, м. Київ, 01601, Україна

⁴ Університет Тарбіат Модарес
Джалал Але Ахмад шосе, 14115–318, Тегеран, Іран

Новий рід *Zeroviella* S.Y. Kondr. & J.-S. Hur (*Xanthorioideae*, *Teloschistaceae*) запропонований для широко розповсюдженої в Палеарктиці *Rusavskia papillifera*-групи

видів на основі комбінованого філогенетичного аналізу, що ґрунтується на ITS і великій субодиниці (LSU) ядерної ДНК та 12S малої субодиниці мітохондріальної ДНК. Описано і проілюстровано новий для науки вид *Zeroviella esfahanensis* S.Y. Kondr., B. Zarei-Darki & J.S. Hur. Запропоновано сім нових комбінацій для роду *Zeroviella* (зокрема для: *Zeroviella coreana*, *Z. digitata*, *Z. domogledensis*, *Z. laxa*, *Z. mandschurica*, *Z. papillifera* і *Z. ussurica*). Крім того, запропоновано сім нових комбінацій для представників різних родів родини *Teloschistaceae* (зокрема: *Blastenia catalinae*, *Fulgogasparrea brouardii*, *Scythioria duritzii*, *Scythioria flavogranulosa*, *Sirenophila cliffwetmorei*, *Squamulea nesodes*, і *Villophora microphyllina*), статус яких підтверджено сучасними молекулярними даними.

Ключові слова: *Rusavskia*, *Zeroviella esfahanensis*, *Scythioria*, *Fulgogasparrea*, *Blastenia*.

Кондратюк С.Я.¹, Кім Ю.А.², Ю Н.-Н.², Джеонг М.-Х.², Янг С.-Х.², Кондратюк А.С.^{2,3}, Зареї-Даркі Б.⁴, Хо Д.-С.²
Zeroviella, новый род ксанториодных лишайников (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*), подтвержденный данными молекулярной филогении. — Укр. ботан. журн. — 2015. — **72**(6): 574–584.

¹ Інститут ботаніки імені Н.Г. Холодного НАН
України

ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина

² Корейский институт изучения лишайников
г. Сунчон, Южная Корея

³ Образовательно-научный центр «Институт биологии»
Киевского национального университета имени Тараса Шевченко

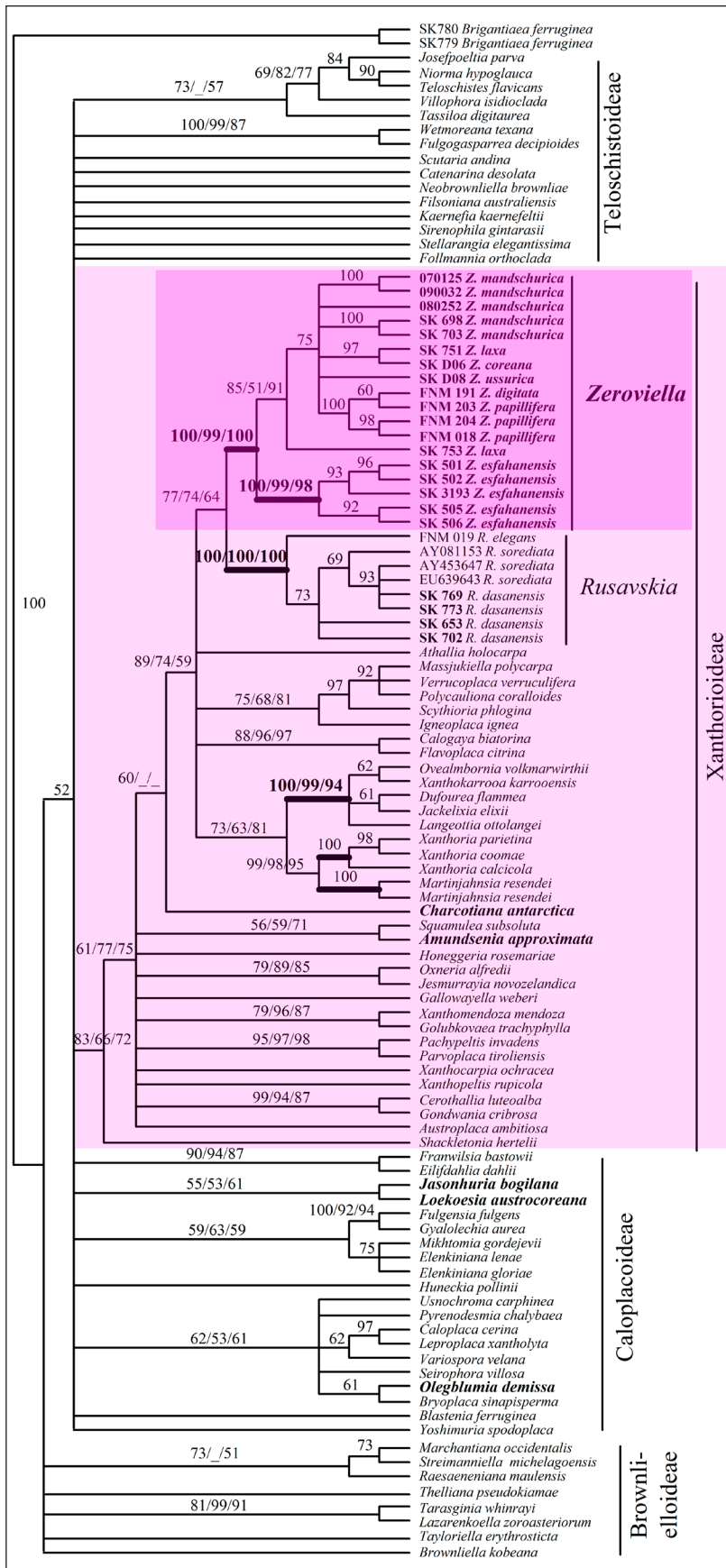
ул. Владимирская, 64/3, г. Киев, 01601, Украина

⁴ Университет Тарбиат Модарес

Джалал Але Ахмад шоссе, 14115–318, Тегеран, Иран

Новый род *Zeroviella* S.Y. Kondr. & J.-S. Hur (*Xanthorioideae*, *Teloschistaceae*) предложен для широко распространенной в Палеарктике *Rusavskia papillifera*-группы видов на основании комбинированного филогенетического анализа, базирующегося на ITS и большой субъединице (LSU) ядерной ДНК и 12S малой субъединице митохондриальной ДНК. Описан и проиллюстрирован новый для науки вид *Zeroviella esfahanensis* S.Y. Kondr., B. Zarei-Darki & J.S. Hur. Предложены семь новых комбинаций для рода *Zeroviella* (в частности, для: *Zeroviella coreana*, *Z. digitata*, *Z. domogledensis*, *Z. laxa*, *Z. mandschurica*, *Z. papillifera* и *Z. ussurica*). Кроме того, предложены семь новых комбинаций для представителей разных родов семейства *Teloschistaceae* (а именно: *Blastenia catalinae*, *Fulgogasparrea brouardii*, *Scythioria duritzii*, *Scythioria flavogranulosa*, *Sirenophila cliffwetmorei*, *Squamulea nesodes* и *Villophora microphyllina*), положение которых подтверждено современными молекулярными данными.

Ключевые слова: *Rusavskia*, *Zeroviella esfahanensis*, *Scythioria*, *Fulgogasparrea*, *Blastenia*.



See paper of S.Y. Kondratyuk et al. in this issue
 (pp. 574—584)

Fig. 1. Phylogenetic tree of the *Teloschistaceae* with special attention to the *Rusavskia* clade (level of support of MP/ME/ML analysis are shown above nodes).

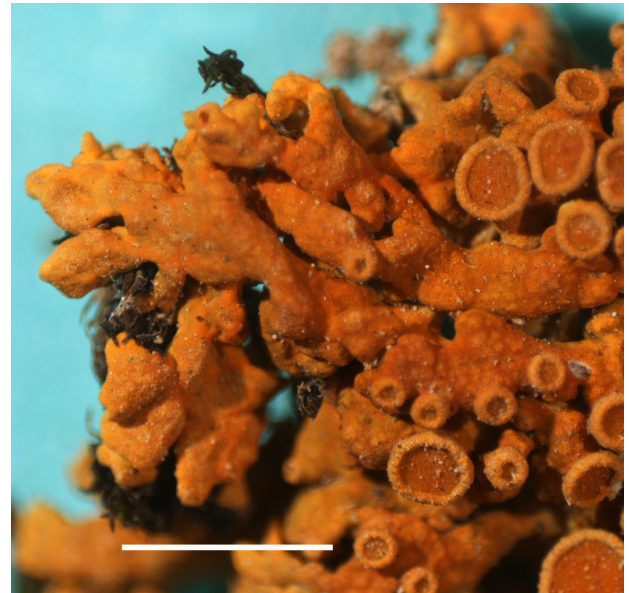


Fig. 2. *Zeroviella esfahanensis* (S.Y. Kondratyuk 20909, KW-L), general habit, scale 2 mm.

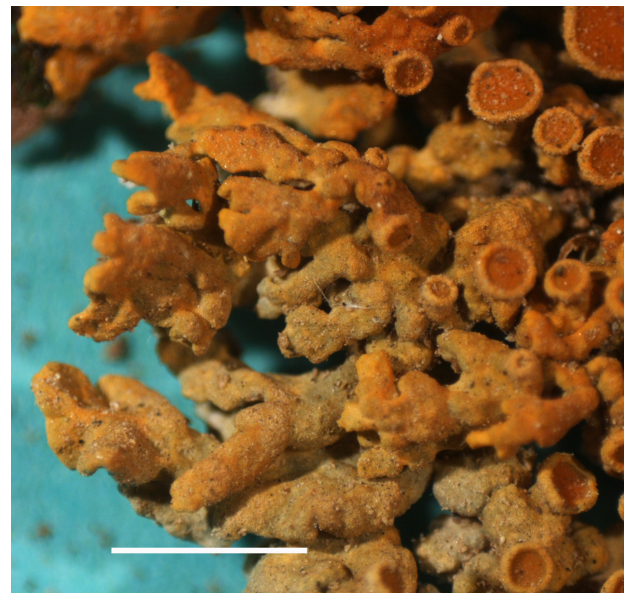
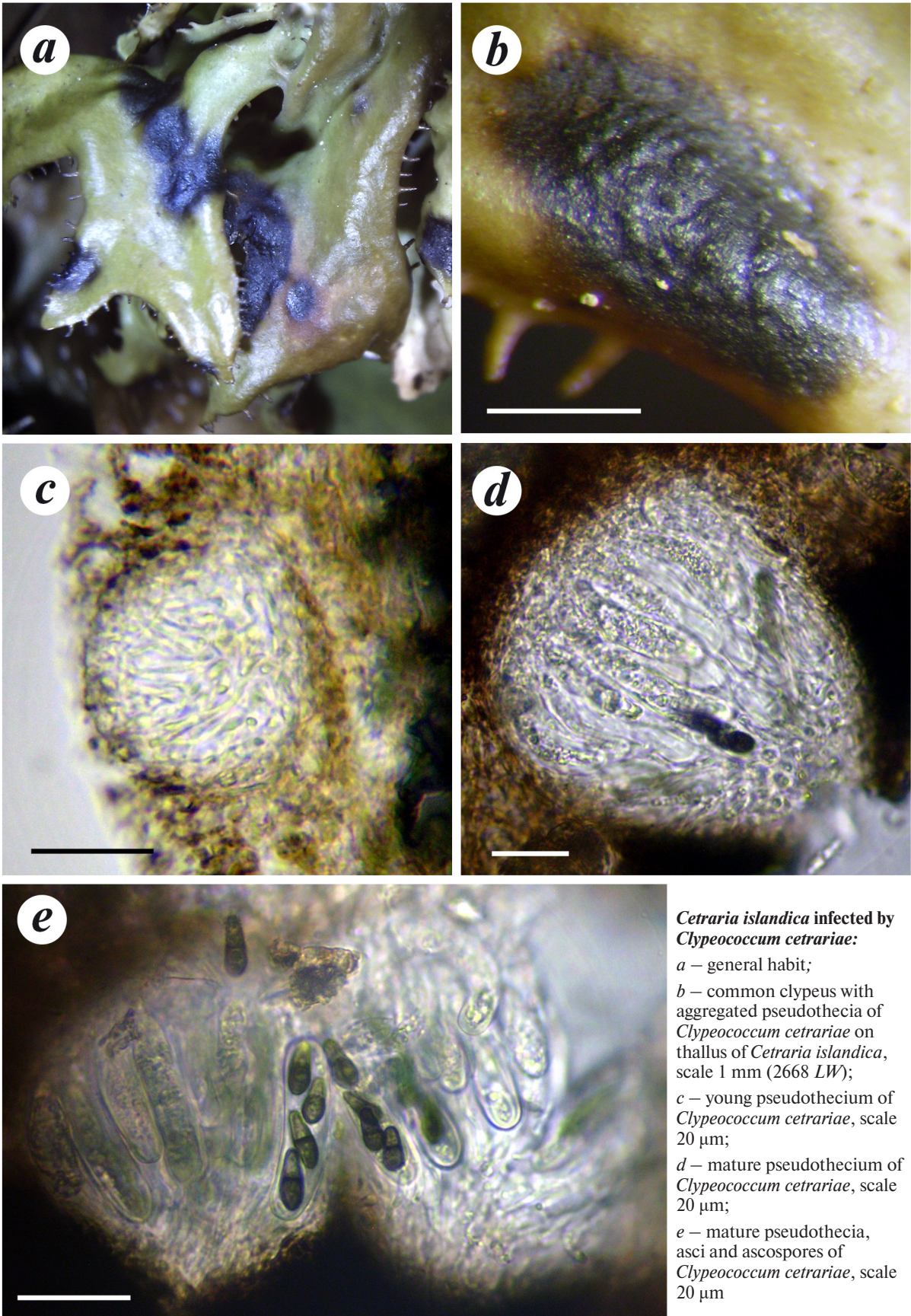


Fig. 3. *Zeroviella esfahanensis* (S.Y. Kondratyuk 20909, KW-L), enlarged portion of thalline lobes, scale 2 mm.



***Cetraria islandica* infected by *Clypeococcum cetrariae*:**

a – general habit;

b – common clypeus with aggregated pseudothecia of *Clypeococcum cetrariae* on thallus of *Cetraria islandica*, scale 1 mm (2668 LW);

c – young pseudothecium of *Clypeococcum cetrariae*, scale 20 µm;

d – mature pseudothecium of *Clypeococcum cetrariae*, scale 20 µm;

e – mature pseudothecia, asci and ascospores of *Clypeococcum cetrariae*, scale 20 µm

M.V. PIROGOV

Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy Str., Lviv, 79005, Ukraine
nikola.pirogov@gmail.com

CLYPEOCOCCUM CETRARIAE (DACAMPIACEAE, ASCOMYCOTA) IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Pirogov M.V. *Clypeococcum cetrariae* (Dacampiaceae, Ascomycota) in the Ukrainian Carpathians. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 585—587.

Clypeococcum cetrariae Hafellner is a new species for biota of Ukraine. The specimens of *Cetraria islandica* (L.) Ach. infected by this fungus were collected in the Chornohora Mts. (Eastern Carpathians, Ukraine). *Clypeococcum cetrariae* is a little known species of lichenicolous fungi in the world, therefore in the paper a description of this species and figures are given. A key to *Clypeococcum* D. Hawksw. species is also provided.

Key words: lichenicolous fungi, *Cetraria islandica*, Chornohora, Eastern Carpathians, Ukraine

The genus *Clypeococcum* D. Hawksw. was described in 1977 (Hawksworth, 1977). The species of the genus have numerous black spherical pseudothecia that are united in groups by a common black clypeus (*C. galloides* Etayo and *C. grossum* (Körber) D. Hawksw. form convex galls); pseudothecial wall composed of brown to dark brown pigmented cells, textura intricata-like but sometimes becoming pseudoparenchymatous at maturity; hymenium I- and KI- (in *C. galloides* I+ and KI+ violaceous); pseudoparaphyses remaining distinct, filiform, hyaline, septate, sparsely branched and anastomosing; periphyses not clearly differentiated or having short periphysoids; asci subcylindrical, short-stalked, bitunicate, with a distinct internal apical beak, 2-, 4- or 8-spored; ascospores dark brown, uniseptate, ellipsoid, with delicately verruculose walls; conidiomata pycnidial, immersed; conidia hyaline, simple, bacilliform (Ertz, 2004). At present, 9 species of the genus *Clypeococcum* are known: *C. bisporum* Zhurb., *C. cetrariae* Hafellner, *C. claddonema* (Wedd.) D. Hawksw., *C. epimelanostolum* (D. Hawksw. & Øvstedal) Grube & Hafellner, *C. galloides*, *C. grossum*, *C. hypocenomyces* D. Hawksw., *C. placopsiophilum* Øvstedal & D. Hawksw. and *C. psoromatis* (A. Massal.) Etayo (Lawrey, Diederich, 2011). The *Clypeococcum* species grow on thallus of lichens from the genera: *Buellia* De Not., *Cetraria* Ach., *Cetrelia* W.L. Culb. et C.F. Culb., *Flavocetraria* Kärnefelt et A. Thell, *Hypocenomyce* M. Choisy, *Lecidea* Ach., *Xanthoparmelia* (Vain.) Hale, *Placopsis* (Nyl.) Linds., *Squamarina* Poelt, *Umbilicaria* Hoffm., etc. *Clypeococcum* species are distributed in North Africa, North and South Americas, Europe, Antarctica and New Zealand.

The genus *Clypeococcum* was first time reported for Ukraine in 2010 from the Ukrainian Roztochia (Pirogov, 2010). In this paper *Clypeococcum hypocenomyces* collected on thallus of *Hypocenomyce scalaris* (Ach. ex Lilj.) M. Choisy is reported.

In 2012, the second species of *Clypeococcum*, *C. claddonema*, was found in Kyiv Region (Prekrasna et al., 2012). This species was collected on thallus of *Cetraria islandica* by O. Nadeina. In 2013 we collected *Cetraria islandica* (L.) Ach. with lichenicolous fungi in the Chornohora Mts. (Eastern Carpathians, Ukraine). The detailed study of these herbarium specimens showed that this fungus is *Clypeococcum cetrariae*, a new species of lichenicolous fungi for Ukraine. This fungus is a little known species in the world. The description and figures of *Clypeococcum cetrariae* are given in this short report. At the end of the paper, a key for identification of all *Clypeococcum* species is given.

The herbarium specimens were collected and studied according to standard methods (Smith et al., 2009). The ascomata details of *Clypeococcum cetrariae* were examined on handmaid sections in water. The herbarium collections are deposited in the Herbarium of Ivan Franko National University of Lviv (LW).

Clypeococcum cetrariae Hafellner

Mitt. naturw. Ver. Steierm. 125: 83 (1996)

Mycelium: immersed in the thallus of lichen. **Hyphae:** brown, flexuous, frequently branching, thin-walled. **Pseudothecia:** immersed, globose, ostiolate, young 35–50 × 41–50 μm, mature 65–75 × 85–90 μm, arising in groups united by a common clypeus that remains largely immersed, the clypeus comprising hyphae of the host and invading fungus, finally dark brown to

black. **Pseudothecial wall:** 6–15 µm thick, thickest near the ostiole where it is scarcely delimited from the tissues of the clypeus, formed of intertwined thick-walled, dark brown hyphae. **Hymenium:** hyaline, 50–60 µm tall. **Subhymenium:** hyaline, 10–15 µm thick. **Pseudoparaphyses:** distinct, persistent, filiform, branched and anastomosing, septate, 1–2 µm thick. **Periphyses:** not clearly differentiated (?). **Asci:** cylindrical, with a distinct internal apical beak when young, 43–46 × 10–13 µm, 4-spored. **Ascospores:** olivaceous brown, 1-septate, ellipsoid to soleiform, rounded at the apices, slightly constricted at the septum, the lower cell often somewhat narrower, often guttulate, weakly verruculose, 14–16(–17.1) × (4.9–)5–6(–6.2) µm. **Pycnidia:** not seen in the Ukrainian sample (see color figure on supplementary sheet).

Host: thalli of *Cetraria islandica*.

World distribution: Austria (Hafellner, 1996); Estonia, Latvia, Poland (Suija, 2005); Siberian Arctic, Russia (A checklist ..., 2009), and Ukraine (this paper).

Specimens studied: Ukraine, Zakarpattia Region, Rakhiv District, neighborhood of Kvasy village, Sheshul Mt., 48°09'01.6"N 24°21'41.1"E, 1683 m alt., 28.06.2013, M. Pirogov (2668, 2669 LW).

Key to *Clypeococcum* species

1. Asci at the beginning with 8 spore initials, but constantly 2-spored when mature, ascospores (17–)20–27(–35) × (4–)5–5.5(–6) µm, on thallus of *Cetraria laevigata* and *Flavocetraria cucullata* *Clypeococcum bisporum* Zhurb.

- Asci with (2)4 ascospores 2
- Asci with 8 ascospores 3

2. Asci with 4 ascospores, ascospores 8–10 × 5–7 µm, on the thallus of *Buellia melanostola* *Clypeococcum epimelanostolum* (D. Hawksw. & Øvstedal) Grube & Hafellner

— Asci with (2)4 ascospores, ascospores 11.5–14(–16) × 5.5–7(–8) µm, on thallus of *Lecidea* sp. ... *Clypeococcum galloides* Etayo

— Asci with 4 ascospores, ascospores 14–16(–17.1) × (4.9–)5–6(–6.2) µm, on thallus of *Cetraria islandica* *Clypeococcum cetrariae* Hafellner

- 3. Ascospores mainly exceeding 7 µm wide 4
- Ascospores less than 7 µm wide 5

4. Ascospores (15–)19–22(–26) × (6–)7–9(–10) µm, ascomata 60–120(–150) µm diam., arising in necrotic patches on several *Squamarina* species *Clypeococcum*

psoromatis (A. Massal.) Etayo (= *C. epicrassum* (H. Olivier) Hafellner & Nav.-Ros.)

— Ascospores 14–17(–21) × 7–10 µm, ascomata convex gall-like structures 250–350(–700) µm diam., on *Umbilicaria vellea* and *Umbilicaria cinereascens* *Clypeococcum grossum* (Körber) D. Hawksw.

— Ascospores (15–)15.5–21(–25) × (7–)7.5–8.5(–9) µm, on thallus of *Placopsis* species *Clypeococcum placopsiphilum* Øvstedal & D. Hawksw.

5. Ascospores (13.5–)14–16(–18) × (5.5–)6–7(–7.5) µm, ascomata mainly 60–150 µm, aggregated in groups of 10–20, parasitic on *Cetrelia olivetorum* on which it forms neat round holes in the thallus, and also on *Xanthoparmelia pulla* *Clypeococcum cladonema* (Weddell) D. Hawksw.

— Ascospores (9–)10–12(–13) × (4–)5–6(–6.5) µm, ascomata 50–100 µm, aggregated in groups of less than 10, parasitic on *Hypocenomyce scalaris*, infected squamules becoming brown, bleached and finally dead *Clypeococcum hypocenomycis* D. Hawksw.

Acknowledgment: Author is very grateful to Prof. Sergiy Kondratyuk (Ukraine) and Dr. Paul Diederich (Luxembourg) for the help in collecting information about *Clypeococcum* species.

REFERENCES

- A checklist of the lichen flora of Russia, St. Petersburg, 2009, 171 pp. [Список лишенофлоры России. — Санкт-Петербург, 2009. — 171 с.]
- Ertz D. *Clypeococcum*. In: *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region*. Eds T.H. Nash III, B.D. Ryan, P. Diederich, C. Gries, F. Bungartz, Tempe: Arizona State University, 2004, vol. 2, pp. 641–642.
- Etayo J. Hongos liquenicolas de Perú homenaje a Rolf Santesson, *Bull. Soc. Linn. Provence*, 2010, **61**, pp. 1–46.
- Etayo J., Triebel D. New and interesting lichenicolous fungi at the Botanische Staatssammlung München, *The Lichenologist*, 2010, **42**(3), pp. 231–240. doi:10.1017/S0024282909990417.
- Hafellner J. Beiträge zu einem Prodrömus der lichenicolen Pilze Österreichs und angrenzender Gebiete. II. Über einige in der Steiermark erstmals gefundene Arten, *Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark*, 1996, **125**, pp. 73–88.
- Hawksworth D.L. Three new genera of lichenicolous fungi, *Bot. J. Lin. Soc.*, 1977, **75**, pp. 195–209.
- Hawksworth D.L. Notes on British lichenicolous fungi: III, *Notes RBG Edinb.*, 1980, **38**(1), pp. 165–183.
- Ihlen P.G., Wedin M. An annotated key to the lichenicolous *Ascomycota* (including mitosporic morphs) of Sweden, *Nova Hedwigia*, 2008, **86**(3–4), pp. 275–365. doi:10.1127/0029-5035/2008/0086-0275.

- Lawrey J. D., Diederich P. Lichenicolous fungi — worldwide checklist, including isolated cultures and sequences available, available at: <http://www.lichenicolous.net>, 2011 (accessed 10 November 2015).
- Navarro-Rosinés P., Roux C., Llimona X. Nelikenigintaj fungoj ĉe Squamarina: *Clypeococcum epicrassum* comb. nov. kaj *Lichenochora clauzadei* sp. nov. (*Ascomycetes*), *Bull. Soc. Linn. Provence*, 1994, **45**, pp. 421–429.
- Pirogov N.V. *Chornomors'k. bot. z.*, 2010, **6(2)**, pp. 276–279. [Пірогов М.В. *Clypeococcum hypocenomicis* D. Hawksw. — новий для України вид ліхенофільного гриба // Чорноморськ. ботан. журн. — 2010. — **6(2)**. — С. 276–279].
- Prekrasna E., Vasylyuk O., Domashevskii S., Parnikosa I., Fatikova M., Nadeina O., Norenko K. *Proektovanyi nacionalnyi pryrodnyi park «Divichki» u Kyivs'kii oblasti*. In: *Zberezheмо українськи stepy*, Kyiv: NECU, 2012, 44 pp. [Прекрасна Є., Василюк О., Домашевський С., Парнікоза І., Фатікова М., Надеїна О., Норенко К. *Проектований національний природний парк «Дівички» у Київській області*. Серія: *Збережемо українські степи*. — К.: НЕЦУ, 2012. — 44 с.].
- Suija A. Lichenicolous fungi and lichens in Estonia I. *Ascomycota, Nova Hedwigia*, 2005, **80**, pp. 247–267. doi:10.1127/0029-5035/2005/0080-0247.
- The lichens of Great Britain and Ireland*. Eds C.W. Smith, A. Aptroot, B.J. Coppins, A. Fletcher, O.L. Gilbrt, P.W. James, P.W. Wolseley, London: The British Lichen Society, 2009, 1046 pp.
- Zhurbenko M.P. Lichenicolous fungi and some lichens from the Holarctic, *Opuscula Philolichenum*, 2009, **6**, pp. 87–120.
- Recommended for publication by S.Y. Kondratyuk
- Submitted 08.10.2015
- Пірогов М.В. *Clypeococcum cetrariae* (*Dacampiaceae, Ascomycota*) в Українських Карпатах. — Укр. ботан. журн. — 2015. — **72(6)**: 585–587.
- Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, м. Львів, 79005, Україна
- Clypeococcum cetrariae* Hafellner — новий вид для біоти України. Гербарні зразки лишайника *Cetraria islandica* (L.) Ach., інфіковані грибом, зібрані на території хребта Чорногора (Східні Карпати, Україна). *Clypeococcum cetrariae* є маловідомим видом ліхенофільних грибів у світовій біоті, тому в статті подано його опис, матеріал ілюстрований оригінальними фотографіями. Також наведено ключ для визначення видів роду *Clypeococcum* D. Hawksw.
- Ключові слова: ліхенофільні гриби, *Cetraria islandica*, хребет Чорногора, Східні Карпати, Україна
- Пірогов Н.В. *Clypeococcum cetrariae* (*Dacampiaceae, Ascomycota*) в Украинских Карпатах. — Укр. ботан. журн. — 2015. — **72(6)**: 585–587.
- Львовский национальный университет имени Ивана Франко
ул. Грушевского, 4, г. Львов, 79005, Украина
- Clypeococcum cetrariae* Hafellner — новый вид для биоты Украины. Гербарные образцы лишайника *Cetraria islandica* (L.) Ach., инфицированные грибом, собраны на территории хребта Черногора (Восточные Карпаты, Украина). *Clypeococcum cetrariae* является малоизвестным видом лихенофильных грибов в мировой биоте и поэтому в статье дано его описание, материал иллюстрирован оригинальными photographиями. Также приведен ключ для определения видов рода *Clypeococcum* D. Hawksw.
- Ключевые слова: лихенофильные грибы, *Cetraria islandica*, хребет Черногора, Восточные Карпаты, Украина.



doi: 10.15407/ukrbotj72.06.588

Я.Д. ХОРКАВЦІВ¹, Є.Л. КОРДЮМ², О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА¹, Н.Я. КИЯК¹, Н.А. КІТ¹

¹ Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, м. Львів, 79005, Україна
ecomorphogenesis@gmail.com.ua

² Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 00104, Україна

ГАЛУЖЕННЯ ПРОТОНЕМИ *CERATODON PURPUREUS* В УМОВАХ ЗМІНЕНОЇ СИЛИ ТЯЖІННЯ

Хоркавців Я.Д., Кордюм Є.Л., Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Кіт Н.А. Галуження протонемі *Ceratodon purpureus* в умовах зміненої сили тяжіння. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 588–595.

Наведено результати досліджень гравічутливості латеральних галузок протонемі моху *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw., кут нахилу яких змінювався залежно від векторної спрямованості сили тяжіння та градієнтного розподілу ауксину. Інгібування полярного транспорту ауксину за участю нафтил-фталамової кислоти спричинило зменшення протидії гравітації та плагіотропного росту латеральних галузок. Галуженню протонемі передувало переміщення ядра до нової зони росту, а його рух пришивидшувався за участю поляризуючої дії гравітації. Встановлено, що під впливом гравітації порушувалася координація росту та поділу клітин, хоча тривалість мітотичного циклу не змінювалася. Ініціації галуження передувала локальна активація мікротрубочок цитоскелета, які оточували ядро впродовж його переміщення, виконуючи сигнальну та транспортну функції.

К л ю ч о в і с л о в а: ауксин, кут нахилу, галуження, латеральний пагін, гравічутливість, ядро, цитоскелет

Вступ

Рослини коригують свій ріст відносно світла та гравітації завдяки фото- та гравітропізмам, що є визначальними для детермінації їхнього габітусу. Габітус залежить передусім від способу галуження і кута нахилу бічних гілок, який перебуває під впливом поляризуючої дії гравітації. Це — загальнобіологічне явище та приклад самоорганізації розвитку, що контролює структурну специфіку кута нахилу гілок впродовж онтогенезу рослин. Його програма потребує строгої координації росту та проліферації клітин, які залежать від розподілу ауксину та дози гравітаційної сили (Herranz, Medina, 2014; Kordyum, 2014).

Зручним об'єктом для дослідження галуження й участі гравітації в рості та поділі клітин є протонема мохів, яка часто використовується в експериментах космічної біології. У своїх останніх роботах ми намагалися вивчити проблему галуження і кута згину латеральних галузок протонемі мохів залежно від дози гравітаційної сили (Khorakavtsiv et al.,

2014). На сьогодні завдання полягає в тому, щоби дослідити формування гравізалезного кута латеральних гілок (галузок) як процесу, котрий контролюється ауксином, залежить від положення ядра та локальної активації елементів цитоскелета.

Матеріал і методика досліджень

Ми використовували протонему *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw., яку вирощували зі спор на 0,75 %-вому агаризованому середовищі Кнопа II у люмінестаті в контрольованих умовах: освітлення 70 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, температура +20–22 °С, відносна вологість 85–90 %. Семидобові дернини знімали препарувальною голкою і переносили на агаризоване середовище з 0,2 %-вою глюкозою. Чашки з культурою ставили вертикально в темряву і через 3–4 доби отримували негативну гравітропну протонему, яку потім досліджували.

В одному досліді чашки встановлювали відносно горизонтальної поверхні під кутами від 0° до 90° й освітлювали протягом 3 год червоним світлом інтенсивністю 0,2 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Потім частину чашок із протонемою переносили в темряву на горизонтальний кліностат (швидкість обертання —

© Я.Д. ХОРКАВЦІВ, Є.Л. КОРДЮМ, О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА,
Н.Я. КИЯК, Н.А. КІТ, 2015

2 об./хв), а решту клали горизонтально на стіл за умов сталої 1 g сили тяжіння. Через 18 год вимірювали кут нахилу латеральних галузок щодо головного столона. В іншому варіанті чашки з протоневою виставляли так, щоби вектори світла та гравітації були орієнтовані паралельно або перпендикулярно. Умови досліду й аналізу кутів були такими, як і в попередньому варіанті. Не використовували лише кліноостат.

В експерименті з фітогормонами застосовували 1,0 мкМ ауксину і 10 мкМ N–1-нафтил-фталомової кислоти (НФК). Гравітропну протонему *C. purpureus* протягом 7 діб вирощували на середовищі з 1,0 мкМ ІОК, а в чашки з протоневою додавали 1 мл 10 мкМ розчину НФК і залишали рослини в темряві на 8 год. Після цього чашки виставляли на біле світло низької інтенсивності (100 лк) і через 24 год аналізували галуження протонеми та кут нахилу галузок.

Для аналізу ядер застосовували методику флуоресцентного фарбування барвником 4',6-діамідино-2-феніліндол (DAPI; Chazotte, 2011) і визначали положення ядер у клітинах столона та латеральних гілках протонеми. Для імунофлуоресценції мікротрубочок (МТ) використали методику Д. Швухова, модифіковану для протонеми мохів (Schwuchow et al., 1990; Demkiv et al., 2003). Зафарбовані препарати ядер і МТ аналізували на мікроскопі «АХІО Image M1» і фотографували за допомогою камери AxioCam HRm.

Результати досліджень та їх обговорення

Те, що просторова орієнтація бічних галузок залежить від гравітаційного вектора, показано в дослідах, у яких силу тяжіння модифікували, встановлюючи чашки під кутами 0–90° щодо горизонтальної поверхні (таблиця). Кут нахилу галузок відносно головної осі росту збільшувався пропорційно із дозою гравітаційної дії; кліноостатування також послаблювало силу гравітації в усіх варіантах. Таким чином, залежно від вектора гравітації кут латеральних галузок змінювався, ініціюючи переорієнтацію росту від граві- до плагіотропного.

Встановлено, що локальне місце галуження можна контролювати за допомогою гравітації. Активували утворення галузок низькою інтенсивністю червоного світла ($0,2 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), не стимулюючи фототропізм, і змінювали положення протонеми щодо вектора гравітації — паралельно або перпендикулярно до освітлення. Галузки за-

Величина кутів латеральних галузок протонеми *Ceratodon purpureus* залежно від векторної дії гравітації

The angles of the lateral branches of *Ceratodon purpureus* protonemata depending on gravity vector

Кут нахилу чашок відносно горизонтальної поверхні, °	Орієнтація латеральних галузок, °	
	контроль (1g)	після кліноостатування
0	82 ± 3,1	87 ± 5,6
30	68 ± 3,4	79 ± 3,8
60	45 ± 3,2	61 ± 5,2
90	18 ± 0,8	43 ± 2,5

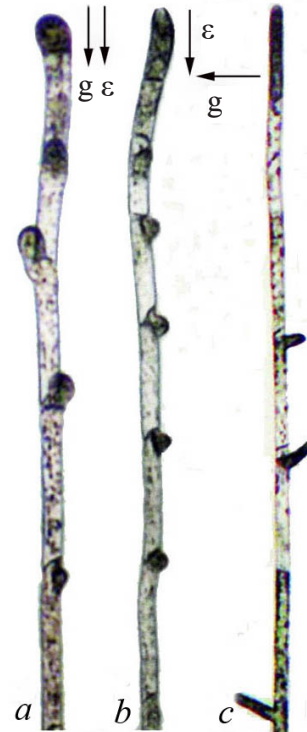


Рис. 1. Напрямок росту латеральних галузок протонеми *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw. протонемати залежно від орієнтації векторів світла (ϵ) та гравітації (g): *a* — паралельно, *b* — перпендикулярно, *c* — контроль: протонема росла на світлі; вектори світла та гравітації паралельні

Fig. 1. Direction of growth of lateral branches of *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw. protonemata depending on light (ϵ) and gravity (g) vector's orientation: *a* — parallel, *b* — perpendicular, *c* — control: protonemata from light; light and gravity vectors parallel

кладалися залежно від дії обох чинників (рис. 1). Односпрямована дія ініціювала галуження із двох боків столона (рис. 1, *a*). Коли вектори світла та гравітації були перпендикулярними, а сила дії гравітації становила 1 g, галузки домінували з одного боку — в напрямі дії гравітації (рис. 1, *b*).

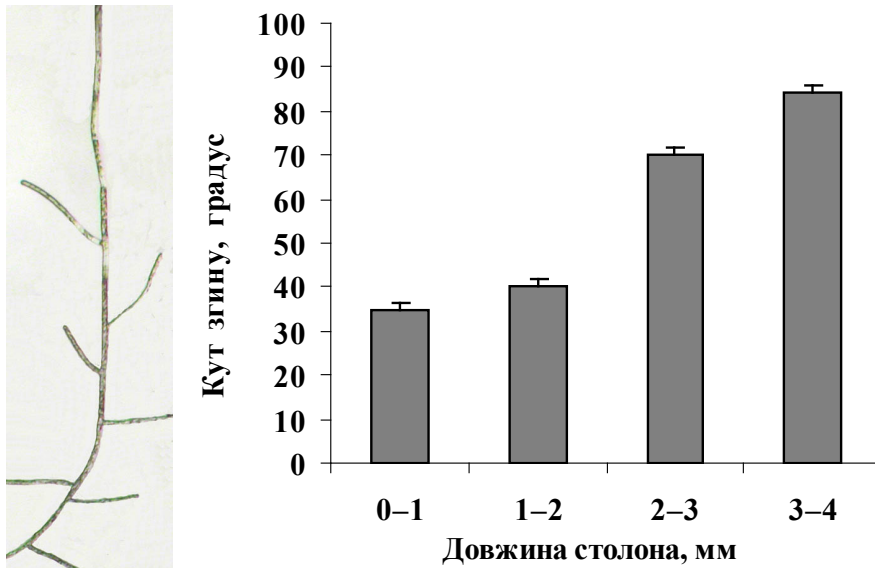


Рис. 2. Зміна кута згину бічних гілок *Ceratodon purpureus* в апікально-базальному напрямі вздовж гравітропного столона

Fig. 2. Change of a setpoint angle of *Ceratodon purpureus* lateral branches in the apical-basal direction along a gravitropic stolon

Надалі згин гілок відбувався двоетапно: активація світлом стимулювала ріст клітинної стінки під прямим кутом до поздовжньої осі столона незалежно від вектора гравітації (рис. 1, *b*). Відомо, що під час мітозу припиняється або ж настає короточасна реверсія гравітропного росту внаслідок реорганізації МТ цитоскелета, що порушує механізми перцепції гравістимулу (Cove et al., 2006). Очевидно, це може бути однією з причин, чому ріст гілки до завершення першого поділу відбувався перпендикулярно до материнської клітини. На наступному етапі після поділу та відокремлення дочірньої клітини кут нахилу зменшувався з 90° до 50° , і напрям росту гілки набував фіксованої гравізалежної орієнтації. Таким чином, лише після мітозу клітина ставала чутливою до гравітації.

Апікальна клітина протонеми — автономна система синтезу ауксину, який разом із іншими метаболітами інгібіторної дії транспортується в субапикальні клітини, створює там гальмівне поле, внаслідок чого починали галузитися 3 або 4 клітини столона. На світлі кут згину протонеми *C. purpureus* змінювався вздовж головного столона від $30\text{--}40^\circ$ до $60\text{--}80^\circ$ і в основі ставав плагіотропним (рис. 2). Така схема галуження зумовлена поступовим зниженням протидії силі тяжіння, що, своєю чергою, регулюється гормонально внаслідок послаблення апікального домінування. Причиною низької гравічутливості та різної орієнтації бокових гілок є вміст ауксину, синтез якого збільшувався в клітинах, що галузилися, та в апікальних клітинах нових гілок (Khorkavtsiv, Demkiv, 2003).

Ми проаналізували вплив ауксину та інгібітора ауксинового транспорту НФК на утворення гравізалежного кута згину латеральних гілок протонеми *C. purpureus*. Проведені дослідження свідчать, що їхня орієнтація залежить від дії ауксину. Під впливом $1,0\text{ мкМ}$ ІОК істотно підвищувався кут згину гілок, а НФК гальмувала антигравітропну дію ауксину, внаслідок чого кут зменшувався майже на 10° (рис. 3).

Кліноостатування стимулювало збільшення кута згину, і втрата поляризувальної дії гравітації мала навіть сильніший інгібуючий вплив, ніж дія ауксину (рис. 3). Отже, редукція полярного транспорту ІОК, її вмісту чи зміна векторної дії гравітації призводили до зменшення протидії силі земного тяжіння, і як наслідок — плагіотропного росту латеральних гілок протонеми.

У досліджах із *C. purpureus* і *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch&Shimp. з'ясовано деякі питання комплексної участі ауксину в гравіреакціях мохів, пов'язані з транспортом гормонів і активністю Ca^{2+} (Khorkavtsiv, Demkiv, 2003; Cove et al., 2006). Виток іонів ІОК передуює перерозподілу Ca^{2+} -каналів і швидший вхід іонів Ca^{2+} у клітину, який коригує потік ІОК і апікальне домінування, порушене дією екзогенної ІОК. Тому в гравітропізмі протонеми мохів сигнальна система ауксину з іонами Ca^{2+} виконує поляризувальну функцію. Для латерального галуження ауксин є індуктором росту пагона, здійснює контроль за гравізалежним кутом згину та автотропізмом (Roychoudhry et al., 2013; Khorkavtsiv et al., 2014). Кут згину органа за певних екологіч-

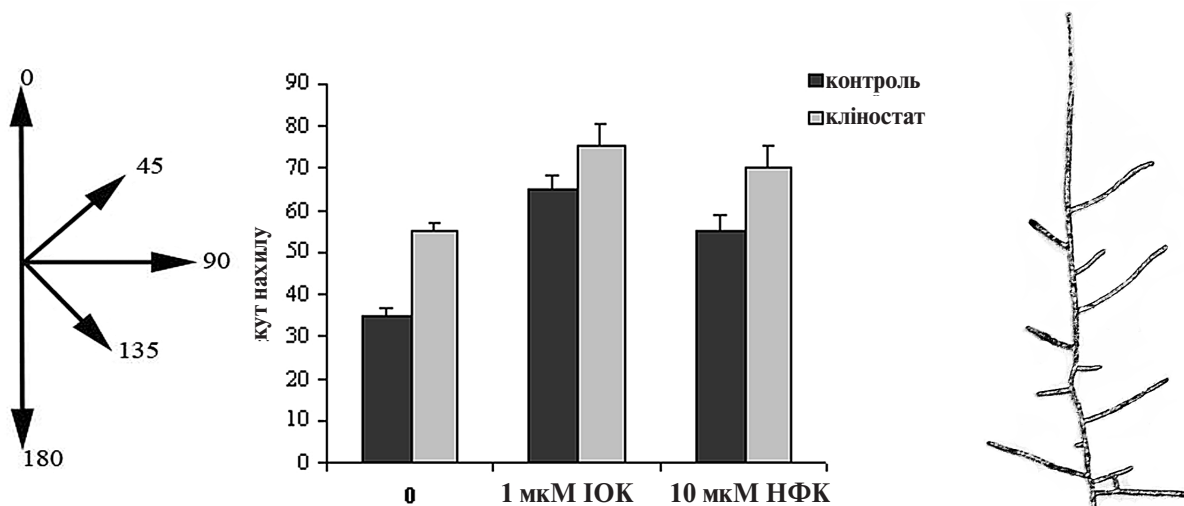


Рис. 3. Вплив фітогормонів на величину кута згину латеральних галузок *Ceratodon purpureus* в умовах сталої та зміненої гравітації

Fig. 3. Effect of phytohormones on a setpoint angle of *Ceratodon purpureus* lateral branches under the conditions of constant and altered gravity

них умов набуває для рослин особливого значення, адже необхідно дістатися джерел живлення — поживних речовин і води в ґрунті чи світла на поверхні субстрату.

Генератором галуження протонеми є ядро та підвищена функціональна активність клітин, у яких відбувається диференційний ріст. Найімовірніше, що місце закладання ростка — процес стохастичний, а програма галуження клітин не має чіткої часової залежності. Однак експериментально можна ініціювати передумови для галуження. Під впливом світла та за участю гравітації в певній ділянці відбуваються структурна та функціональна поляризації клітини, а множинна взаємодія клітинних компонентів призводить до локального росту клітинної стінки. Одним із таких компонентів на шляху сприйняття і трансдукції сигналу є ядро, яке чітко мігрує до місця галуження.

Якщо ми нахилили чашки зі спорами мохів *C. purpureus* і *P. patens* або водоростей *Onoclea sensibilis* L. чи *Fucus spiralis* L. відносно горизонтальної поверхні, ядро рухалося до місця локалізації ризоїда, напрям росту якого за таких умов сили тяжіння змінювався залежно від вектора гравітації (Pundiak et al., 2002; Nick, 2013).

Встановлено, що саме гравітація впливає на спрямування руху ядра *Ceratopteris richardii* Brong., оскільки відеоспостереження в експерименті на Shuttle свідчить про рандомічну міграцію ядра за-

мість поляризованого руху до основи клітини (Roux et al., 2003; Chebli, Geitmann, 2011). Отже, рух ядра перебуває під дією гравітаційної сили, яка енергетично мобілізує транспортні системи для його переміщення (Cove et al., 2006; Herranz, Medina, 2014).

В апікальній клітині ядро, очевидно, не є статолітом, як амілопласти, тому що воно не мігрувало до основи клітини, коли вектор гравітації змінили на 180° (Schwuchow et al., 2002). Однак стверджувати, що ядро в інтеркалярних клітинах не задіяне в реакції на гравістимул, не можна. Показано, що ядро в субапікальній клітині *C. purpureus* перебуває ближче до верхньої перетинки, а не в центрі (рис. 4). Можливо, тому, що ядро є чутливою клітинною органелою як щодо слабких сигналів, так і швидкої зміни сигналу. Крім того, механічні стимули залучаються до контролю за положенням ядра й утворенням клітинної перетинки.

У клітинах, які ростуть, під час галуження протонеми ядро постійно перебуває в динамічному русі, мігруючи до місця стимуляції росту (рис. 5). У гравітропній протонемі ядро часто було біля місця закладання ростка ще до його утворення, випереджаючи ріст клітинної стінки (рис. 5; b), швидко ділилося (рис. 5; c, d) і поверталося назад у центр клітини (5; e). У протонемі після кліноустатування та в протонемі, яка росла на світлі, рух ядра різнився: галузка була сформована, а ядро ще пере-

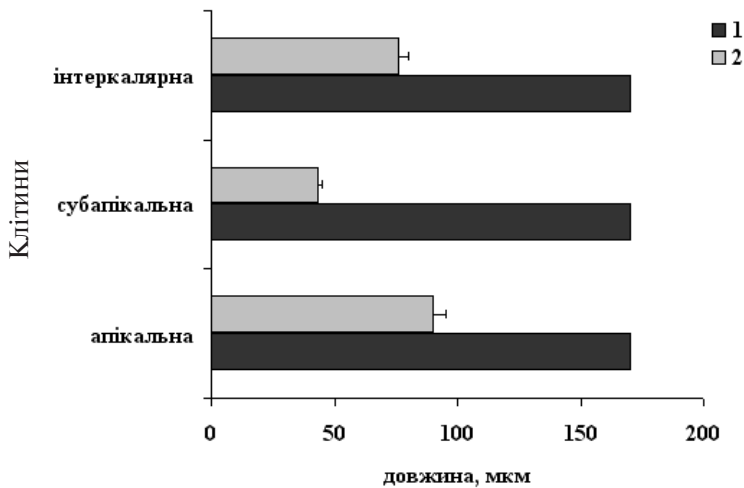


Рис. 4. Розміщення ядер у клітинах протонеми *Ceratodon purpureus* після гравістимуляції: 1 — довжина клітин 170 мкм; 2 — відстань від ядра до клітинної перетинки, мкм

Fig. 4. Localization of nuclei in *Ceratodon purpureus* protonemata cells after gravistimulation: 1 — cell length 170 μm ; 2 — distance from nucleus to cross cell wall, μm

міщувалося до ростка (рис. 5; *a, f, g*). Очевидно, змінився контроль ядра за повним клітинним циклом — ростом і мітозом, між якими існує кореляція, однак не настільки сильна, щоби не залежати від екологічних чинників. Це може стосуватися також дії зовнішніх факторів як на гормональне співвідношення, так і на генну експресію (Matia et al., 2010).

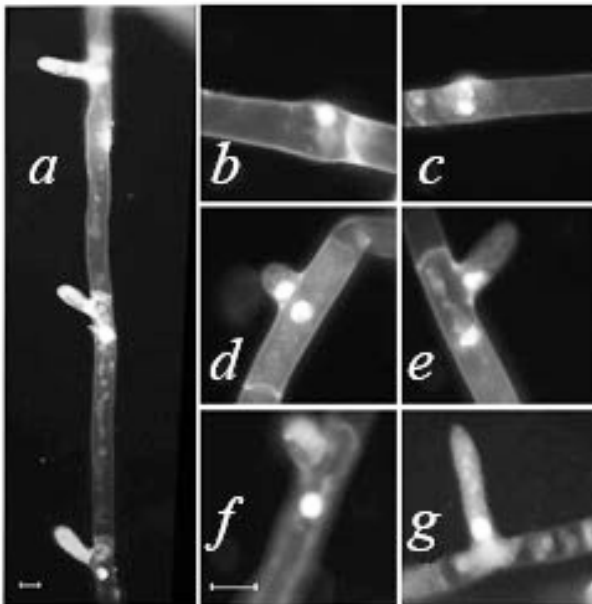


Рис. 5. Розміщення ядер під час галузнення клітин протонеми *Ceratodon purpureus*: *a* — протонема зі світла; *b–e* — гравітропна протонема; *f–g* — протонема після кліностатування; штрих — 20 мкм

Fig. 5. Localization of nuclei during *Ceratodon purpureus* protonemata cells branching: *a* — protonemata from light; *b–e* — gravitropical protonemata; *f–g* — protonemata after clinorotation; bar — 20 μm

У літературі є чимало різних пояснень щодо координації росту та проліферації під впливом мікрогравітації (наприклад, клітинного циклу, росту клітинної стінки, видовження клітин). Зокрема, в Космосі проліферація може підвищуватися, а тривалість росту клітин зменшуватися (Mattia et al., 2010; Kordyum, 2014). Вважають, що ріст і поділ «роз'єднані» внаслідок скорочення G_2 фази. Це призводить до акселерації клітинного поділу та формування коротких і чисельних клітин. В іншому варіанті, в експерименті в Космосі, епідермальних клітин *Arabidopsis thaliana* було більше, ніж у контролі на Землі, внаслідок посилення видовження клітин (Paul et al., 2012).

Під впливом гравітації в темряві ріст гравітропної протонеми *C. purpureus* пришвидшувався, розміри клітин збільшувалися, але їх було значно менше, ніж у контролі та після кліностатування (рис. 6). Кількість клітин могла зменшуватися внаслідок розтягування, яке випереджало мітоз, хоча тривалість проліферативного циклу могла й не змінюватися. Не виключено, що за цей період зросли активність ядерця і біогенез рибосом, оскільки встановлено, що умови зміненої гравітації призводять до порушень нуклеолярної активності (Matia et al., 2010; Kordyum, 2014; Micco et al., 2014). Таким чином, дослідження, проведені з *C. purpureus*, підтверджують, що гравітація є важливим поляризуючим чинником, який збільшує участь ядра у функціональних і морфогенетичних процесах клітин.

По-іншому, і навіть навпаки, відбувався процес поділу — росту під час ініціації галузнення: поділ ядра інколи завершувався ще до візуального росту

галузки (рис. 5, с). Тому клітинний цикл слід розглядати як сукупність імовірних і детермінованих процесів, які контролюють часову впорядкованість циклу й відрізняються в морфогенезі різних органів (Gudwin, 1979). Однак рух ядра — це відповідь не лише на зовнішні фактори середовища, а й на мікроумови клітини, тому чітка міграція ядра є передумовою підтримання просторової орієнтації поділів і типової форми клітин (Cove et al., 2006; Qu, Sun, 2008). Вартий уваги також той факт, що затримка клітин *Physcomitrella patens* на стадії G₂ клітинного циклу, які містять 2С набір ДНК, розглядається як важлива стратегія виживання гаплоїдного організму (Cuming, 2009).

Взаємозв'язки між ДНК, РНК і синтезом білка складні, тому ідентифікувати фізіологічні сигнали, які регулюють переходи з одного стану в інший або в синтез, важко. Узагальнені дані про вплив гравітації на систему «поділ — ріст» клітин свідчать про те, що такі основні клітинні функції не мають прямого стосунку до гравіперцепції, але частково змінюються внаслідок порушення гравітаційної сили (Kordyum, 2014). Можна вважати, що мікрогравітація і зміна величини гравітаційної сили є стресовою екологічною умовою, яка впливає на механізми росту клітини та їхній цикл.

До зони ініціації галузки ядро завжди мігрує в оточенні білків цитоскелета (рис. 7). Локальне скупчення МТ цитоскелета знайдено в місці поділу клітини ще перед візуальним ростом її стінки (рис. 7, b). Пучки МТ з'являлися між ядром і місцем майбутнього поділу, істотно потовщувалися та скорочувалися під час руху ядра (рис. 7, c).

З'ясовано, що білки цитоскелета функціонально активніші під час цитокінезу, а полімеризація тубуліну таксомом інгібувала переміщення ядра і порушувала орієнтацію клітинної перетинки (Demkiv et al., 2003). Мікротрубочки контролюють також переміщення ауксинів, виконуючи сигнальну та транспортну функції (Nick, 2013). Визначено, що імунофлуоресценція тубуліну підвищувалася під впливом низьких інтенсивностей червоного світла, тому слід вважати, що світло контролює локалізацію активного тубуліну (Kordyum et al., 2008). Імовірно, білки цитоскелета скоріш виконують сигнальну функцію, залучаючись у гравіреакцію через орієнтацію поділів і впорядкування мікрофібрил целюлози, а також є ланкою транспортної системи ядра. Надалі специфічна популяція МТ долучалася до системи регуляції росту та гравіморфізму лате-

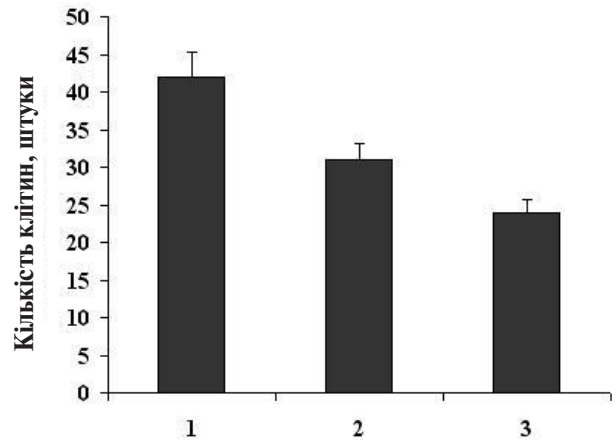


Рис. 6. Кількість клітин у столоні протонеми *Ceratodon purpureus*, довжина столона — 4 мм: 1 — контроль зі світла; 2 — протонема після кліностагування; 3 — протонема після гравістимуляції

Fig. 6. Number of cells in *Ceratodon purpureus* protonemata stolons, stolon length 4 mm: 1 — control from light; 2 — protonemata after clinorotation, 3 — after gravistimulation

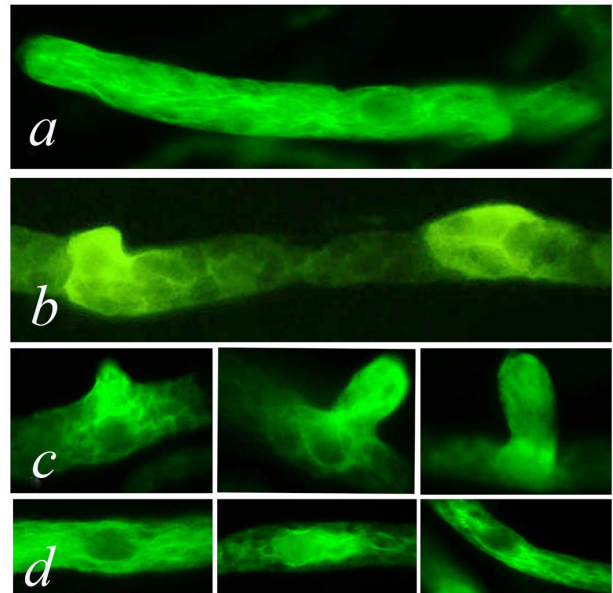


Рис. 7. Імунофлуоресценція мікротрубочок цитоскелета в клітинах *Ceratodon purpureus*: a — поздовжня орієнтація в апікальній клітині; b, c — висока інтенсивність у клітинах, що галузяться, d — навколо ядра

Fig. 7. Microtubules immunofluorescence in *Ceratodon purpureus* cells: a — longitudinal orientation of MT in an apical cell; b, c — high intensity localization in branching cells, d — around a nucleus

рального пагона. Однак не з'ясованим залишається питання щодо метаболічних шляхів, через які гравітація впливає на динаміку та перебудову елементів цитоскелета під час руху ядра та галуження клітин протонеми.

Висновки

Орієнтація росту бічних галузок протонеми визначається кутом їхнього згину відносно вектора земного тяжіння та сигнальною системою ІОК. Рух ядра корелює з ініціацією нової зони росту та активністю тубулінового цитоскелета, а гравісигнал пришвидшує переміщення ядра й мітотичний цикл компетентних до галуження клітин. Гравіреакції розширюють фенотипну пластичність бріофітів і мають адаптивне значення у життєвій стратегії виду.

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

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Chazotte B. Labeling nuclear DNA using DAPI, *Cold Spring Harbor Protoc.*, 2011, pp. 80–83. doi: 10.1101/pdb.prot5556
- Chebli Y., Geitmann A. Gravity research on plants: use of single-cell experimental models, *Plant science*, 2011, **2**, pp. 1–10. doi: 10.3389/fpls.201100056
- Cove D., Bezanilla M., Harries Ph., Quatrano R. Mosses as model systems for the study of metabolism and development, *Ann. Rev. Plant Biol.*, 2006, **57**, pp. 497–520. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105338
- Cuming A.C. Mosses as Model Organisms for Development, Cellular and Molecular Biology. In: *Bryophyte Biology*. Eds B. Goffinet, A.J. Shaw, 2nd edn., Cambridge: Cambridge Univer. Press, 2009, pp. 199–236.
- Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D., Pundiak O.I. Changes of protonemal cell growth related to cytoskeleton organization, *Cell Biol. Int.*, 2003, **27**, pp. 187–189. doi: 10.1016/S1065-6995(02)00303-7
- Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D., Pundiak O.I. Hravitatsiya yak formotvorchyi faktor rozvytku mokhiv. In: *Fiziolohiya roslyn: problemy ta perspektivu rozvytku*. Ed. V.V. Morhun, Kyiv: Logos, 2009, **2**, pp. 403–408. [Демків О.Т., Хоркавців Я.Д., Пундяк О.І. Гравітація як формотворчий фактор розвитку мохів // *Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку* / Ред. В.В. Моргун. — К.: Логос. — 2009. — 2. — С. 403–408].
- Goodwin B. *Analytycheskaya fyzyolohyya kletok u razuvayushchykhsya orhanizmov*, Moscow: Murg, 1979, 287 pp. [Гудвін Б. *Аналитическая физиология клеток и развивающихся организмов*. — М.: Мир, 1979. — 287 с.].
- Goodwin B.C. *Analytic Physiology of cells and developing organisms*, London: Academic Press, 1979, 287 pp.
- Herranz R., Medina F.J. Cell proliferation and plant development under novel altered gravity environments, *Plant Biology*, 2014, **16**, pp. 23–30. doi: 10.1111/plb.12103
- Khorkavtsiv Ya.D., Demkiv O.T. *Kosm. nauka i tehnol.*, 2003, **9(2/3)**, pp. 77–82. [Хоркавців Я.Д., Демків О.Т. Вплив інгібіторів ауксинового транспорту на гравітропізм протонеми *Pohlia nutans* (Hedw.) // *Косм. наука і технол.* — 2003. — 9(2/3). — С. 77–82].
- Khorkavtsiv Ya.D., Kyuyak N.Ya., Kit N.A. In: *Hravichutlyvist v ontogenezi mokhiv: materialy 14 ukr. konf. z kosmichnykh doslidzhen'*, Kyiv, 2014, p. 71. [Хоркавців Я.Д., Кияк Н.Я., Кіт Н.А. Гравітаційний морфогенез мохів // *Гравічутливість в онтогенезі мохів, 14-та укр. конф. з косміч. дослідж.* (м. Ужгород, 2–8 вересня, 2014 р.). — Київ, 2014. — С. 71].
- Kordyum E.L. Plant cell gravisensitivity and adaptation to microgravity, *Plant Biology*, 2014, **16(1)**, pp. 79–90. doi: 10.1111/plb.12047
- Kordyum E.L., Shevchenko G.V., Kalinina I.M., Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D. The role of the cytoskeleton in plant cell gravisensitivity. In: *The plant cytoskeleton: a key tool for agro biotechnology*. Eds Y.B. Blume, W.V. Baird, A.I. Yemets, D. Breviario, Berlin: Springer, 2009, pp. 173–196. doi: 10.1093/aob/mcp084
- Matia I., González-Camacho F., Herranz R., Kiss J.Z., Gasset G., Loon J., Marco R., Medina F.J. Plant cell proliferation and growth are altered by microgravity conditions in spaceflight, *J. of Plant Physiol.*, 2010, **167**, pp. 184–193. doi: 10.1016/j.jplph.2009.08.012
- Micco V.De., Pascale S.De., Paradiso R., Aronne G. Microgravity effects on different stages of higher plant life cycle and completion of the seed-to-seed cycle, *Plant Biology*, 2014, **16**, pp. 31–38. doi: 10.1111/plb.12098
- Nick P. Microtubules, signaling and abiotic stress, *The Plant J.*, 2013, **75**, pp. 309–323. doi: 10.1111/tpj.12102
- Paul A.-L., Amalfitano C.E., Ferl R.J. Plant growth strategies are remodeled by spaceflight, *Plant Biology*, 2012, **12**, pp. 2–14. doi: 10.1186/1471-2229-12-232
- Pundiak O.I., Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D., Bahrii B.B., *Kosm. nauka i tehnol.*, 2002, **8(1)**, pp. 96–100. [Пундяк О.І., Демків О.Т., Хоркавців Я.Д., Багрий Б.Б. Полярність проростання спор *Funaria hygrometrica* Hedw. // *Косміч. наука і технол.* — 2002. — 8(1). — С. 96–100].
- Roux S.J., Chatterjee A., Hillier S., Cannon T. Early development of fern gametophytes in microgravity, *Advances in Space Reseach.*, 2003, **31**, pp. 215–220. doi: 10.1016/S0273-1177(02)00749-4
- Roychoudhry S., Bianco M.D., Kieffer M., Kepinski S. Auxin control gravitropic setpoint angle in higher plant lateral branches, *Current Biology*, 2013, **23**, pp. 1497–1504. doi.org/10.1016/j.cub.2013.06.034
- Schwuchow J., Sack F.D. Microtubule distribution in gravitropic protonema of the moss *Ceratodon*, *Protoplasma*, 1990, **159**, pp. 60–69.
- Schwuchow J.M., Kern V.D., White N.J., Sack F.D. Conservation of the plastid sedimentation zone in all moss genera with known gravitropic protonemata, *J. Plant Growth Regul.*, 2002, **21**, pp. 146–155. doi: 10.1007/s003440010048

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 14.09.2015 р.

Хоркавцив Я.Д.¹, Кордюм Е.Л.², Лобачевская О.В.¹, Кияк Н.Я.¹, Кит Н.А.¹ **Ветвление протонемы *Ceratodon purpureus* в условиях измененной силы тяжести.** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 588–595.

¹ Институт экологии Карпат НАН Украины
ул. Стефаника, 11, г. Львов, 79005, Украина

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

В статье изложены результаты исследований гравичувствительности латеральных побегов протонемы мха *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw., угол наклона которых изменялся в зависимости от векторной направленности силы тяжести и градиентного распределения ауксина. Ингибирование полярного транспорта ауксина под влиянием нафтил-фталамовой кислоты угнетало противодействие силе тяжести вплоть до плагиотропного роста латеральных побегов. Стимулирующее влияние на развитие побега имело ядро, передвижение которого к новой зоне роста ускорялось под действием гравитационного стимула. Установлено, что в зависимости от силы тяжести нарушалась координация процессов роста и деления, хотя продолжительность митотического цикла не изменялась. Инициации ветвления предшествовала локальная активация микротрубочек, которые окружали ядро во время транспорта, выполняя сигнальную и транспортную функции.

К л ю ч е в ы е с л о в а: ауксин, угол наклона, ветвление, латеральный побег, гравичувствительность, ядро, цитоскелет.

Khorkavtsiv Y.D.¹, Kordyum E.L.², Lobachevska O.V.¹, Kyiak N.Y.¹, Kit N.A.¹ **Branching of *Ceratodon purpureus* protonemata effected under altered gravity conditions.** — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 588–595.

¹Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine
11, Stefanyk Str., Lviv, 79005, Ukraine

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

The results of studying the gravisensitivity of protonemata branches in *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw. moss, a setpoint angle of which changed depending on a gravity vector and a gradient of auxin distribution, are presented. The suppression of auxin polar transport under the N 1 naphthylphthalamic acid (NPA) action caused the counteraction against gravity up to plagiotropic growth of lateral branches. A nucleus plays an active role in protonemata branching; its migration to the new growth area accelerated by the polarizing of gravity. It was established that coordination of growth and division processes were disrupted by gravity, but proliferative activity did not change. A local activation of microtubules preceded to the initiation of branching. MTs surrounded the nucleus during its migration, realizing the signaling and transport functions.

Key words: auxin, setpoint angle, lateral branch, gravisensitivity, nucleus, microtubule.

УЧАСТЬ МОХОПОДІБНИХ У РЕНАТУРАЛІЗАЦІЇ ДЕВАСТОВАНИХ ТЕРИТОРІЙ НЕМИРІВСЬКОГО РОДОВИЩА СІРКИ (ЛЬВІВСЬКА ОБЛ.)

Щербаченко О.І., Рабик І.В., Лобачевська О.В. **Участь мохоподібних у ренатуралізації девастрованих територій Немирівського родовища сірки (Львівська обл.).** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72 (6): 596–602.

Отримані результати свідчать про позитивну роль піонерних видів мохів у поліпшенні умов едафотопу на території, де здійснюється підземна виплавка сірки. Відзначено важливість домінантного виду *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp. як ініціатора утворення зародкового гумусового горизонту на техногенних субстратах. Виявлено залежність рівня накопичення органічного Карбону в моховій підстилці *D. cerviculata* від маси її відмерлої частини та характеристик едафотопу (рН і вологості). Окрім того, встановлено, що під бріофітним покривом виникають умови, сприятливі для розвитку ґрунтової біоти та швидшого відновлення рослинного покриву завдяки підвищенню вологості, вмісту органічного Карбону та зниженню кислотності техногенного субстрату. Таким чином, оцінка мохів на території, де здійснюється підземна виплавка сірки, свідчить про важливу роль цих рослин у відновленні техногенних ландшафтів сірчаних родовищ.

К л ю ч о в і с л о в а: підземна виплавка сірки, *Bryophyta*, вологість, актуальна кислотність, органічний Карбон

Вступ

Діяльність гірничодобувних підприємств істотно погіршує екологічну ситуацію на значних за площею територіях, що призводить до їх порушення та деградації. Передкарпатський сірконосний басейн є одним із промислових регіонів, який зазнав інтенсивної експлуатації. Видобування сірки Яворівським державним гірничо-хімічним підприємством (ДГХП) «Сірка» на Львівщині, що проводилося методом кар'єрного відпрацювання покладів Язівського родовища та підземної виплавки сірки (ПВС) на Немирівському родовищі, призвело до забруднення ґрунтів, підземних і поверхневих вод сполуками сірки, втрат біотичного та ландшафтного різноманіття, порушень гідрологічного та біогеохімічного режимів, появи техногенних відвалів і кар'єрів (Maryskvych et al., 2005).

Відновлення девастрованих територій, які утворилися внаслідок діяльності гірничодобувних підприємств, є важливою екологічною проблемою. Заселення породних субстратів мікроорганізмами та піонерною рослинністю сприяє формуванню молодих техногенних ґрунтів (Manuyilova, 2004; Didukh et al., 2008). Закономірно, що оптимізація відновних процесів у девастрованих ландшафтах можлива лише за умови детального дослідження впливу екологічних факторів на особливості формування рослинного покриву.

© О.І. ЩЕРБАЧЕНКО, І.В. РАБИК, О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА, 2015

Мохоподібні здатні заселяти найрізноманітніші субстрати, в тому числі й техногенні, які непридатні для інших вищих рослин, і тому вони є одними з піонерів заростання девастрованих територій. Відмерлі залишки бріофітів збагачують субстрат, що слугує важливою ланкою первинного ґрунтоформуального процесу, та створюють сприятливі мікрокліматичні умови для експансії судинних рослин (During, 1992; Longton, 1992; O'Neel, 2000; Batalov, Shavryna, 2004; Ringen, 2006). У зв'язку з необхідністю відновлення значних площ девастрованих земель актуальними є дослідження особливостей розвитку природних бріофітних сукцесій як прояву адаптогенезу до умов техногенно трансформованого середовища.

Мета цієї роботи — проаналізувати участь мохоподібних у ренатуралізації техногенних субстратів підземної виплавки сірки Немирівського родовища для подальшої розробки методів діагностики екологічного стану девастрованих територій сірчаного виробництва.

Матеріали та методика досліджень

Об'єктом досліджень стали мохоподібні з території Немирівського родовища, де здійснюється підземна виплавка сірки. Зразки домінантних видів аналізували впродовж 2012–2014 рр. на 15 дослідних ділянках (0,5 × 0,5 м) лінійної трансекти (Longton, 1988). Для дослідів відбирали проби субстрату під моховим покривом завтовшки 2–3 см, в якому



Рис. 1. Територія, де здійснюється підземна виплавка сірки (загальний вигляд)

Fig. 1. The area over underground sulfur melting (general view)

бріофітний покрив має найбільший вплив, і як контроль аналізували верхній шар оголеного субстрату (без рослин).

Фізико-хімічні властивості субстратів і мікрокліматичні умови у мохових дернинах і субстраті визначали за загальноприйнятими методиками: температуру, вологість субстрату — за Є.В. Аринушкою (Аринушка, 1970), інтенсивність освітлення вимірювали люксметром Ю 116, актуальну кислотність (рН) встановлювали потенціометрично у водній витяжці субстрат–дистилят (1:5) (Metodycheskye rekomendatsyi..., 1981).

Вміст вологи у мохових дернинах визначали ваговим методом й обчислювали у відсотках від маси абсолютно сухої речовини (Мінеєв, 1989; Пол'чупа, 1991). Ступінь розкладу мохової дернини знаходили за співвідношенням відмерлої частини до живої за методикою І.Л. Гольдберг (Hol'dberh, 1997). Морфометричний аналіз рослин виконували на моторизованому мікроскопі Axio Imager M1 (Carl Zeiss) із використанням програмного забезпечення Carl Zeiss AxioVision 4.6 і стереобінокуляра Stemi 2000-C (Carl Zeiss) із фотонасадкою та цифровою камерою «Nikon».

Вміст органічного Карбону (C_{org}) у субстраті визначали за методом І. Тюріна в модифікації Б. Нікітіна (Nikitin, 1972).

Усі досліді проводили в триразовій повторюваності. Отримані результати опрацьовували методами статистичного аналізу (Plokhynskiy, 1970).

Результати досліджень та їх обговорення

На території здійснення підземної виплавки сірки Немирівського родовища внаслідок експлуатації свердловин і забруднення порошкоподібною сіркою практично відсутня рослинність (рис. 1).

Натомість у зниженнях рельєфу трапляються ділянки, які до 70 % вкриті мохом *Dicranella cerviculata* (рис. 2), а в периферійній частині — фрагменти зональної рослинності з різним ступенем порушень.

На полях виплавки інколи відбуваються викиди ґрунтових вод, які, піднімаючи на поверхню сірковмісні породи, збільшують концентрацію токсичних сполук сірки у ґрунті та повітрі. Окрім того, окиснення порошкоподібною сіркою на поверхні техноземів зумовлює високу актуальну кислотність субстрату.

Встановлено, що домінантом серед мохоподібних за проективним покриттям (п.п.) та частотою трапляння (ч.т.) є *Dicranella cerviculata* (п.п. — 67,2 %; ч.т. — 100 %), інші види мають невеликі значення п.п. і ч.т.: *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp. (п.п. — 0,13 %; ч.т. — 4,44 %), *Pohlia nutans* (п.п. — 2,6 %; ч.т. — 8,9 %), *Bryum caespitium* Hedw. (п.п. — 0,05 %; ч.т. — 2,22 %), *Cephalozia catenulata* (Huebener) Lindb. (п.п. — 0,99 %; ч.т. — 13,30 %), *Orthotrichum obtusifolium* (п.п. — 0,18 %; ч.т. — 11,11 %), *Funaria hygrometrica* (п.п. — 0,03 %; ч.т. — 2,22 %). Усі виявлені мохи є епігейними видами, крім епіфіта *Orthotrichum obtusifolium*. Розселення цього виду на нетиповому субстраті відбувається із залишків деревини численними виводковими тіль-



Рис. 2. Ділянки здійснення підземної виплавки сірки, вкриті *Dicranella cerviculata*
Fig. 2. The areas over underground sulfur melting covered with *Dicranella cerviculata*

цями. На дослідних ділянках загальне проективне покриття бріофітів сягало $71,19 \pm 3,51$ %, коефіцієнт варіації (C_v) — 33,1 %, що вказує на значну фрагментованість покриву. Середня біомаса дернин становила $0,27$ г/см² (табл. 1).

Виявлений позитивний кореляційний зв'язок між проективним покриттям та біомасою домінанта *D. cerviculata* ($r = 0,53$) свідчить про успішне розселення моху на території підземної виплавки сірки та його значну продуктивність.

Мохи здатні поглинати вологу роси, туману й опадів, а потім перерозподіляти її між наземною (пагонами) та підземною (ризоїдний шар) частинами гаметофіту. Як свідчать отримані результати, вологість мохових дернин ($53,2 \pm 5,7$ %) виявилася в 2,1 раза більшою порівняно з субстратом під ними ($24,8 \pm 1,7$ %). Вологість оголеного субстрату становила $18,5 \pm 2,9$ %, тобто в 2,9 раза менша, ніж субстрату під мохами. Коефіцієнт варіації вологості для рослин був у 1,6 і 2 рази більшим для субстрату під ними і для оголеного субстрату відповідно.

Окрім того, змінювалися середні значення рН субстрату: під моховими дернинами (на глибині 0,5–1,0 см) — рН 3,50–3,55, на глибині 2–3 см — рН 3,97–4,05, тоді як для оголеного субстрату (незалежно від глибини) рН дорівнював 2,40–3,90. З'ясовано кореляційні зв'язки: між підвищенням значень рН поверхневих шарів субстрату і збільшенням біомаси мохів ($r = 0,32$), між підвищенням рН субстрату на глибині 2 см і зростанням його вологості ($r = 0,38$).

На території підземної виплавки сірки гіперацидофільний вид моху *Dicranella cerviculata* спочатку поширювався протонеюмою, яка утворилася зі спор численних коробочок мохових дернин із ділянок непорушеного ґрунту. Спершу багаторічна протонема інтенсивно розросталася на оголеному субстраті, частково занурюючись у його верхній шар, а потім утворювала густе плетиво повітряної протонеми. Стадія протонеми тривала 2–3 роки, а появу поодиноких гаметофорів спостерігали на другому році розвитку (Rabuk et al., 2012). На ділянках, заселення яких триває понад п'ять років, *D. cerviculata* розповсюджується так: біля межі непорушеного ґрунту (до 1 м) ростуть гаметофори з коробочками, далі смугою 1,0–1,5 м — протонема з бруньками та молоді гаметофори; смугою до 2 м — протонема.

Встановлено, що показники кислотності під дернинами *D. cerviculata* були в 1,5 раза меншими,

Таблиця 1. Мінливість показників рН субстрату та вологості дернин мохоподібних залежно від їхньої біомаси на території, де проводилася підземна виплавка сірки

Table 1. The variability of pH values of substrate and humidity of moss turfs depending on their biomass on the territory of underground sulfur melting

Вид	Біомаса, г/см ²	Вологість дернин, %	pH
<i>Bryum caespitium</i> Hedw.	0,31	$62,1 \pm 1,2$	5,4–5,6
<i>Cephalozia catenulata</i> (Huebener.) Lindb.	0,16	$53,2 \pm 0,1$	4,4–4,5
<i>Dicranella cerviculata</i> (Hedw.) Schimp.	0,36	$58,7 \pm 1,0$	2,4–3,9
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	0,33	$43,5 \pm 1,2$	3,5–4,2
<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.	0,19	$63,0 \pm 1,4$	5,5–6,0
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	0,41	$60,6 \pm 1,9$	5,0–5,8
<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.	0,15	$31,7 \pm 1,7$	3,7–4,3

Таблиця 2. Залежність між вологістю й актуальною кислотністю мохових дернин *Dicranella cerviculata*

Table 2. The dependence between humidity and actual acidity of moss turfs of *Dicranella cerviculata*

Об'єкт дослідження	Вологість, %	pH (H ₂ O)
контроль (оголений субстрат)	$24,7 \pm 5,9$	$2,65 \pm 0,31$
мохова дернина	$69,6 \pm 4,0$	$3,80 \pm 0,37$
субстрат під дерниною	$40,0 \pm 3,9$	$4,26 \pm 0,23$

ніж оголеного субстрату на глибині 2 см. Середнє значення рН міжкапілярної вологи мохової дернини *D. cerviculata* становило 3,8, тоді як під дернинами — рН 4,26. Вологість оголеного субстрату була в 1,6 і 2,8 раза меншою порівняно з субстратом під мохом і в моховій дернині (табл. 2).

З'ясовано, що кислотність субстрату під дернинами моху залежить насамперед від його вологості. Отже, *D. cerviculata* сприяє зменшенню кислотності субстрату на території підземної виплавки сірки внаслідок інтенсивного розкладу відмерлих частин дернин і переміщення асимілятивних моху у глибші шари субстрату.

Виявлено, що під моховим покривом *D. cerviculata*, де відбуваються мінералізація та гуміфікація відмерлих частин рослин, утворюється прошарок темнішого кольору — органо-аккумулятивний горизонт (рис. 3).

Визначено, що співвідношення між фотосинтезувальною (зеленою) та відмерлою (бурою) частинами в дернинах моху становило від 1:2,8 до 1:3,2. Найвищий ступінь розкладу дернин вияв-

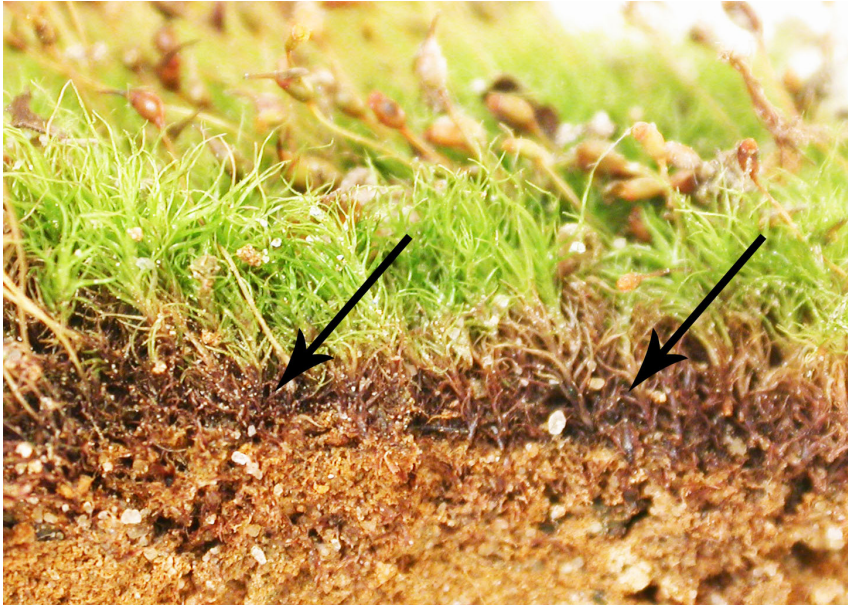


Рис. 3. Органо-аккумулятивний горизонт під дерниною *Dicranella cerviculata*

Fig. 3. Organic-accumulative horizon under the *Dicranella cerviculata* sod

лено в зразках моху в зниженнях рельєфу (вологість — 28,4 %, інтенсивність освітлення — 70,5 тис. лк, температура субстрату +27 °C) порівняно з підвищеними ділянками (вологість — 19,7 %, інтенсивність освітлення — 80,0 тис. лк, температура субстрату +29 °C), де вміст відмерлої частини моху був найнижчим. Таким чином, встановлено, що товщина бурої частини дернин моху значною мірою залежала від мікрокліматичних умов місцезростань, передусім від ступеня зволоження субстрату.

За літературними даними, в мохів найбільше Карбону локалізується у старіючих бурих частинах пагонів (Ringen, 2006). Оцінено специфіку локалізації $C_{\text{орг}}$ у дернинах *D. cerviculata* і виявлено його найвищий вміст у відмерлих частинах мохових дернин.

Вміст органічного Карбону під дернинами *D. cerviculata* становив $1,2 \pm 0,2$ %, тоді як в оголеному субстраті — $0,6 \pm 0,1$ %. Концентрація $C_{\text{орг}}$ у верхньому шарі оголеного субстрату змінювалася від 0,3 % до 0,9 %, а в субстраті під моховим покривом — від 0,6 % до 1,7 %, причому найвищий рівень накопичення $C_{\text{орг}}$ (1,7 %) під дернинами моху був на ділянках із найвищою вологістю субстрату (65,5 %), коли частка бурої частини моху сягала 70 %.

За результатами кореляційно-регресійного аналізу зв'язку між масою відмерлої частини дернинок моху та вмістом органічного Карбону в субстраті визначено коефіцієнт кореляції, який дорівнює 0,7 (рис. 4).

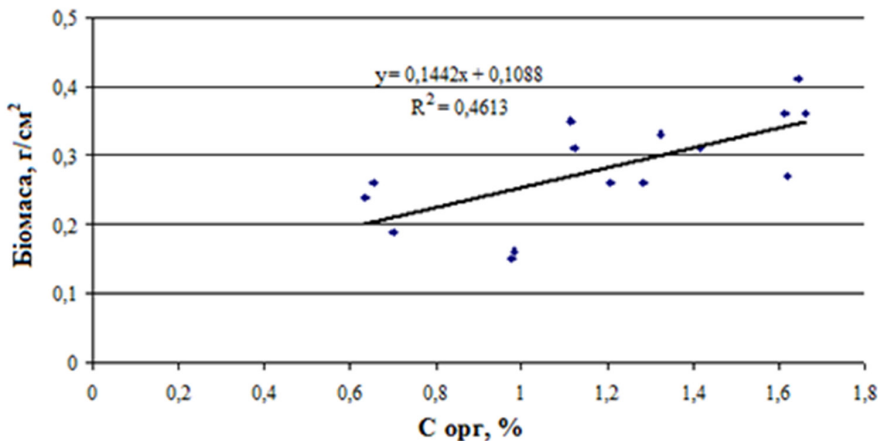


Рис. 4. Залежність вмісту органічного Карбону від біомаси *Dicranella cerviculata*

Fig. 4. The dependence of the organic carbon content on *Dicranella cerviculata* biomass

Рівень апроксимації (R^2) становив 0,46, тобто підвищення вмісту органічного Карбону в субстраті на 46 % зумовлено потужністю мохової підстилки. Отже, можна стверджувати, що з участю бріофітів на території підземної виплавки сірки в поверхневому шарі субстрату нагромаджується органічна речовина та ініціюються ґрунтотвірні процеси.

Таким чином, виявлено функціональний зв'язок фотосинтезувальної (зеленої) та бурої фітомаси і продуктів розпаду мохових дернин, що свідчить про позитивну роль *D. cerviculata* у поліпшенні умов едафотопу на території підземної виплавки сірки.

Висновки

З'ясовано вплив піонерних видів мохоподібних із різними показниками біомаси на вологість і рН техногенних субстратів на території Немирівського родовища, де здійснювалася підземна виплавка сірки (Львівська обл.).

Відзначено особливості розселення домінантно-го моху *Dicranella cerviculata* на девастованих територіях і визначено його участь у їхній ренатуралізації.

Встановлено, що *D. cerviculata* істотно впливає на вологість й актуальну кислотність техносубстратів, ініціює ґрунтотвірні процеси внаслідок нагромадження органічного Карбону в моховій підстилці.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Arynushkina E.V. *Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochvy*, Moscow: MGU, 1976, 488 pp. [Аринушкина Е.В. *Руководство по химическому анализу почв.* — М.: МГУ, 1970. — 488 с.].
- Batalov A.E., Shavryna E.V. *Vestnyk Pomors'koho unversyteta*. Ser. Estestvennye i tochnye nauky, 2004, 2(6), pp. 53–56. [Баталов А.Е., Шаврина Е.В. Мониторинг растительности на Ардалинском нефтяном месторождении // *Вестник Поморского университета*. Сер. «Естественные и точные науки». — 2004. — 2(6). — С. 53–56].
- Didukh O.I., Mal'ovanyu M.S., Shpakiv'ka I.M. *Visnyk of Lviv Polytechnic National University*, 2008, 609, pp. 225–233. [Дідух О.І., Мальований М.С., Шпаківська І.М. Фізичні властивості ґрунтів у межах посттехногенного ландшафту Яворівського ДГХП «Сірка» // *Вісник Національного університету «Львівська політехніка»*. — 2008. — 609. — С. 225–233].
- During H.J. Ecological classifications of bryophytes and lichens. In: *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Eds J.W. Bates, A.M. Farmer, Oxford: Clarendon Press, 1992, pp. 1–31.
- Hol'dbergh Y.L. *Ekologia*, 1997, 6, pp. 468–470. [Гольдберг И.Л. Изменение мохового покрова темнохвой-
- ных лесов южной тайги в условиях техногенного загрязнения // *Экология*. — 1997. — 6. — С. 468–470].
- Longton R.E. *Biology of Polar Bryophytes and Lichens*, Cambridge: Cambridge Univer. Press, 1988, 324 pp.
- Longton R.E. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. In: *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Eds J.W. Bates and A.M. Farmer, Oxford: Clarendon Press, 1992, pp. 32–76.
- Manuyilova H.M. *Naukovyy visnyk UkrDLTU*, 2004, 14(4), pp. 34–37. [Мануйлова Г.М. Развитие растительности на девастованных землях гірничодобувних підприємств // *Науковий вісник УкрДЛТУ*. — 2004. — 14(4). — С. 34–37].
- Maryskevych O.H., Shpakiv'ska I.M., Didukh O.I. *Naukovyy visnyk Chernivets'koho un-tu*. Ser. biolohichna, 2005, 251, pp. 175–185. [Марискевич О.Г., Шпаківська І.М., Дідух О.І. Формування ґрунтів у межах техногенного ландшафту Яворівського ДГХП «Сірка» // *Науковий вісник Чернівецького ун-ту*. Сер. біол. — 2005. — 251. — С. 175–185].
- Metodycheskie rekomendatsyi po provedeniyu polevykh y laboratornykh yssledovaniy pochvy i rasteniy pri kontrole zahryazneniya okruzhayushchey sredey metallamy*. Moscow: Gydrometeoizdat, 1981, 110 pp. [Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. — М.: Гидрометеоиздат, 1981. — 110 с.].
- Mineev V.H. *Praktikum po agrohimii*, Moscow, 1989, 304 pp. [Минеев В.Г. *Практикум по агрохимии*. — М., 1989. — 304 с.].
- Nikitin B.A. *Ahrokhimiya*, 1972, 3(3), pp. 123–125. [Никитин Б.А. Определение содержания гумуса в почве // *Агрохимия*, 1972. — 3(3). — С. 123–125].
- O'Neill K.P. Role of bryophyte-dominated ecosystems in the global carbon budget. In: *Bryophyte Biology*. Eds A.J. Shaw, B. Gofinet, Cambridge: Cambridge Univer. Press, 2000, pp. 344–368.
- Plokhynskiy N.A. *Biometriya*, Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 367 pp. [Плохинский Н.А. *Биометрия*. — М.: Изд-во МГУ, 1970. — 367 с.].
- Pol'chyna S.M. *Metodychni rekomendatsiyi do laboratornykh i praktichnykh robot z ґruntovnavstva*, Chernivtsi: ChDU, 1991, 60 pp. [Польчина С.М. *Методичні рекомендації до лабораторних і практичних робіт з ґрунтознавства*. — Чернівці: ЧДУ, 1991. — 60 с.].
- Rabyk I.V., Shcherbachenko O.I., Danylkiv I.S. In: *IV vidkrytyy z'yizd fitobiologiv Prychornomor'ya, prysvyachenyyu yuvileyu prof. M.F. Boyka: zbirnyk tez dopovidey (Kherson, 19 sichnya 2012 r.)*, Kherson: Aylant, 2012, p. 21. [Рабик І.В., Щербаченко О.І., Данилків І.С. Аналіз динаміки бріофітного покриву на території підземної виплавки сірки Немирівського родовища / *IV відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я, присвячений ювілею проф. М.Ф. Бойка: збірн. тез доповідей (Херсон, 19 січня 2012 р.)*. — Херсон: Айлант, 2012. — С. 21
- Ringen D. *The role of moss in facilitating natural revegetation of metal-contaminating sites during primary succession*, 2006, available at: www.bioed.org/ibscore/.

Рекомендує до друку
С.Я. Кондратюк

Надійшла 14.09.2015 р.

Щербаченко О.И., Рабык И.В., Лобачевская О.В.
Участие мхов в ренатурализации девастированных территорий Немировского месторождения серы (Львовская обл.). — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 596–602.

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

Полученные результаты свидетельствуют о положительной роли пионерных видов мхов в улучшении условий эдафотопы на территории, где осуществлялась подземная выплавка серы. Отмечена важность доминантного вида *Dicranella cerviculata* как инициатора образования зародышевого гумусового горизонта на техногенных субстратах. Определена зависимость уровня накопления органического Карбона в моховой подстилке от массы отмершей части *D. cerviculata* и условий эдафотопы (pH и влажности). Кроме того, выявлено, что под бриофитным покровом возникают условия, благоприятные для развития почвенной биоты, а также для успешного восстановления растительного покрова благодаря увеличению влажности, содержанию органического Карбона и понижению кислотности техногенного субстрата. Таким образом, оценка мхов на территории, где производится подземная выплавка серы, свидетельствует о важной роли этих растений в восстановлении техногенных ландшафтов серных месторождений.

Ключевые слова: выплавка серы, *Bryophyta*, влажность, актуальная кислотность, органический Карбон.

Shcherbachenko O.I., Rabyk I.V., Lobachevska O.V.
Role of bryophytes in renaturalization of the devastated areas of Nemyriv sulfur deposit (Lviv Region). — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72 (6): 596–602.

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

The obtained results suggest the positive role of pioneer species of mosses in improvement of edaphotope conditions in the area of underground sulfur melting. The importance of a dominant species, *Dicranella cerviculata*, as the initiator of embryonic development of humus horizon on technogenic substrates, is highlighted. The dependence of the level of organic carbon accumulation in the moss litter on the dead biomass of *D. cerviculata* and edaphotope conditions (pH and humidity) was detected. In addition, it was found that conditions under the bryophyte cover are favorable for the development of soil biota and, consequently, for the restoration of plant cover, mostly due to higher humidity, the organic carbon content and decreased acidity of the technogenic substrate. Thus, evaluation of mosses in the area of sulfur underground meltings demonstrates the important role of these plants in restoration of technogenic landscapes of sulfur deposits.

Key words: sulfur underground melting, bryophytes, actual acidity, humidity, organic carbon.

НОВІ ВИДАННЯ

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

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

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

**ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ВПЛИВУ НІКЕЛЮ ТА КАДМІЮ НА ОРГАНІЗАЦІЮ
МІКРОТРУБОЧОК У КЛІТИНАХ КОРЕНІВ *ARABIDOPSIS THALIANA***

Горюнова І.І., Ємець А.І., Блюм Я.Б. Порівняльний аналіз впливу нікелю та кадмію на організацію мікротрубочок у клітинах коренів *Arabidopsis thaliana*. — 2015. — Укр. ботан. журн. — 72(6): 603—609.

За допомогою лазерної сканувальної мікроскопії досліджено ушкоджувальний вплив найбільш токсичних металів-полютантів — нікелю (Ni^{2+}) та кадмію (Cd^{2+}) — на прижиттєву організацію мікротрубочок різних типів клітин кореня *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh.. Для прижиттєвої візуалізації мікротрубочок використано лінію арабідопсису, здатну експресувати химерний ген *gfp-map4*. Уперше продемонстровано, що Ni^{2+} і Cd^{2+} порушують організацію та орієнтацію мікротрубочок у клітинах. Виявлено, що найчутливішими до дії як кадмію, так і нікелю, є мікротрубочки клітин поділу та перехідної зони коренів *A. thaliana*. Сильнішим токсичним ефектом володіє кадмій, який спричиняє зміни організації мікротрубочок також у клітинах меристеми, кортексу зони розтягу та зони диференціації.

К л ю ч о в і с л о в а: клітини кореня, цитоскелет, мікротрубочки, важкі метали, нікель, кадмій

Вступ

Цитоскелет — найважливіший компонент рослинної клітини, що складається із взаємопов'язаних частин — мікротрубочок та актинових філаментів (мікрофіламентів). Мікротрубочки — це постійні високодинамічні складові цитоскелета рослинної клітини, що забезпечують низку життєво важливих процесів, таких як поділ і ріст, позиціонування органел, підтримування постійної форми та полярності клітин, мікрокомпарменталізація та внутрішньоклітинний транспорт (Ehrhard, Shaw, 2006). Організація мікротрубочок дуже чутлива до дії біотичних й абіотичних чинників. Ураження клітин патогенними або симбіотичними бактеріями, грибами та вірусами зумовлює стресову і/або адаптивну реорганізацію цитоскелета (Takemoto, Hardham, 2004). Низькі та високі температури, сила тяжіння, осмотичний стрес (Nick, 2013) і низка інших абіотичних факторів також впливають на динаміку мікротрубочок. Окрім того, на організації різних типів мікротрубочок позначаються такі внутрішньоклітинні сигнали, як фітогормони (Blume et al., 2012) та сигнальні молекули, наприклад, оксид азоту (NO) (Yemets et al., 2011). Процеси полімеризації і/або деполімеризації мікротрубочок порушуються і внаслідок впливу такого абіотичного чинника, як важкі метали. Досліджувані нами Ni^{2+} і Cd^{2+} , за найпоширенішою хімічною класифікацією, підпадають під загальноприйняте визначення

«важкі метали», до яких належать елементи з металевими властивостями й атомною масою понад 40–50 Да та густиною 4 ± 1 г/см³ (Duffus, 2002). Разом з тим Ni^{2+} , як ультрамікроелемент, забезпечує у рослин біологічну активність гліюксалази, редуктази й уреази, супероксиддисмутази та гідрогенази, бере участь у метаболізмі водню, метану та в інших метаболічних процесах (Chen et al., 2009).

Ni^{2+} і Cd^{2+} , подібно до інших важких металів, впливають на ріст і морфогенез рослин, тому вивчення їхньої дії на мікротрубочки, які саме і забезпечують ці процеси, є дуже актуальним. Окрім анеугенного ефекту, описаного в літературі та спричиненого антимікротрубочковим впливом Ni^{2+} і Cd^{2+} на веретено поділу та інші мітотичні структури, існують дані про безпосередню дію цих важких металів на мікротрубочки інтерфазних і мітотичних клітин. Раніше було показано, що активна деполімеризація в клітинах меристеми у *Allium cepa* L. відбувається під впливом $CdCl_2$, що може пояснюватися ініціацією іонами Cd^{2+} значної реорганізації мікротрубочок на незаякорених плюскінцях, і в разі обробки $NiSO_4$ спостерігається стабілізація кортикальних мікротрубочок (Dovgalyuk et al., 2003). У культурі одноклітинних водоростей *Spirogyra decimina* (Müll.) Kütz. $CdCl_2$ і $NiCl_2$ зумовлюють необоротну дезорганізацію кортикальних мікротрубочок в інтерфазних клітинах (Pribyl et al., 2005). Однак отриманих даних ще недостатньо для розуміння механізмів впливу Ni^{2+} і Cd^{2+} на рослинні клітини.

Раніше ми дослідили дію нікелю та кадмію на мікрофіламенти різних типів клітин коренів як одну з потенційних мішеней цих металів. Продемонстровано, що розлади в нативній організації мікрофіламентів є однією з причин інгібування росту та порушення нормальної морфології головних коренів *Arabidopsis thaliana* (GFP-FABD2) під впливом CdSO₄ (Horiunova et al., 2014) і NiSO₄ (Horiunova et al., 2015). Зокрема, показано, що після 6 год обробки цими металами морфологія коренів залишалася інтактною. Лише в поодиноких випадках спостерігали збільшення довжини та кількості кореневих волосків, а також свелінг (розбухання) трихобластів й атрихобластів зони диференціації, а в разі обробки Cd²⁺ — часткове відмирання клітин меристеми (Horiunova et al., 2014). Сильніші морфологічні порушення фіксували після 24, 48 і 72 годин обробки нікелем і кадмієм. Зокрема, в результаті впливу Ni²⁺ і Cd²⁺ спостерігалася потемніння клітин зони поділу, перехідної зони та зони елонгації, декороване нами за допомогою пропідіуміодиту — маркера мертвих клітин. Водночас обробка зазначеними металами призводила до розбухання епідермальних клітин зони поділу та перехідної зони, трихобластів й атрихобластів зони диференціації (Horiunova et al., 2014, 2015). Причиною таких змін, як ми продемонстрували, є безпосередній вплив Ni²⁺ і Cd²⁺ на компоненти цитоскелета, зокрема на актинові філаменти. У зв'язку з цим вважаємо за доцільне вивчити дію вказаних важких металів на інші складові цитоскелета — мікротрубочки клітин коренів, які є вельми чутливими до інтоксикації ґрунтовими полутантами.

Об'єкти та методи дослідження

Для досліджень ми використовували корені чотириденних проростків лінії *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (екотип Landsberg erecta (Ler.)). Вони експресують химерний ген *gfp-map4*, котрий дає змогу прижиттєво вивчати динаміку й організацію мікротрубочок за допомогою візуалізації сигналу зеленого флуоресцентного білка (GFP), злитого з білком MAP-4, який асоційований із мікротрубочками. Корені обрані нами за об'єкт досліджень, оскільки вони є універсальною моделлю завдяки наявності в структурі різних типів клітин, що перебувають на різних етапах розвитку і, відповідно, мають практично всі мікротрубочкові побудови, характерні для рослинних об'єктів.

Приготування живильних середовищ, пророщування насіння, обробку чотириденних проростків концентраціями 5–20 мкМ NiSO₄ і CdSO₄ (Sigma-Aldrich, USA), а також дослідження організації мікротрубочок у клітинах зон поділу, перехідної зони, зон елонгації та диференціації *in vivo* з використанням лазерного сканувального конфокального мікроскопа LSM 5 PASCAL (CarlZeiss, Німеччина) проводили за раніше описаною нами методикою (Horiunova et al., 2014). За допомогою програмного забезпечення версії 4SP2 LSM 510 META отримували тривимірні зображення організації мікротрубочок на основі серії оптичних зрізів (Z-стеків) з інтервалом 0,2–0,7 мкм. Дослідження повторювали 3–5 разів, вивчали не менше десяти проростків для кожної із зазначених концентрацій.

Результати досліджень та їх обговорення

Ми з'ясували, що в епідермальних клітинах кореневого апекса (стрілка на рис. 1, *a*) та перехідної зони (дистальної зони розтягу) (стрілка на рис. 2, *a*) необроблених (контрольних) коренів кортикальні мікротрубочки представлені близькорозміщеними одна до одної паралельними рядами.

На стадії інтерфази в клітинах меристеми помітні ендоплазматичні мікротрубочки, які радіально відходять від ядра (стрілка на рис. 1, *e*). В епідермальних клітинах і клітинах кортексу зони розтягу кортикальні мікротрубочки орієнтовані поперечно і навскісно щодо основної осі кореня (стрілки на рис. 2 *a*, *e*). У клітинах зони диференціації мікротрубочки набувають навскісної, а у віддаленіших від кореневого апекса клітинах — поздовжньої орієнтації. В атрихобластах кортикальні мікротрубочки орієнтуються навскісно. В трихобластах, які розвиваються, кортикальні мікротрубочки орієнтовані неупорядковано, а в зрілих корневих волосках — поздовжньо.

Нами встановлено, що зміни типової організації мікротрубочок спостерігаються вже в разі обробки 5 мкМ Ni²⁺. Так, обробка 5 і 10 мкМ протягом 1 год сформувала реорієнтовані мікротрубочки в епідермальних клітинах кореневого апекса (стрілки на рис. 1, *b*, *c*). Унаслідок обробки нікелем концентрацією 20 мкМ ми фіксували мікротрубочки з неупорядкованою орієнтацією (стрілки на рис. 1, *d*). Обробка 5, 10 і 20 мкМ Ni²⁺ спричинила незначне порушення нативної організації мікротрубочок меристематичних клітин (стрілки на рис. 1, *f–h*). В епідермальних клітинах перехідної зони та зони

Nickel

Control 5 μM 10 μM 20 μM

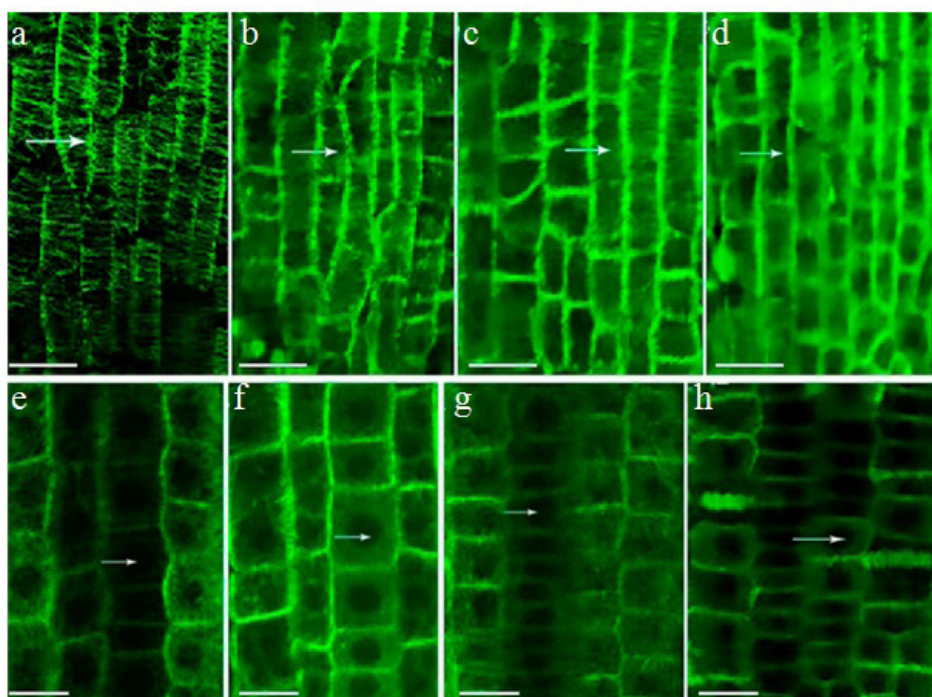


Рис. 1. Організація мікротрубочок в епідермальних клітинах кореневого апекса (b–d) і клітинах апікальної меристеми (f–h) головних коренів *Arabidopsis thaliana* (GFP-МАР4) після обробки проростків Ni^{2+} протягом 1 год: a, e — контроль; b, f — 5 мкМ; c, g — 10 мкМ; d, h — 20 мкМ. Масштаб: 20 мкм

Fig. 1. Organization of microtubules in epidermal cell of root apex (b–d) and apical meristem (f–h) of *Arabidopsis thaliana* (GFP-МАР4) primary roots after seedling treatment by Ni^{2+} during 1 h: a, e — control; b, f — 5 μM ; c, g — 10 μM ; d, h — 20 μM . Bars: 20 μm

Nickel

Control 5 μM 10 μM 20 μM

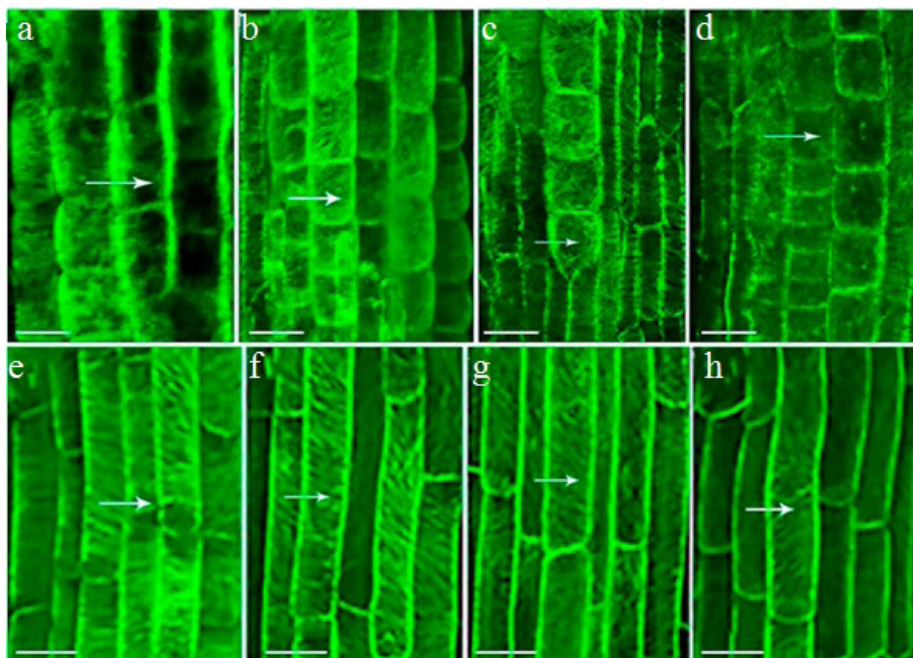


Рис. 2. Організація мікротрубочок в епідермальних клітинах перехідної зони (b–d) і зони розтягу (f–h) головних коренів *Arabidopsis thaliana* (GFP-МАР4) після обробки проростків Ni^{2+} протягом 1 год: a, e — контроль; b, f — 5 мкМ; c, g — 10 мкМ; d, h — 20 мкМ. Масштаб: 20 мкм

Fig. 2. Organization of microtubules in epidermal cell of transitions zone (b–d) and elongation zone (f–h) of *Arabidopsis thaliana* (GFP-МАР4) primary roots after seedling treatment by Ni^{2+} during 1 h: a, e — control; b, f — 5 μM ; c, g — 10 μM ; d, h — 20 μM . Bars: 20 μm

елонгації, починаючи з обробки концентрацією 5 мкМ, спостерігалася їхня рандомізація (стрілки на рис. 2, *b, f*), яка посилювалася зі збільшенням концентрації до 10 (стрілки на рис. 2, *c, g*) і 20 мкМ (стрілки на рис. 2, *d, h*). При цьому руйнування мікротрубочок ми не виявили. Мережа мікротрубочок у клітинах кортексу зони розтягу була подібною до контролю, поперечною і навскісною, внаслідок впливу всіх досліджуваних концентрацій. Тоді як у трихобластах, атрихобластах епідерми та кореневих волосках мікротрубочки були незначною мірою дезорієнтовані.

Сильніший вплив на організацію мікротрубочок мав Cd^{2+} . Так, у концентрації 5 мкМ він зумовив різко виражену неупорядкованість мікротрубочок в епідермальних клітинах кореневого апекса та меристематичних клітинах (стрілки на рис. 3, *b, f*). Тоді як в епідермальних клітинах перехідної зони (стрілка на рис. 4, *b*) та зони розтягу (рис. 4, *f*), крім дезорганізації, спостерігалася також їхня часткова (перехідна зона) (рис. 2, *b*) або повна деполімеризація (зона розтягу) (стрілка на рис. 2, *f*).

Клітини кортексу зони розтягу, а також трихобласти, атрихобласти і кореневі волоски виявилися менш чутливими до вказаної концентрації, оскільки в них сформувалися мікротрубочки з частково порушеною нативною орієнтацією. Ще різкішим виявився вплив кадмію концентрацією 10–20 мкМ. В епідермальних клітинах зони меристеми (стрілки на рис. 3, *c, d*), перехідної зони (рис. 4, *c, d*) та зони розтягу (рис. 2, *d, h*), а також у меристематичних клітинах (рис. 3, *d, h*) відбувалося сильне руйнування мікротрубочок, а в клітинах кортексу зони розтягу сформувалися хаотично орієнтовані мікротрубочки. У трихобластах й атрихобластах орієнтація була змінена з навскісної на поперечну, з їх частковою деполімеризацією, яка також фіксувалася і в кореневих волосках.

Сильніший токсичний ефект проявив кадмій. Він спостерігався більшою мірою в епідермальних клітинах зони меристеми, перехідної зони та зони розтягу, а також у меристематичних клітинах, що може впливати на ріст і морфогенез коренів рослин. Менше підпадали під дію Cd^{2+} клітини кортексу зони розтягу, трихобласти, атрихобласти та кореневі волоски зони елонгації.

Водночас мішенню для впливу всіх зазначених концентрацій нікелю більшою мірою стали мікротрубочки епідермальних клітин зон поділу та розтягу, менше це позначалося на зоні елонгації та клі-

тинах зони диференціації. Причому в меристематичних клітинах і клітинах кортексу зони елонгації сформувалися здебільшого типові за структурою мікротрубочки.

Таким чином, нікель і кадмій виявили подібний вплив на мікротрубочки епідермальних клітин зон поділу та розтягу, які першими безпосередньо контактують з іонами цих металів. Підкреслимо, що в разі обробки нікелем мікротрубочок клітин меристеми та кортексу зони розтягу вони практично не руйнувалися, на відміну від обробки цих типів клітин кадмієм.

Наявність швидкої відповіді мікротрубочок на індукований зазначеними важкими металами стрес дає підстави припускати, що нікель і кадмій починають діяти на компоненти цитоскелета ще до їхнього проникнення в цитоплазму. Існують дані про механізми взаємодії: клітинна стінка — плазмалема — мікротрубочки. Отже, мікротрубочки здатні реагувати на зовнішні сигнали за допомогою білків-рецепторів, розміщених у плазмалемі та пов'язаних із плюс-кінцями мікротрубочок, що пояснює наявність порушень нативної організації мікротрубочок після нетривалої обробки важкими металами (Miller et al., 1996). Можливо, накопичення металів на клітинній стінці, а потім — на плазмалемі супроводжується зміною організації мікротрубочок. Це ініціює, через взаємозв'язок мікротрубочки—мікрофіламенти, порушення орієнтації мікрофіламентів, що ми показали раніше (Hogiunova et al., 2014, 2015).

Після проникнення важких металів у клітини запускаються складні механізми їхньої детоксикації, такі як накопичення в симпласті, зв'язування в клітинній стінці та/або ж інгібування ендоцитозу. Якщо концентрація важких металів надто висока, запускаються механізми синтезу метал-хелатинів, а також накопичення їх у вакуолях. Водночас відбувається каскад реакцій оксидативного стресу, обумовлений посиленням синтезом стресових білків, сигнальних молекул і гормонів (Duffus, 2002).

Причому, незалежно від успішності запуску захисних механізмів у клітинах у відповідь на стрес, індукований важкими металами, в цей процес також залучається цитоскелет. Існують кілька механізмів взаємодії важких металів із цитоскелетом. Перший стосується їхнього безпосереднього впливу на процеси полімеризації компонентів цитоскелета — внаслідок зв'язування іонів важких металів з білками цитоскелета. Одним із спільних для

Cadmium

Control 5 μM 10 μM 20 μM

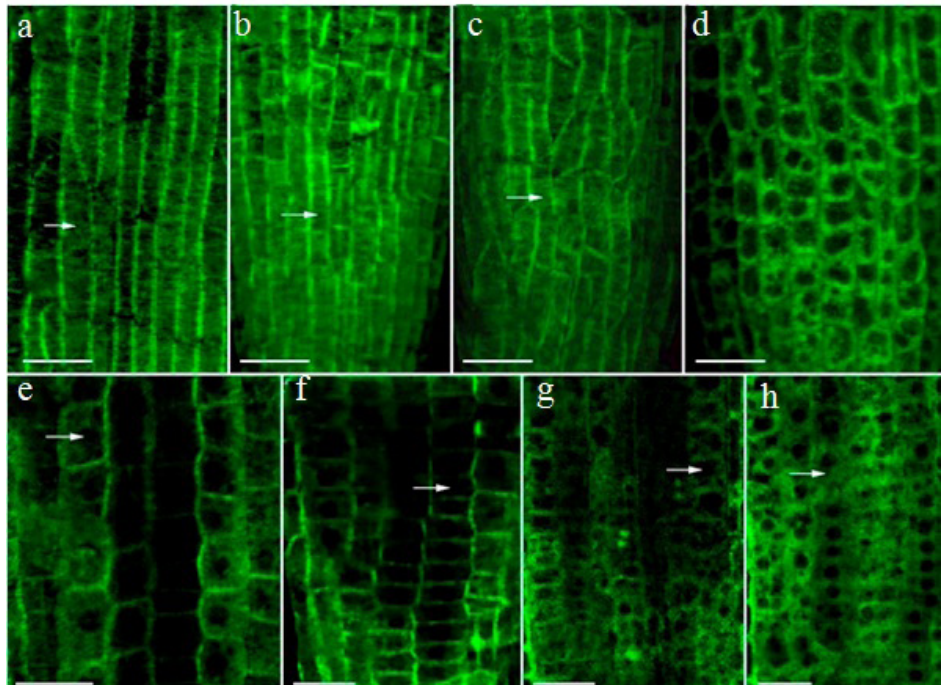


Рис. 3. Організація мікротрубочок в епідермальних клітинах кореневого апекса (*b–d*) і клітинах апікальної меристеми (*f–h*) головних коренів *Arabidopsis thaliana* (GFP-МАР4) після обробки проростків Cd^{2+} протягом 1 год: *a, e* — контроль; *b, f* — 5 мкМ; *c, g* — 10 мкМ; *d, h* — 20 мкМ. Масштаб: 20 мкм

Fig. 3. Organization of microtubules in epidermal cells of root apex (*b–d*) and meristem (*f–h*) of *Arabidopsis thaliana* (GFP-МАР4) primary roots after seedling treatment by Cd^{2+} during 1 h: *a, e* — control; *b, f* — 5 μM ; *c, g* — 10 μM ; *d, h* — 20 μM . Bars: 20 μm

Cadmium

Control 5 μM 10 μM 20 μM

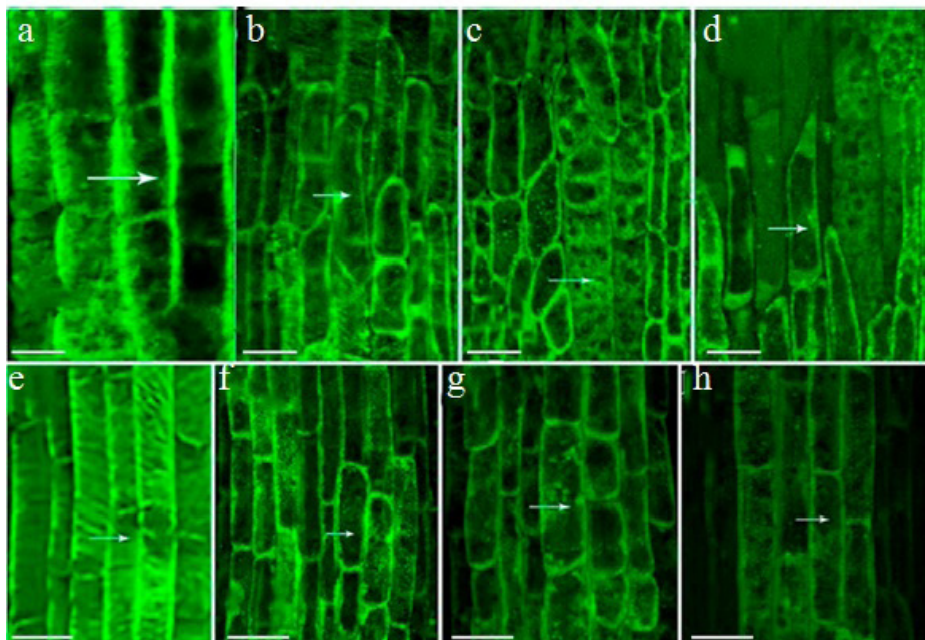


Рис. 4. Організація мікротрубочок в епідермальних клітинах перехідної зони (*b–d*) і зони розтягу (*f–h*) головних коренів *Arabidopsis thaliana* (GFP-МАР4) після обробки проростків Cd^{2+} протягом 1 год: *a, e* — контроль; *b, f* — 5 мкМ; *c, g* — 10 мкМ; *d, h* — 20 мкМ. Масштаб: 20 мкм

Fig. 4. Organization of microtubules in epidermal cell transitions zone (*b–d*) and elongation zone (*f–h*) of *Arabidopsis thaliana* (GFP-МАР4) primary roots after seedling treatment by Cd^{2+} during 1 h: *a, e* — control; *b, f* — 5 μM ; *c, g* — 10 μM ; *d, h* — 20 μM . Bars: 20 μm

всіх важких металів механізмів впливу є здатність зв'язувати вільні SH-групи (Miller et al., 1996). Відомо, що CdCl₂ перешкоджає полімеризації мікротрубочок завдяки приєднанню до вільних SH-груп, що заважає їхній нормальній полімеризації (Liliom et al., 2000). Ще одним механізмом є конкурування двовалентних важких металів з іонами Ca²⁺ у цитоплазмі клітин.

Оскільки Cd²⁺ і Ca²⁺ володіють подібними іонними радіусами (0,099 і 0,097 нм відповідно), відразу після потрапляння Cd²⁺ у цитоплазму відбувається його зв'язування з певними сайтами в апопласті коренів, що визначає концентрацію вільного цитоплазматичного Ca²⁺ й активність кальмодуліну, який бере участь у полімеризації мікротрубочок (Buljan et al., 2001). Разом з тим є дані про специфічні для нікелю механізми впливу. Так, показано, що стабілізація мікротрубочок обумовлена здатністю Ni²⁺ заміщувати в молекулі ГТФ кофакторний іон Mg²⁺ з огляду на близькі значення їхніх радіусів і неможливість комплексу Ni-тубулін-ГТФ гідролізувати, а також завдяки можливій взаємодії Ni²⁺ з білками, асоційованими з мікротрубочками (Li et al., 1996).

Висновки

Таким чином, нами вперше продемонстровано вплив кадмію та нікелю на організацію мікротрубочок у клітинах коренів *Arabidopsis thaliana*. Найчутливішими до дії Ni²⁺ виявилися мікротрубочки в клітинах зони меристеми та перехідної зони, меншою мірою — в клітинах меристеми, кортексу зони розтягу та зони диференціації. Водночас драматичні зміни, спричинені Cd²⁺, стосувалися мікротрубочок практично всіх типів клітин коренів *A. thaliana*. Подальші поглиблені дослідження тонких механізмів фітотоксичного впливу Cd²⁺ і Ni²⁺ на всі компоненти цитоскелета рослинних клітин уможливають розробку нових ефективних стратегій захисту рослин від ушкоджувального впливу металів-полутантів ґрунтів.

Дослідження виконані в рамках тематики ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України» «Вивчення молекулярно-генетичних і клітинних механізмів стійкості рослин до абіотичних і біотичних факторів для поліпшення їх адаптивних властивостей до несприятливих умов навколишнього середовища» (2012–2016 рр.).

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Blume Ya.B., Krasylenko Ya.A., Yemets A.I. *Russ J. Plant Physiol.*, 2012, **59**(4), pp. 557–573. [Блум Я.Б., Красиленко Ю.А., Емец А.И. Влияние фитогормонов на цитоскелет растительной клетки // *Физиология растений*. — 2012. — **59**(4). — С. 557–573].
- Buljan V., Yeung S., Rushdi S., Delikatny E.J., Hambly B. Mercury and cadmium effects on microtubule polymerisation and depolymerisation, *Biophys. J.*, 2001, **80**, pp. 99–111.
- Chen C., Huang D., Liu J. Functions and toxicity of nickel in plants: Recent advances and future prospects, *Clean*, 2009, **37**(4–5), pp. 304–313.
- Dovgalyuk A., Kalynyak T., Blume Ya.B. Heavy metals have a different action from aluminium in disrupting microtubules in *Allium cepa* L. meristematic cells, *Cell Biol. Int.*, 2003, **27**, pp. 193–195.
- Duffus J.H. «Heavy metals» — a meaningless term?, *Pure Appl. Chem.*, 2002, **74**(5), pp. 793–807.
- Ehrhardt D.W., Shaw S.L. Microtubule dynamics and organization in the plant cortical array, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2006, **57**, pp. 859–875.
- Horiunova I.I., Krasylenko Yu.A., Zaslavsky V.A., Yemets A.I., *Dopov. Nac. akad. nauk Ukraine*, 2014, **9**, pp. 127–133. [Горюнова И.И., Красиленко Ю.А., Заславский В.А., Емец А.И. Влияние кадмия на организацию актиновых филаментов в клетках корней *Arabidopsis thaliana* // *Доп. НАН України*. — 2014. — **9**. — С. 127–133].
- Li W., Zhao Y., Chou I.-N. Nickel (Ni²⁺) enhancement of α -tubulin acetylation in cultured 3T3 cells, *Toxicol. Appl. Pharmacol.*, 1996, **140**, pp. 461–470.
- Liliom K., Wagner G., Pacz A., Cascante M., Kovacs J., Ovadi J. Organization-dependent effects of toxic bivalent ions. Microtubule assembly and glycolysis, *Eur. J. Biochem.*, 2000, **267**, pp. 473–479.
- Nick P. Microtubules, signalling and abiotic stress, *Plant J.*, 2013, **75**, pp. 309–323.
- Pribyl P., Cepák V., Zachlede V. Cytoskeletal alterations in interphase cells of the green alga *Spirogyra decimina* in response to heavy metals exposure: II. The effect of aluminium, nickel and copper, *Toxicol. in Vitro*, 2008, **22**, pp. 1160–1168.
- Takemoto D., Hardham A.R. The cytoskeleton as a regulator and target of biotic interactions in plants, *Plant Physiology*, 2004, **136**, pp. 3864–3876.
- Wallin M., Larrson H., Edstrom A. Tubulin sulphhydryl groups and polymerization *in vitro*. Effects of di- and trivalent cations, *Exp. Cell Res.*, 1977, **107**, pp. 219–225.
- Yemets A.I., Krasylenko Yu.A., Lytvyn D.I., Sheremet Ya.A., Blume Ya.B. Nitric oxide signalling via cytoskeleton in plants, *Plant Sci.*, 2011, **181**, pp. 545–554.

Рекомендує до друку
Є.Л. Кордюм

Надійшла 06.10.2015 р.

Горюнова И.И., Емец А.И., Блюм Я.Б. Сравнительный анализ влияния никеля и кадмия на организацию микротрубочек в клетках корней *Arabidopsis thaliana*. — Укр. ботан. журнал. — 2015. — 72(6): 603—609.

ГУ «Институт пищевой биотехнологии и геномики»
НАН Украины
ул. Осиповского, 2а, г. Киев, 04123, Украина

С помощью лазерной сканирующей микроскопии изучено влияние наиболее токсических тяжелых металлов — никеля (Ni^{2+}) и кадмия (Cd^{2+}) — на прижизненную организацию микротрубочек различных типов клеток корня *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Для визуализации микротрубочек *in vivo* была использована линия арабидопсиса, экспрессирующая химерный ген *gfp-map4*. Впервые показано, что Ni^{2+} и Cd^{2+} нарушают организацию и ориентацию микротрубочек в клетках, приводя к морфологическим изменениям корня, как основного органа растений, первым подвергающегося интоксикации почвенными поллютантами. Обнаружено, что наиболее чувствительными к действию как кадмия, так и никеля, являются микротрубочки эпидермальных клеток зоны деления и переходной зоны корня *A. thaliana*. Более сильным токсическим эффектом обладает кадмий, который вызывает изменения организации микротрубочек также в клетках меристемы, кортекса зоны элонгации и зоны дифференциации.

Ключевые слова: клетки корня, цитоскелет, микротрубочки, тяжёлые металлы, никель, кадмий.

Horiunova I.I., Yemets A.I., Blume Y.B. Comparative analysis of the effect of nickel and cadmium on the organization of microtubules in the cells of the *Arabidopsis thaliana* primary roots. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 603—609.

Institute of Food Biotechnology and Genomics, NAS of Ukraine
2a, Osipivskogo Str., Kyiv, 04123, Ukraine

The influence of the most toxic heavy metals, nickel (Ni^{2+}) and cadmium (Cd^{2+}), on the intravital organization of microtubules in various types of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. root cells was investigated using laser scanning microscopy. To visualize the microtubules *in vivo*, the *Arabidopsis* line that expresses chimeric gene *gfp-map4* was used. It was shown that Ni^{2+} and Cd^{2+} break the organization and orientation of microtubules in cells, leading to morphological changes of the root, as the main body of the plant, the first to be intoxicated by soil pollutants. It was found that the most sensitive to the effect of cadmium and nickel are microtubules of the cell division zones and transition zone of *A. thaliana* root. Cadmium has the strongest toxic effect which causes changes in microtubule organization of meristematic cells, cortex cells of the elongation zone and differentiation zone.

Key words: root cells, cytoskeleton, microtubules, heavy metals, nickel, cadmium.

НОВІ ВИДАННЯ

Мосякін С.Л., Новіков О.М., Мосякіна Н.Т., Поліхун Н.І. Науковий метод для молодих дослідників. Посібник для учнів та освітян — учасників науково-технічних конкурсів учнівської молоді / Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Українське ботанічне товариство, Національний технічний університет України «Київський політехнічний інститут», Інститут обдарованої дитини НАПН України. — К.: Наш Формат, 2015. — 72 с.

У посібнику стисло викладені засади наукового методу та сучасної базової наукової методології, подано деякі практичні рекомендації як для учнів, так і для освітян, які беруть участь у міжнародних і національних науково-технічних конкурсах учнівської молоді. Викладені матеріали ґрунтуються на досвіді авторів, задіяних у різних національних і міжнародних заходах за програмою Intel ISEF (Intel International Science and Engineering Fair), а також в інших науково-освітніх проектах із залученням наукової молоді (від старшокласників середніх навчальних закладів до студентів вищів та аспірантів). Розглянуті окремі питання практичного застосування дослідницьких методів в освіті, STEM-освіті, наукової етики та використання англійської мови в науково-проектній діяльності шкільної молоді.

Видання здійснене за підтримки Відділу преси, освіти та культури Посольства США в Україні в рамках проекту «Developing a Manual on the Scientific Method and relevant resources for students and educators participating in national and international science fairs for high school students».

Посібник розрахований на учасників конкурсів Intel ISEF в Україні, інших науково-освітніх конкурсів та олімпіад, студентів і викладачів, усіх тих, хто цікавиться проектними та дослідницькими методами навчання.



Л.Я. ПАРТИКА

АКАДЕМІК ДМИТРО КОСТЬОВИЧ ЗЕРОВ (до 120-річчя від дня народження)

Партика Л.Я. Академік Дмитро Костьович Зеров (до 120-річчя від дня народження). — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 610—618.

У статті дано розлогий огляд наукової та науково-організаційної діяльності визначного флориста-систематика, академіка АН УРСР Д.К. Зерова. У багатій творчій спадщині вченого автор огляду виокремлює його фундаментальні дослідження сфагнових і печіночних мохів. Упродовж 1921—1923 років як науковий співробітник Комісії з вивчення спорових рослин Д.К. Зеров досліджував сфагнові мохи не лише України, а й інших регіонів СРСР. Розробив типологію боліт і виявив основні фази їхнього розвитку. Отримані результати дали змогу визначити генезис українських боліт, з'ясувати закономірності динаміки їх рослинного покриву під впливом меліорації. Д.К. Зеров був засновником болотознавства в Україні. Учений відомий своїми плідними дослідженнями в галузі палеоботаніки та фітогеографії. У його публікаціях, присвячених спорово-пилковому аналізу, висвітлюються питання формування й умови розвитку сфагнових боліт України, основні риси післяльодовикової рослинності від періоду максимального зледеніння. У 1963 р. в Інституті ботаніки створюється відділ історії флори та палеоботаніки під керівництвом Д.К. Зерова. Вчений є засновником Бріологічного гербарію Інституту.

Від 1946-го і протягом сімнадцяти років Д.К. Зеров очолював Інститут ботаніки АН УРСР, який під його керівництвом виріс у провідний багатогалузевий центр ботанічної науки в Україні.

Учений-енциклопедист, блискучий ерудит, видатний педагог, людина глибокої інтелігентності й шляхетної душі, — таким постає перед нами Д.К. Зеров у пропонованому огляді.

К л ю ч о в і с л о в а: Д.К. Зеров, історія флори, філогенія спорових рослин, палеоботаніка, сфагнові мохи, печіночники



Академік АН УРСР, доктор біологічних наук, професор, лауреат Державних премій України, Заслужений діяч науки України, Д.К. Зеров належить до плеяди вчених-енциклопедистів із надзвичайно широким і розмаїтим колом наукових інтересів.

© Л.Я. ПАРТИКА, 2015

Володіючи потужним інтелектом, багатогранною ерудицією, феноменальною пам'яттю і дивовижною працездатністю, він досяг визначних успіхів у різних галузях ботанічної науки. Дмитро Костьович був блискучим флористом-систематиком і знавцем ботанічної географії та філогенії спорових рослин, видатним фахівцем у царині флори квіткових рослин. Яскравим є його внесок у розвиток вітчизняного болотознавства, історії флори та палеоботаніки. Д.К. Зеров — найкращий знавець історії ботанічної науки в Україні, творцем якої він був упродовж півстоліття.

Але, мабуть, найбільше його цікавили мохоподібні, зокрема сфагнові та печіночні мохи, які вчений досліджував усе своє життя, їм присвятив більшу частину наукової спадщини. Д.К. Зеров був одним із найвидатніших сфагнологів і гепатикологів світу.

Народився Дмитро Костьович 20 вересня 1895 року в м. Зінкові на Полтавщині, в родині вчителя. Закінчивши в 1914 р. Охтирську гімназію, вступає на природничий відділ фізико-математичного факультету Київського університету Св. Володимира.

В університеті він слухав лекції видатних професорів — С.Г. Навашина та О.В. Фоміна, які суттєво вплинули на формування його наукових інтересів. А в чудовій, дружній родині Зерових сформувалися такі цінні та привабливі риси характеру Дмитра Костьовича, як скромність, принциповість, надзвичайно висока працездатність, відданість науці, доброзичливе ставлення до людей.

У 1922 р. Д.К. Зеров закінчив університет (тоді — Київський інститут народної освіти) і був призначений асистентом кафедри морфології та систематики рослин.

Дмитро Костьович почав досліджувати сфагнові мохи ще студентом за пропозицією і під керівництвом свого вчителя академіка О.В. Фоміна. Ця група мохоподібних, як, до речі, й інші групи, була на той час майже невивченою. Д.К. Зеров енергійно взявся за цю роботу і розпочав її з дослідження сфагнових мохів околиць м. Києва.

Упродовж 1921–1923 років як науковий співробітник Комісії з вивчення спорових рослин Д.К. Зеров здійснив низку експедицій, зібрав велику колекцію сфагнових мохів, провів детальні та результативні спостереження за екологією сфагнів, опрацював багато зразків інших колекторів. Ці матеріали стали основою статті «Торфові мохи (*Sphagnales*) околиць м. Києва» (1924). Уже в цій першій праці з бріології Д.К. Зеров виявив себе спостережливим дослідником із критичним і нестандартним мисленням. Визначаючи матеріал, він користувався посібниками відомого німецького бріолога Г. Варнсторфа і вже тоді критично поставився до виділених ним численних варієтетів, які той часто описував на підставі якоїсь однієї несталі ознаки — кольору рослини, розмірів, відігнутості листочків тощо. Д.К. Зеров довів, що габітус, колір і навіть анатомічна будова сфагнів значною мірою залежать від умов існування, зокрема вологи й освітлення. Тому він зауважував, що велика кількість описаних Г. Варнсторфом варієтетів і навіть деяких видів — це просто місцеві форми, наслідок безпосереднього впливу навколишнього середовища.

Від 1931 року Дмитро Костьович обіймає посаду старшого наукового співробітника та завідувача відділу бріології в Інституті ботаніки АН УРСР, де працював до кінця життя.

Він продовжує досліджувати сфагнові мохи і в 1928 р. видає монографію «Торфові мохи України», де узагальнено всі відомі на той час дані про сфаг-



Заповідник «Хомутовський степ»,
Донецька обл. 1956 рік

нові мохи нашої країни, здійснено їхній ґрунтовний аналіз.

У формотворенні сфагнових мохів, на думку автора, головну роль відіграють зволоження й освітлення. Однак, зазначає учений, попри велику пластичність, окремі види сфагнових мохів сформувалися й існують із давніх геологічних часів. Вони мають дуже широкі циркумполярні, часто розірвані, ареали, виникнення яких не можна пояснити перенесенням зачатків рослин вітром чи птахами. Отже, у сфагнів існують старі види, що сформувалися давно, і хоча вони значно варіюють, але переважно в певних межах виду.

У 1935 р. виходить підготовлений Д.К. Зеровим «Визначник сфагнових (торфових) мохів України» — перший такий довідник із мохоподібних України, в якому підсумовано всі наявні на той час дані про сфагнові мохи. Він став цінним посібником для подальшого дослідження цих рослин.

Д.К. Зеров продовжує вивчати сфагнові мохи України і публікує низку нових матеріалів, які доповнюють відомості про їхню флору (1947, 1948). Не обмежуючись загальними питаннями флори та систематики цієї групи рослин, велику увагу вчений приділяє питанням географічного та історичного характеру. За географічним поширенням він визначає три основні групи видів сфагнів.

1. Види, розповсюджені по всій Голарктиці або у більшій її частині. В Україні вони перебувають на південній межі свого європейського ареалу. Поширення деяких з них на рівнинній частині України обмежується Поліссям. Інші види по долинах Дніпра, Сіверського Дінця та їхніх приток заходять далеко на південь — у степову смугу.

2. Види, поширені в Голарктиці тільки в тих частинах континентів, які тяжіють до океанів, — океанічні. На території України проходить південно-східна межа їхнього ареалу.

3. Гірські види, які в Україні трапляються тільки в Карпатах.

Д.К. Зеров вивчає сфагнові мохи не лише України, а й інших регіонів колишнього СРСР. У 1935 р. з'являється його цікава стаття «Сфагнові мохи Кавказу», де за літературними даними та матеріалами, опрацьованими автором, наведено 20 видів сфагнових мохів, описано їх поширення на Кавказі, умови зростання, уточнено систематику та номенклатуру, проведено ареалогічний аналіз. Окрім того, висловлені цікаві міркування про історію появи та розселення сфагнів на Кавказі. На думку вченого, сучасна ізольованість сфагнів Кавказу свідчить про те, що поширилися вони тут, найімовірніше, у третинний період зі спільних центрів Західної Європи. Під час четвертинних зледенінь сфагнова флора Кавказу зазнала кількох міграцій. Можливо, внаслідок цього вона збідніла на ряд видів і в польодовиковий період знайшла собі притулок почасти в гірських умовах, почасти — на болотах Колхідської низовини.

Вивчаючи сфагнові мохи, Дмитро Костьович зацікавився гіпново-осоковими та сфагновими болотами. Саме в той час були започатковані багаторічні дослідження боліт України: вивчені їхні флора і рослинність, описані специфічні типи рослинних комплексів, стратиграфія відкладів, з'ясовані властивості торфів і запропонована їхня класифікація. Встановлені закономірності розподілу боліт на території України та сформульовані основні принципи їх районування. Д.К. Зеров роз-

робив типологію боліт і виявив головні фази їхнього розвитку. Отримані дані дали змогу визначити походження та генезис українських боліт, з'ясувати закономірності динаміки їх рослинного покриву під впливом меліорації. Д.К. Зеров був засновником болотознавства в Україні. Його класична праця «Болота УРСР. Рослинність і стратиграфія» (1938), яку він захистив як докторську дисертацію, справила визначальний вплив на розвиток цього напрямку в Україні. Вона стала настільною книгою українських болотознавців і досі не втратила своєї актуальності в розв'язанні важливих теоретичних і практичних питань.

Дослідження стратиграфії та генезису боліт стимулювали інтерес до історії флори та рослинності. Так з'явилися нові напрямки в науковій діяльності вченого — палеоботанічний і фітогеографічний.

Д.К. Зеров починає вивчати історію розвитку флори та рослинного покриву України та суміжних територій із запровадженням методу спорово-пилкового аналізу. Йому належить провідна роль у розробці цих питань у нашій країні. У працях, присвячених спорово-пилковому аналізу, висвітлюються час формування й умови розвитку сфагнових боліт України, основні риси післяльодовикової рослинності від періоду максимального зледеніння. Було показано, що клімат у голоцені на території України змінювався від сухого, різко континентального до помірно вологого, менш континентального. В історії розвитку рослинного покриву нашої країни в післяльодовиковий період Д.К. Зеров виділив чотири фази: 1) вербово-березово-соснову, 2) соснову, 3) дубово-соснову та 4) грабово-дубово-соснову. Пізніше він виокремлює три фази розвитку рослинності на території України, об'єднуючи вербово-березово-соснову та соснову в одну.

У 1963 р. в Інституті ботаніки на базі спорово-пилкової лабораторії створюється відділ історії флори та палеоботаніки під керівництвом Д.К. Зерова. У ньому ведуться дослідження за кількома напрямками, що значно розширює їхню тематику. Зокрема, започатковано вивчення третинної флори та рослинності на території країни. Це дало змогу з'ясувати поетапну історію розвитку флори та рослинності України в палеогені—неогені, шляхи їх виникнення та формування.

Водночас Дмитро Костьович Зеров продовжує дослідження сфагнових і печіночних мохів.

У 1939 р. він видав «Визначник печіночних мохів УРСР», яким започаткував низку важливих

праць, присвячених цій маловивченій на той час групі мохоподібних. Насамперед слід згадати повідомлення про знахідку на околицях м. Канева середземноморського печіночника *Oxymitra paleacea* Bisch. Знання екології та географії цього виду дало підстави для припущення про його існування в інших місцях долини середнього Дніпра, що й підтвердили подальші дослідження автора. Згодом *O. paleacea* була виявлена в урочищі Грушки Канівського заповідника. Поряд із нею зростали *Riccia ciliifera* Link. і *Mannia fragrans* (Balb.) Frye & Clark. Дмитро Костьович проводить цілеспрямовані дослідження в південній частині України, в результаті яких *Oxymitra paleacea* та її супутники були виявлені в низці пунктів, насамперед у межах Українського кристалічного масиву. На думку автора, ця своєрідна синюзія ксерофільних печіночників — *O. paleacea*, *Riccia ciliifera* і *Mannia fragrans* — у специфічних умовах Півдня України існує, очевидно, з тих часів, коли в причорноморських степах встановився посушливий клімат, тобто принаймні з пліоцену. Як біологічну особливість цих печіночників автор відзначає їхню надзвичайну стійкість до висихання. Дмитро Костьович навіть провів досліді з реанімації зразків цих видів, що перебували в гербарії вже кілька років. Так, зразки *Oxymitra paleacea* та *Mannia fragrans* вдалося «оживити» за 3,5 року, а *Riccia ciliifera* — через 4,5 року зберігання їх у гербарії. Д.К. Зеров надавав важливого значення вивченню ксерофільних печіночників Півдня України як джерела нових знань про четвертинну історію нашої країни.

Упродовж 1955–1956 років учений досліджував печіночники Криму. За власними матеріалами та літературними даними він наводить для півострова 28 видів печіночників. Дмитро Костьович уперше здійснив географічний аналіз печіночників України, виділивши вісім елементів: 1 — космополіти та гемікосмополіти, 2 — види з широким голарктичним розповсюдженням, 3 — європейсько-північноазійські види, 4 — європейсько-північноамерикансько-східноазійські, 5 — європейсько-північноамериканські, 6 — європейські, 7 — середземноморсько-європейські, 8 — середземноморські види. Порівнюючи флору печіночників Криму із флорами сусідніх країн, автор доходить висновку про те, що флора печіночників півострова сформувався, очевидно, в третинному періоді та генетично тісно пов'язана із середземноморською флорою.

Узагальнюючою працею Д.К. Зерова, яка підсумовує результати багаторічних досліджень сфагнових і печіночних мохів України, є монографія «Флора печіночних і сфагнових мохів України» (1964). У ній наведено 35 родин, 67 родів і 172 види печіночників, поданих за оригінальною системою автора, 2 види антоцеротових і 32 — сфагнових мохів. Зведено синоніміку видів, для багатьох зроблено примітки щодо їх систематики, мінливості тощо. За теоретичним значенням ця праця надовго буде джерелом пізнання печіночних і сфагнових мохів, основою для їх подальшого дослідження.

Увагу Д.К. Зерова здавна привертала бріофлора Карпат, вивченню якої він присвятив останні роки свого життя. Мені пощастило разом із Дмитром Костьовичем працювати над цією темою, досліджуючи справжні мохи, побувати з ним у кількох експедиціях, остання з яких здійснена в 1969 р. На жаль, Дмитру Костьовичу не довелося завершити роботу над монографією «Мохоподібні Українських Карпат» (1975), підготувати її до друку — це випало на мою долю. Але він встиг багато зробити: було виявлено видовий склад печіночних і сфагнових мохів, подано еколого-ценотичну характеристику мохової флори, поширення мохоподібних за висотними поясами, за оригінальною схемою географічних елементів, розробленою Д.К. Зеровим, здійснено географічний аналіз. Основною одиницею у географічному аналізі Дмитро Костьович вважав елемент флори, що характеризується певним типом ареалу. Отже, тип ареалу є головною характеристикою елементу флори. Елементи флори вчений виділяв за їхнім поширенням у межах однієї або кількох флористичних областей, тобто за регіональним принципом. Аналіз географічних елементів допоміг підійти до розкриття шляхів формування бріофлори Українських Карпат, що ми й спробували зробити в нашій праці. Шкода, що Дмитро Костьович не побачив її надрукованою, як і свою чи не найголовнішу монографію — «Очерк филогении бессосудистых растений» (1972). Проблема філогенії та походження рослин є доміантною в творчості Д.К. Зерова. Він неодноразово повертається до неї, щоб знову і знову переосмислити складні філогенетичні проблеми, враховуючи нові факти та погляди, які з'явилися в світовій літературі. Перша його стаття, присвячена проблемі походження архегоніатних рослин, вийшла друком ще в 1945 р. У 1951 та 1953 роках опубліковані праці з

питань філогенії мохоподібних, у 1964 та 1966 рр. — філогенії печіночних мохів.

Монографія «Очерк филогении бессосудистых растений» вважається вершиною наукової творчості вченого, його «лебединою піснею», як її назвав І.П. Білокінь. Ця праця вирізняється високим ступенем наукової новизни, оригінальністю поглядів автора на ряд важливих питань. Д.К. Зеров був першим ученим у колишньому СРСР, який прийняв і вплив у своїй творчості новий на той час принцип поділу органічного світу на три відділи — царства. Багато нового він вніс у розуміння філогенетичних зв'язків окремих груп водоростей, грибів, лишайників і мохоподібних, істотно модернізував їхні системи. Монографія визнана в світі, перекладена чеською мовою, перевидана в Празі (1977), рекомендована міністерством освіти колишньої Чехословаччини як підручник для вищих навчальних закладів. Вона є основою викладання лекційних курсів із філогенії та походження рослин у вищих біологічного профілю України.

Д.К. Зеров залишив нам не тільки багатогранну науково-літературну спадщину, а й такий безцінний скарб, як бріологічний гербарій. Видатний учений-ботанік розумів величезну цінність і значення гербарію. Він був переконаний у тому, що, незважаючи на всебічне розширення арсеналу методів ботанічної систематики — цитологічних, генетичних, біохімічних, основою праць у цій галузі і в майбутньому залишиться гербарій.

Саме Д.К. Зеров заснував Бріологічний гербарій Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України. Гербарій справжніх мохів виник за його ініціативою і безпосередньою участю, а печіночних і сфагнових мохів — цілком і повністю створений Дмитром Костьовичем — починаючи від збору матеріалу та його опрацювання і завершуючи монтуванням й упорядкуванням.

Протягом півстоліття вчений збирав, поповнював і з любов'ю комплектував гербарій печіночних і сфагнових мохів. Перший гербарний зразок він зібрав у 1920 р., останній — у 1970-му. Відомо, як багато Д.К. Зеров екскурсав від початку своєї наукової діяльності й до останніх років життя. І завжди з експедицій та екскурсій привозив величезну кількість гербарного матеріалу. Основна частина гербарію, створеного Дмитром Костьовичем, — то результати цих екскурсій і експедицій. Природно, що в ньому найкраще представлена флора печіночних і сфагнових мохів України. В гербарії налічується

близько 3 тис. зразків печіночних і 2,5 тис. — сфагнових мохів, зібраних в Україні.

Крім України, Д.К. Зеров досліджував різні регіони колишнього СРСР. Він побував у Закавказзі, на Північному Алтаї, а в роки Великої Вітчизняної війни, під час евакуації Інституту ботаніки до Уфи, вивчав печіночники та сфагні Башкирії та Південного Приуралля. Збори з цих територій поповнювали гербарій Інституту.

Дмитро Костьович надавав великого значення розширенню та збагаченню гербарію шляхом обміну з ботанічними установами колишнього СРСР і багатьох країн світу. Обміном гербарними зразками вчений займався сам: відбирав потрібний матеріал, писав етикетки латиною.

Незважаючи на виняткову завантаженість, Дмитро Костьович завжди знаходив час для роботи з гербарієм. Він з великою любов'ю ставився до гербарної справи, надавав їй надзвичайно важливого значення і майже все робив власноруч: збирав і визначав матеріал, писав етикетки, проводив інсертацію, надписував вкладники. Праця з гербарієм приносила йому задоволення та заспокоювала. Коли він був стомлений і чимось знервований чи засмучений, то брався за гербарій, і його настрої відразу ж поліпшувалися.

Нині гербарій нараховує 6,5 тис. зразків печіночників й антоцеротових, майже 5 тис. — сфагнових і близько 26,5 тис. брієвих мохів. Упорядкований цей гербарій за системою Д.К. Зерова. На нього заведена картотека, яку також започаткував Дмитро Костьович. Недарма він так турботливо піклувався про гербарій: Бріологічний гербарій нашого Інституту є одним із найбагатших серед країн колишнього СРСР. Він відповідає основним вимогам, які ставляться до великих гербаріїв, а саме: повнота зібраних колекцій, високий рівень наукового опрацювання матеріалів, якість зразків, доступність гербарних матеріалів для різноманітних довідок та ознайомлення з ними, тобто зразковий порядок гербарію у систематичному та географічному аспектах. Д.К. Зеров завжди охоче і люб'язно показував гербарій усім, хто ним цікавився. А цікавились і досі цікавляться Бріологічним гербарієм нашого Інституту фахівці не тільки з України, а й з інших країн.

Д.К. Зеров був найкращим знавцем історії ботанічної науки в Україні. Він надрукував низку нарисів з історії Інституту ботаніки АН УРСР, статті про розвиток ботаніки в Україні, підсумував вивчен-

ня спорових рослин і проаналізував праці з історії флори та палеоботаніки в Україні за 40 років. Велику увагу Дмитро Костьович приділяв висвітленню діяльності видатних учених-ботаніків — таких як О.В. Фомін, А.Л. Криштофович, І.Ф. Шмальгаузен, П.Ф. Оксіук та інших, високо оцінюючи їхній внесок у поступ ботанічної науки в нашій країні. Він мав очолити роботу з написання історії розвитку ботаніки в Україні й започаткував певні заходи в цьому напрямі.

Д.К. Зеров — автор близько 100 наукових праць, у тому числі семи монографій.

Окрім того, він написав майже 50 статей до «Української радянської енциклопедії» та «Української сільськогосподарської енциклопедії» на теми: «Ботаніка», «Рослина», «Рослинність», «Бріологія» та інші. Перелік усіх статей Д.К. Зерова наведений у публікації «Дмитрий Константинович Зеров» із серії «Библиография ученых Украинской ССР» (1988).

Водночас із широкою науковою діяльністю Д.К. Зеров чимало зусиль віддавав плідній науково-організаційній роботі. Впродовж 1931—1941 років він завідує відділом бріології Інституту ботаніки, протягом 1941—1944 рр. — відділом спорових рослин, у 1944—1946 рр. — відділом бріології Інституту ботаніки. Водночас (1933—1957) керує кафедрою нижчих рослин Київського державного університету імені Т.Г. Шевченка, а в 1946 р. Д.К. Зеров стає директором Інституту ботаніки АН УРСР, який очолював протягом 17 років. Під його керівництвом Інститут виріс у провідний багатогалузевий центр ботанічної науки в Україні.

Від 1963 р. Д.К. Зеров — завідувач організованого ним відділу історії флори та палеоботаніки, яким керував до останніх днів свого життя.

Дмитро Костьович був одним із засновників і впродовж багатьох років — незмінним головою Українського ботанічного товариства, очолював Наукову проблемну раду з ботаніки, кваліфікаційну Вчену раду із захисту кандидатських і докторських дисертацій. Майже чверть століття був головним редактором «Українського ботанічного журналу». Він також очолював редакційну колегію багатомного видання «Флора УРСР», був головним редактором п'ятитомного «Визначника грибів України» та інших монографічних праць. Д.К. Зерова обирали членом редакційної колегії «Української радянської енциклопедії», а також Редакційно-видавничої ради АН УРСР.

І в якій би галузі ботанічної науки він не працював, якою б справою не займався, скрізь відчувалася його безмежна відданість ботаніці, глибокий інтерес до наукових проблем, вируюча енергія, надзвичайна працьовитість.

Перебуваючи на керівних посадах, Дмитро Костьович завжди залишався доступною, відкритою для спілкування, привітною і щирою людиною. Він ніколи не підвищував голос на підлеглого, не виявляв свого невдоволення. Звісно, йому доводилося робити зауваження співробітникам і виступати з критикою, але його критика завжди була слухною і справедливою, стосувалась якихось важливих наукових проблем, а головне — тактовною. Один із головних етичних принципів Дмитра Костьовича — в жодному разі не образити і не принизити людину. Д.К. Зерова як керівника не побоювалися, його глибоко шанували, він здобув незаперечний авторитет у співробітників.

Фундаментальні знання, широка ерудиція, обізнаність із найновішими досягненнями світової ботанічної науки, тактовність і доброзичливість приваблювали до Дмитра Костьовича співрозмовників. До нього охоче зверталися за порадою і допомогою в розв'язанні різноманітних наукових питань. Двері кабінету Дмитра Костьовича завжди були відчинені — він не любив зачинених дверей. На дверях висіла скромна табличка — «Д.К. Зеров». Відвідувачів Дмитро Костьович зустрічав привітно, з лагідною посмішкою, по-дитячому відвертою і щирою. Чарівність образу Дмитра Костьовича полягала у щасливому поєднанні мудрості з душевною чистотою і безмежною доброзичливістю.

Мені випало щастя впродовж багатьох років працювати під безпосереднім керівництвом Д.К. Зерова, бути його ученицею у студентські й аспірантські роки. Хочеться пригадати, яким Дмитро Костьович був у близькому спілкуванні — як учитель, наставник і просто непересічна особистість.

Познайомилась я з Дмитром Костьовичем на першому курсі біологічного факультету Київського державного університету. Уже в другому семестрі Д.К. Зеров почав читати нам курс нижчих рослин. Манера його викладання була своєрідною. Лекції радше нагадували спокійну розповідь, яка розкривала перед студентами нові цікаві факти надзвичайно різноманітного світу нижчих рослин. І водночас вони відзначалися глибиною, змістовністю і строгою логічністю викладу наукового матеріалу.

Професор Д.К. Зеров читав лекції надзвичайно цікаво, складні теми викладав легко і доступно.

Будучи професором і завідувачем кафедри, Д.К. Зеров із задоволенням проводив лабораторні заняття, керував великим практикумом. Він любив працювати зі студентами. На лабораторних заняттях студенти кафедри знайомилися з різними представниками нижчих рослин, училися працювати з мікроскопом і визначати рослини, замальовувати окремі деталі. Дмитро Костьович підходив до кожного з нас, допомагав у визначенні, підказував, на які деталі слід звернути увагу.

На іспитах і заліках професор був доброзичливим, уважним, завжди намагався допомогти студентові «навідним» питанням, спокійним голосом, лагідним поглядом. Ми ніколи не помічали на його обличчі якогось невдоволення чи роздратування, і це вселяло в нас упевненість. Нам завжди хотілося порадувати нашого професора добрими знаннями та гарними оцінками. Дмитро Костьович щиро радів кожній продуманій і правильній відповіді на запитання, з великим задоволенням ставив відмінні оцінки.

Влітку студенти-першокурсники виїздили на практику до Канівського заповідника. Д.К. Зеров проводив з нами екскурсії заповідником і його околицями, учив бути спостережливими й уважними, збирати та визначати різні групи нижчих рослин, розкривав нам чудовий світ природи. Дмитро Костьович водив нас по знаменитих канівських ярах, особливо любив екскурсувати у Маланчиному потоці, де на його вологих схилах і по берегах потічка росло багато печіночників. Дмитро Костьович дуже любив Канів, його щедру природу. Пізніше, вже працюючи в Інституті ботаніки, мені поталанило не раз бувати разом із Д.К. Зеровим у цьому мальовничому куточку України.

У 1959 р. я почала працювати в Інституті ботаніки під безпосереднім керівництвом Дмитра Костьовича — спершу як лаборант, згодом — аспірант і науковий співробітник. Дмитро Костьович дуже уважно та доброзичливо ставився до своїх помічників, ніколи не дозволяв собі підвищувати голос або виявляти невдоволення, коли хтось із нас у чомусь провинився — запізнився на роботу, не встиг або неухважно виконав доручене завдання. Але ми всі настільки поважали і любили Дмитра Костьовича, що намагалися вчасно та якнайкраще впоратися з усім, що він нам доручав. І наш учитель

ніколи не забував похвалити кожного за добре виконану роботу.

Д.К. Зеров завжди допомагав своїм учням, у нього був особливий педагогічний хист, він умів захопити, зацікавити їх, давав цінні поради, на що звернути увагу, що прочитати для глибшого пізнання предмета, пропонував користуватися своєю багатотою бібліотекою.

Пригадую мою першу самостійну експедицію до Криму на першому році аспірантури. Я трохи хвилювалася з приводу того, що мені доведеться одній екскурсувати в горах. Дмитро Костьович помітив моє хвилювання і відразу ж заспокоїв, сказав, що вже написав листа Миколі Івановичу Рубцову (завідувачеві відділу флори та рослинності в Нікітському ботанічному саду) і попросив його, щоб він дозволив мені приєднатися до експедиції, яку здійснювали співробітники відділу. М.І. Рубцов дав згоду, і я протягом двох місяців подорожувала з досвідченими флористами та геоботаніками, що дуже допомогло мені в роботі.

Дмитро Костьович, попри виняткову зайнятість (був тоді директором Інституту), знаходив час, щоб писати мені листи, радив, на що треба звернути увагу, збираючи матеріал, в яких місцях бажано побувати, а також просив надсилати йому коротенькі звіти про те, що і де вдалося зібрати. А коли я повернулася з експедиції, Дмитро Костьович разом зі мною переглядав привезений матеріал. Особливу увагу звертав на печіночники, які він сам досліджував у Криму і добре знав їхній видовий склад. Якщо траплявся якийсь цікавий або новий для Криму вид, радів, вітав мене і хвалив за ретельність. Пам'ятаю, якось він натрапив на зразок, що його вельми зацікавив. Спочатку уважно розглядав його під біноклем, потім відщипнув шматочок, узяв до рота і пожував (рослина гостра на смак). Засміявся і сказав, що це *Porella cordeana* — доволі рідкісний гірський вид, відомий тільки з Криму та Карпат.

Дмитро Костьович був справжнім ученим-натуралістом, який глибоко любив, знав і розумів природу. Він не визнавав ботаніка кабінетного типу, сам багато екскурсав, їздив у далекі експедиції.

Мені пощастило впродовж дванадцяти років супроводжувати Дмитра Костьовича в усіх екскурсіях й експедиціях, які він здійснював у той період. Це дуже багато дало мені як бріологові. Д.К. Зеров навчив мене збирати матеріал, спостерігати за мохоподібними у природі. Крім цінного науково-

го значення таких екскурсій та експедицій, вони залишили незабутні враження від спілкування з Дмитром Костьовичем — людиною надзвичайно ерудованою, обізнаною в різних галузях не тільки ботаніки, а й у складних періодах історії України.

Пригадуються деякі деталі, що характеризують Дмитра Костьовича не лише як видатного вченого, а й як скромну, просту та сердечну людину. Його не лякали ні труднощі гірських маршрутів, ні нелегка праця в польових умовах, ані побутові незручності мандрівного життя. Треба було бачити, з якою невтомністю у свої понад сімдесят Дмитро Костьович ходив у далекі й нелегкі екскурсії, піднімався на вершини гір і як радісно сяяли його очі, коли вдавалося знайти рідкісний цікавий вид! Він міг годинами сидіти біля гнилого стовбура або пня, біля скель і каменів, покритих мохоподібними, ходити по сфагнових болотах, описуючи, фотографуючи їх, обстежував кожну заглибинку, шукаючи печіночники. Саме на сфагнових болотах він знайшов багато печіночників — нових для бріофлори Карпат України загалом.

Дмитро Костьович був дуже скромним і невибагливим у побуті. Ми знали, як пильно стежила за його харчуванням дружина Марія Яківна. Коли ми збиралися в далеку експедицію в Карпати, вона інструктувала нас, чим треба годувати Дмитра Костьовича, приносила вівсяну та гречану крупи, чай, мед, олію, забороняла давати йому консервоване м'ясо, так звану «тушонку» і, не дай Боже, — гриби. У перші дні експедиції ми намагалися дотримуватися тієї інструкції, готували для Дмитра Костьовича каші з олією, а самі їли здебільшого макарони або картоплю з «тушонкою». Але вже на третій день Дмитро Костьович «збунтувався» і сказав, що харчуватиметься разом з усіма і їстиме те, що й усі члени експедиції. А коли я делікатно нагадувала, що йому консервів не можна, Дмитро Костьович твердо відповів: «Мені все можна, коли немає поруч Марії Яківни». І відтоді Дмитро Костьович їв разом із нами і макарони з «тушонкою», і навіть смажену картоплю з грибами. Єдине, чого ми свято дотримували та від чого він не відмовлявся, — це за годину до сніданку, обіду й вечері ми готували йому великий кухоль міцного чаю з медом.

Під час тривалих переїздів з одного району в інший Д.К. Зеров сидів не в кабіні, а разом з усіма, хоча там було не так зручно. Ми раділи, коли він сидів з нами, бо дорогою Дмитро Костьович багато

розповідав нам про історичні події, які відбувалися в Україні в давно минулі часи. Історію Дмитро Костьович любив і знав блискуче, пам'ятав усі події, точно називав їхні дати й місяця.

Він захоплювався старовинними архітектурними пам'ятками, на які так багаті Карпати. Це переважно дерев'яні церкви XVII–XVIII століть, надзвичайно своєрідні та мальовничі, — справжні перлини давньоукраїнської архітектури. Ми завжди зупинялися біля них. Дмитро Костьович милувався творінням народних майстрів і неодмінно фотографував їх. За багато років мандрівок у нього зібралася чимала колекція світлин пам'яток давньої архітектури України.

А ще Дмитро Костьович любив бувати на ярмарках, де із захопленням оглядав вироби народного мистецтва — вишивання, карбування на метали, різьблення по дереву тощо. Заслуховувався колоритною мовою старих гуцулів, а після спілкування з ними довго згадував слова, які йому особливо сподобались, одразу ж знаходив їхні корені, пояснював походження. Вчений захоплювався етимологією і знав її досконало, як і все, що його цікавило.

Дуже любив Дмитро Костьович українські народні пісні і знав їх багато. Про це пише у своїх спогадах донька вченого Марина Дмитрівна Зерова, згадуючи, що в дитинстві батько навчав її співати українських народних пісень. Це і не дивно, адже Дмитро Костьович народився у співучій родині, де гарно співали його мати, брати та сестри.

Пригадую екскурсію до Угольського заповідника під час нашої експедиції в Карпати. Супроводжували нас Степан Михайлович Стойко та інші співробітники заповідника. Зупинилися ми в мальовничому куточку в замку Кірха. Я вже не пам'ятаю історію, пов'язану з ним, але пригадую, що був він величний, побудований у готичному стилі й дещо похмурий. Після тривалої та важкої екскурсії ввечері ми відпочивали біля вогнища. Господарі заповідника пригостили нас закарпатським вином і вельми смачними місцевими стравами. Ми ще довго сиділи біля багаття, розмовляли. А потім С.М. Стойко та його співробітники почали співати українських козацьких і стрілецьких пісень. Співали вони дуже гарно, у хлопців були чудові голоси. Дмитро Костьович іноді запитував, чи знають вони таку-то пісню і просив заспівати. До пізньої ночі не згасало багаття, зачаровані чудовим співом, ми-

лувалися ми ясным зоряним небом і раділи такому спілкуванню. Потім ще довго згадували цей вечір.

Особливо вабило Дмитра Костьовича зоряне небо. Він знав практично всі основні сузір'я, найяскравіші зірки. Коли видавалися ясні зоряні ночі, що в Карпатах трапляється рідко, ми всі ставали навколо Дмитра Костьовича і він розповідав нам про кожне сузір'я, показував його, називав найяскравіші зірки. Ми захоплювалися його всебічними знаннями та феноменальною пам'яттю. А коли говорили йому про це, він скромно відповідав: «Та що я, от мій старший брат Микола міг за зірками визначити час із точністю до хвилини, в нього справді була феноменальна пам'ять». Говорив Дмитро Костьович це з гордістю і водночас з глибоким сумом. Він дуже любив свого талановитого брата, знаменитого поета і перекладача Миколу Зерова, який безневинно постраждав, як і тисячі інших жертв сталінських репресій: був засланий до Соловецького концтабору і в листопаді 1937 р. розстріляний в урочищі Сандармох.

Пригадую, коли після реабілітації Миколи Зерова в 1966 р. вийшла збірка його поезій і перекладів «Вибране» за редакцією і з передмовою М.Т. Рильського, Дмитро Костьович приніс із книгарні чимало примірників, був радісно збудженим і задоволеним, покликав мене і з гордістю показав книгу свого знаменитого брата.

Дмитро Костьович був справжнім українцем і великим патріотом. Він вболівав за долю України, любив її природу, людей, мову. Був великим життєлюбом, надзвичайно енергійним, сповненим сил і незгасної енергії, постійно пізнавав життя і радів йому. Це була людина з великим і щедрим серцем, людина високої честі й гідності.

Світлий образ Дмитра Костьовича назавжди залишиться в моїй пам'яті.

Партика Л.Я. **Академик Дмитрий Константинович Зеров (к 120-летию со дня рождения)**. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 610—618.

В статье представлен обширный обзор научной и научно-организационной деятельности выдающегося флориста-систематика, академика АН УССР Д.К. Зерова. В богатом творческом наследии ученого автор обзора выделяет его фундаментальные исследования сфагновых и печеночных мхов. На протяжении 1921—1923 гг. как научный сотрудник Комиссии по изучению споровых растений Д.К. Зеров исследует сфагновые мхи не только Украины, но и других регионов СССР. Он разрабатывает типологию болот и определяет основные фазы их развития. Полученные результаты помогли прояснить генезис

украинских болот, установит закономерности динамики их растительного покрова под влиянием мелиорации. Д.К. Зеров был основателем болотоведения в Украине. Ученый известен своими плодотворными исследованиями и в сфере палеоботаники и фитогеографии. В его публикациях, посвященных спорово-пыльцевому анализу, освещены вопросы формирования и условия развития сфагновых болот Украины, основные черты послеледниковой растительности от периода максимального обледенения. В 1963 г. в Институте ботаники создается отдел истории флоры и палеоботаники под руководством Д.К. Зерова. Ученый основал также Бриологический гербарий Института.

С 1946 г. и на протяжении семнадцати лет Д.К. Зеров возглавлял Институт ботаники АН УССР, который под его руководством вырос в ведущий многоотраслевой центр ботанической науки в Украине.

Ученый-энциклопедист, блестящий эрудит, выдающийся педагог, человек глубинной интеллигентности и благородной души, — таким является перед нами Д.К. Зеров в предлагаемом обзоре.

К л ю ч е в ы е с л о в а: Д.К. Зеров, история флоры, палеоботаника, филогения споровых растений, сфагновые мхи, печеночники.

Partyka L.Y. **Academician Dmytro K. Zerov (120th Anniversary of his birth)**. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 610—618.

The article presents an extensive review of scientific and organizational activities of an outstanding florist and taxonomist, Academician of the Ukrainian Academy of Sciences, D.K. Zerov. In rich heritage of the scientist, the author highlights his fundamental research on sphagnum mosses and liverworts. During 1921—1923, as a researcher of the Commission for study of spore plants D.K. Zerov explores sphagnum mosses not only in Ukraine, but also in other regions of the USSR. He developed a typology of swamps and identified the main phases of their development. The results helped to clarify the genesis of Ukrainian wetlands, establish the patterns of vegetation dynamics under the influence of reclamation. D.K. Zerov was a founder of wetlands science in Ukraine. The scientist is also known for his fruitful research in paleobotany and phytogeography. In his publications on pollen analysis, he addressed the issues of formation and development conditions of sphagnum bogs Ukraine, as well as the main features of the post-glacial vegetation since glacial maximum period. In 1963, at the Institute of Botany a Department of history of flora and paleobotany was established and led by D.K. Zerov. The scientist also founded Briological Herbarium of the Institute. Since 1946 and throughout 17 years, D.K. Zerov was a Director of the Institute of Botany of the Ukrainian Academy of Sciences, which under his leadership has grown into a leading center of botanical science in Ukraine. A giant of erudition, a brilliant scientist, an outstanding educator, a man of deep intelligence and noble soul — this is how one can see D.K. Zerov in the review.

К e y w o r d s: D.K. Zerov, history of flora, paleobotany, phylogeny, spore plants, sphagnum mosses, liverworts.



Відділ ліхенології та бріології. Верхній ряд: С.В. Мельник, Н.К. Дзюбенко, Г.Ф. Бачуріна; нижній ряд: А.М. Окснер, Д.К. Зеров, М.Ф. Макаревич. 1947 рік



Під час підготовки останнього тому «Флори України»: О.Д. Вісюліна, Д.К. Зеров, М.І. Котов, А.І. Барбарич. 1964 рік



Ф.Й. Страутман, О.П. Маркевич, Д.К. Зеров. Львів. 1960 рік



Експедиція в Канівський заповідник: І.О. Дудка, М.В. Клоков, О.Б. Бойчук, Д.К. Зеров. 1965 рік



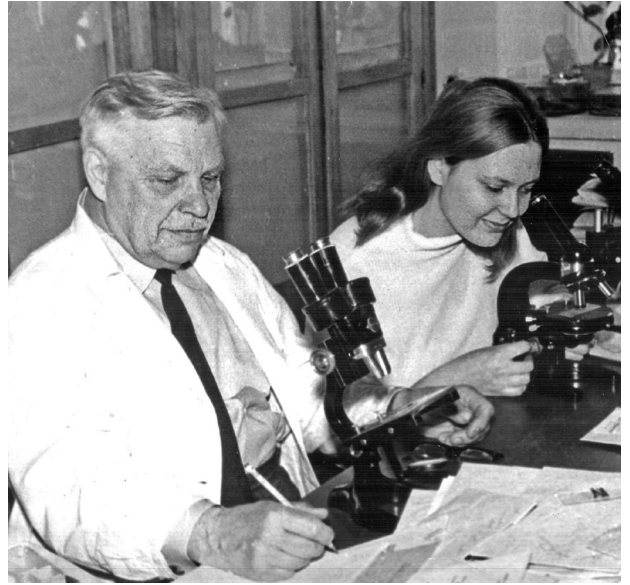
Експедиція в Голосієве з відділом мікології:
В.Й. Берегова, Л.В. Смик, Г.Л. Роженко,
М.Я. Зерова, Д.К. Зеров, Т.Л. Горова, Н.М. Славна.
1967 рік



Експедиція в Карпати. Справа наліво: В.І. Чопик, Д.К. Зеров, Р.Я. Арап,
А.М. Олешко, Н.А. Буряк. м. Берегове. 1968 рік



Д.К. Зеров серед співробітників відділу історії флори і палеоботаніки:
Г.О. Пашкевич, Н.О. Щекіна, О.Т. Артюшенко (ліворуч); О.В. Карева,
Н.А. Буряк, Л.С. Романова, А.М. Олешко (праворуч). 1970 рік



Д.К. Зеров і А.М. Олешко в процесі підготовки ілюстрацій до «Очерка филогении бессосудистых растений». 1970 рік



СПОГАДИ ПРО АКАДЕМІКА ДМИТРА КОСТЯНТИНОВИЧА ЗЕРОВА

Я пам'ятаю Дмитра Костянтиновича як жваву й енергійну людину, прекрасного знавця рослинного світу, неперевершеного оповідача подій з історії України.

Мені завжди приємно згадувати дні та миті спілкування з Дмитром Костянтиновичем у Канівському заповіднику влітку 1947 р. Тоді моя мати, Олена Дмитрівна Вісюліна, проводила літню практику зі студентами кафедри вищих рослин біологічного факультету Київського державного університету імені Т.Г. Шевченка, де вона тоді викладала. Час від часу до заповідника навідувався Дмитро Костянтинович, який очолював кафедру нижчих рослин університету. Він приділяв багато уваги своїй дочці Марині та мені, ходив з нами на прогулянки, катав на човні. З ним було весело, цікаво, ми почувалися затишно і напрочуд впевнено. Я та Марина захоплювалися тоді ловлею метеликів для колекції, тому всюди брали з собою сачки. Саме на цій фотографії я, моя мама, Марина та Дмитро Костянтинович стоїмо на березі Дніпра, повертаючись з чергової прогулянки. Чудовий літній день, хмарки, що плывуть по небу, але не затуляють сонце, блакить небесна і блакить Дніпра, лагідний, прийнятний вітерець. Це моя улюблена фотографія, і коли я розглядаю її, в пам'яті зринає той незабутній літній день. Мені поталанило спілкуватися з Дмитром Костянтиновичем і його дружиною Марією Яківною і в подальшому. Я не раз зверталася до них з особистих і наукових питань і завжди відчувала зацікавленість, порозуміння і теплоту.

Збігали роки... Я студентка першого курсу біолого-грунтознавчого факультету Київського державного університету імені Т.Г. Шевченка, лекції з нижчих рослин читав нам Дмитро Костянтинович. Я вважала, що маю скласти йому іспит лише на «відмінно». Коли подала до захисту

кандидатську дисертацію, працюючи молодшим науковим співробітником у Ботанічному саду імені акад. О.В. Фоміна при КДУ, Дмитро Костянтинович узяв мене в Інститут ботаніки. Так я стала молодшим науковим співробітником у відділі цитології та ембріології, яким завідував у ті часи член-кореспондент нашої Академії Яків Самуїлович Модилевський. Звичайно, це було втіленням моєї мрії — працювати в Інституті ботаніки, який вважався форпостом ботанічної науки в Україні.

Згадую, що коли я йшла на захист дисертації в січні 1960 року і прямувала з Інституту до червоного корпусу КДУ парком Шевченка, то зустріла там Дмитра Костянтиновича. Він щиро і тепло побажав мені успіху. На жаль, мене тоді провалили, зводячи рахунки з керівником моєї кандидатської дисертації Ксенією Юлівною Кострюковою. У той час існував такий порядок: захист відбувався на Вченій раді факультету, але його рішення затверджувала Велика вчена рада, куди входили представники всіх факультетів. Декан факультету Олександр Вікторович Топачевський був обурений результатами голосування, він звернувся до ректора університету Івана Трохимовича Швеця, пояснив йому всю ситуацію. Велика вчена рада скасувала рішення Вченої ради біолого-грунтознавчого факультету і призначила третього опонента для перезахисту вже на цій раді. Дмитро Костянтинович щиро переживав ті події, всіляко підтримував мене — і морально, і фаховими порадами. Він прийшов на мій перезахист, який під головуванням проректора Олександра Захаровича Жмудського відбувся в жовтні того ж року. Все закінчилося добре, і вже в грудні ВАК затвердив рішення Великої вченої ради університету.

...Пригадую деякі гумористичні моменти. Яків Самуїлович Модилевський звітує на Вченій раді Інституту про роботу відділу в поточному році. Слід



Елизавета Кордюм,
Олена Дмитрівна
Вісюліна, Марина
Зерова та Дмитро
Костянтинович на
березі Дніпра біля
Канівського заповід-
ника. Літо 1947 р.

Elisaveta Kordyum,
Olena Dmytrivna
Visyulina, Marina
Zerova and Dmytro
Kostiantynovych on
the Dnipro River bank,
near Kaniv Reserve.
Summer 1947

зауважити, що коли я прийшла до Інституту, у відділі проводилися порівняльні дослідження ембріології видів родин, які мають народногосподарське значення. Основні родини вже вивчалися, і мені залишилася родина зонтичних (тодішня *Umbelliferae*, теперішня *Apiaceae*). Після доповіді Якова Самуїловича про результати моїх досліджень Дмитро Костянтинович з гумором резюмував: «Ну от пішов на базар і повернувся з повним кошиком кропу, петрушки, моркви, фенхеля та пастернаку». Восени 1961 року я виконувала обов'язки вченого секретаря на час відпустки Євгенії Георгіївни Копачевської. Д.К. Зеров наприкінці року знайомився з результатами роботи відділів, особливу увагу приділяв виконанню досліджень з тем, які слід було завершити поточного року, та підготовці до друку монографій. Я супроводжувала Дмитра Костянтиновича і з подивом дізналася, що в його записнику міститься інформація про час декрету окремих наших співробітниць. Справа в тому, що молоді тоді в Інституті було обмаль, оскільки лише наприкінці 50-х років почали зараховувати нових співробітників. В одному з відділів Дмитро Костянтинович поцікавився, чи вже народила співробітниця (не пам'ятаю її прізвища). На заперечну відповідь він з подивом зазначив, що вона, за його записами, вже мала народити, адже жінка не може ходити вагітною 11 місяців.

На мою думку, Дмитро Костянтинович був ідеальним директором, і дуже прикро, що так склалися обставини, що він звільнився з цієї посади в 1963 році.

Досліджуючи бріофлору, Д.К. Зеров особливо захоплювався біологією видів роду *Anthoceros*, багато розповідав про особливості структури клітин і дискусійне положення роду в систематиці мохів. У його кабінеті стояли горщики з рослинами одного з видів *Anthoceros*, за якими дбайливо доглядала лаборант, красуня Антоніна Олешко.

Готуючи докторську дисертацію, присвячену ембріології та цитології видів зонтичних у зв'язку з їхньою філогенією й еволюцією, я часто обговорювала непрояснені питання з Дмитром Костянтиновичем, який мав свою концепцію походження рослинного світу. Обговорення були надзвичайно корисними для мене, дискусії точилися жваво і цікаво. Мені дуже приємно, що я захистила докторську дисертацію ще за життя Дмитра Костянтиновича. Він тоді привітав мене і побажав успіхів у подальших дослідженнях. Його побажання, на щастя, здійснилися.

Впевнена, що ім'я Дмитра Костянтиновича Зерова, видатного вченого-ботаніка, Людини з великої літери, назавжди залишиться в історії ботанічної науки, у вдячній пам'яті прийдешніх поколінь.

Є.Л. КОРДЮМ

Сучасне наукознавство надає особливого значення науковим школам як асоціаціям дослідників, діяльність яких відзначається високою ефективністю, істотним впливом на науковий прогрес у тій чи іншій сфері інтелектуального пізнання світу. Наукові школи розглядають як форму соціально-творчих зв'язків між різними поколіннями вчених, де поєднується освітньо-педагогічна та дослідницька діяльність колективу науковців (Scientific schools, 1977).

Знакову роль у формуванні й успішному функціонуванні наукової школи відіграє особистість її засновника та лідера. Він виступає як генератор наукової програми і водночас як учитель, котрий сприяє формуванню дослідників у певній галузі науки. Лідерів школи притаманне поєднання невичерпного інтересу до науки з величезною працездатністю і глибокою повагою до своїх колег. Такі особисті якості лідера вирішальною мірою визначають створення в колективі необхідної творчої та морально-етичної атмосфери.

Д.К. Зеров був уособленням перелічених якостей лідера наукової школи криптогамістів, яку він заснував в українській ботанічній науці в 30-ті — 70-ті роки ХХ ст. на базі кафедри нижчих рослин Київського державного університету імені Т.Г. Шевченка. Ця кафедра, яку майже чверть віку очолював Д.К. Зеров, була фундаментом формування його наукової школи. До неї входили всі вихованці кафедри, а готувала вона мікологів, альгологів, ліхенологів, бріологів, істориків флори та рослинності. Я обрала кафедру нижчих рослин для спеціалізації з мікології у 1953 р. ще другокурсницею біологічного факультету, і зробила це під впливом унікальних лекцій Д.К. Зерова, який читав нам, першокурсникам, нормативний курс «Нижчі рослини». Лекції Дмитра Костьовича вражали глибиною ерудиції, критичним підходом до загальноновизнаних теорій стосовно походження та філогенетичних зв'язків окремих таксонів, сміливістю висловлених гіпотез щодо ймовірних предків різних груп нижчих рослин. Водночас лекції професора Д.К. Зерова приваблювали тим, що він, завершуючи частину лекційного курсу, присвячену кожній великій групі нижчих організмів (водоростей, грибів, лишайників, мохоподібних), накреслював перед нами,

неофітами, напрямки, які потребують подальших досліджень цих об'єктів. Особливо цікаво було слухати професора, коли він наводив приклади з власних досліджень. Зазвичай це стосувалося мохоподібних. У цей час Д.К. Зеров накопичував фактичний матеріал для створення «Флори печіночних і сфагнових мохів України».

Нашому курсу поталанило брати участь у роботі зі збору мохоподібних під керівництвом Д.К. Зерова в 1953 році. Під час літньої практики між першим і другим курсами Дмитро Костьович приїхав до Канівського заповідника і провів з групою студентів-ботаніків кілька екскурсій до Маланчиного потоку, Пекарського яру, грабового лісу, де вчив нас знаходити і гербаризувати печіночники. Така організація навчального процесу видатним ученим, коли знання, отримані на лекціях, підкріплювались екскурсіями у природу, допомогла всім студентам нашого курсу скласти іспит з «Нижчих рослин» тільки на «відмінно» і «добре».

Згадуючи стиль викладання Д.К. Зерова, його спілкування зі студентами на лекціях, практичних заняттях, консультаціях, розумієш, що він вбачав своє завдання лектора та педагога в тому, щоб не тільки допомогти студентам опанувати основи флористики та систематики нижчих рослин, а й навчити їх самостійно мислити, спостерігати, сформуванню вміння синтезувати факти та робити з них правильні висновки.

Наукова школа Д.К. Зерова на кафедрі нижчих рослин Київського державного університету повною мірою виконувала свою науково-освітню функцію: давала студентам знання, готувала до самостійної наукової праці. Особистість Д.К. Зерова, його величезна ерудиція, батьківська вимогливість і доброзичливість, залюбленість у рослинний світ і постійна орієнтованість на його пізнання визначали успіх діяльності наукової школи у справі селекції молодих фахівців, які виявляли особливу схильність до наукового пошуку.

Закономірно, що такі випускники кафедри потрапляли на роботу до Інституту ботаніки або в його аспірантуру, і тут Дмитро Костьович відкривався перед ними як учений світового виміру, організатор ботанічної науки і, звичайно, як людина. Як всесвітньо відомий знавець безсудинних рослин, керівник провідної в Україні ботанічної устано-

ви Д.К. Зеров разом із співробітниками Інституту на кожному етапі його розвитку розробляв чітко структуровану наукову програму діяльності. Оскільки він багато років був також головою наукової ради з проблеми «Біологічні основи раціонального використання, перетворення та охорони рослинного світу», то до створення наукових програм за цією проблемою широко залучалися фітобіологи з усієї України. В наукових програмах Інституту чільне місце відводилося темам, які входили в коло професійних інтересів Д.К. Зерова — лідера школи українських криптогамістів. Наведу, як приклад, програму «Перспективи розвитку наукових досліджень з вивчення флори та рослинності в Україні в найближчі роки», розроблену в 1962 році. У ній було окреслено десять невідкладних завдань ботанічної науки, шість з яких стосувалися досліджень спорових рослин і грибів. Це підготовка та видання чергових випусків «Визначника прісноводних водоростей УРСР», створення «Визначника грибів України», завершення видання «Флори лишайників УРСР» тощо. Я разом з іншими дослідниками відділу мікології працювала над підготовкою «Визначника грибів України». Нам пощастило, що в цій роботі нашим безпосереднім керівником був академік АН УРСР Д.К. Зеров.

Призначення Дмитра Костьовича відповідальним редактором «Визначника грибів України» ще раз засвідчило визнаний науковий авторитет ученого-енциклопедиста як лідера наукової школи українських криптогамістів. Дмитро Костьович Зеров давно і ґрунтовно займався проблемою походження рослинного світу в цілому і насамперед — безсудинних рослин. Зважаючи на це, він не міг оминати проблеми походження та розвитку грибів, які тривалий час розглядалися ботаніками в складі царства *Plantae*. Складні дискусійні питання еволюції грибів, їх місця в системі органічного світу він обговорював із відомим українським мікологом М.Я. Зеровою. Результатом цих дискусій стала спільна стаття Д.К. Зерова та М.Я. Зерової «Основні напрямки еволюції грибних організмів», опублікована 1968 року в «Українському ботанічному журналі». За чотири роки потому вийшла монографія Д.К. Зерова «Очерк филогении бессосудистых растений», окремих розділ якої — «Направление эволюции и основы классификации низших гетеротрофных растительных организмов (грибов)» — був присвячений представникам сучасного царства *Fungi*. Глава містить низку надзвичайно прогресивних на рівні 70-х років ХХ ст. тлума-

чень щодо походження грибних організмів. Зокрема, таким є твердження Д.К. Зерова про поліфілетичний розвиток грибів, анцесторами яких він вважав безхлорофільні амебоїдні організми та нижчі амебоїдні форми різноджгутикових водоростей, що дали початок чотирьом відділам (філам) грибів: *Myxomycetes*, *Chytridiomycota*, *Saprolegniomycota* та *Eumycota*. Всі вони, крім *Saprolegniomycota*, на думку Д.К. Зерова, були первинними гетеротрофами, тоді як *Saprolegniomycota*, в яких клітини оболонки містять целюлозу, а зооспори мають специфічну будову джгутиків, виводяться з автотрофних золотистих водоростей. Чимало новацій зроблено Д.К. Зеровим у межах відділу (філи) *Eumycota*: 1) можливе походження *Zygomycetes* від спільних з *Chytridiomycetes* амебоїдних предків; 2) спорідненість класу *Zygomycetes* із нижчими представниками класу *Ascomycetes*; 3) відмова від визнання низки таксонів рангу порядків у класі *Basidiomycetes* тощо.

Ці положення є свідченням виняткової ерудиції та обізнаності Дмитра Костьовича з величезним масивом інформації, що накопичилась з питань морфології, цитології, анатомії, еволюції та філогенії грибів до кінця 60-х років ХХ ст. Тільки такий знавець грибних організмів міг винести на своїх плечах редагування видання, яке охоплювало гриби всіх вищеназваних відділів. В особі Д.К. Зерова «Визначник грибів України» отримав найкомпетентнішого редактора в галузі мікології.

... Літа збігають дуже швидко. Дмитра Костьовича немає з нами вже майже 45 років. Дедалі менше серед співробітників Інституту тих, хто знав його особисто, чув його виступи на засіданнях Вченої ради, брав участь в очолюваних ним експедиціях, працював разом з ним над рукописами. Думаю, що тим, хто сьогодні читатиме спогади про Дмитра Костьовича, важливо відчувати риси його особистості не тільки як видатного вченого, лідера наукової школи, а й як людини, що, до речі, невіддільно. Звертаючись нині до світлої пам'яті Вчителя, гортаючи сторінки історії підготовки «Визначника грибів України», зазначу: перше, що закарбувалося в пам'яті, — це висока наукова принциповість Д.К. Зерова. Перший рукопис «Визначника грибів України», створений упродовж 1960—1961 років, містив ключі лише для визначення родів грибів. Незважаючи на те, що серед авторів рукопису була М.Я. Зерова, дружина Дмитра Костьовича, він виступив на Вченій раді з обґрунтованою критикою, вказавши на необхідність суттєвого доопрацювання рукопису щодо побудови ключів

для ідентифікації видів грибів з усіх включених до структури визначника родів. Співробітники відділу мікології М.Я. Зерова, М.Ф. Сміцька, Г.Г. Радзівський, на чолі з професором С.Ф. Морочковським, у 1961 році взялися за виконання цього завдання. У 1963 р. до цієї роботи залучили і мене, молодого наукового співробітника, якому ще ніколи не доводилося складати дихотомічні ключі. Але завдання було отримано і треба було його виконувати. Як співавтор рукопису першого тому «Визначника» я написала ключі для визначення видів грибів порядків *Blastocladales*, *Monoblepharidales*, *Saprolegniales*, *Leptomitales* та ін. і вчасно здала рукопис відповідальному редакторові. За кілька днів Д.К. Зеров запросив мене на бесіду з приводу рукопису. Друге враження, яке всі ці роки зберігаю в пам'яті про Вчителя, — це його повага до ще недосконалої роботи молодого колеги, щире бажання допомогти, навчити, як створити коректний ключ для визначення, доступний студентів-біологів, який тільки починає під час літньої практики збір та ідентифікацію грибів. Вразило велике терпіння Вчителя, з яким він пояснював, як відбирати дискримінантні ознаки, що дають змогу розподіляти введені до ключа види грибів за тезами й антитезами, як відокремлювати першорядні та другорядні ознаки. Замість нищівної критики моїх перших спроб написання дихотомічних ключів Дмитро Костьович дав мені майстер-клас і водночас урок високої інтелігентності, тактовного ставлення до початківця, доброзичливості, поєднаної з вимогливістю. Так він працював із більшістю авторів «Визначника грибів України». В результаті багаторічної копіткої роботи над цим капітальним п'ятитомним (у семи книгах) виданням 1983 року колектив авторів на чолі з відповідальним редактором академіком АН УРСР Д.К. Зеровим (посмертно) був удостоєний Державної премії УРСР у галузі науки і техніки. На жаль, Дмитра Костянтинівича тоді вже не було серед нас.

Спілкування з Д.К. Зеровим під час роботи над рукописами «Визначника грибів України» було не єдиною нагодою ближче пізнати різні аспекти діяльності цього визначного вченого-ботаніка, багаторічного керівника Інституту, головного редактора «Українського ботанічного журналу». Журнал був улюбленим виданням Дмитра Костьовича. Він методично та наполегливо працював з редакційним портфелем, особливу увагу приділяючи молодим авторам. Д.К. Зеров редагував усі мої перші статті, робив чимало зауважень, урахування яких

значно поліпшувало рукопис, проте висловлював ці зауваження в надзвичайно коректній формі і, що дуже важливо, ніколи — у присутності інших колег. Це була розмова головного редактора з молодим автором, розмова Вчителя з учнем.

У 1964 р. Д.К. Зеров запросив мене до роботи в Українському ботанічному товаристві (УБТ) як вченого секретаря. І тут я побачила, яку увагу приділяє Дмитро Костьович згуртуванню зусиль українських ботаніків у межах Товариства. Слід зазначити, що саме Д.К. Зеров у 1960 р. після довгої перерви відновив роботу УБТ, створив його осередки не тільки в університетських центрах України, а й у містах, де ботанічна наука зосереджувалася на кафедрах педагогічних інститутів або в ботанічних садах. Особистість Д.К. Зерова притягувала до нього, а отже, і до справ УБТ провідних ботаніків України, і Дмитро Костьович плідно працював у Товаристві з такими корифеями ботанічної науки, як професори О.Л. Бельгардт (Дніпропетровський університет), Ю.М. Прокудін (Харківський університет), І.І. Погребняк (Одеський університет), разом із ними сприяючи розвитку різних напрямків ботаніки в Україні.

У 1967 р. Д.К. Зеров очолив групу провідних учених АН УРСР, які брали участь у проведенні Днів науки у Волинській області. Він призначив мене вченим секретарем цієї групи. Вдень група їздила по підприємствах і колгоспах області, де науковці виступали перед трудовими колективами з доповідями про досягнення науки, а ввечері всі збиралися на чай у холі санаторію «Лісова пісня», де ми тоді мешкали. У складі групи був відомий літературознавець Г.Д. Вервес, тоді член-кореспондент, а згодом — академік АН України. За чаєм він любив декламувати вірші свого наукового керівника, видатного українського поета М.Т. Рильського.

І от одного разу Дмитро Костьович продекламував поезію «Князь Ігор» свого старшого брата, професора Київського університету, завідувача кафедри української літератури М.К. Зерова, репресованого і розстріляного 1937 року в урочищі Сандармох. Звичайно, ніхто, окрім Г.Д. Вервеса, не знав, хто автор цієї поезії, але всі відчули біль і сум, з якими її читав Дмитро Костьович.

Ось яким він був — наш Учитель, лідер наукової школи українських ботаніків, криптогаміст світового рівня, непересічний організатор науки, мудра, винятково доброзичлива людина з постійною печалю в розумних світлих очах.

І.О. ДУДКА

ТРИ ЖИТТЄДАЙНІ ЧИННИКИ ДЛЯ МЕНЕ ВІД АКАДЕМІКА Д.К. ЗЕРОВА

Маю щастя й безмежну приємність згадувати про те, що сприяло не лише моєму працевлаштуванню в системі Академії наук України, а й моїм першим науковим здобуткам в Інституті ботаніки імені М.Г. Холодного.

Першим вагомим чинником були публікації академіка Д.К. Зерова з питань розвитку рослинності на території України в четвертинному періоді за результатами палеоботанічних досліджень. Разом із працями В. Шафера, Г.В. Козія, А. Сьродоня та К. Берча вони стали засадничими для обґрунтування схеми формування в голоцені роз'єднаних областей природного поширення смереки європейської, осмислення географічних, морфологічних та екологічних особливостей сибірської та європейської смerek, пізнання внутрішньовидової структур і морфолого-географічних груп цих смerek. На основі цих досліджень були написані розділи докторської дисертації про біотичні властивості, природне поширення, внутрішньовидову структуру та обсяг виду *Picea abies* (L.) Karst., а також специфіку його використання в господарській практиці. Офіційний опонент дисертації доктор біологічних наук, професор А.А. Корчагін на захисті в Ботанічному інституті імені В.Л. Комарова (м. Ленінград) заявив, що лише цих матеріалів цілком достатньо для ухвалення рішення про здобуття вченого ступеня доктора біологічних наук.

Дякую Всевишньому за те, що вивів мене на цю плідну наукову стежку академіка Зерова.

Другим життєво важливим чинником було рішення Президії Академії наук УРСР щодо переведення мене з посади старшого наукового співробітника Інституту землеробства і тваринництва західних областей України старшим науковим співробітником Львівського природознавчого музею і Львівського відділу експериментальної екології та біогеоценології Інституту ботаніки АН УРСР. Головною перепорою у вирішенні цього питання став указ М.С. Хрущова про заборону переходу працівників із сільськогосподарського сектору в інші галузі. Майже півроку Президія Академії наук не могла розв'язати мого питання. На чотирьох засіданнях мої документи знімали з розгляду через нагадування управління кадрів про цей указ. Яюсь, повертаючись з наукової конференції з Харкова, вирішив зупинитися в Києві й піти на прийом до президента Академії. Моя справа, певно,



Дмитро Костьович Зеров. Інститут ботаніки АН УРСР. 1971 рік

настільки набридла Президії та дирекції Інституту ботаніки, що мій трихвилинний візит до головного вченого секретаря Академії академіка Г.С. Писаренка закінчився його твердим словом: уважайте, що рішення Президії АН УРСР ухвалене, за кілька днів одержите письмове підтвердження. Через тиждень я почав свій, тепер уже 52-річний, похід науковими дорогами нашої Академії.

Третій особливо важливий чинник стосувався захисту моєї докторської дисертації. Після доповіді на Вченій раді Інституту ботаніки я звернувся до академіка Дмитра Костьовича Зерова із запитанням, де, на його думку, доречніше захищатися — в Києві чи у Ботанічному інституті імені В.Л. Комарова в Ленінграді. Відповідь була короткою: «Якщо бажаєш, щоби на захисті не було запитань та обговорення — захищай у Києві, а хочеш відчутти думку авторитетних фахівців і справжню дискусію — вези до Ленінграда». Захист відбувся в БІНі. На моє велике здивування, на автореферат надійшло понад 40 позитивних відгуків, їхня географія охоплювала простори від Владивостока до Ужгорода. Всі 34 члени Вченої ради підтримали ухвалу одноставно.

Повернувшись з Ленінграда, я щиро подякував Дмитрові Костьовичу за життєво важливу пораду і майже півстоліття зберігаю глибоку шану і щирі пам'ять про видатного вченого, славного патрона української наукової молоді — академіка Д.К. Зерова.

М.А. ГОЛУБЕЦЬ

Я ЗГАДУВАТИМУ Д.К. ЗЕРОВА, ДОПОКИ БУДЕ ЖИВА МОЯ ПАМ'ЯТЬ

Для мене Дмитро Костьович був і залишається непересічною особистістю, яка відіграла в моєму становленні ботаніка-науковця важливу роль. Я пам'ятаю його зі студентських літ. Академік Д.К. Зеров читав у нас, в Київському державному університеті імені Т.Г. Шевченка, лекції з курсу «Нижчі рослини», а згодом керував практикою з того ж предмета. Практику ми проходили на базі університету, що розміщувалася в Каневі. І запам'ятався мені Дмитро Костьович скоріш як педагог, а не як лектор. Чому? Та, мабуть, тому, що практичні заняття тривали аж шість годин на день, і водив нас Д.К. Зеров ярами Канівських гір, де пересуватися було не так уже й просто. І коли він бачив, що ми вже потомилися, оголошував привал, і не тільки давав змогу нам відпочити, а й розважував нас розповідями про свої експедиційні дослідження в молоді роки. Я досі пам'ятаю, як він згадував про експедиції до тодішніх республік Середньої Азії. Можливо, тому вони запам'яталися, що в них фігурував професор О.В. Топачевський, який на той час був деканом нашого факультету. І якщо я, вступаючи до університету, збиралася опанувати науку мікробіологію, то вже після першого курсу чітко знала, що стану ботаніком.

Вдруге доля звела мене з Дмитром Костьовичем уже на початку моєї фахової діяльності. Після закінчення університету в 1960 році я отримала направлення до Інституту ботаніки. Призначили мене на посаду старшого «ляборанта» відділу вищих рослин, як казав професор М.І. Котов, мій безпосередній керівник. А ставка на цій посаді була 55 карбованців. І на ці гроші треба було якось не тільки жити, а ще й житло винаймати. І ось коли навесні 1963-го мені запропонували перейти на посаду інженера новоствореного в Академії наук Сектору географії зі ставкою 110 карбованців, я погодилася. Мене відмовляли від цього рішення всім відділом, але крапку поставив директор Інституту Д.К. Зеров. Він викликав до себе і сказав, що не може підписати мою заяву, оскільки я працюю за направленням, трирічний термін якого ще не сплив. Ви можете уявити мій емоційний стан після цього?! Проте наступного дня до мене підійшла секретар директора Інституту Августина Андріївна і передала, що директор сказав, коли



Д.К. Зеров, О.Л. Липа, З.І. Лавітська,
КДУ імені Т.Г. Шевченка. 1960-ті роки



О.В. Топачевський, Я.С. Модилевський, Д.К.Зеров.
Інститут ботаніки АН УРСР. 1971 рік

з'явиться моя перша наукова публікація, він переведе мене в молодші наукові співробітники. Слова свого Дмитро Костьович дотримав. Восени того ж року я вступила до аспірантури на заочну форму навчання, а в грудні після публікації в «Українському ботанічному журналі» моєї першої наукової праці — «Гірчак рожевий на Українському Поліссі» мене перевели на посаду молодшого наукового співробітника відділу вищих рослин.

Д.К. Зеров був високоосвіченою і мудрою людиною, зі щирим і великим серцем.

С.С. МОРОЗЮК

СВІТЛИЙ ДУХ ЗЕРОВИХ

(уривок з есе, січень 2010 р.)

Це слово про академіка Дмитра Костьовича Зерова, зі славного роду Зерових. Що один брат, видатний письменник Микола Зеров, був розстріляний у 1937-му році, а другий брат, Михайло Зеров, емігрував у 1944-му за кордон.

І та випадковість викликає подивування, як сталося, що, не приховуючи свого родинного походження і оточення, академік Дмитро Зеров у 1946–1963 роках очолював Інститут ботаніки, і авторитет його серед науковців був високий. Але приблизно у той час й інші безпартійні вчені очолювали в Україні високі наукові установи. Професор Г. Костюк — Інститут психології, професор С. Чавдаров — Інститут педагогіки, академік О. Білецький — Інститут літератури, академік О. Булаховський — Інститут мовознавства, академік М. Рильський — Інститут фольклору. Ці світочі створювали і в умовах похмурості тоталітаризму атмосферу надії і порядності.

Коли у 1965 році Євген Сверстюк після чергового звільнення із Інституту психології опинився без роботи, то за рекомендацією Григорія Кочура академік Дмитро Зеров посприяв у його працевлаштуванні на посаду відповідального секретаря «Українського ботанічного журналу». Редакція «УБЖ» — це маленька кімнатка в Інституті ботаніки на затишній вулиці Репіна. Але на цілі роки, аж до масових арештів у січні 1972 року, стала світочем, акумулятором вільної думки. Сюди пролягала стежка багатьох шістдесятників. Висловити вільну думку, почути вільну думку. Як це було важливо, коли довкола панувала гнітюча безмовність. Редакція «УБЖ» — це ніби був своєрідний літературний клуб. Академік Дмитро Зеров, як авторитет інституту, не перешкоджав цьому, але часто і сам ставав учасником цікавої розмови. «Особливо запам'яталася мені зустріч у редакції нашого журналу з Миколою Лукашем, — спогадує Євген Сверстюк. — Загалом інститут вже звик до сторонніх візитерів, і хтось мені навіть таке питання поставив: «Де ви знаходите таких незвичайних, красивих людей, адже на вулиці таких наче й не видно?». Коли в редакції було кілька гостей, Дмитро Костьович відхилив двері й тихенько зачиняв. Мабуть, не було в Києві такого дисидента, який би сюди не заходив».

© А. КОНДРАТЮК, 2015



Д.К. Зеров. Наукова експедиція в Карпати. 1967 рік

Прочитав я, перечитав, да й ізгадав, що і я не раз у цій кімнатці бував.

Тоді я уже вийшов із сумнозвісного дому, але перетривання кожного дня виявлялося, налягало на мою зболену свідомість жакливою покутою. Неприкажаний, у глибокій самотині душевних переживань, коли барви світу для мене геть потьмяніли, я безцільно блукав вулицями великого міста. Мимовільно спрямовував свої охлялі стопи на вулицю Репіна, у редакцію «Українського ботанічного журналу». І світлі духи огортали мою сутність усущіль. І гнітюча безвихідь невидимо кудись відступала, спадала з пліч моїх ноша, улягався біль.

Коли до маленької кімнати редакції «Українського ботанічного журналу» заходив академік Дмитро Зеров, то я незагайо тихенько виходив із кімнати. Але інколи я несподівано, непередбачувано випадково зустрічав академіка, світла, зціляюча енергія огортала мене, у моїм естві мимовільно зроджувалося благоговійне почуття — і



Дмитро Костьович на відпочинку в Кончі-Заспі. 1968 рік

я вітався з ним. Це так дивно звучало, що я вітаюся із ним, бо знаю, хто він є, а він мене не знає.

У 1970–1971 роках клімат в Інституті ботаніки і довкола редакції «Українського ботанічного журналу» став змінюватися. В доколі забриніли тривожні передчуття.

20 грудня 1971 року під час засідання вченої ради раптово помер академік Дмитро Костьович Зеров. Євген Сверстюк згадує: «Десь на Захід проскочила чутка — аж до «Енциклопедії українознавства», нібито мене звільнено з роботи за виступ на похороні академіка Зерова. Нічого подібного — там це було виключено. Все було, як у пісні Галича про похорон Пастернака:

А у гроба стали мародери
И несут почетный караул.

Звільнено мене у зв'язку з арештом наступного місяця. З Дмитром Костьовичем відійшла і замкнулась епоха шістдесятників.

Коли збирати добрих духів, які простягали руку, підставляли плече, раділи, розуміли і піднімалися з нами, то серед них стоятиме постать Дмитра Зерова, середнього між поетами Миколою і

Михайлом. Критики, поети, прозаїки, перекладачі, художники і вільнодумці приходили сюди, не оглядаючись, їх легко впізнавала бабуся-вахтерка і приязно показувала вхід до редакції «Українського ботанічного журналу». І це тривало понад шість років... Під крилом академіка Дмитра Костьовича Зерова» (Є. Сверстюк. «Під крилом академіка Дмитра Костьовича Зерова»).

І для мене терням тоді укрилася стежка до благословенного дому. Інший тернистий путь і мені постелився.

Як діаметрально невізнанно змінився світ за останні десятиліття. І на колись затишній вулиці Репіна (нині Терещенківській) також уже часто гамірно, її густо запруджують авта. Й коли інколи випадає мені переходити те місце, то я благоговійно зупиняюсь перед старовинним уже будинком Інституту ботаніки. І світлий дух знакового, міченого місця ісходить да й огортає мене. А розмисли мої о тім линуть і розпросторюються. Що відходить людина, а світлий дух її поміж нами зостається і у піднебеснім просторі струменить.

АНДРІЙ КОНДРАТЮК



**МІЖНАРОДНА КОНФЕРЕНЦІЯ МОЛОДИХ УЧЕНИХ «АКТУАЛЬНІ ПРОБЛЕМИ БОТАНІКИ
ТА ЕКОЛОГІЇ», ПРИСВЯЧЕНА 120-РІЧЧЮ ВІД ДНЯ НАРОДЖЕННЯ Д.К. ЗЕРОВА**

(15 – 20 вересня 2015 р., м. Полтава)



Форум відбувся в самому серці України – в Полтаві, на базі Полтавського національного педагогічного університету імені В.Г. Короленка.

Організаторами конференції були: Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Полтавський національний педагогічний університет імені В.Г. Короленка, Регіональний ландшафтний парк «Нижньоворсклянський», Регіональний ландшафтний парк «Диканський», Полтавський краєзнавчий музей імені Василя Кричевського, Полтавське відділення Українського ботанічного товариства.

У конференції взяли участь понад 150 науковців, аспірантів і студентів з України, Сербії, Російської Федерації та Нігерії (з них особисто – 65). Учасники представляли більше 40 наукових установ. Це, зокрема, **науково-дослідні інститути:** Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Інститут гідробіології НАН України, Інститут еволюційної екології НАН України, Інститут проблем кріобіології та кріомедицини НАН України, Інститут © В.В. ОНПКО, І.Г. ОЛЬШАНСЬКИЙ, О.В. РАЙДА, 2015

морської біології НАН України, Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього середовища і людини МОН та НАН України, Інститут садівництва НААН України, Національний науково-природничий музей НАН України, Інститут молекулярної біології та генетики НАН України, Інститут агроекології і природокористування НААН України; **університети:** Полтавський національний педагогічний університет імені В.Г. Короленка, Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Національний університет природокористування та біорізноманіття України, Харківський національний педагогічний університет імені Григорія Сковороди, Херсонський державний університет, Білоцерківський національний аграрний університет; **природоохоронні установи:** Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України, Ботанічний сад імені акад. О.В. Фоміна, Національний природний парк «Джарилгацький» та інші.

Конференція відкрилася пленарним засіданням, на якому було виголошено три наукові доповіді: «Академік Дмитро Костьович Зеров (1895–



1971) — «наше ясне сонечко» (до 120-річчя від дня народження) (канд. біол. наук В.М. Вірченко); «Мохова рослинність України: стан і перспективи досліджень» (д-р біол. наук С.В. Гапон) і «Флора Лівобережного Лісостепу: сучасний стан та перспективи подальшого вивчення» (канд. біол. наук Д.А. Давидов).

Надалі робота конференції тривала за секціями:

- альгологія, бріологія, ліхенологія та мікологія;
- систематика та флористика судинних рослин;
- екологія рослин і фітоценологія;
- експериментальна ботаніка;
- дендрологія, інтродукція рослин і ландшафт-на архітектура.

З електронною версією збірника тез конференції можна ознайомитися на сайті Ради молодих учених Інституту ботаніки: www.botany-center.kiev.ua на сторінці «Матеріали конференцій».

Учасники конференції мали змогу відвідати дві ботанічні школи: «Методика аналізу мікроморфологічної будови вегетативних органів рослин: що? як? навіщо?» (куратор — канд. біол. наук О.А. Футорна) та «Створення об'єктів

природно-заповідного фонду на ботанічно цінних територіях» (куратор — канд. біол. наук І.А. Коротченко).

На конференції була запропонована широка культурна програма. Так, відбулися екскурсії до двох регіональних ландшафтних парків — «Диканського» та «Нижньоворсклянського», Полтавського краєзнавчого музею імені Василя Кричевського, Державного історико-культурного заповідника «Поле Полтавської битви», в Музей українського весілля (с. Великі Будища Диканського р-ну) та в ботанічний сад Полтавського НПУ імені В.Г. Короленка.

По завершенню конференції схвалено резолюцію, в якій, зокрема, зазначається:

— акцентувати увагу суспільства на необхідності збереження фіторізноманіття шляхом створення нових і підвищення статусу чинних об'єктів природно-заповідного фонду, сприяти співробітництву фахівців різних галузей для розбудови природно-заповідної мережі;

— з метою налагодження наукових контактів між молодими науковцями України та їхніми зарубіжними колегами, отримання нових знань, практичних умінь і навичок у ботанічних школах щорічно проводити Міжнародну конференцію молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології».

Рада молодих учених Інституту ботаніки висловлює подяку співорганізаторам конференції, а також Диканській і Кобеляцькій районним державним адміністраціям за сприяння в проведенні конференції.

В.В. ОНІПКО, І.Г. ОЛЬШАНСЬКИЙ, О.В. РАЙДА



Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

Дідух Я.П., Четвертних І.С. Порівняльна синфітоіндикаційна оцінка рослинності Польських Татр, Українських Карпат і Гірського Криму	3	203–217
Дідух Я.П., Чусова О.О., Ольшевська І.А., Поліщук Ю.В. Річкові долини як об'єкт еколого-геоботанічних досліджень.	5	415–430
Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Давидов Д.А., Ємельянова С.М. Сучасний стан синтаксономії та актуальні завдання вивчення піонерної рослинності України	6	527–541
Дубина Д.В., Устименко П.М. Ключові території перспективної екомережі Лісостепу України: основні загрози раритетній фітоценорізноманітності	4	303–309
Красова О.О., Шевчук Н.Ю., Коршиков І.І. Флористична та ценотична характеристики моніторингових степових ділянок південної частини Криворіжжя.	5	431–441
Махия Л.М. Синтаксономія класу <i>Bidentetea tripartitae</i> долини Дніпра (в межах Лісостепу України)	4	310–324
Небесний В.Б., Гродзинська Г.А. Оцінка техногенного забруднення м. Києва за спектральними відбивними характеристиками листків <i>Tilia cordata</i> (<i>Tiliaceae</i>)	2	116–121
Онищенко В.А., Андрієнко Т.Л. Клас <i>Oxycocco-Sphagneteta</i> Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff et al. 1946 в Українських Карпатах.	3	218–228
Устименко П.М., Дубина Д.В. Кодекс фітоценотаксономічної номенклатури України (проект)	2	103–115

Судинні рослини: систематика, географія, флора

Безусько Л.Г., Карпюк Т.С., Безусько А.Г. Палеохорологія <i>Alnus fruticosa</i> , <i>Betula nana</i> та <i>Botrychium boreale</i> на рівнинній Україні в пізньому дріасі.	1	3–7
Вантюх І.В. Моніторинг ресурсів <i>Arnica montana</i> (<i>Asteraceae</i>) на території Українських Карпат	2	135–143
Зиман С.М., Шиян Н.М., Булах О.В. Типи таксонів роду <i>Aconitum</i> (<i>Ranunculaceae</i>), описаних із території України	4	325–33
Льїнська А.П. Спектри морфологічних ознак <i>Brassicaceae</i> s. l.: вегетативні органи рослин.	1	8–18
Льїнська А.П. Спектри морфологічних ознак <i>Brassicaceae</i> s. l.: суцвіття, квітка.	2	122–134
Сосновська С.В. Статеві структури популяцій <i>Carex pauciflora</i> і <i>C. dioica</i> (<i>Cyperaceae</i>) в Україні	3	229–236
Федорова Т.А. Нові номенклатурні комбінації в роді <i>Nitrosalsola</i> (<i>Chenopodiaceae</i>).	5	442–445
Федорончук М.М. Система родини <i>Caryophyllaceae</i> флори України. I. Підродини: <i>Polycarpoideae</i> , <i>Paronychioideae</i> , <i>Alsinoideae</i>	6	542–554
Шевера М.В., Маєкова Я., Заліберова М., Протопопова В.В., Андрик Є.Й. <i>Geranium purpureum</i> (<i>Geraniaceae</i>) — новий вид адвентивних рослин у флорі рівнинної частини України	4	334–339
Явнюк А.А., Шевцова Н.Л., Гудков Д.І. Оцінка впливу додаткового радіаційного опромінення на морфометричні показники насінневих паростків <i>Phragmites australis</i> із водойм Чорнобильської зони відчуження	5	446–453

Флористичні знахідки

Бойко Г.В., Коломійчук В.П. Доповнення до флори північного узбережжя Азовського моря.	4	340–343
Кузьмішина І.І., Коцун Л.О., Войтюк В.П. Нова знахідка <i>Jovibarba globifera</i> (<i>Crassulaceae</i>) у Волинській області (Україна)	1	19–21
Мельник В.І., Несін Ю.Д., Шиндер О.І. <i>Primula vulgaris</i> (<i>Primulaceae</i>) — новий вид флори Київського Полісся	3	241–245
Тарєєв А.С., Гелюта В.П. Нова знахідка <i>Betula obscura</i> (<i>Betulaceae</i>) на території Центрального Полісся України	2	144–146
Фельбаба-Клушина Л.М. <i>Utricularia intermedia</i> (<i>Lentibulariaceae</i>) — новий вид для флори Закарпаття	3	237–240

Червона книга України

Безсмертна О.О., Соколенко О.А., Перегрим М.М. Знахідка <i>Marsilea quadrifolia</i> (<i>Marsileaceae</i>) у Київській області	6	555—558
Буджак В.В., Чорней І.І., Токарюк А.І., Коротченко І.А. Поширення <i>Waldsteinia geoides</i> (<i>Rosaceae</i>) в Україні.	4	344—351
Мельник В.І. Географічне поширення, умови місцезростань і стан популяцій <i>Goodyera repens</i> (<i>Orchidaceae</i>) в Україні.	4	364—373
Попова О.М. Знахідки <i>Cephalanthera damasonium</i> і <i>Platanthera × hybrida</i> (<i>Orchidaceae</i>) у Національному природному парку «Тузовські лимани»: стан їхніх популяцій і перспективи збереження	4	357—363
Попова О.М., Rogozin С.Ю. Нове місцезнаходження рідкісного виду <i>Iris pontica</i> (<i>Iridaceae</i>) на Причорномор-ській низовині та стан його популяції.	5	462—467
Смоляр Н.О., Смаглюк О.Ю., Соломаха В.А. Нові місцезнаходження <i>Tulipa quercetorum</i> (<i>Liliaceae</i>) в Середньому Придніпров'ї.	4	352—356
Федорончук М.М., Дідух Я.П., Белемеч Н.М. Знайдена популяція (<i>locus classicus</i>) рідкісного виду <i>Spiraea pikoviensis</i> (<i>Rosaceae</i>) та його еколого-ценотична характеристика	5	454—461
Якушенко Д.М., Орлов О.О. Нові знахідки <i>Utricularia australis</i> (<i>Lentibulariaceae</i>) в Україні.	5	468—473

Спорові рослини та гриби

Бойко С.М. Генетична різноманітність популяцій <i>Schizophyllum commune</i> (<i>Basidiomycetes</i>) на півночі Донецької області	3	252—256
Власюк М.М. <i>Chlamydomonas</i> s.l. (<i>Chlorophyta</i>) — обсяг і діагностичні ознаки роду в сучасному розумінні (літературний огляд)	4	374—380
Капещ Н.В., Плєскач Л.Ю., Попова Л.П., Федоренко Н.М., Літовинська А.В., Шершова Н.В., Кондратюк С.Я. Нові для України та рідкісні види лишайників і ліхенофільних грибів	2	156—163
Кияк Н.Я., Хоркавців Я.Д. Адаптація бріофітів до водного дефіциту на території відвалу видобутку сірки.	6	566—573
Кондратюк С.Я. <i>Agonimia blumii</i> sp. nov. (<i>Verrucariales</i> , Lichen-Forming <i>Ascomycota</i>) — новий вид зі Східної Азії	3	246—251
Кондратюк С.Я., Кім Ю.А., Ю Н.-Н., Джеонг М.-Х., Янг С.-Х., Кондратюк А.С., Зареї-Даркі Б., Хо Д.-С. <i>Zeroviella</i> , новий рід ксанторіодних лишайників (<i>Teloschistaceae</i> , <i>Ascomycota</i>), підтверджений даними тригенної філогенії	6	574—584
Кондратюк Т.О. Особливості росту темнопігментованого дріжджоподібного гриба <i>Pseudonadsoniella brunnea</i> (<i>Meripilaceae</i> , <i>Basidiomycota</i>) на різноманітних живильних середовищах.	5	478—483
Леонтьєв Д.В. Перспективи створення філогенетичної системи міксоміцетів (<i>Myxogastrea</i>)	2	147—155
Лобачевська О.В., Бойко І.В. Морфологічні пристосування мохів <i>Funaria hygrometrica</i> і <i>Brachythecium glareosum</i> (<i>Bryophyta</i>) до періодичного висушування	6	566—572
Ломберг М.Л., Михайлова О.Б., Бісько Н.А. Колекція культур шапинкових грибів (<i>IBK</i>) як об'єкт національного надбання України	1	22—28
Макаренко Я.М., Бєседіна І.С. Рідкісні для України види роду <i>Agaricus</i> (<i>Agaricales</i>) із басейну р. Псел	5	474—477
Морозова І.І. Попередні відомості про дискоміцети Мохначанського лісового масиву (Харківський Лісостеп)	1	29—38
Пірогов М.В. <i>Clypeosocum cetrariae</i> (<i>Dacampiaceae</i> , <i>Ascomycota</i>) в Українських Карпатах	6	585—587
Сирчін С.О., Гродзинська Г.А. Оцінка антиоксидантної активності деяких дикорослих макроміцетів	3	257—260
Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Громакова А.Б. <i>Japewia</i> (<i>Ramalinaceae</i> , <i>Ascomycota</i>) — новий рід для ліхенобіоти України.	5	484—486

Мікологічні знахідки

Гелюта В.П., Кравчук О.О. Перші знахідки в Україні нового інвазійного гриба <i>Erysiphe macleayae</i> (<i>Erysiphales</i>)	1	39—45
Макаренко Я.М. Рідкісні для України види родів <i>Pluteus</i> і <i>Volvariella</i> (<i>Agaricales</i>) із басейну р. Псел	1	61—64
Петричук Ю.В., Пасайлюк М.В. Нові місцезнаходження в Покутських Карпатах видів грибів, занесених до «Червоної книги України»	4	381—384
Придюк М.П. <i>Muzychomyces</i> (<i>Psathyrellaceae</i>) — новий для України рід грибів	1	55—60

Тихоненко Ю.Я., Гайова В.П. Нові знахідки <i>Milesina blechni</i> та <i>Milesina kriegeriana</i> (<i>Pucciniales</i>) з Українських Карпат	1	46–49
Щербакова Ю.В., Джаган В.В. <i>Scutellinia torrentis</i> (<i>Pyronemataceae, Pezizales</i>) — новий для України вид з території Карпатського біосферного заповідника	1	50–54

Фізіологія, анатомія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин

Аль-Маалі Г.А. Вплив цитратів металів, отриманих методом аквананотехнології, на ріст штамів лікарських макроміцетів <i>Ganoderma lucidum</i> 1900 і <i>Trametes versicolor</i> 353	4	393–397
Булавін І.В. Анатомія та ультраструктура коренів <i>Arabidopsis thaliana</i> в культурі <i>in vitro</i> під впливом кліностатування	2	180–185
Васюк В.А., Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Цитокініни та гібереліноподібні речовини в онтогенезі <i>Equisetum arvense</i>	2	164–171
Васюк В.А., Косаківська І.В. Гібереліни папоротей: участь у регуляції фізіологічних процесів	1	65–73
Веденичова Н.П., Васюк В.А., Косаківська І.В. Сезонна динаміка ендегенних цитокінінів і гіберелінів у чорноморської макроводорості <i>Cystoseira barbata</i> (<i>Phaeophyceae</i>)	3	261–266
Горюнова І.І., Ємець А.І., Блюм Я.Б. Порівняльний аналіз впливу нікелю та кадмію на організацію мікротрубочок у клітинах коренів <i>Arabidopsis thaliana</i>	6	603–609
Жадько С.І. Активність тіоредоксину, гістон ацетилтрансферази і деацетилази в листках повітряно-водних і наземних рослин <i>Sium latifolium</i> та <i>Alisma plantago-aquatica</i>	1	74–78
Калашник Г.В., Гайдаржи М.М. Особливості епідерми проростків представників підродини <i>Cactoideae</i> (<i>Cactaceae</i>)	5	498–504
Клименко О.М. Ультраструктура фотосинтетичного апарату та вміст пігментів у плаваючих і підводних листках <i>Nuphar lutea</i> та <i>Nymphaea alba</i>	5	487–497
Козеко Л.Є., Овчаренко Ю.В. Динаміка структурно-функціональної адаптації <i>Sium latifolium</i> (<i>Apiaceae</i>) до затоплення кореневої системи	2	172–179
Колодаженська Т.І., Похильченко О.П. Якість насіння <i>Juniperus</i> та критичні періоди його формування в умовах Лісостепу України.	1	79–84
Недуха О.М. Цитохімічне дослідження монолігнінів клітинних оболонок листків гідрофітів.	4	385–392
Пасайлюк М.В. Сесквітерпенові лактони деяких макроміцетів	3	267–271
Федорчук В.В., Ємець А.І. Вплив ортованадату натрію, інгібітору тирозинових протеїнфосфатаз, на <i>Agrobacterium</i> -опосередковану трансформацію рослин.	5	505–510
Хоркавців Я.Д., Кордюм Є.Л., Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Кіт Н.А. Галуження протонеми <i>Ceratodon purpureus</i> в умовах зміненої сили тяжіння	6	588–595
Щербаченко О.І., Рабик І.В., Лобачевська О.В. Участь мохоподібних у ренатуралізації девастованих територій Немирівського родовища сірки (Львівська обл.)	6	596–602

Історія науки

Партика Л.Я. Академік Дмитро Костьович Зеров (до 120-річчя від дня народження)	6	610–618
Чубірко М.М. Професор Г.В. Ткаченко: на перехрестях науки і життя (до ювілейної дати Ужгородського національного університету)	1	85–88
Чубірко М.М. Розвиток цитоембріологічних досліджень на кафедрі ботаніки в Ужгородському університеті (до 70-річчя Ужгородського національного університету)	5	511–515

Огляди

Барсукевич Л.М. Сучасний стан і тенденції розвитку науки про рослинність (за матеріалами щорічного симпозіуму Міжнародної асоціації науки про рослинність)	3	272–280
--	---	---------

Ювілейні дати

Голубець М.А. Три життєдайні чинники для мене від академіка Д.К. Зерова	6	624
Дудка І.О. Д.К. Зеров — учений, вчитель, людина	6	621–623
Кондратюк А. Світлий дух Зерових (уривок з есе, січень 2010 р.)	6	626–628
Кондратюк С.Я. Всесвітньо знаний ліхенолог (до 80-річчя відомого словацького ліхенолога доктора Івана Пішута)	2	186–187
Кордюм Є.Л. Спогади про академіка Дмитра Костянтиновича Зерова	6	619–620
Морозюк С.С. Я згадуватиму Д.К. Зерова, допоки буде жива моя пам'ять	6	625

Ситник К.М. Степану Михайловичу Стойку — 95!	1	89–90
Шевера М.В., Протопопова В.В., Андрик Є.Й. Словацькому ботанику, доктору Марії Заліберовій — 70.	5	516–517
Рецензії та новини літератури		
Косаківська І.В. Рецензія: О.М. Недуха «Клітинна оболонка рослин і фактори середовища».	4	401–402
Кучер О.О. «Environmental & Socio-economic Studies» — новий польський англomовний журнал	2	192–193
Придюк М.П. Гриби України. Рецензія: М.М. Сухомлин, В.В. Джаган / Гриби України: Атлас-довідник / За ред. В.П. Гелюти. — Київ: КМ Publishing, 2013. — 224 с.: іл.	2	191–192
Протопопова В.В., Мосякін С.Л., Шевера М.В. Цінна праця про фітоінвазії у Вірменії	4	398–400
Слюсаренко О.М. Екологія грибів. Рецензія: Г.Л. Антоняк, З.І. Калинець-Мамчур, І.О. Дудка, Н.О. Бабич, Н.Є. Панас. Екологія грибів. — Львів, 2013. — 628 с.	2	188–190
Шиян Н.М. Рецензія: С.Г. Коваленко, О.Ю. Бондаренко, В.В. Немерцалов, Н.В. Герасимюк, Т.В. Васильєва. Скарби гербарію ОНУ (MSUD). Гербарна колекція Г.Й. Потапенка.	1	91–93
Хроніка		
Карпюк Т.С. Захист природи в Європі. Міжнародна наукова конференція «Малий Сідней: охорона природи в Європі»	3	283–286
Кондратюк С.Я. Центральноевропейські лишайники — суміш біогеографічних елементів. Міжнародний ліхенологічний семінар (17 березня 2015 р., м. Братислава, Словаччина).	2	196–197
Корнієнко О.М., Перегрим О.М. Міжнародна наукова конференція «Внесок натуралістів-аматорів у вивчення біологічного різноманіття».	3	281–282
Красиленко Ю. Міжнародний День рослин в Україні	3	285–287
Онiпко В.В., Ольшанський І.Г., Райда О.В. Міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології», присвячена 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова (15–20 вересня 2015 р., м. Полтава)	6	628–629
Шиян Н.М. Наукова конференція, присвячена французькому ботанику Ж.Е. Жіліберу (25–26 вересня 2014 р., м. Варшава, Польща)	2	194–195
Втрати науки		
Дубина Д.В. Лев Сергійович Балашов. Світлої пам'яті вченого	5	521–522
Дудка І.О. Пам'яті Віктора Тарасовича Білая.	5	518–520
Кондратюк С.Я. Девід Джон Галловей (07.05.1942 — 07.12.2014)	3	288–290
Кондратюк С.Я. Навроцька Ірина Леонідівна (12.06.1946 — 24.12.2014)	3	291–292
Мосякін С.Л., Протопопова В.В., Ільїнська А.П., Федорончук М.М., Шевера М.В., Шиян Н.М. Світлій пам'яті Любові Іванівни Крицької (19.01.1941–15.04.2015)	3	295–297
Сабадош В.І., Бесеганич І.В., Мигаль А.В., Андрик Є.Й. Пам'яті Василя Івановича Комендаря	4	403–404
Шевера М.В., Протопопова В.В., Бурда Р.І., Тохтарь В.К. Пам'яті професора Ондраша Терпо (1925–2015).	3	293–294
Правила для авторів «Українського ботанічного журналу»	1	94–96
Правила для авторів «Українського ботанічного журналу»	4	405–409
Показчик статей, опублікованих в «Українському ботанічному журналі» у 2015 році	6	630–637
ГАЛЕРЕЯ БОТАНІКІВ УКРАЇНИ. — Укр. ботан. журн. — 2015.		
Шеляг-Сосонко Ю.Р. Євген Михайлович Лавренко (1900–1987). — 72, № 1.		
Шевера М.В. Станіслав Кульчинський (1895–1975). — 72, № 2.		
Шевера М.В., Єна А.В. Євген Володимирович Вульф (1885 – 1941). — 72, № 3.		
Шевера М.В., Перегрим О.М. Карл Леонтійович Гольде (1835–1906). — 72, № 4.		
Шевера М.В., Андрик Є.Й. Шандор Магочі-Діц (1855–1945). — 72, № 5.		
Шевера М.В. Євген Іванович Бордзіловський (1875–1948). — 72, № 6.		



Vegetation Science, Ecology, Conservation

Didukh Ya.P., Chusova O.O., Olshevska I.A., Polishchuk Yu.V. River valleys as the object of ecological and geobotanical research.	5	415–430
Dubyna D.V., Dziuba T.P., Davydov D.A., Iemelianova S.M. Contemporary status of syntaxonomy and current tasks of the research on pioneer vegetation in Ukraine.	6	527–541
Dubyna D.V., Ustymenko P.M. Key areas of perspective ecological network in Forest-Steppe of Ukraine: the main threats to rare phytocenodiversity	4	303–309
Krasova O.O., Shevchuk N. Y., Korshykov I.I. Floristic and coenotic characteristics of steppe monitoring sites in the southern part of Kryvyi Rih area.	5	431–441
Makhynya L.M. The syntaxonomy of the class <i>Bidentetea tripartitae</i> of the Dnipro River valley (within Forest-Steppe of Ukraine).	4	310–324
Nebesnyi V.B., Grodzynska G.A. An assessment of industrial pollution of Kyiv with the spectral reflection of leaves of <i>Tilia cordata</i> (<i>Tiliaceae</i>)	2	116–121
Onyshchenko V.A. Andrienko T.L. Class <i>Oxycocco-Sphagnetea</i> Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff et al. 1946 in the Ukrainian Carpathians.	3	218–228
Ustymenko P.M., Dubyna D.V. The Code of Phytocoenological Nomenclature of Ukraine (draft)	2	103–115

Vascular Plants: Taxonomy, Geography and Floristics

Bezusko L.G., Karpiuk T. S., Bezusko A.G. Paleochorological research of <i>Alnus fruticosa</i> , <i>Betula nana</i> and <i>Botrychium boreale</i> in the plain part of Ukraine during the Late Dryas.	1	3–7
Feodorova T.A. New nomenclatural combinations in <i>Nitrosalsola</i> (<i>Chenopodiaceae</i>)	5	442–445
Fedoronchuk M.M. System of the family <i>Caryophyllaceae</i> in the Ukrainian flora. 1. Subfamilies <i>Polycarpoideae</i> , <i>Paronychioideae</i> , <i>Alsinoideae</i>	6	542–554
Ilyinska A.P. Spectra of morphological features of <i>Brassicaceae</i> s. l.: vegetative organs	1	8–18
Ilyinska A.P. The range of the morphological features of <i>Brassicaceae</i> s. l.: inflorescence, flower.	2	122–134
Shevera M.V., Májeková J., Zaliberová M., Protopopova V.V., Andrik E.J. <i>Geranium purpureum</i> (<i>Geraniaceae</i>), a new alien species of the flora of Ukrainian plain area	4	334–339
Sosnovska S.V. Sexual structure of populations of <i>Carex pauciflora</i> and <i>Carex dioica</i> (<i>Cyperaceae</i>) in Ukraine.	3	229–236
Vantjuh I.V. The monitoring of resources of <i>Arnica montana</i> (<i>Asteraceae</i>) in the Ukrainian Carpathians	2	135–143
Yavnyuk A.A., Shevtsova N.L., Hudkov D.Y. Assessment of additional ionizing radiation impact on morphometric indices of seed germs of <i>Phragmites australis</i> from water bodies of the Chernobyl Exclusion Zone.	5	446–453
Ziman S.N., Shyian N.N., Bulakh E.V. Types of the taxa of genus <i>Aconitum</i> (<i>Ranunculaceae</i>) described from Ukraine.	4	325–333

Floristic Records

Boiko G.V., Kolomiychuk V.P. Addition to the flora of the northern coast of the Sea of Azov	4	340–343
Felbaba-Klushyna L.M. <i>Utricularia intermedia</i> (<i>Lentibulariaceae</i>), a new species for the flora of Transcarpathians	3	237–240
Kuzmishyna I.I., Kotsun L.O., Vojtjuk V.P. The find of <i>Jovibarba globifera</i> (<i>Crassulaceae</i>) in Volyn Region (Ukraine).	1	19–21
Melnyk V.I., Nesin Ju.D., Shynder O.I. <i>Primula vulgaris</i> (<i>Primulaceae</i>), a new species for the flora of Kyiv Polissya.	3	241–245
Tarieiev A.S., Heluta V.P. A new record of <i>Betula obscura</i> (<i>Betulaceae</i>) from Central Polissya of Ukraine	2	144–146

The Red Data Book of Ukraine

Bezsmertna O.O., Sokolenko O.A., Peregrym M.M. A find of <i>Marsilea quadrifolia</i> (<i>Marsileaceae</i>) in Kyiv Region	6	555–558
Budzhak V.V., Chorney I.I., Tokaryuk A.I., Korotchenko I.A. Distribution of <i>Waldsteinia geoides</i> (<i>Rosaceae</i>) in Ukraine.	4	344–351
Fedoronchuk M.M., Didukh Ya.P., Belemets N.M. The locus classicus population of a rare species, <i>Spiraea pikoviensis</i> (<i>Rosaceae</i>), and its ecological-coenotic characteristics.	5	454–461
Iakushenko D.M., Orlov O.O. New records of <i>Utricularia australis</i> (<i>Lentibulariaceae</i>) in Ukraine.	5	468–473
Melnyk V.I. Geographical distribution, habitats and modern state of populations of <i>Goodyera repens</i> (<i>Orchidaceae</i>) in Ukraine.	4	364–373
Popova O.N., Rogosin S.Ju. New locality of a rare species <i>Iris pontica</i> (<i>Iridaceae</i>) on the Black Sea lowland and the status of its population	5	462–467
Popova O.M. Finds of <i>Cephalanthera damasonium</i> and <i>Platanthera × hybrida</i> (<i>Orchidaceae</i>) in National Nature Park Tuzlovski Limany, the status of their populations and conservation perspectives	4	357–363
Smolyar N.O., Smaglyuk O.Yu., Solomakha V.A. New localities of <i>Tulipa quercetorum</i> (<i>Liliaceae</i>) in the Middle Dnipro Area	4	352–356

Non-vascular Plants and Fungi

Boiko S.M. Genetic diversity of populations of <i>Schizophyllum commune</i> (<i>Basidiomycetes</i>) in the north of Donetsk Region	3	252–256
Kapetz N.V., Pleskach L.Yu., Popova L.P., Fedorenko N.M., Litovynska A.V., Shershova N.V., Kondratyuk S.Ya. New to Ukraine and rare species of lichen-forming and lichenicolous fungi	2	156–163
Khodosovtsev O.Ye., Darmostuk V.V., Gromakova A.B. <i>Japewia</i> (<i>Ramalinaceae</i> , <i>Ascomycota</i>), a new genus for the lichen biota of Ukraine.	5	484–486
Kondratyuk T.O. Peculiarities of growth of a dark pigmented yeast-like fungus <i>Pseudonadsoniella brunnea</i> (<i>Meripilaceae</i> , <i>Basidiomycota</i>) on various nutrient media	5	478–483
Kyyak N.Ya., Khorkavtsiv Ya. D. Adaptation of the bryophytes to water deficit in the dump area at sulfur deposit sites.	6	566–573
Kondratyuk S.Y., Kim J.A., Yu N.-H., Jeong M.-H., Jang S.H., Kondratiuk A.S., Zarei-Darki B., Hur J.-S. <i>Zeroviella</i> , a new genus of xanthoroid lichens (<i>Teloschistaceae</i> , <i>Ascomycota</i>) proved by three gene phylogeny	6	574–584
Kondratyuk S.Y. <i>Agonimia blumii</i> sp. nov. (<i>Verrucariales</i> , Lichen-Forming <i>Ascomycota</i>), a new taxon from Eastern Asia	3	246–251
Leontyev D.V. The prospects and perspectives of the phylogenetic system of myxomycetes (<i>Myxogastrea</i>)	2	147–155
Lobachevska O.V., Boiko I.V. Morphological and physiological adaptation of the mosses <i>Funaria hygrometrica</i> and <i>Brachythecium glareosum</i> (<i>Bryophyta</i>) to periodic desiccation	6	559–565
Lomberg M.L., Mikhailova O.B., Bisko N.A. Mushroom culture collection (<i>IBK</i>) as a subject of national heritage of Ukraine.	1	22–28
Makarenko Ya.M., Besedina I.S. Rare for Ukraine species of <i>Agaricus</i> (<i>Agaricales</i>) from the Psyol River basin	5	474–477
Morozova I.I. Preliminary data on discomycetes of Mokhnach forests (Kharkiv Forest-Steppe)	1	29–38
Pirogov M. <i>Clypeococcum cetrariae</i> (<i>Dacampiaceae</i> , <i>Ascomycota</i>) in the Ukrainian Carpathians.	6	585–587
Syrchin S.A., Grodzynska A.A. Evaluation of antioxidant activity of some wild macromycetes	3	257–260
Vlasiuk M.M. <i>Chlamydomonas</i> s. l. (<i>Chlorophyta</i>), the genus delimitation and generic diagnostic features in the modern sense (literature review)	4	374–380

Mycological Records

Heluta V.P., Kravchuk H.A. First records of a new invasive fungus, <i>Erysiphe macleayae</i> (<i>Erysiphales</i>), in Ukraine.	1	39–45
Makarenko Ya.M. Rare for Ukraine species of <i>Pluteus</i> and <i>Volvariella</i> (<i>Agaricales</i>) from the basin of the Psyol River	1	61–64
Petrichuk Yu., Pasaylyuk M.V. New records of the fungi listed in the Red Data Book of Ukraine from the Pokutski Carpathians.	4	381–384

Prydiuk M.P. <i>Mythicomycetes (Psathyrellaceae)</i> , a new for Ukraine genus of mushrooms	1	55–60
Shcherbakova Yu.V., Dzhanagan V.V. <i>Scutellinia torrentis (Pyronemataceae, Pezizales)</i> , a new for Ukraine species from the Carpathian Biosphere Reserve	1	50–54
Tykhonenko Yu.Ya., Hayova V.P. New records of <i>Milesina blechni</i> and <i>Milesina kriegieriana (Pucciniales)</i> from the Ukrainian Carpathians	1	46–49

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

Al-Maali G.A. The influence of metal citrates obtained by aquanotechnology on growth of the strains of medical macromycetes <i>Ganoderma lucidum</i> 1900 and <i>Trametes versicolor</i> 353.	4	393–397
Bulavin I.V. <i>In vitro Arabidopsis thaliana</i> root anatomy and ultrastructure under clinorotation	2	180–185
Fedorchuk V.V., Yemets A.I. The influence of protein tyrosine phosphatase inhibitor, sodium ortovanadate, on <i>Agrobacterium</i> -mediated transformation of plants.	5	505–510
Jadko S.I. Thioredoxin, histone acetyltransferase, and deacetylase activities in the leaves of aerial-aquatic and terrestrial plants of <i>Sium latifolium</i> and <i>Alisma plantago-aquatica</i>	1	74–78
Horiunova I.I., Yemets A.I., Blume Y.B. Comparative analysis of the effect of nickel and cadmium on the organization of microtubules in the cells of the <i>Arabidopsis thaliana</i> primary roots	6	603–609
Kalashnyk H.V., Gajdarzhy M.M. Epidermis characteristics of the seedlings of the <i>Cactoideae (Cactaceae)</i> plants	5	498–504
Khorkavtsiv Y.D., Kordyum E.L., Lobachevska O.V., Kyyak N.Y., Kit N.A. Branching of <i>Ceratodon purpureus</i> protonemata effected under altered gravity conditions.	6	588–595
Klymenko O.M. Ultrastructure of photosynthetic apparatus and pigment content of floating and submerged leaves of <i>Nuphar lutea</i> and <i>Nymphaea alba</i>	5	487–497
Kolodjzhenska T.I., Pokhylchenko O.P. Quality of <i>Juniperus</i> seeds and critical periods of their formation in the Forest-Steppe of Ukraine	1	79–84
Kozeko L.Ye., Ovcharenko Yu.V. Dynamics of structural and functional adaptation of <i>Sium latifolium (Apiaceae)</i> to root flooding	2	172–179
Nedukha O.M. Cytochemical study of monolignols in hydrophytes leaves cell walls	4	385–392
Pasaylyuk M.V. Sesquiterpene lactones of selected macromycetes.	3	267–271
Shcherbachenko O.I., Rabyk I.V., Lobachevska O.V. Role of bryophytes in renaturalization of the devastated areas of Nemyriv sulfur deposit (Lviv Region).	6	596–602
Vasjuk V.A., Kosakivska I.V. Gibberellins in ferns: participation in regulation of physiological processes	1	65–73
Vasjuk V.A., Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. Cytokinins and gibberellins in ontogenesis of <i>Equisetum arvense</i>	2	164–171
Vedenicheva N.P., Vasjuk V.A., Kosakivska I.V. Seasonal dynamics of endogenous cytokinins and gibberellins in the Black Sea seaweed <i>Cystoseira barbata (Phaeophyceae)</i>	3	261–266

History of Science

Chubirko M.M. Professor G.V. Tkachenko: at the crossroads of science and life (on the anniversary date of Uzhgorod National University).	1	85–88
Chubirko M.M. The development of cytological and embryological research in Uzhhorod University (on the 70 th Anniversary of Uzhhorod National University)	5	511–515
Partyka L.Ja. Dmytro Kostiovych Zerov (on the 120 th anniversary of his birth)	6	610–618

Surveys

Borsukevych L.M. Current state and development tendencies of vegetation science (following the materials of the Annual Symposium of the International Association for Vegetation Science, IAVS).	3	272–280
--	---	---------

Jubilee Dates

Dudka I.O. D.K. Zerov – a scientist, a teacher, a person	6	621–623
Holubets M.A. Three vital factors for me from Academician D.K. Zerov.	6	624
Kondratyuk A. A bright spirit of Zerov family (fragment of an essay, January 2010)	6	626–627
Kondratyuk S.Ya. A worldwide known lichenologist (80 th anniversary of the famous Slovak lichenologist, Dr Ivan Pišút).	2	186–187
Kordyum E.L. Memories about Academician Dmytro Kostiovych Zerov.	6	619–620

Morozyuk S. S. I will remember D.K. Zerov until the end of my life	6	625
Shevera M.V., Protopopova V.V., Andrik E.J. On the 70 th anniversary of Maria Zaliberova, a Slovak botanist	5	516–517
Sytnyk K.M. Stepan Stoiko, the 95 th Anniversary	1	89–90
Reviews and Notices of Publications		
Kosakivska I.V. Review: O.M. Nedukha «Plant cell wall and environment»	4	401–402
Kucher O.O. «Environmental & Socio-economic Studies», a new Polish English-language journal	2	192–193
Protopopova V.V., Mosyakin S.L., Shevera M.V. Valuable work about phytoinvasions in Armenia	4	398–400
Prydiuk M.P. Review: M.M. Sukhomlyn, V.V. Dzhagan. Fungi of Ukraine: Illustrated Handbook / Ed. V.P. Heluta. — Kyiv: KM Publishing, 2013. — 224 p.	2	191–192
Shyian N.M. Reviews: S.G. Kovalenko, O.Ju. Bondarenko, V.V. Nemertsalov, N.V. Herasimjuk. Treasures of the Odesa National University Herbarium (<i>MSUD</i>). Herbarium Collection of G.Y. Potapenko. — Odesa: Osvita Ukrainy, 2014. — 112 p.	1	91–93
Slusarenko O.M. Review: G.L. Antonyak, Z.I. Kalynets-Mamchur, I.O. Dudka, N.O. Babych, N.E. Panas. Ecology of fungi. — Lviv, 2013. — 628 p.	2	188–190
News and Notes		
Karpiuk T.S. International scientific conference «Little Sydney: Protecting Nature in Europe»	3	283–285
Kondratyuk S.Ya. Central European lichens — a blend of biogeographical elements. The International Lichenological Seminar (17 March 2015, Bratislava, Slovakia)	2	196–197
Korniyenko O.M., Peregrym O.M. International scientific conference «Contribution of Amateur Naturalists into Biological Diversity Studies»	3	281–282
Krasylenko Yu. Fascination of Plants Day in Ukraine	3	285–287
Onipko V.V., Olshanskyi I.H., Rayda O.V. International conference of young scientists «Advances in Botany and Ecology» dedicated to the 120 th Anniversary of D.K. Zerov (15–20 September 2015, Poltava)	6	628–629
Shyian N.M. The Scientific Conference dedicated to the French botanist J.E. Gilibert (23–25 September 2014, Warsaw, Poland)	2	194–195
In Memoriam		
Dubyna D.V. In memory of L.S. Balashov.	5	521–522
Dudka I.O. In memory of Victor Tarasovych Bilay	5	518–520
Kondratyuk S.Ya. David John Galloway (07.05.1942 — 07.12.2014).	3	288–290
Kondratyuk S.Ya. Irina Leonidivna Navrotska (12.06.1946 — 24.12.2014).	3	291–292
Mosyakin S.L., Protopopova V.V., Ilinska A.P., Fedoronchuk M.M., Shevera M.V., Shyian N.M. In memory of Lubov Ivanivna Krytska (19.01.1941 — 15.04.2015)	3	295–297
Sabadosh V.I., Besehanych I.V., Myhal A.V., Andrik E.J. In memory of Vasyl Ivanovych Komendar	4	403–404
Shevera M.V., Protopopova V.V., Burda R.I., Tokhtar V.K. In memory of Professor András Terpó (1925 — 2015)	3	293–294
Guidelines for Authors	1	94–96
Guidelines for Authors	4	405–409
The index of articles published in the Ukrainian Botanical Journal in 2015	6	630–637
GALLERY OF UKRAINIAN BOTANISTS. — Ukr. Bot. J. — 2014.		
Shelyag-Sosonko Yu.R. Yevgen M. Lavrenko (1900–1987). — 72 , № 1.		
Shevera M.V. Stanisław Leon Kulczyński (1895–1975). — 72 , № 2.		
Shevera M.V., Yena A.V. Yevgen V. Wulff (1885 – 1941). — 72 , № 3.		
Shevera M.V., Peregrym O.M. Karl L. Golde (1835–1906). — 72 , № 4.		
Shevera M.V., Andrik E.J. Sándor Mágoocsy-Dietz (1855–1945). — 72 , № 5.		
Shevera M.V. Yevgen I. Bordzilovsky (1875–1948). — 72 , № 6.		

СОДЕРЖАНИЕ

Геоботаника, экология, охрана растительного мира

Дубына Д.В., Дзюба Т.П., Давыдов Д.А., Емельянова С.Н. Современное состояние синтаксономии и актуальные задачи изучения пионерной растительности Украины 527

Сосудистые растения: систематика, география, флора

Федорончук Н.М. Система семейства *Caryophyllaceae* флоры Украины. 1. Подсемейства: *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae* 542

Красная книга Украины

Безсмертная О.А., Соколенко А.А., Перегрим Н.Н. Находка *Marsilea quadrifolia* (*Marsileaceae*) в Киевской области 555

Споровые растения и грибы

Лобачевская О.В., Бойко И.В. Морфофизиологические приспособления мхов *Funaria hygrometrica* и *Brachythecium glareosum* (*Bryophyta*) к периодическому высушиванию 559

Кияк Н.Я., Хоркавцив Я.Д. Адаптация бриофитов к водному дефициту на территории отвала в местах добычи серы 566

Кондратюк С.Я., Ким Ю.А., Ю Н.-Н., Джеонг М.-Х., Янг С.-Х., Кондратюк А.С., Зареи-Дарки Б., Хо Д.-С. *Zeroviella*, новый род ксанториоидных лишайников (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*), подтвержденный данными молекулярной филогении 574

Пирогов Н.В. *Clupeococcum cetrariae* (*Dacampiaceae*, *Ascomycota*) в Украинских Карпатах 585

Физиология, анатомия, биохимия, клеточная и молекулярная биология растений

Хоркавцив Я.Д., Кордюм Е.Л., Лобачевская О.В., Кияк Н.Я., Кит Н.А. Ветвление протонемы *Ceratodon purpureus* в условиях измененной силы тяжести 588

Щербаченко О.И., Рабык И.В., Лобачевская О.В. Участие мхов в ренатурализации девастированных территорий Немировского месторождения серы (Львовская обл.) 596

Горюнова И.И., Емец А.И., Блюм Я.Б. Сравнительный анализ влияния никеля и кадмия на организацию микротрубочек в клетках корней *Arabidopsis thaliana* 603

История науки

Партика Л.Я. Академик Дмитрий Константинович Зеров (к 120-летию со дня рождения) 610

Юбилейные даты

Кордюм Е.Л. Воспоминания об академике Дмитрие Константиновиче Зерове 619

Дудка И.А. Д.К. Зеров — ученый, учитель, человек 621

Голубец М.А. Три животворных фактора для меня от академика Д.К. Зерова 624

Морозюк С.С. Я буду вспоминать Д.К. Зерова, пока жива моя память 625

Кондратюк А. Светлый дух Зеровых (отрывок из эссе, январь 2010 г.) 626

Хроника

Онипко В.В., Ольшанский И.Г., Райда О.В. Международная конференция молодых ученых «Актуальные проблемы ботаники и экологии», посвященная 120-летию со дня рождения Д.К. Зерова (12–20 сентября 2015 г., г. Полтава) 628

Указатель статей, опубликованных в «Украинском ботаническом журнале» в 2015 году 630

CONTENTS

Vegetation Science, Ecology, Conservation

- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Davydov D.A., Iemeljanova S.M. Contemporary status of syntaxonomy and current tasks of the research on pioneer vegetation in Ukraine527

Vascular Plants: Taxonomy, Geography and Floristics

- Fedoronchuk M.M. System of the family *Caryophyllaceae* in the Ukrainian flora. 1. Subfamilies *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae*542

The Red Data Book of Ukraine

- Bezsmertna O.O., Sokolenko O.A., Peregrym M.M. A find of *Marsilea quadrifolia* (*Marsileaceae*) in Kyiv Region555

Non-vascular Plants and Fungi

- Lobachevska O.V., Boiko I.V. Morphological and physiological adaptation of the mosses *Funaria hygrometrica* and *Brachythecium glareosum* (*Bryophyta*) to periodic desiccation559

- Kyyak N.Ya., Khorkavtsiv Ya.D. Adaptation of the bryophytes to water deficit in the dump area at sulfur deposit sites566

- Kondratiuk S.Y., Kim J.A., Yu N.-H., Jeong M.-H., Jang S.H., Kondratiuk A.S., Zarei-Darki B., Hur J.-S. *Zeroviella*, a new genus of xanthorioid lichens (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*) proved by three gene phylogeny.574

- Pirogov M. *Clypeococcum cetrariae* (*Dacampiaceae*, *Ascomycota*) in the Ukrainian Carpathians585

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

- Khorkavtsiv Y.D., Kordyum E.L., Lobachevska O.V., Kyyak N.Y., Kit N.A. Branching of *Ceratodon purpureus* protonemata effected under altered gravity conditions588

- Shcherbachenko O.I., Rabyk I.V., Lobachevska O.V. Role of bryophytes in renaturalization of the devastated areas of Nemyriv sulfur deposit (Lviv Region)596

- Horiunova I.I., Yemets A.I., Blume Y.B. Comparative analysis of the effect of nickel and cadmium on the organization of microtubules in the cells of the *Arabidopsis thaliana* primary roots603

History of Science

- Partyka L.Y. Academician Dmytro K. Zerov (120th Anniversary of his birth)610

Jubilee Dates

- Kordyum E.L. Memories about Academician Dmytro Kostiovych Zerov619

- Dudka I.O. D.K. Zerov – a scientist, a teacher, a person621

- Holubets M.A. Three vital factors for me from Academician D.K. Zerov624

- Morozyuk S.S. I will remember D.K. Zerov until the end of my life625

- Kondratiuk A. A bright spirit of Zerov family (fragment of an essay, January 2010)626

News and Notes

- Onipko V.V., Olshanskyi I.H., Rayda O.V. International conference of young scientists «Advances in Botany and Ecology» dedicated to the 120th Anniversary of D.K. Zerov (15–20 September 2015, Poltava)628

- The index of articles published in «Ukrainian Botanical Journal» in 2015630

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

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

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

Український ботанічний журнал, т. 72, № 6, 2015. Національна академія наук України. Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного. Науковий журнал. Заснований у 1921 р. Виходить один раз на два місяці (українською, російською та англійською мовами). Головний редактор С.Л. Мосякін

Украинский ботанический журнал, т. 72, № 6, 2015. Национальная академия наук Украины. Институт ботаники имени Н.Г. Холодного. Научный журнал. Основан в 1921 году. Выходит один раз в два месяца (на украинском, русском и английском языках). Главный редактор С.Л. Мосякин

Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (протокол №18 від 22 грудня 2015 р.)

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

Редактори *М.М. Кошова, В.М. Романюк*

Технічний редактор *І.В. Кушнір*

Комп'ютерна верстка *Д.С. Решетников*

Здано до друку 30.12.2015. Формат 70 × 100/16. Папір офсетний № 1. Друк. офсет.

Ум.-друк. арк. 14,00. Обл.-вид. арк. 15,36. Наклад 200 прим.

Видруковано ТОВ «Наш формат»
пр-т Миру, 7, м. Київ, 02105, Україна