



УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ



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

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL
An international journal for botany & mycology

2018 • 75 • 5



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

Статті друкуються українською, англійською та російською мовами

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

Publication languages: Ukrainian, English and Russian

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор – Сергій Л. МОСЯКІН

Заступники головного редактора – Ганна В. БОЙКО,
Віра П. ГАЙОВА

Раїса І. БУРДА, Соломон П. ВАСЦЕР,
Філіп ВЕРЛООВ (Бельгія), Василь П. ГЕЛЮТА,
Зігмонтас ГУДЖИНСКАС (Литва), Яків П. ДІДУХ,
Дмитро В. ДУБИНА, Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА,
Сергій Я. КОНДРАТЮК, Єлізавета Л. КОРДЮМ,
Ірина А. КОРОТЧЕНКО, Ірина В. КОСАКІВСЬКА,
Кароль МАРГОЛЬД (Словаччина), Евіатар НЕВО (Ізраїль),
Віктор І. ПАРФЬОНОВ (Білорусь), Петер РЕЙВЕН (США),
Марина М. СУХОМЛІН, Сусуму ТАКАМАЦУ (Японія),
Микола М. ФЕДОРОНЧУК, Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ,
Петро М. ЦАРЕНКО, Ілля І. ЧОРНЕЙ,
Мирослав В. ШЕВЕРА, Юрій Р. ШЕЛЯГ-СОСОНКО,
Наталія М. ШИЯН, Богдан ЯЦКОВЯК (Польща)
Відповідальний секретар Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief – Sergiy L. MOSYAKIN

Associate Editors – Ganna V. BOIKO
Vera P. HAYOVA

Raisa I. BURDA, Ilyia I. CHORNEY, Yakiv P. DIDUKH,
Dmytro V. DUBYNA, Mykola M. FEDORONCHUK,
Zigmantas GUDŽINSKAS (Lithuania), Vasyl P. HELUTA,
Bogdan JACKOWIAK (Poland), Olexander E. KHODOSOVTSSEV,
Sergei Y. KONDRATYUK, Elisaveta L. KORDYUM,
Iryna A. KOROTCHENKO, Iryna V. KOSAKIVSKA,
Karol MARHOLD (Slovakia), Eviatar NEVO (Israel),
Victor I. PARFENOV (Belarus), Peter RAVEN (USA),
Yuriy R. SHELYAG-SOSONKO, Myroslav V. SHEVERA,
Natalia M. SHYIAN, Maryna M. SUKHOMLYN,
Susumu TAKAMATSU (Japan), Petro M. TSARENKO,
Filip VERLOOVE (Belgium), Solomon P. WASSER,
Olena K. ZOLOTAREVA
Editorial Assistant – Mariya D. ALEINIKOVA

На першій сторінці обкладинки: Національний природний парк "Синевир"

Фото Павла Пивовара

Front page: Synevyr National Nature Park

Photo by Pavlo Pyvovar

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

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

УКРАЇНСЬКИЙ 2018 • 75 • 5 БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

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

З М І С Т

Загальні проблеми, огляди та дискусії

Дідух Я.П. Біотоп як система: структура, динаміка, екосистемні послуги 405

Систематика, флористика, географія рослин

Федорончук М.М. Конспект родини *Fabaceae* у флорі України. III. Підродина *Faboideae* (триба *Fabeae*) 421

Бойко Г.В., Корнієнко О.М., Мосякін С.Л. Нові номенклатурні комбінації для таксонів роду *Pentanema* (*Asteraceae*) флори України 436

Гриби і грибоподібні організми

Тихоненко Ю.Я., Орлов О.О. Поширення *Pucciniastrum symphyti* (*Pucciniales*) в Україні 441

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

Коршиков І.І., Гусейнова Е.Р. Особливості пилку рослин *Picea abies* та *P. pungens* (*Pinaceae*) в насадженнях на території Криворіжжя 446

Дубина Д.В., Еннан А.А.-А., Дзюба Т.П., Вакаренко Л.П., Шихалєєва Г.М., Кірюшкіна Г.М. Проектований Національний природний парк "Куяльницький" як основа оптимізації довкілля та стійкого розвитку регіону . . . 457

Структурна ботаніка

Шихалєєва Г.М., Царенко О.М., Цимбалюк З.М., Еннан А.А.-А., Кірюшкіна Г.М. Морфологічні особливості генеративних органів *Salicornia perennans* (*S. prostrata*) (*Chenopodiaceae*) з узбережжя Куяльницького лиману . . . 470

Фізіологія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин

Павлище А.В., Кириченко О.В., Коць С.Я. Метаболічні зміни вмісту органічних кислот у коренях рослин *Glycine max* (*Fabaceae*) на ранніх етапах формування симбіозу за дії фунгіцидів 480

Пірко Я.В., Нецветов М.В., Калафат Л.О., Пірко Н.М., Рабокоть А.М., Приваліхін С.М., Демкович А.Є., Білоножко Ю.О., Блюм Я.Б. Генетичні особливості фенологічних форм *Quercus robur* (*Fagaceae*) за даними аналізу поліморфізму інтронів генів β-тубуліну та мікросателітних локусів 489

Ювілейні дати

Дубина Д.В. Василь Семенович Ткаченко – творчий шлях ученого (до 80-річчя з дня народження та 55-річчя наукової діяльності) 501

Дослідники фітобіоти та мікобіоти України

Шевера М.В., Єна А.В. Фрідріх (Фелір Кіндратович) Маршалл фон Біберштейн / Friedrich August Freiherr Marschall von Bieberstein (1768–1826) 505

СОДЕРЖАНИЕ

Общие проблемы, обзоры и дискуссии

Дидух Я.П. Биотоп как система: структура, динамика, экосистемные услуги 405

Систематика, флористика, география растений

Федорончук Н.М. Конспект семейства *Fabaceae* во флоре Украины. III. Подсемейство *Faboideae* (триба *Fabeae*) 421

Бойко А.В., Корниенко О.М., Мосякин С.Л. Новые номенклатурные комбинации для таксонов рода *Pentanema* (*Asteraceae*) флоры Украины 436

Грибы и грибоподобные организмы

Тихоненко Ю.Я., Орлов А.А. Распространение *Pucciniastrum symphyti* (*Pucciniales*) в Украине 441

Геоботаника, экология, охрана растительного мира

Коршиков И.И., Гусейнова Э.Р. Особенности пыльцы растений *Picea abies* и *P. pungens* (*Pinaceae*) в насаждениях на территории Криворожья 446

Дубына Д.В., Эннан А.А.-А., Дзюба Т.П., Вакаренко Л.П., Шихалеева Г.Н., Кирюшкина А.Н. Проектируемый Национальный природный парк "Куяльницкий" как основа оптимизации окружающей среды и устойчивого развития региона 457

Структурная ботаника

Шихалеева Г.Н., Царенко О.Н., Цымбалюк З.Н., Эннан А.А.-А., Кирюшкина А.Н. Морфологические особенности генеративных органов *Salicornia perennans* (*S. prostrata*) (*Chenopodiaceae*) побережья Куяльницкого лимана 470

Физиология, биохимия, клеточная и молекулярная биология растений

Павлище А.В., Кириченко Е.В., Коць С.Я. Метаболические изменения содержания органических кислот в корнях растений *Glycine max* (*Fabaceae*) на ранних этапах формирования симбиоза под влиянием фунгицидов 480

Пирко Я.В., Нецветов М.В., Калафат Л.А., Пирко Н.Н., Рабоконе А.Н., Привалихин С.Н., Демкович А.Е., Белоножко Ю.А., Блюм Я.Б. Генетические особенности фенологических форм *Quercus robur* (*Fagaceae*) по результатам анализа полиморфизма интронов β-тубулина и микросателлитным локусам 489

Юбилейные даты

Дубына Д.В. Василий Семенович Ткаченко – творческий путь ученого (к 80-летию со дня рождения и 55-летию научной деятельности) 501

Исследователи фитобиоты и микобиоты Украины

Шевера М.В., Ена А.В. Фридрих (Федор Кондратьевич) Маршалл фон Биберштейн / Friedrich August Freiherr Marschall von Bieberstein (1768–1826) 505



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.05.405>

Біотоп як система: структура, динаміка, екосистемні послуги

Яків П. ДІДУХ

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

Didukh Ya.P. **Biotope as a system: structure, dynamics, and ecosystem services.** Ukr. Bot. J., 2018, 75(5): 405–420.

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

Abstract. The concept of conservation of biotic and landscape diversity facilitated the introduction of systemic and ecological approaches into the field of nature conservation, thus stimulating the development of biotope classification. Biotopes are considered to be ecosystems of a topological level, which lose their integrity once divided. Since biotopes can include distinct yet functionally interconnected syntaxa, the scope of topological and typological units that make up a biotope can differ. Such differences can be caused by substitution as well as combination of constituent elements. Substitution occurs when some syntaxa can be attributed to different biotopes, or when biotopes of the same type are comprised of different syntaxa. Examples of communities that are attributed to different biotopes, namely, forest (*Dicrano-Pinion*, *Fagion sylvaticae*) and marsh (*Salicion cinereae*) communities, and examples of biotopes with substitution of constituent elements in some of their areas (G 3.9 Coniferous woodland dominated by *Cupressaceae* or *Taxaceae*, 8120 Temperate montane calcareous and ultra-basic screes) are given. Combination of constituent elements is evident when a biotope includes a certain set of syntaxa, which sometimes can belong to different classes. Biotope development is determined by the change in the ecological potential, which is interpreted as difference between the potential capacity of eco-space and its actual capacity. Potential capacity of eco-space is determined by the environment, whereas its actual capacity is determined by the biotope structure, nature of biomass distribution, and accumulation and transformation of energy. The novel aspect of this approach is that development is interpreted much wider than merely succession of phytocoenoses. Development is considered here as a process of fluctuating, successive, and synevolutional changes which occur at different rates and are defined by the predominance of certain species with various ecological (R, C, S) strategies (Grime, Pierce, 2012). Thus, species with R-strategy determine fluctuation, species with C-strategy determine succession, species with S-strategy define synevolution. Synevolution is caused by the changes in species' adaptations and co-evolutionary relationships relative to environmental changes, thus altering eco-space capacity. Biotopes are integral to evaluation of ecosystem services. Predominant types of ecological strategies of species comprising biotopes are crucial for assessment of biotopes' ecosystem services. Species with R-strategy are characteristic of the resource type of ecosystem services, species with C-strategy are characteristic of the functional type of ecosystem services, and species with S strategy are characteristic of scientific-informative type of ecosystem services. Biotopes of the functional type are most susceptible to anthropogenic impact and climate changes. Since development of functional biotopes is determined by the successive changes, appropriate measures, e.g., a management plan, are required for their conservation.

Keywords: biotope, syntaxon, system, structure, development, synevolution, strategy, ecosystem services

Вступ

Системний та екологічний підходи, що активно почали розвиватися з другої половини ХХ ст., швидко проникали у різні наукові дисципліни, а наприкінці століття – і у практичну сферу, зокрема природоохоронну діяльність (Rodwell et al., 2018). Знаковою подією, яка стимулювала й визначала перспективність природоохоронної діяльності на ХХІ ст., було прийняття Всеєвропейської стратегії збереження біологічного та ландшафтного різноманіття (м. Софія, 1995 р.) ([http://zakon.](http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/994_711)

[rada.gov.ua/laws/show/994_711](http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/994_711)), що лежить в основі формування Паневропейської (NATURA 2000) та Смарагдової екомережі. Ця концепція передбачає формування мережі заповідних об'єктів як функціонуючої системи внаслідок їхнього поєднання екокоридорами різного рівня. Це водночас змінює акценти дослідження заповідних об'єктів від статичних на динамічні характеристики. При цьому виділяються зони (заповідна, буферна, транзитна), які виконують різну роль, забезпечуючи функціонування системної організації. Основними елементами екокоридорів є екосистеми топологічного рівня

© Я.П. ДІДУХ, 2018

(габітати, біотопи), що знайшло відображення у Бернській конвенції про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі. Вона була ратифікована країнами ЄС і набрала юридичного статусу (Директива ЄС 92/43 від 21.05.1992 р.), до якої приєдналася в 1996 р. Україна (http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/995_032).

Відповідно до цього кожен вид є не тільки таксономічною та географічною, а й екологічною категорією і потребує не лише оцінки його місця в ієрархічній системі класифікації таксонів, їхнього поширення, а й екологічних умов існування. Останнє передбачає розробку методів оцінки таких умов, що ґрунтуються на використанні оселищного підходу. Суть останнього полягає в тому, що кожен вид у своєму розвитку тісно пов'язаний і лімітується певними умовами існування, які не можна порушувати.

Водночас види є елементами певних типів ценозів, що потребують збереження, адже їхня руйнація набагато масштабніша і має більше негативних наслідків, ніж втрата видів. Це знайшло відображення у "Зеленій книзі України" (Zelyonaya kniga..., 1971; Zelena knyha..., 2009), а у Західній Європі – у створенні Червоного списку габітатів (біотопів), переліку рідкісних габітатів (Rodwell et al., 2003), тому необхідна розробка відповідної класифікації.

Розробка Пан'європейської екомережі для країн ЄС NATURA 2000, а для країн східної Європи – "Emerald" ґрунтувалася на одноранговій типологічній чотирьохзначній, але заокругленій до десятків нумерації габітатів. Пізніше ця класифікація вдосконалювалася на ієрархічних принципах CORINE, Palearctic habitats, EUNIS, що виходило із логіки системного підходу.

Крім розробки й удосконалення такої класифікації біотопів виникають проблеми оцінки їхньої розмірності, структури, функціонування та розвитку, зокрема флуктуаційних, сукцесійних змін та синеволуції. Розробка цих теоретичних питань дає можливість провести глибоке дослідження біотопів, підійти до прогнозування таких змін, заходів збереження та оцінки екосистемних послуг, що має теоретичне й практичне значення. Отже, проблема оцінки структури, динаміки біотопів, їхніх екосистемних послуг є досить актуальною.

Структура біотопів

Біотопи характеризуються рядом властивостей, притаманних складним відкритим системам

(Odum, 1975; Golubets, 2000), які ми аналізували раніше (Didukh, Kuzmanenko, 2010; Didukh, 2012), тому зупинимося лише на деяких їхніх особливостях.

Біотоп як *екосистема топологічного рівня* характеризується таким простором і розмірністю, які забезпечують ресурси, умови існування й відтворення живих організмів у певному кількісному співвідношенні протягом такого часового проміжку, що задовольняє умови його відтворення. Біотоп, як складну систему, можна оцінювати з різних позицій, зокрема як по відношенню до форми (його обрисів, горизонтальної мозаїки), вертикальної будови ярусів чи розподілу по вертикалі геогоризонтів, характеру меж, їхній чіткості, континуальності, дискретності тощо), так і до змісту, наповнення, що відображається у компонентному складі та його характеристиках (складу біоценозу, педосфери, гідрологічного режиму, мікроклімату тощо).

Аналізуючи диференціацію біотопів на горизонтальній проекції, бачимо, що кожен із них може бути гомогенною або гетерогенною ділянкою, але при цьому відрізнитися від оточуючих. Якщо розділити гетерогенні біотопи на складові гомогенні ділянки (угруповання), розірветься контур, і цілісність топологічної ділянки втратиться (Grodzinsky, 2014). Отже, основним критерієм візуального виділення біотопів є контур його обмеження у вигляді цілісної безперервної лінії. Характер розподілу складових локалітетів (угруповань) може бути у вигляді мікротопів, які межують з іншими «топами» і не утворюють пробілів, або у вигляді мікроплям, які оточені фоновими поверхнями (Grodzinsky, 2014).

Оцінюючи біотоп з холистичної позиції, слід підкреслити, що гетерогенність складових дає значно більший синергетичний ефект, ніж сума його частин. При такому природному об'єднанні властивості набувають певних нових якостей, що відображає притаманну екосистемі емерджентність. Не зважаючи на гетерогенне поєднання складових ценозів, такий біотоп відрізняється від сусіднього наявністю впливу певного лімітувального одного чи кількох чинників.

Ключовими в системному підході є поняття елементу та структури (Waterman, 1971; Setrov, 1971, 1972; Urmantsev, 1988; Artyukhov, 2009). У загальному трактуванні *елемент* визначається як найпростіша складова частина системи, умовно

її розглядають як неподільну (Уетов, 1978; Danylian, Taranenko, 2012). Враховуючи ієрархічну складність екосистем, з таким визначенням важко погодитися, тому що дробити їх до найпростішої будови, тобто найнижчого рівня, не можна, інакше вони втрачають сутність. Мова може йти про речовинні компоненти, сполуки (для ґрунту – солі, гумус, мінерали, азотні сполуки тощо; для атмосфери – O_2 , CO_2 ; для біоценозу – популяції видів рослин, тварин, мікроорганізмів тощо), що характеризуються певними властивостями, ознаками, які визначають специфіку систем. Оскільки розподіл елементів відзначається досить значним відхиленням від найбільш ймовірного стану, то біотопи як системи мають низький рівень упорядкованості (Malinovsky, 2000).

Біотоп характеризується різноманітним набором компонентів, елементів, які перебувають у складних взаємозв'язках і залежностях. Останні формують структуру системи, що відображається на її властивостях. *Структура* біотопу визначається типами зв'язків між елементами, що визначає її організованість, упорядкованість та стійкість системи. Кожний тип зв'язку трактується як особливий тип структури (Malinovsky, 2000). Це проявляється як у матеріальному взаємозв'язку між окремими видами рослин по відношенню до ґрунту, клімату, водного режиму, підстилаючих геологічних порід, так і в абстрактних взаємовідносинах між елементами, що відображає організованість та упорядкованість екосистеми. Тобто, структура біотопу оцінюється на основі всієї різноманітності способів взаємовідносин між складовими (елементами), які відображаються як у безпосередній взаємодії, так і в певних відносинах (поняттях, математичних величинах, логічних твердженнях тощо), що в комплексі забезпечують організацію, упорядкованість і функціонування екосистеми (Vasilevich, 1983; Didukh, 1992). Саме через оцінку структур ми пізнаємо сутність системи, тому способи, підходи, методи такої оцінки дуже важливі й потребують постійного вдосконалення.

Зважаючи на багатокомпонентність і структурну різноманітність екосистем виникає питання щодо способу оцінки їхнього об'єму, встановлення меж. Ці питання викликали гострі дискусії. Серед різних підходів пропонувалося використовувати геоботанічні напрацювання, оскільки, з одного боку, рослинність є хорошим індикатором умов,

а з іншого – по відношенню до рослинності існує добре розроблена класифікація. Відмітимо, що прямої кореляції між об'ємом і межами біотопу як комплексної екологічної системи та одиницями синтаксономічних категорій не існує.

Біотопи – це екосистеми топологічного рівня, в той час як синтаксономічні категорії відображають типологію фітоценозів, тобто ступінь подібності між ними за певними ознаками.

Для класифікації синтаксонів використовують геоботанічні описи ділянок від $0,2 \times 0,4$ м або 1×1 м (мохові, лишайникові); 4×4 м (трав'яні); 25×25 м (лісові) (Chytry, Otyrkova, 2003), а топологічні одиниці мають значно більшу розмірність від 100 до 10 000 м² (Grodzinsky, 1993).

Топологічні системи можуть включати різний набір синтаксонів, взаємопов'язаних таким чином, що окремо існувати вони не можуть, а функціонують як єдине ціле. Такий спосіб їхнього поєднання забезпечує формування якісно нових властивостей біотопу, ніж характеризується синтаксон. Обсяг біотопу визначається впливом певного зовнішнього чинника, який обумовлює характер функціонування і там, де лімітуюча роль його втрачається, змінюється оточення і, як наслідок, змінюється біотоп. Отже біотоп відрізняється від синтаксона тим, що структура першого визначається функцією, а другого як класифікаційної категорії за ознаками подібності (якщо йдеться про рослинність, то за складом, траплянням, проективним покриттям видів, які виступають індикаторами його умов). Біотоп може бути однорідним і представленим певним синтаксоном (наприклад, типові лісові, степові, лучні масиви); він може поєднувати досить різноманітні синтаксони навіть різних класів, що слугують оселищами різних видів, але взаємопов'язаних і взаємозалежних у їхньому розташуванні на місцевості. Ми виділяємо два аспекти, що визначають різноманітність цих одиниць: *заміщення* та *поєднання* компонентів, коли певні синтаксони розподілені по різних біотопах або певні біотопи представлені різними синтаксонами (Rodwell et al., 2002; Schaminée et al., 2012–2015). Так, 131 габітат Італії представлений 268 союзом рослинності (Biondi et al., 2012).

За даними геоботаніків (Rodwell et al., 2002), союз *Dicrano-Pinion*, що представляє типові бореальні соснові ліси на кислих ґрунтах у межах Європи входить до складу шести біотопів трьох класів:

B1.7 Coastal dune woods F3.1 Temperate thickets and scrub G1.9 Non-riverine woodland with [*Betula*], [*Populus tremula*], [*Sorbus aucuparia*] or [*Corylus avellana*] G3.4 [*Pinus sylvestris*] woodland south of the taiga G3.B [*Pinus*] taiga woodland G3.E Nemoral bog conifer woodland *Rhododendro-Vaccinion*, а союз типових широколистяних неморальних лісів *Fagion sylvaticae* до складу 12 біотопів Європи: F3.2 Mediterraneo-montane broadleaved deciduous thickets G1.6 [*Fagus*] woodland G1.9 Non-riverine woodland with [*Betula*], [*Populus tremula*], [*Sorbus aucuparia*] or [*Corylus avellana*] G1.A Meso- and eutrophic [*Quercus*], [*Carpinus*], [*Fraxinus*], [*Acer*], [*Tilia*], [*Ulmus*] and related woodland G1.B Non-riverine [*Alnus*] woodland G2.6 [*Ilex aquifolium*] woods G3.1 [*Abies*] and [*Picea*] woodland G3.5 [*Pinus nigra*] woodland G3.7 Lowland to montane mediterranean [*Pinus*] woodland (excluding [*Pinus nigra*]) G3.9 Coniferous woodland dominated by [*Cupressaceae*] or [*Taxaceae*] G4.3 Mixed sub-taiga woodland with acidophilous [*Quercus*] G4.6 Mixed [*Abies*] – [*Picea*] – [*Fagus*] woodland, союз болотних чагарникових верб *Salicion cinereae* – до складу шести біотопів трьох класів Європи: D1.1 Raised bogs D2.2 Poor fens D4.1 Rich fens, including eutrophic tall-herb fens and calcareous flushes and soaks F9.2 [*Salix*] carr and fen scrub F9.3 Southern riparian galleries and thickets G1.1 Riparian [*Salix*], [*Alnus*] and [*Betula*] woodland G1.5 Broadleaved swamp woodland on acid peat G3.E Nemoral bog conifer woodland, а союз *Potentillion anserinae* вологих алювіальних субстратів до дев'яти біотопів п'яти класів: B1.4 Coastal stable dune grassland (grey dunes) B1.8 Moist and wet dune slacks C1.6 Temporary lakes, ponds and pools (wet phase) D6.1 Inland saltmarshes E2.1 Permanent mesotrophic pastures and aftermath-grazed meadows E2.6 Agriculturally-improved, re-seeded and heavily fertilized grassland, including sports fields and grass lawns E3.4 Moist or wet eutrophic and mesotrophic grassland E6.2 Continental inland saline grass and herb-dominated habitats H5.3 Clay, silt, sand and gravel habitats with very sparse or no vegetation.

Можна проілюструвати і зворотну залежність щодо синтаксономічного складу певних біотопів. Наприклад Н2. Помірно-гірські базифітні (карбонатні) скелі представлені союзами *Androsacion ciliatae*, *Arabidion alpinae*, *Bunion alpine*, *Drabion hoppeanae*, *Festucion dimorphae*, *Iberidion spathulatae*, *Iberido aperta-Linarion propinquaе*, *Papaverion tatrici*, *Papavero-Thymion pulcherrimi*, *Petasition paradoxi*, *Platycapno saxicolae-Iberidion*

granatensis, *Saxifragion praetermissae*, *Saxifragion prenjae*, *Thlaspion rotundifolii*, *Thlaspion stylosi*, *Veronico-Papaverion degenii*, а біотоп G3.9 Хвойних лісів із домінуванням *Cupressaceae* та *Taxaceae* – союзами *Juniperion brevifoliae*, *Acero sempervirenti-Cupression sempervirentis*, *Oleo-Ceratonion siliquae*, *Quercion ilicis*, *Mayteno-Juniperion canariensis*, *Juniperionthuriferae*, *Periplocion angustifoliae*, *Juniperion excelsae*, *Fagion sylvaticae*, *Junipero excelsae-Quercion pubescentis*, *Quercetea pubescentis* (Interpretation..., 2015). З переходом до нижчих 4–5 рівнів ієрархії біотопів уводиться критерій географічного їхнього обмеження й набір синтаксонів звужується.

Поєднання різних синтаксонів у межах біотопу забезпечує комплементарність, таку емерджентність зміни властивостей, при якій функції екосистеми зберігають свою цілісність.

Отже, між розмірами, обсягом одиниць рослинних угруповань та категоріями біотопів не існує чіткої кореляції, коли один синтаксон обов'язково представляє певний біотоп або біотоп обмежується одним синтаксоном, хоча такі ситуації у природі теж відмічаються. При цьому завжди існує певний ключовий синтаксон, що знаходиться в основі функціонування біотопу і найповніше відображає його сутність. Це можна трактувати як аналог сигма-синтаксону (Rivas-Martinez, 2005) на топологічному рівні. Тобто такий синтаксон є умовною назвою, етикеткою, але не відображає всього ценотичного наповнення, різноманіття біотопу. При цьому ми не повинні ігнорувати набір інших синтаксонів, оскільки головна мета й сутність біотопічної концепції полягає у наповненні біотопів інформаційним змістом (визначення синтаксономічного складу, видів флоро-, мікро-, мікозоокомпонентів як наземної біоти, так і педо-чи гідросфери), що вже відображено у відповідних численних публікаціях. Особливо актуально це у випадках, коли флористична компонента відсутня та існують специфічні зоокомплекси (приморські дюни, печери тощо).

Комплексну структуру проілюструємо на прикладах таких, здавалось би, гомогенних біотопів, як лісові. Вже з 1920–1950-х рр. розроблялася синтаксономія епігейних, епілітних криптогамних угруповань, не тільки тих, де власне рослинність відсутня, а й епіфітних ценозів, що формуються на стовбурах та гілках дерев і кущів і є характерними для певних лісових біотопів (Hübschmann, 1986).

Біотоп G1.A6. Subcontinental [*Quercus*]-[*Carpinus betulus*] forests представлений неморальними лісами *Quercus-Fageteta* (*Carpinion betulis*), які ми можемо ідентифікувати до асоціації та відповідно визначити статус біотопу, але він не є однорідним у синтаксономічному відношенні. На гладеньких стовбурах граба часто домінує аерофітна водорість зеленого кольору *Trebouxia* sp., сіруваті плями являють собою угруповання лишайників, які належать до союзу *Graphidion scriptae* Ochsner ex Felföldy 1941 з класу *Arthonia radiatae-Lecidelletea eleochromae* Grehwald 1993 (Berger, 2000; Kolanko, 2001; Khodosovtsev et al., 2017). Нижче на стовбурах з'являються мохи *Leskea polycarpa*, *Pseudoleskea nervosa*, види роду *Orthotrichum* sp. класу *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* Mohan 1978 (союз *Ulotion crispae* Barkman 1958 чи *Leskeion polycarpae* Barkman 1958) (Barkman, 1958; Gapon, 2011), а біля основи стовбурів домінантами виступають *Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium salebrosum*, *B. veletinum*, які представляють угруповання класу *Neckeretea complanatae* Marschtaller 1986, союз *Neckerion complanatae* Šmarda et Hadač ex Klika 1948. Лишайникові угруповання за таких умов представлені *Hypogymnietea physodis*. У термофільних лісах *Quercetea pubescentis* Doin-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959 (*Quercion pubescenti-petraeae* Br.-Bl. 1932 на освітлених гілках та стовбурах формуються епіфітні угруповання лишайників, що відносяться до класу *Physcietea* Hadač in Klika et Hadač 1944 (союз *Xanthorion parietinae* Ochsner 1928 чи *Buellion canescentis* Barkman 1958).

Бріоценози ацидофільних хвойних лісів представлені угрупованнями класів *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis* Ježek et Vondráček 1962 та *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* (союз *Dicrano scoparii-Hypnion filiformis* Barkman 1958), а у складі соснових борів лишайникових *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 (*Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) W. Matuszkiewicz 1962) поширені угруповання епігейного типу *Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi* Mohan 1978 (союз *Cladonion arbusculae* Klement 1949 corr Bültmann 2016).

Більш наочним прикладом є наскельні біотопи (Н), що були об'єктами наших безпосередніх досліджень, і характеризуються поєднанням епілітних лишайникових, мохоподібних та хазмофітних ценозів судинних рослин, які

належать до різних класів і на ділянках розподілені у вигляді "топів".

Розглянемо це на прикладі відслонень кислик порід Українського кристалічного щита, які представляють біотоп 8220 Siliceous rocky slopes with chasmophytic vegetation, що характеризується наявністю вертикальних скелястих стінок. Аналізуючи круті урвища скель, неможливо уявити, що в них немає тріщин, де накопичується органіка, формується ґрунт та поличок із дресвою. Власне поверхня скель вкрита лишайниками, що являють собою епілітні угруповання *Rhizocarpetea geographici* Wirth 1972 (союз *Umbilicarium hirsutae* Černohorský et Hadač in Klika et Hadač 1944). Куртини судинних рослин, які займають тріщини, і представлені нечисленними видами, належать до класу *Asplenietea trichomanis* (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977 (союз *Asplenion septentrionalis* Gams. ex Oberd. 1938). Полички та від'ємні поверхні, що мають вигляд "плям" на скелях, заселених одно- й багаторічниками з участю сукулентів, належать до класу *Sedo-Scleranthea* Br.-Bl. 1955 (союз *Sedo albi-Veronicion dillenii* Korneck 1974).

Отже, даний біотоп поєднує синтаксони трьох класів; якщо лишайникові та мохові ценози існують і поза межами даного біотопу, то *Asplenion septentrionalis* характерний саме для цього типу і може виступати як діагностичний.

Натомість горизонтальні згладжені поверхні – "лоби" являють собою біотоп (8230 Siliceous rock with pionier vegetation of the *Sedo-Scleranthon* or of the *Sedo albi-Veronicion dillenii*) горизонтальних згладжених поверхонь. Відслонення силікатних порід займають угруповання класу *Rhizocarpetea geographici* Wirth 1972 (союз *Parmelion conspersae* Hadač in Klika et Hadač) та епілітні мохові угруповання у вигляді темних плям класу *Racomitrietea heterostichi* Neumaier 1971 (союз *Grymion commutatae* von Krusenstjerna 1945), а у тінистих місцях союз *Grimmia hartmanii-Hypnion cupressiformi* Philippi 1956; за умови накопичення тонкого шару ґрунту епілітні угруповання змінюються на буруваті килимки епігейних мохів союзу *Ceratodonto purpurei-Polytricheta piliferi* Mohan 1978. Від'ємні форми рельєфу заселені угрупованнями класу *Sedo-Scleranthea* (союзи *Sedo-Scleranthon* чи *Sedo albi-Veronicion dillenii*), які розташовані у вигляді "мікротопів", а мохові та лишайникові, якщо вони оточені фоном інших, мають вигляд плям. Біля підніжжя таких відслонень часто формуються

колювіальні відклади уламків, осипів. Проте вони небов'язкові, а коли займають великі площі, то можуть розглядатися у ранзі окремих біотопів, що за своєю структурою є також комплексними. Так для колювіальних відкладів шільних юрських вапняків Гірського Криму поверхні плит укриті лишайниковим ценозами (клас *Verrucarietea nigrescentis*), а в місцях накопичення органіки й ґрунту між плитами формуються гляреофітні ценози класу *Drypidetea spinosae* Quezel 1964 (середземноморський аналог *Thlaspietea rotundifolii* Br.-Bl. 1948), представлені ендемічним для Криму союзом *Rumici scutati-Heracleion stevenii* Ryff 2007.

Біотопи псамофітних степів Нижньодніпровських арен, що формуються в умовах різної інтенсивності дефляційних процесів, представлені рядом асоціацій, які чергуються залежно від зміни умов. Асоціації судинних рослин належать до союзу *Festucion beckeri* Vicherek 1972 (клас *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novak 1941), лишайникові асоціації (*Cladonietum alcicornis* Klement 1953, *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev 2011, *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* Khodosovtsev 2011, *Cladonietum subulato-fimbriatae* Khodosovtsev 2011) належать до союзу *Cladonion sylvaticae* Klement (1950) порядку *Peltigeretalia* Klement (1950), мохова асоціація (*Syntrichietum ruraliformis* Voiko et Khodosovtsev 2011) є угрупованням союзу *Ceratodonto-Polytrichion piliferi* (Waldh. 1947) v. Hübschman 1967, порядку *Polytrichetalia piliferi* v. Hübschman 1975. Угруповання криптогамного блоку об'єднуються у клас *Ceratodonto-Polytrichetea piliferi* Mohan 1978 і є індикаторами інтенсивності дефляційних процесів. За градієнтом зменшення цього фактору утворюється ряд: *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* (інтенсивні процеси дефляції) – *Cladonietum subulato-fimbriatae* (помірні процеси дефляції) – *Xanthoparmelietum pokornyi* (рівновага між дефляційно-демутаційними процесами) – *Cladonietum alcicornis* (інтенсивні процеси демутації). З цими угрупованнями пов'язана зміна синтаксонів класу *Festucion beckeri* від *Secaletum sylvestre* Popescu et Sanda 1973 до *Koelerio glaucae-Stipetum borysthenicae* Popescu et Sanda 1987 (Dubyna et al., 2004; Khodosovtsev et al., 2011).

Іншим цікавим прикладом є біотоп 7220 – Petrifying springs with tufa formations (*Cratoneurion*), представлений значним синтаксономічним різноманіттям. Основу його формують мохові

подушки *Cratoneurum filicino-commutatae* (Kuhn 1937) Oberdorfer 1977 (клас *Montio-Cardaminetea* Br.-Bl. et Tx 1943, союз *Lycopo-Cratoneurion commutati* Hadač 1983) заввишки до 30 см, по яких стікає вода, що водночас адсорбує Ca_2CO_3 . Нижче формуються колонії, складені *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa (= *Southbya tophaceus*). На кам'янистому субстраті, куди капає вода, розвиваються світло-зелені нитчасті водорості *Cladophoretum glomeratae* Roll 1939 (клас *Stigeochloeta tenuis* Arendt 1982, союз *Stigeochlonion tenuis* Arendt). На крутих схилах по периферії мохових угруповань, де субстрат не орошується, але має опосередковане зволоження, формуються пластинки аерофітних темно-кольорових ціанобактерій *Scytonema myochrous* C. Agardh ex Bornet et Flahault з участю інших видів (клас *Gloeocapsetea sanguineae* Bültmann et Golubič in Bültmann et al. 2015, союз *Gloeocapsion sanguineae* Golubič 1967). Біля основи водоспаду чи на полицках, де формується ґрунт, розвиваються високі зарості трав асоціації *Lysimachio vulgaris-Filipenduletum ulmariae* Balotova-Tulachova 1971 (клас *Molinio-Arrhenatreretea*, союз *Filipendulion* (Br.-Bl. 1947) Lohm. Ap. Oberdorfer 1967) та шільні плетива *Agrostis stolonifera* (comm. *Pasturiella commutate-Agrostis stolonifera*) (Didukh et al., 2018).

Співвідношення між структурою біотопів та синтаксономічним складом можна відобразити за допомогою логічних правил включення та пересічення. Біотоп включає набір різних синтаксонів. Синтаксони, що формують біотоп у межах певного регіону, розглядаються як доповнення, а набір (перелік) однотипних синтаксонів у межах даного біотопу, але різних регіонів – як пересікання. Такі логічні принципи відображають сутність структури біотопу.

Динаміка біотопів

Паралельно із розробкою класифікації й дослідженням структури біотопів важливими залишаються питання їхньої динаміки, розвитку, оскільки ці процеси – неодмінний атрибут існування живого. Уявлення про динаміку біотопів значною мірою ґрунтується на досягненнях фітоценології зокрема вчення про сукцесії, концепція якого була розроблена наприкінці XIX ст. Ф.Е. Клементсом і активно розвивалася радянською геоботанічною школою В. Сукачова та його послідовниками (Trass, 1976). Поняття про сукцесії сьогодні вийшли далеко за рамки

фітоценології, екології та використовуються навіть у суспільних науках. У радянській школі розроблялися питання класифікації сукцесій та етапи їхнього проходження (сингенез, ендоекогенез, філценогенез) (Sukachov, 1942), дискутувалося співвідношення між трактуванням флуктації, сукцесії та еволюції фітоценозів. Ключове місце у цій концепції займає поняття клімаксу – формування стійких стадій, які вважалися кінцевими етапами сукцесій.

Розглядаючи питання сукцесій з позицій термодинаміки, синергетики, ми дійшли висновку, що фітоценози, на відміну від видів у своєму розвитку, не відтворюють собі подібних на даному місці, а спрямовані на зміну. Це обумовлено не лише конкуренцією між видами, а й явищем "втоми" ґрунту, алелопатичною дією певних хімічних сполук, що накопичуються в ґрунті (Grodzinsky, 1991).

Кожна екосистема (біотоп) характеризується певною *ємністю, об'ємом екопростору та екологічним потенціалом*. Для останнього характерний спосіб накопичення й витрачання енергії та ресурсів у даній екосистемі, що визначає вектор розвитку.

Ємність екопростору (E_e) зумовлена здатністю акумулювати енергію, ресурси, необхідні для підтримки повноцінного функціонування (дихання, живлення, розмноження організмів) екосистеми без порушення оточуючого середовища, що характеризується сукупною дією зовнішніх чинників (Reimers, Yablokov, 1992; Ricklefs, 1979; Whittaker, 1980, 2005). Така ємність визначається допустимим числом організмів (популяцій), потреби яких можуть задовольнити ресурси даної екосистеми (Zaika, 1981; Emelyanov, 1999). Тобто, ємність екопростору обмежується, з одного боку, лімітувальними показниками екофакторів, потенційними ресурсами, наприклад, впливом ґрунтів на проростання діаспор тих чи інших видів, а з іншого – структурою біотопу, що реагує і впливає на дію зовнішніх факторів за принципом зворотних зв'язків, забезпечуючи функції екосистем у повному обсязі.

Об'єм екопростору (E_o) – це зреалізована, "заповнена" частина його ємності, для якої характерні певні запаси акумуляції енергії, ресурсів, інших властивостей, що визначають структуру, організацію, стан екосистеми на даний час. Він може виражатися у різних показниках,

співвідношеннях (запаси органічної речовини, гумусу, поживних та інших речовин у ґрунті, біотичною продуктивністю, водним балансом, запасами енергії та їхньою трансформацією тощо).

Екологічний потенціал (E_p) трактується як здатність екосистеми акумулювати певну кількість енергії, біомаси за рахунок зміни ознак, функцій для заповнення ємності екопростору. Проте, як пише М.А. Голубець (Golubets, 2000), за такої трактовки оцінити ці показники практично неможливо, але сама ідея є досить плідною. Така оцінка припустима на основі використання індикаторних характеристик показників, якими зокрема є величини енергії чи біомаси.

Отже, $E_e - E_o = E_p$. Тобто, коли показник екологічного об'єму досягає ємності екопростору ($E_e = E_o$), зв'язана енергія – максимуму, а вільна – мінімуму, екологічний потенціал мінімізується ($E_p = 0$). Саме такими показниками відзначаються клімаксові угруповання, що характеризуються максимальною біологічною продуктивністю за даних умов. Йдеться про такий гомеостатичний стан – максимальну ємність наповнення, при якому можливі мінімальні зміни, незначний відтік енергії, що свідчить про зниження ентропії. Такий урівноважений стан не може існувати тривалий час тому, що екосистема не може поглинути зовнішню енергію і, дійшовши до точки біфуркації, розпадається й переходить в інший стан (Prigozhin, Stengers, 1986; Luri, 1996; Didukh, Lysenko, 2010). Це добре видно на прикладі степових ценозів в умовах заповідного режиму (Tkachenko, 2007).

Новизна такого підходу до сукцесії полягає в тому, що ми виходимо за рамки аналізу фітоценозу, розвиток якого зумовлений конкуренцією між видами, на рівень біотопу. Розвиток останнього зумовлений ємністю екопростору, екологічним потенціалом, що визначається накопиченням енергії в різних компонентах екосистеми (живій біомасі, підстилці або в ґрунті). Співвідношення між запасами енергії та способом її трансформації визначає характер розвитку та змін біотопу, специфіку його стійкості за рахунок того компоненту, в якому акумулюється енергія. В лісах – це деревний ярус, у степах – чорноземні ґрунти. Що стосується власне біотичної складової, то частка різних видів неоднакова і залежить від їхньої екологічної стратегії, яка відображає біоморфологічну структуру біотопу (Grime, Pierce, 2012). Іншою характеристикою виду як

елементу біотопу є його відношення до оточуючого середовища, що відображається в понятті "екологічна ніша". Вона характеризує потреби у зовнішніх ресурсах, а екостратегія – специфіку виживання, розвитку за відповідних умов. Тому ці дві характеристики тісно пов'язані між собою і визначають характер динаміки фітоценозів, зокрема флуктуаційні, сукцесійні та еволюційні процеси. Як вказують Д. Грайм та С. Пірс (Grime, Pierce, 2012), заселення біотопу R-стратегіями (рудералами) з коротким онтогенетичним розвитком та періодом вегетації, швидким дозріванням плодів та насіння визначають флуктуаційні зміни; C-стратегі (конкуренти, зокрема едифікатори) регулюють накопичення і спосіб трансформації енергії, відбір видів і тим самим визначають хід сукцесії; S-стратегі (стрес-толеранти), що пристосовуються до екстремальних умов, характеризуються тривалим онтогенезом і довгим періодом вегетації, низькою рухливістю, концентрацією енергії у біомасі та мінімальним її відтоком, повільним періодом дозрівання плодів, насіння чи спор, малопотужною генеративною сферою, повільним розпадом опаду, високою стійкістю до зовнішніх умов і поганим відтворенням, тобто високим рівнем спеціалізації, адаптації. Отже, S-стратегі характеризують розвиток біотопів в екстремальних стресових умовах через адаптивні механізми і власне забезпечують еволюцію. Із всього різноманіття видів кожному з них притаманні ознаки різних стратегій більшою чи меншою мірою. У ценозі проявляється їхній акумулюючий ефект, тому тут у різних формах, масштабах, з різною швидкістю відбуваються одночасно флуктуаційні, сукцесійні та еволюційні процеси.

На схемі (рисунок), що наводиться нижче, відображено співвідношення між типами стратегій, що визначають ці процеси.

Отже, функціональні групи видів з різним типами стратегій обумовлюють неоднакові процеси: флуктуації, сукцесії чи еволюцію екосистем, а в цілому, їхній розвиток. Звичайно, слід зауважити, що ці процеси відрізняються ще й у часі: флуктуації – короткочасові, сукцесії – середньочасові (десятирічні), еволюції – довготривалі (сотні й тисячі років). Залежно від того, які види формують основу того чи іншого біотопу, переважають певні процеси. Біотопи не тільки залежать від зміни зовнішнього середовища, а й мають зворотний вплив, що трактується як

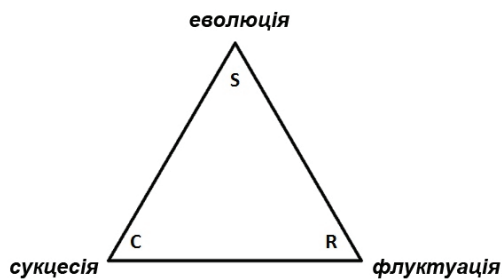


Рисунок. Схема співвідношення типів стратегій Грайма та категорій динаміки екосистем: С – конкуренти, залучають ресурси, регулюють енергетичний баланс, визначають напрямки і темпи сукцесій; S – стрес-толеранти, високоадаптовані види, стійкі до дії зовнішніх факторів, і здатні до формотворення, визначають еволюцію; R – рудерали, інтенсивно відтворюються при порушенні біотопу й швидко заселяють нові території, визначають флуктуацію

Figure. Scheme of relationships between the types of Grime strategies and the ecosystem dynamics categories: C – competitors, attract resources, regulate the energy balance, determine the direction and pace of succession; S – stress-tolerants, highly adapted species, resistant to external factors, capable of morphogeny, determine the evolution; R – ruderals, intensively reproduced in disturbed habitats and quickly colonize new territories, determine fluctuation

зворотний зв'язок (Golubets, 2000; Malinovsky, 2000). Тісна залежність між змінами зовнішніх чинників і структурою біотопів спостерігається в сукцесійних типах біотопів, про що свідчить високий ступінь кореляції між ними, при цьому визначається вектор зміни рухливої рівноваги. Сукцесійний розвиток розглядається як безперервний процес, що зберігає певну спадковість, послідовність зміни ланок, хоча початковий і кінцевий стани можуть відрізнятися корінним чином. Чим подібніші характеристики початкового та кінцевого стану, тобто менші зміни за певний часовий проміжок, тим ближче екосистема до стійкого клімаксового стану. Водночас, тісні взаємозв'язки між біотопами еволюційного типу з високим рівнем стійкості та зовнішнім середовищем у напрямку наростання флуктуаційних процесів послаблюються.

Якщо питання флуктуацій та сукцесій більш-менш вивчені (Mirkin, 1984), то проблема еволюції біотопів викликає гострі дискусії. Так, Р. Мей (May, 1981), Ю. Чернов (Chernov, 1984) заперечували доцільність уживання цього терміну по відношенню до ценозів і, відповідно, до біотопів. В. Сукачов (Sukachov, 1942, 1944, 1946), Б. Биков (Vykov, 1953, 1970), П. Ярошенко (Yaroshenko, 1971),

Ю. Одум (Odum, 1975) розглядали цей процес через еволюцію видів на популяційному рівні, в якому через конкуренцію відбувається природний відбір. При цьому, як пише М. Голубець (Golubets, 1989), абіотичний блок залишився поза цим процесом, хоча власне є неодмінною складовою, яка саме й визначає характер кругообігу речовин та трансформації енергії, тобто виконує важливу регуляторну функцію, відіграючи активну роль у процесі еволюції екосистем.

З огляду на такі уявлення процес еволюції є досить складним і визначається формуванням нових властивостей екопростору, яких раніше не існувало, що відбувається внаслідок зміни еконіш видів. Цей процес протікає в результаті підвищення спеціалізації шляхом адаптивних змін (фізіологічних, біохімічних, морфологічних властивостей та ознак), тобто видоутворення – спеціогенезу та вселенню нових видів за рахунок удосконалення симбіотичних коеволюційних зв'язків (Zherikhin, 2003). Таким чином, еволюція відбувається в напрямку покращення спеціалізації видів унаслідок формування нових механізмів, що дають змогу освоїти додаткові для біотопу ресурси. Разом із тим високоспеціалізовані види – перші кандидати на вибування у випадку зовнішніх змін, які є неодмінними. Таким чином, еволюційні процеси визначаються невідповідністю стану біотопів до зовнішнього середовища, яке змінюється.

Збільшення об'єму екопростору визначається не лише за рахунок використання додаткових зовнішніх ресурсів (поживних речовин, енергії, оптимізації водо- та газообміну тощо), а й внутрішньої структури ценозу (зміни існуючих біоморфологічних ознак чи вселення нових видів, зміни вертикальної структури ценозів, мозаїчності, розширення та диференціації періоду вегетації як більш ранньої, наприклад, клена у порівнянні з грабом, дубом чи липою, так і більш пізньої у багатьох адвентивних видів) тощо.

Коеволюція може відбуватися при безпосередніх взаємозв'язках між організмами, тобто на основі трофічних ланцюгів, і опосередковано через зміни ґрунту гідрорежиму, мікроклімату. Останнє призводить до того, що нові умови можуть бути сприятливі для одних видів і не сприятливі для інших. Змінюється їхня домінуюча роль і ценофілі, що були добре адаптовані до умов біотопу, вимирають, а ценофоби за рахунок подальшої

спеціалізації та удосконалення адаптаційних механізмів набувають ознак ценофілів.

Зокрема, такими вселенцями є види адвентивних рослин, що активно поширюються у ценозах, проходячи F-бар'єр, і досягають рівня трансформерів, тобто впливають на структуру ценозів (Richardson et al., 2000; Protoporova et al., 2002; Protoporova, Shevera, 2012). Трансформери відрізняються різними механізмами на вплив середовища, яке змінюють. Тому ми розрізняємо ценотрансформери, які змінюють структуру ценозів (*Solidago canadensis* L. s. l., *Aster noli-belgii* L., *Helianthus annuus* L., *Heracleum sosnovskyi* Mandem., *Reynoutria* sp.), педотрансформери – змінюють структуру ґрунту (*Elaeagnus angustifolia* L., *Quercus rubra* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marshall) і літотрансформери – структуру геологічної будови. Прикладом останніх може бути *Amorpha fruticosa* L., *Morus nigra* L., *Celtis occidentalis* L., *Ulmus pumila* L., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, які, розселяючись, вкорінюються на девонських відкладах Дністровського каньйону і навіть гранітоїдах Українського кристалічного щита, порушуючи їхню структуру.

При цьому формуються зовсім нові комбінації видів, нові коеволюційні зв'язки (Mirkin, Naumova, 2005). Такі перебудови ценозу впливають на зміни умов існування біотопів, які відбуваються через адаптивні механізми видів-трансформерів, що призводить до еволюції еконіш, а в кінцевому результаті – до еволюції біотопу.

Процеси флуктацій, сукцесій, синеволуції взаємопов'язані і відбуваються одночасно з різними швидкістю й масштабністю, що забезпечує розвиток біотопів. Так, кардинальна, руйнівна зміна біотопу супроводжується потужними флуктаціями, що сприяє вселенню конкурентно стійких ценофілів і спричинює випадання інших, найбільш чутливих до змін, часто високоадаптованих але малопластичних. Це визначає хід сукцесій, що супроводжуються відповідними змінами умов існування оселища. Серед вселенців можуть з'явитися зовсім нові, часто адвентивні види, або аборигенні, що поліпшили адаптивні властивості, розширили коеволюційні зв'язки тощо. Поява цих видів супроводжується зміною екологічних ніш, що упаковуються в екопростір біотопу, розширюючи його. Таким чином, показники екофакторів даного біотопу, зокрема і лімітувальні межі, зсуваються (Didukh, 2009). Процеси розвитку

можуть відбуватися поступово, або досить швидко внаслідок катастрофічних змін біотопу (Zherikhin, 2003; Armand et al., 1999; Artyukhov, 2009).

Екосистемні послуги

Виходячи із такого розуміння структури та розвитку біотопів, постає питання щодо оцінки їхньої значимості, стійкості, вразливості по відношенню до змін зовнішніх факторів та відтворення. Це важливо не лише в контексті згаданих аспектів, а й для розрахунку екосистемних послуг біотопів, що знайшло відображення у програмі ООН "Оцінка екосистем на порозі тисячоліття" (MEA..., 2005). Екосистемні послуги розглядаються як набір функцій екосистем, що корисні для суспільства (Kremen, 2005). Корисність, вигода для суспільства передбачають не лише фінансову оцінку того, що створила або потребує людина, як вважають деякі економісти (Selezneva, 2001; Melnyk, 2003; Petrenko, 2005; Bobylev, Zakharov, 2009), оскільки такий підхід спрямований на отримання прибутку. Ці питання повинні розглядатися значно ширше – з позицій оцінки впливу на навколишнє середовище регуляторних механізмів функціонування екосистем, соціально-наукової цінності, можливого порушення та втрат їхніх властивостей (Constanza, et al., 1997; Daily, 1999; Millenium..., 2005).

Так, з огляду на актуальність проблеми охорони біорізноманіття, виникла необхідність оцінки екосистемних послуг цього компоненту, що знайшло відображення у програмі The Economics of Ecosystems and Biodiversity (ТЕЕВ, 2010), а також у роботі міжурядової групи з питань біорізноманіття та екосистемних послуг Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services – IPBES, до якої із європейських пострадянських держав входять Латвія, Литва, Білорусь, Молдова, Грузія, Азербайджан, Росія, але не представлена Україна (Ingram et al., 2012). Це вносить суттєві корективи у підходи й методики такої оцінки, коли виробником послуг є не лише суб'єкт господарювання (людина), а й елементи природного капіталу (власне екосистеми) (Ecosystem..., 2016). У такому випадку акцент послуг переміщується від власне економічних відносин (хоча останні не відкидаються) на екологічні функції. Тобто, антропоцентричний підхід змінюється на екологічний. Водночас це суттєво ускладнює їхній розрахунок. Наприклад,

оцінка екосистемних послуг лісів Нідерландів становить 2000 євро за 1 га на рік, що в 3 рази вище за їхню економічну вартість (Hein, 2011). Це означає, що вартість зрубаного лісу з урахуванням його відновлення до 80 років становитиме 1,6 млн євро за 1 га. Отже, можна порахувати доцільність рубки лісів, що мають функціональне чи природоохоронне значення. При цьому, як вказують дослідники, в оцінюванні екосистемних послуг не враховується значимість втрати рідкісних та загрожуваних видів, що відіграють незначну роль у структурі чи функціонуванні екосистем, але важливі як носії геноінформації (Cardinale et al., 2006; Schmid et al., 2009; Garnet et al., 2011; Watson et al., 2011; Naeem, 2012; Ingram et al., 2012).

За класифікацією екосистемних послуг, запропонованою у звіті "Millennium Ecosystem Assessment" (MEA, 2005), який підготовлено під егідою ООН, виділяється чотири групи:

- забезпечувальні (*provisioning services*) – послуги від продукції, яку надають екосистеми: продовольство, вода, деревина, волокно, паливо, генетичні ресурси, питна вода;

- регулювальні (*regulating services*) – послуги регулюючих екосистемних процесів: формування клімату, захист від повеней та інших стихійних лих, контроль захворювань, поглинання відходів людської життєдіяльності, очищення води й повітря, боротьба зі шкідниками;

- підтримувальні (*supporting services*) – послуги, які забезпечують основні екосистемні процеси: формування ґрунту, первинна продуктивність, базові біогеохімічні процеси (кругообіг поживних речовин, фотосинтез), середовище перебування.

- культурні (*cultural services*) – вклад екосистем у збагачення культурних, духовних та естетичних аспектів людського добробуту: емоції від спілкування з природою, відчуття місцевості, середовище для формування способу життя, звичаїв і традицій.

На наш погляд, другу й третю групи (регулювальні та підтримувальні послуги) можна об'єднати й оцінити біотопи на основі трьох складових (ТЕЕВ, 2010; Emerton et al., 2006; Hein, 2011; Mishenin, Oliynyk, 2010; Mishenin et al., 2011, Mishenin, Degtiar, 2015; Degtiar, 2012, 2013; Theoretical..., 2018):

- власне продукції (матеріальних ресурсів, що відображається в економічних категоріях);

- регулюючої ролі (підтримка стану природного балансу, забезпечення процесів ґрунтоутворення,

фотосинтезу, кругообігу речовин, акумуляції та трансформації енергії, регуляції клімату, гідрорежиму);

– науково-інформаційної (задоволення культурних і ціннісних потреб суспільства, охорони та збереження рідкісних видів біотопів тощо.

Хоча розрахунки таких послуг досить складні, проте є приклади оцінки ресурсної продукції, захисного, рекреаційно-оздоровчого, природоохоронного, історико-культурного, наукового значення лісових екосистем та сільськогосподарських земель України (Tishkov, 2005; Zahvoyska, 2013, 2014; Lisnyak et al., 2014; Nestoriak, 2015; Soloviy, 2016). Ми провели аналогічні розрахунки для оцінки збитків екосистем на основі енергетичних показників (Didukh et al., 2009). Отримані різними авторами результати досить відрізняються, тому на даному етапі важливі не стільки абсолютні показники, відображені у грошових одиницях, як їхнє відносне значення. Отже, природоохоронне, історико-культурне значення лісових біотопів значно вище, ніж вартість ресурсної продукції (деревини). Це важливо для аргументації щодо створення на їхній основі заповідних об'єктів, але викликає спротив урядовців лісового комітету.

Разом із тим, така оцінка потребує ґрунтовних наукових екологічних, економічних та інших досліджень, але вже на цьому етапі, використовуючи вищевказані підходи, розподілити біотопи за трьома категоріями не складно.

Цілком логічно, що основу більшості біотопів ресурсного типу формують R-стратегі, з коротким періодом онтогенезу, вегетативного розвитку, генеративної фази, швидкого дозрівання плодів та насіння. Такі біотопи характеризуються швидкою динамікою розвитку та флуктуаційними змінами. Зокрема, це біотопи, де вирощують сільськогосподарські культури, з яких збирають урожай плодів або всю біомасу, а також навіть багаторічні насадження плодкових і експлуатаційних лісів, у яких не формуються сталі, повноцінні ценози, що можуть повноцінно функціонувати. Їхнє формування обумовлено безпосередньою діяльністю людини, тому до цього типу ми відносимо сегетальні та рудеральні угруповання (за класифікацією UNIS – категорії I, J).

До біотопів функціонального типу ми відносимо такі, що забезпечують регуляційні процеси функціонування біосфери чи її частин (територій)

або компонентів (підтримка стану природного середовища, ґрунтоутворення, фотосинтез, кругообіг речовин, акумуляцію енергії, регуляцію клімату, баланс атмосфери та гідросфери тощо). Основу таких біотопів визначає характер сукцесій. Для них необхідні регуляційні заходи і вони, враховуючи високу ступінь трансформації, великі площі розораних земель (56%), потребують спеціальних заходів щодо їхнього збереження.

Нарешті, біотопи, які формуються за рахунок видів S-стратегії, що адаптовані до екстремальних, стресових умов, де ценотична конкуренція послаблена, після руйнації не відновлюються, або відновлюються дуже повільно, часто є осередками видоутворення, оселищами багатьох рідкісних видів, мають велике науково-інформаційне значення і потребують повної охорони. Таким чином, запропоновані нами підходи на основі оцінки структури, розвитку, еволюції біотопів мають важливе практичне значення.

Висновки

При формуванні системи заповідних об'єктів у минулому найбільшу увагу приділяли рідкісним типам біотопів. Зважаючи на те, що зміна зовнішніх екологічних чинників найбільше впливає на сукцесійні процеси, а сукцесії відзначають закономірності та швидко зміну біоти, основу якої формують S-стратегі, що є найбільш значимими. Якщо мова йде про антропогенний вплив чи кліматичні зміни, то біотопи сукцесійного типу є найбільш вразливими. Виходячи з того, що зміни клімату призводять до катастроф, пов'язаних з водним режимом, то біотопи, що формуються за такого впливу, особливо чутливі та характеризуються найбільшими перетурбаціями і вони є коридорами розселення адвентивних видів. Вони потребують особливої охорони й розробки регуляційних заходів збереження. Біотопи, представлені S-стратегіями, що формуються за екстремальних умов, і зміни яких зумовлені еволюцією, потребують абсолютної охорони, заборони втручання. Такий підхід важливий сьогодні при формуванні кадастру та оцінки земель, розробки екомережі, при створенні й удосконаленні системи заповідних об'єктів, забезпеченні заходів їхньої охорони, картування та моніторингу.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Armand A.D., Luri D.I., Zherikhin V.V. *Anatomy of Crises*. Moscow: Nauka, 1999, 238 pp. [Ардман А.Д., Люри Д.И., Жерихин В.В. *Анатомия кризисов*. М.: Наука, 1999, 238 с.].
- Artyukhov V.V. *General theory of systems: self-organization, sustainability, diversity, crises*. Moscow: Librokom, 2009, 224 pp. [Артюхов В.В. *Общая теория систем: Самоорганизация, устойчивость, разнообразие, кризисы*. М.: Librokom, 2009, 224 с.].
- Bobylev S.N., Zakharov V.M. *Ecosystem services and the economy*. Moscow: Tipohrafiia LEVKO, 2009, 72 pp. [Бобылев С.Н., Захаров В.М. *Экосистемные услуги и экономика*. М.: Типография ЛЕВКО, 2009, 72 с.].
- Bykov B.A. *Geobotanika*. Alma-Ata: Izd-vo AN KazSSR, 1953, 456 pp. [Быков Б.А. *Геоботаника*. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1953, 456 с.].
- Barkman J.J. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes: including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe*. Van Gorcum: Assen, 1958, 628 pp.
- Cardinale B.J., Srivastava D.S., Duffy J.E., Wright J.P., Downing A.L., Sankaran M., Jouseau C. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 2006, 443: 989–992.
- Chytrý M., Otypkova Z. Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. *J. Veget. Sci.*, 2003, 14: 563–570.
- Chernov Yu.I. Evolutionary process and historical development of communities. In: *Faunogenesis and phylogenesis*. Moscow: Nauka, 1984, pp. 5–23. [Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ. В кн.: *Фауногенез и филогенез*. М.: Наука, 1984, с. 5–23].
- Council Directive 92/43 EEC on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. In: *Oselyschchna kontsepsiya zberezheniya bioriznomanitya: bazovi dokumenty Yevropeyskoho soyuzu*. Eds A.A. Kahalo, V.H. Prots. Lviv: ZUKTs, 2012, pp. 27–95. [Директива Європейського союзу 92/43 ЄЕС про збереження природних оселищ та видів природної фауни і флори (1992). В кн.: *Оселищна концепція збереження біорізноманіття: базові документи Європейського союзу*. Ред. О.О. Кагало, Б.Г. Проць. Львів: ЗУКЦ, 2012, с. 27–95].
- Costanza R., D'Aarge R., De Groot R. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 1997, 387: 253–260. Available at: www.esd.ornl.gov/benefits_conference/nature_paper.pdf
- Daily G.C. Developing a Scientific Basis for Managing Earth's Life Support Systems. *Conserv. Ecol.*, 1999, 3(2): 1–14.
- Danylian O.G., Taranenko V.M. *Phylosophy*. Kharkiv: Pravo, 2012, 312 pp. [Данильян О.Г., Тараненко В.М. *Філософія: підручник*. Харків: Право, 2012, 312 с.].
- Degtyar N.V. *Modern methods of economic appraisal of ecosystem services*. 2012, 2: 1–8. [Дегтярь Н.В. Сучасні методи економічної оцінки екосистемних послуг. *Ефективна економіка*, 2012, 2: 1–8. Available at: http://nbuv.gov.ua/UJRN/efek_2012_2_45].
- Degtyar N.V. *Marketing i menedzment innovatsiy*, 2013, 4: 314–325. [Дегтярь Н.В. Механізми фінансування та стимулювання збереження екосистемних послуг водно-болотних угідь. *Маркетинг і менеджмент інновацій*, 2013, 4: 314–325].
- Didukh Ya.P. *Vegetation cover of the Crimean Mountains (Structure, dynamics, evolution and protection)*. Kiev: Naukova Dumka, 1992, 256 pp. [Дідух Я.П. *Растительный покров Горного Крыма*. Киев: Наук. думка, 1992, 256 с.].
- Didukh Ya., Rasevych V., Gavrylov S., Alioshkina U. *Nauka ta innovacii*, 2009, 5(5): 62–74. [Дідух Я.П., Расевич В.В., Гаврилов С.О., Альошкіна У.М. Оцінка екологічних збитків екосистем на основі енергетичних показників. *Наука та інновації*, 2009, 5(5): 62–74].
- Didukh Ya.P., Kagalo A.A., Prots B.G. In: *Problems of correlation between some key notions in ecosystemology. Biotores (habitats) of Ukraine: scientific basis of research and inventory results: Workshop proceedings (Kyiv, 21–22nd of March 2012)*. Kyiv; Lviv, 2012, pp. 14–28. [Дідух Я.П. Проблеми співвідношення між деякими ключовими поняттями в екосистемології. В зб.: *Біотопи (оселища) України: наукові засади їх дослідження та практичні результати інвентаризації: мат. роб. семінару (Київ, 21–22 березня 2012 р.)*. За ред. Я.П. Дідуха, О.О. Кагала, Б.Г. Проця. Київ; Львів, 2012, с. 14–28].
- Didukh Ya.P., Kuzmanenko O.L. *Ukr. Bot. J.*, 2010, 67(5): 668–679. [Дідух Я.П., Кузьманенко О.Л. До питання про співвідношення понять "екосистема", "габітат", "біотоп" та "екотоп". *Укр. бот. журн.*, 2010, 67(5): 668–679].
- Didukh Ya.P., Lysenko G.V. *Visnyk NAS of Ukraine*, 2012, 5: 16–27. [Дідух Я.П., Лисенко Г.М. Проблеми термодинамічного оцінювання структури та організації екосистем. *Вісн. НАН України*, 2010, 5: 16–27].
- Didukh Ya.P., Chorney I.I., Budzhak V.V., Vashenyak Yu.A., Korzhyk V.P., Rozenblyt Yu.V., Tokaryuk A.I., Mykhaylyuk T.I. *Ukr. Bot. J.*, 2018, 75(2): 149–159. [Дідух Я.П. Чорней І.І. Буджак В.В., Вашеняк Ю.А., Коржик В.П. Розенблїт Ю.В., Токарюк А.І., Михайлюк Т.І. Рідкісний туфогенний біотоп у басейні Дністра. *Укр. бот. журн.*, 2018, 75(2): 149–159].
- Dubyna D.V., Neuhauslova Z., Dziuba T.P. Shelyag-Sosonko Yu.R. *Classification and proproodus of vegetation of reservoirs, the ruined territories and the arena of the North Black Sea Coast*. Kyiv: Phytosociocenter, 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*. Київ: Фітосоціоцентр, 2004, 200 с.].
- Ecosystem Services of Russia: Prototype of the National Report. Vol. 1. Services of Terrestrial Ecosystems*. Eds E.N. Bukvareva, D.G. Zamolodchikov. Moscow: Biodiversity Conservation Center Publ., 2016, 148 pp. [Экосистемные услуги России: Прототип национального доклада. Т. 1. Услуги наземных экосистем. Ред. Е.Н. Букварёва, Д.Г. Замолодчиков. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2016, 148 с.].

- Emelyanov I.G. O ponyatii "emkost sredi". In: *Biogeotsenologicheskkiye issledovaniya na Ukraine (On the concept of "capacity of the environment")*. Lvov, 1984, pp. 9–11. [Емельянов И.Г. О понятии "емкость среды". В кн.: *Биогеоценологические исследования на Украине*. Львов, 1984, с. 9–11].
- Emerton L., Bishop J., Thomas L. *Sustainable financing of Protected Areas: a global review of challenges and options*. Best Practice Protected Area Guidelines, 2006, ser. 13, 97 pp.
- Gapon S.V. *Bryophytes of forest-steppe of Ukraine (vegetation and flora)*: Dr. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, 2011, 36 pp. [Гапон С.В. *Мохоподібні Лісоstepу України (рослинність та флора)*: автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Київ, 2011, 36 с.].
- Garnett S.T., Joseph L.N., Watson J.E.M., Zander K.K. Investing in threatened species conservation: does corruption outweigh purchasing power? *PLoS ONE*, 2011, 6(7): e22749. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022749>
- Grime J.P., Pierce S. *The Evolutionary strategies that shape ecosystems*. Chichester: Wiley & Blackwell, 2012, 264 pp.
- Golubets M.A. *Ekosistemolohiya (Ecosystemology)*. Lviv: Polli, 2000, 316 pp. [Голубець М.А. *Екосистемологія*. Львів: Поллі, 2000, 316 с.].
- Grodzinsky A.M. *Allelopatiya rasteniy i pochvoutomlenie (Allelopathy of plants and soil degradation)*. Kiev: Naukova Dumka, 1991, 432 pp. [Гродзинский А.М. *Аллелопатия растений и почвоутомление*. Киев: Наук. думка, 1991, 432с.].
- Grodzinsky M.D. *Osnovy landshaftnoi ekolohii (Fundamentals of Landscape Ecology)*. Kyiv: Lybid, 1993, 224 pp. [Гродзинський М.Д. *Основи ландшафтної екології*. Київ: Либідь, 1993, 224 с.].
- Grodzinsky M.D. *Landshaftna ekolohiya (Landscape ecology)*. Kyiv: Znannya, 2014, 550 pp. [Гродзинський М.Д. *Ландшафтна екологія*. Київ: Знання, 2014, 550 с.].
- Hein L. Economic benefits generated by protected areas: the case of the Hoge Veluwe Forest, the Netherlands. *Ecology and Society*, 2011, 16(2): article 13. Available at: <http://www.ecologyandsociety.org/vol16/iss2/art13/>
- Hübschmann A. *Prodromus der Moosgesellschaften Zentraleuropas. Bryophyt. Bibl.*, 1986, 32: 1–413.
- Ingram J.C., Redford K.H., Watson J.E.M. Applying Ecosystem Services Approaches for Biodiversity Conservation: Benefits and Challenges. *Surveys and Perspectives Integrating Environment and Society*, 2012, 5: 1–10.
- Interpretation manual of the habitats listed in Resolution No. 4 (1996) listing endangered natural habitats requiring specific conservation measures*. Third draft version 2015. Council of Europe, 2015, 110 pp.
- Khodosovtsev O.Ye., Voiko M.F., Nadyeina O.V., Khodosovtseva Yu.A. *Chornomors'k. bot. z.*, 2011, 7(1): 44–66. [Ходосовцев О.Є., Бойко М.Ф., Надеїна О.В., Ходосовцева Ю.А. Лишайникові та мохові угруповання нижньодніпровських арен: синтаксономія та індикація дефляційних процесів. *Чорноморськ. бот. ж.*, 2011, 7(1): 44–66].
- Khodosovtsev O.Ye., Maluga N.G., Darmostuk V.V., Khodosovtseva Yu.A., Klyumenko V.M. *Chornomors'k. bot. z.*, 2017, 13(4): 481–515. [Ходосовцев О.Є., Малуґа Н.Г., Дармостук В.В., Ходосовцева Ю.А., Клименко В.М. Епіфітні лишайникові угруповання класу *Physcietea* старих парків Херсонщини (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 2017, 13(4): 481–515].
- Kremen C. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? Ecology of ecosystem services. *Ecology Lett.*, 2005, 8(5): 468–479.
- Lury D.I. *Development of resource use and environmental crises or why we need environmental crises*. Moscow: IGRAN Press, 1997, 174 pp. [Люри Д.И. *Развитие ресурсопользования и экологические кризисы или зачем нам нужны экологические кризисы*. М.: ИГРАН, 1997, 174 с.].
- Malinovsky A.A. *Tektologiya. Teoriya sistem. Teoreticheskaya biologiya (Tectology. Theory of systems. Theoretical biology)*. Moscow: Editorial URSS, 2000, 448 pp. [Малиновский А.А. *Тектология. Теория систем. Теоретическая биология*. М.: Эдиториал УРСС, 2000, 448 с.].
- May R.M. Evolution of ecological systems. In: *Evolutsiya (Evolution)*. Moscow: Mir, 1981, pp. 173–193. [Мей Р.М. Эволюция экологических систем. В кн.: *Эволюция*. М.: Мир, 1981, с. 173–193].
- (MEA) *Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being*. Washington DC: Synthesis Report. Island Press, 2005. Available at: <http://www.maweb.org/documents/document.791.aspx.pdf>
- Melnyk L.G. *Ekolohichna ekonomika: Pidruchnyk*. 2 vyd. (*Ecological Economics: Textbook*). Sumy: Universytet. knuha, 2003, 348 pp. [Мельник Л.Г. *Екологічна економіка: підручник*. 2-е вид. Суми: Університет. книга, 2003, 348 с.].
- Mirkin B.M. *Itogi nauki i tekhniki*. Ser. Botany, 1984, 5: 139–232. [Миркин Б. М. Антропогенная динамика растительности. *Итоги науки и техники*. Сер. Ботаника, 1984, 5: 139–232].
- Mirkin B.M., Naumova L.G. *Osnovy obshchey ekologii: Ucheb. posobie (Fundamentals of general ecology: Tutorial)*. Moscow: Universitet. kniga, 2005, 240 pp. [Миркин Б.М., Наумова Л.Г. *Основы общей экологии: Учеб. пособие*. М.: Университет. книга, 2005, 240 с.].
- Mirkin B.M., Naumova L.G. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitelnosti (The current state of the basic concepts of the science of vegetation)*. Ufa: Gilem, 2012, 288 pp. [Миркин Б.М. Наумова Л.Г. *Современное состояние основных концепций науки о растительности*. Уфа: Гилем, 2012, 288 с.].
- Mishenin Ye.V., Degtiar N.V. *Marketing i menedzhment innovatsiy (Marketing and Management of innovations)*, 2015, 2b: 243–257. [Мишенін Є.В., Дегтярь Н.В. Економіка екосистемних послуг: теоретико-методологічні основи. *Маркетинг і менеджмент інновацій*, 2015, 2b: 243–257]. Available at: <http://mmi.fem.sumdu.edu.ua/>
- Mishenin Ye.V., Oliynyuk N.V. *Mekhanizm rehulyuvannya ekonomiky (Mechanism of regulation of economy)*, 2010, 2(3): 104–116. [Мишенін Є.В., Олійник Н.В. Розвиток ринку екосистемних послуг як напрямок

- пострадянського зростання економіки України. *Механізм регулювання економіки*, 2010, 2(3): 104–116].
- Mishenin Ye.V., Yarova I.Ye., Mishenina H.A. *Nauk. visnyk nats. Lviv. techn. univ.*, 2011, 21.19: 182–196. [Мішенін Є.В., Ярова І.Є., Мішеніна Г.А. Концептуально-методичні основи розвитку підприємництва у лісовому господарстві на еколого-економічних засадах. *Наук. вісник нац. Львів. техн. ун-ту*, 2011, 21.19: 182–196].
- Naeem S. Looking Forward: The Future and Evolving Role of Ecology in Society. In: *Integrating Ecology and Poverty Reduction: The Application of Ecology in Development Solutions*. Eds J.C. Ingram, F. DeClerck, Rumbaitis del Rio C. New York: Springer Science and Business Media, LLC, 2012, vol. 1, pp. 273–301.
- Nestoriak Yu.Yu. *Nauk visnyk nats. Lviv. techn. univ.*, 2015, 2(4): 82–89. [Несторіак Ю.Ю. Теоретичні підходи до економічної оцінки лісових ділянок на основі її екосистемних послуг. *Наук. Вісн. НЛТУ*, 2015, 2(4): 82–89].
- Odum Yu. [E.] *Osnovy ekologii (Principles of Ecology)*. Moscow: Mir, 1975, 742 pp. [Одум Ю. *Основы экологии*. М.: Мир, 1975, 742 с.].
- Petrenko V.V. *Mekhanizm rehulyuvannya ekonomiky*, 2005, 1: 45–56. [Петренко В.В. Визначення ролі і місця екологічних послуг у їх загальній системі. *Механізм регулювання економіки*, 2005, 1: 45–56].
- Prigozhin I., Stengers I. *Poryadok iz khaosa. Novyi dialog cheloveka s prirodoy (From chaos to order. New dialogue with nature)*. Moscow: Progress, 1986, 431 pp. [Пригожин И., Стенгерс И. *Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой*. М.: Прогресс, 1986, 431 с.].
- Protopopova V.V., Mosyakin S.L., Shevera M.V. *Fitoinvazii v Ukraini yak zahroza bioriznomanitnyu: suchasnyi stan i zavdannya na maybutnye (Phytov invasion in Ukraine as a threat to biodiversity: the current state and challenges for the future)*. Kyiv, 2002, 32 pp. [Протопопова В.В., Мосякін С.Л., Шевера М.В. *Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє*. Київ, 2002, 32 с.].
- Protopopova V.V., Shevera M.V. *Promyshlennaya botanika (Industrial Botany)*, 2012, 12: 88–95. [Протопопова В.В., Шевера М.В. *Фітоінвазії*. II. Аналіз основних класифікацій, схем і моделей. *Промыш. ботаника*, 2012, 12: 88–95].
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta D.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity Distrib.*, 2000, 6: 93–107.
- Rivas-Martinez S. Notions on dynamic-catenal phytosociology as a basis of landscape science. *Plant biosyst.*, 2005, 139(2): 135–144.
- Rodwell J.S., Evans D., Schaminée J. H.J. *Phytosociological relationships in European Union policy-related habitat classifications Vegetation Science and Habitats Directive Rendiconti Lincei*. Scienze Fisiche e Naturali, 2018, pp. 1–13.
- Rodwell J.S., Schaminée 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*, 2002, 115 pp.
- Reimers N.F., Yablokov A.V. *Dictionary of terms and concepts related to the conservation of wildlife*. Moscow: Nauka, 1982, 144 pp. [Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. *Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы*. М.: Наука, 1982, 144 с.].
- Ricklefs R. *Fundamentals of general ecology*. Moscow: Mir, 1979, 424 pp. [Риклефс Р. *Основы общей экологии*. М.: Мир, 1979, 424 с.].
- Schaminée J.H.J., Chytrý M., Hennekens S.M., Mucina L., Rodwell J.S., Tichý L. *Development of vegetation syntaxa crosswalks to EUNIS habitat classification and related data sets 2012. Development of vegetation syntaxa crosswalks to EUNIS habitat classification and related data sets. Report to the European Environmental Agency, Copenhagen*. Alterra, Wageningen, 2012, 134 pp.
- Schaminée J.H.J., Chytrý M., Hennekens S.M., Jiménez-Alfaro B., Mucina L., Rodwell J.S., Tichý L. *Review of EUNIS forest habitat classification. Report for the European Environmental Agency, Copenhagen*. Alterra, Wageningen, 2013, 111 pp.
- Schaminée J.H.J., Chytrý M., Hennekens S.M., Janssen J.A.M., Jiménez-Alfaro B., Knollová I., Mucina L., Rodwell J.S., Tichý L. *Vegetation analysis and distribution maps for EUNIS habitats. Report for the European Environmental Agency (EEA/NSV/14/006), Copenhagen*. Alterra, Wageningen, 2014, 175 pp.
- Schaminée J.H.J., Chytrý M., Hennekens S.M., Janssen J.A.M., Jiménez-Alfaro B., Knollová I., Marcenò C., Mucina L., Rodwell J.S., Tichý L. *Review of grassland habitats and development of distribution maps of heathland, scrub and tundra habitats of EUNIS habitats classification*. Alterra, Wageningen, 2015, 379 pp.
- Schmid B., Balvanera P., Cardinale B.J., Godbold J., Pfisterer A.B., Raffaelli D., Solan M., Srivastava D.S. Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments. In: *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing an ecological and economic perspective*. Oxford: Univ. Press, 2009, pp. 14–29.
- Selezneva L.V. *Formation of the economic market in the economy of the Ukraine*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, 2001, 24 pp. [Селезньова Л. В. *Формування ринку екологічних послуг в економіці України*: автореф. дис. ... канд. екон. наук: спец. 08.01.01. "економічна теорія". Київ, 2001, 24 с.].
- The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB) Ecological and Economic Foundations*. Ed. P. Kumar. London: Earthscan, 2010, 422 pp.
- Setrov M.I. *Fundamentals of the functional theory of organization*. Leningrad: Nauka, 1972, 164 pp. [Сетров М.И. *Основы функциональной теории организации*. Л.: Наука, 1972, 164 с.].
- Setrov M.I. *Organization of biosystems*. Leningrad: Nauka, 1971, 308 pp. [Сетров М.И. *Организация биосистем*. Л.: Наука, 1971, 308 с.].
- Soloviy I. *Evaluation of forest ecosystem services provided by forests of Ukraine and proposals on PES mechanisms*. Kyiv: FLEG II, 2016, pp. 1–118. [Соловій І. *Оцін-*

- ка послуг екосистем, забезпечуваних лісами України, та пропозиції щодо механізмів плати за послуги екосистем. Київ: ФЛЕГ П, 2016, с. 1–118. Available at: www.enpi-fleg.org. 2016.]
- Sukachev V.N. *Sov. Bot.*, 1942, 1–2: 5–17. [Сукачев В.Н. Идеи развития в фитоценологии. *Сов. бот.*, 1942, 1–2: 5–17].
- Sukachev V.N. *Vestnik Leningrad. univ.*, 1946, 2: 27–39. [Сукачев В.Н. Проблемы борьбы за существование в фитоценологии. *Вестн. Ленинград. ун-та*, 1946, 2: 27–39].
- Tishkov A.A. *Biosfernye funktsii prirodnikh ekosistem Rossii (Biosphere Functions of Natural Ecosystems of Russia)*. Moscow: Nauka, 2005, 305 pp. [Тишков А.А. Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005, 395 с.].
- Tkachenko V.S. *Ukr. Phytosoc. Coll. Ser. C*, 2007, 25: 4–18. [Ткаченко В.С. Втрати енергії степовими екосистемами за різних видів їх експлуатації та енергетичні основи стабільності степу. *Укр. фітоцен. зб. Сер. C*, 2007, 25: 4–18].
- Trass H.H. *Geobotany. History and modern development trends*. Leningrad: Nauka, 1976, 257 pp. [Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976, 257 с.].
- Uemov A.I. *Sistemnyi podkhod i obshchaya teoriya sistem (System approach and general theory of systems)*. Moscow: Mysl Publ., 1978, 272 pp. [Уемов А.И. Системный подход и общая теория систем. М.: Изд-во "Мысль", 1978, 272 с.].
- Urmantsev Yu. In: *Sistema. Simmetriya. Garmoniya (System. Symmetry. Harmon)*. Moscow: Mysl Publ., 1988, pp. 38–124. [Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития. В кн.: Система. Симметрия. Гармония. М.: Изд-во "Мысль", 1988, с. 38–124].
- Vasilevich V.I. *Ocherki teoreticheskoy fitotsenologii (Essays on theoretical phytocoenology)*. Leningrad: Nauka, 1983, 247 pp. [Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983, 247 с.].
- Watson J.E.M., Ingram J.C., Redford K.H. *Systematic Conservation Planning: Past, Present, and Future*. In: *Conservation Biogeography*. Eds R. Whittaker, R. Ladle. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011, pp. 136–160.
- Waterman T. *Teoriya sistem i biologiya (Systems theory and biology)*. Moscow, 1979, 210 pp. [Ватерман Т. Теория систем и биология. М., 1971, 210 с.].
- Whittaker R., Araújo M.B., Jepson P., Ladle R.J. *Conservation biogeography: assessment and prospect. Diversity and Distributions*, 2005, 11: 3–23.
- Whittaker R. *Soobshchestva i ekosistemy (Communities and ecosystems)*. Moscow: Progress, 1980, 327 pp. [Уитткер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980, 327 с.].
- Zahvoyska L. *Naukovi pratsi Lisivnychoi akademii nauk Ukrainy*, 2014, 12: 201–209. [Загвойська Л.Д. Теоретичні підходи до визначення економічної вартості послуг лісових екосистем: вигоди перетворення чистих деревостанів у мішані. *Наук. праці Лісівнич. акад. наук України*, 2014, 12: 201–209].
- Zahvoyska L.D. *Naukovi pratsi Lisivnychoi akademii nauk Ukrainy*, 2013, 11: 178–185. [Загвойська Л.Д. Концептуалізація послуг екосистем у сучасному еколого-економічному дискурсі. *Наук. праці Лісівнич. акад. наук України*, 2013, 11: 178–185].
- Zaika V.T. *Ekologiya morya*, 1981, 7: 3–9. [Заика В.Е. Емкость среды – содержание понятия и его применение в экологии. *Экол. моря.*, 1981, 7: 3–9].
- Zelena knyha Ukrainy (*Green book of Ukraine*). Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Alterpress, 2009, 448 pp. [Зелена книга України. Ред. Дідух Я.П. Київ: Альтерпрес, 2009, 448 с.].
- Zelyonaya knyha Ukrainy SSR (*Green book of Ukrainian SSR*). Ed. Yu.R. Shelyah-Sosonko. Kiev: Naukova Dumka, 1971, 216 pp. [Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества. Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Киев: Наук. думка, 1971, 261 с.].
- Zherikhin V.V. *Samoorganizatsiya i raspad slozhnykh sistem*. In: *Izbrannyye Trudy po paleontologii i phytotsenogenetike*. Moscow: T-vo nauch. izdaniy KMK, 2003, pp. 372–382. [Жерихин В.В. Самоорганизация и распад сложных систем. В кн.: Жерихин В.В. Избранные труды по палеонтологии и фитоценогенетике. М.: Т-во науч. изданий КМК 2003, с. 372–382].
- Yaroshenko P.D. *Geobotanika: osnovnye ponyatiya, napravleniya i metody (Geobotany: basic concepts, directions and methods)*. Moscow; Leningrad, 1961, 474 pp. [Ярошенко П.Д. Геоботаника: основные понятия, направления и методы. М.; Л., 1961, 474 с.].

Рекомендує до друку
О.Є. Ходосовцев

Надійшла 29.07.2018

Дідух Я.П. **Біотоп як система: структура, динаміка, екосистемні послуги.** Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 405–420. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Концепція збереження біотичного та ландшафтного різноманіття сприяла проникненню системного та екологічного підходів у природоохоронну сферу, що стимулювало розробку класифікації біотопів. Біотопи розглядаються як екосистеми топологічного рівня, які при поділі втрачають просторову цілісність. Вони можуть включати різні, але функціонально поєднані між собою синтаксони, тобто обсяг топологічних і типологічних одиниць може не співпадати. Таке неспівпадіння можливе як через заміщення, так і поєднання складових одиниць. Заміщення відбувається у випадку, коли певні синтаксони входять до різних біотопів, або у різних регіонах певного біотопу спостерігається зміна синтаксонів. Наводяться приклади лісових (*Dicrano-Pinion*, *Fagion sylvaticae*), болотних (*Salicion cinereae*) союзів, які входять до складу різних біотопів і приклади біотопів (G 3.9 Coniferous woodland dominated by Cupressaceae or Taxaceae, 8120 Temperate montane calcareous and ultra basic screes), у яких спостерігається заміщення союзів у різних регіонах. Поєднання проявляються у тому, що біотоп включає певний набір синтаксонів навіть різних класів. Розвиток біотопів зумовлений зміною екологічного потенціалу, що розглядається як невідповідність між потенційною ємністю екопростору, який визначається умовами зовнішнього середовища, та реальним його об'ємом, зумовленим структурою біотопу, характером розподілу біомаси, накопиченням та трансформацією енергії. Новизна такого підходу полягає в тому, що розвиток трактується ширше, ніж сукцесії фітоценозів, що зумовлені взаємодією між видами та їхнім впливом на зміну оточуючого середовища. Розвиток біотопу розглядається як процес флуктуаційних, сукцесійних та синеволуційних змін, що протікають з різною швидкістю і визначаються переважанням певних видів з різною стратегією (Grime, Pirs, 2012). Зокрема, флуктуацію визначають види R-, сукцесії – C-, синеволуцію – S-стратегії, що відбувається одночасно, але по-різному за різних умов і з різною швидкістю. Синеволуція зумовлена зміною адаптивних пристосувань та коеволуційних зв'язків видів по відношенню до змін зовнішніх умов, що веде до зміни ємності екопростору. Біотопи займають ключове положення в оцінці екосистемних послуг – вигоди для суспільства, що визначається не лише за економічними, а й екологічними критеріями. Хоча розрахунок повних екологічних послуг досить складний, проте розподіл біотопів за їхніми категоріями можна зробити на основі функцій екосистем, їхньої значимості з використанням певних допоміжних індикаторних ознак. Зокрема, визначальними для екосистемних послуг є переважаючі типи стратегії видів у біотопах (R-стратегії характеризують ресурсний, C-стратегії – функціональний, а S-стратегії – науково-інформаційний тип послуг). Найбільш вразливими до антропогенного впливу та кліматичних змін є біотопи функціонального типу, розвиток, яких визначається сукцесійними змінами, що вимагає розробки спеціальних заходів (менеджмент-плану) їхнього збереження.

Ключові слова: біотоп, синтаксон, система, структура, розвиток, синеволуція, стратегія, екосистемні послуги

Дідух Я.П. **Биотоп как система: структура, динамика, экосистемные услуги.** Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 405–420. Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Концепция сохранения биотического и ландшафтного разнообразия способствовала проникновению системного и экологического подходов в природоохранную сферу, что стимулировало разработку классификации биотопов. Биотопы рассматриваются как экосистемы топологического уровня, которые при делении теряют пространственную целостность. Они могут включать различные, но функционально связанные между собой синтаксоны, то есть объем топологических и типологических единиц биотопа может не совпадать. Такое несовпадение обусловлено через замещение одних другими или новое сочетание составляющих единиц. Замещение происходит в случае, когда определенные синтаксоны проникают в состав иных биотопов, или в разных регионах определенного биотопа наблюдается изменение набора синтаксонов. Приводятся примеры лесных (*Dicrano-Pinion*, *Fagion sylvaticae*), болотных (*Salicion cinereae*) союзів, входящих в состав различных биотопов и примеры биотопов (G 3.9 Coniferous woodland dominated by *Cupressaceae* or *Taxaceae*, 8120 Temperate montane calcareous and ultra basic screes), в которых наблюдается замещение союзів в разных регионах. Эффект сочетания проявляется в том, что биотоп включает определенный набор синтаксонов даже разных классов. Развитие биотопов обусловлено изменением экологического потенциала в случае несоответствия между потенциальной емкостью экопространства, которое определяется условиями внешней среды, и реальным его объемом, обусловленным структурой биотопа, характером распределения биомассы, накоплением и трансформацией энергии. Новизна такого подхода заключается в том, что процесс развития рассматривается шире, чем сукцессии фитоценозов, обусловленные взаимодействием между видами и их влиянием на изменение окружающей среды. Развитие биотопа рассматривается как процесс флуктуационных, сукцесийных и синеволуционных изменений, протекающих с различной скоростью и определяются преобладанием определенных видов разных стратегий (Grime, Pirs, 2012). В частности, флуктуацію определяют виды R-, сукцессии – C-, синеволуцию – S-стратегии, что происходит одновременно, но по-разному в разных условиях и с разной скоростью. Синеволуция, обусловленная изменением адаптивных приспособлений и коэволюционных связей видов по отношению к изменениям внешних условий, ведет к изменению емкости экопространства. Биотопы занимают ключевое положение в оценке экосистемных услуг и определяются не только по экономическим, но и экологическим критериям. Хотя расчет полных экологических услуг достаточно сложный, однако оценку биотопов по их категориям можно сделать на основе функций экосистем, их значимости с использованием определенных вспомогательных индикаторных признаков. В частности, определяющими для экосистемных услуг являются доминирующие типы стратегий видов в биотопах (R-стратегии характеризуют ресурсный, C-стратегии – функциональный, а S-стратегии – научно-информационный тип услуг). Наиболее уязвимыми к антропогенному воздействию и климатическим изменениям являются биотопы функционального типа, развитие которых определяется сукцессионными изменениями, что требует разработки специальных мероприятий (менеджмент-плана) для их сохранения.

Ключевые слова: биотоп, синтаксон, система, структура, развитие, синеволуция, стратегия, экосистемные услуги



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.05.421>

Конспект родини *Fabaceae* у флорі України. III. Підродина *Faboideae* (триба *Fabeae*)

Микола М. ФЕДОРОНЧУК

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

Fedoronchuk M.M. A synopsis of the family *Fabaceae* in the flora of Ukraine. III. Subfamily *Faboideae* (tribe *Fabeae*). Ukr. Bot. J., 2018, 75(5): 421–435.

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

Abstract. A synopsis of the tribe *Fabeae* of *Fabaceae* subfam. *Faboideae* is presented. According to results of morphological studies and molecular phylogenetic data, the tribe *Fabeae* in the Ukrainian flora is represented by six genera recognized here (*Vicia*, *Lathyrus*, *Ervum*, *Ervilia*, *Lens*, and *Pisum*) that contain 76 species. The genera *Vicia* (34 spp.) and *Lathyrus* (30 spp.) are most species-rich taxa in the tribe in the Ukrainian flora. Significant nomenclatural changes have been made recently in the genus *Vicia* s. l. Two segregate genera, *Ervum* (sect. *Ervum*) and *Ervilia* (sect. *Ervilia*, *Ervoides*, *Lenticula*) are recognized. According to the results of molecular phylogenetic studies, it is considered necessary to include the species *Lathyrus saxatilis* in the genus *Vicia*. Some nomenclatural changes are recognized in other sections of *Vicia*: sect. *Lathyroides*, sect. *Hypechusa*, sect. *Faba*, etc. *Vicia lathyroides* is included in sect. *Peregrinae*. The placement of *Vicia bithynica*, *V. faba*, and *V. narbonensis* in three different sections is justified: *Pseudolathyrus*, *Faba*, and *Laticarpae*; the status of these taxa during a long time remained debatable.

Keywords: *Fabaceae*, *Fabeae*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Ervum*, *Ervilia*, *Lens*, *Pisum*, taxonomy, nomenclature, phylogeny, flora, Ukraine

Вступ

Ця стаття є продовженням двох попередніх (Fedoronchuk, 2018; Fedoronchuk, Mosyakin, 2018), в яких було наведено стислий конспект підродин *Caesalpinoideae*, *Mimosoideae* та більшості триб типової підродини *Faboideae* (триби: *Sophoreae*, *Tephrosieae*, *Robinieae*, *Desmodieae*, *Phaseoleae*, *Psoraleae*, *Amorpheae*, *Aeschynomeneae*, *Galegeae*, *Hedysareae*, *Loteae*, *Cicereae*) родини *Fabaceae*, представлених у флорі України. У цій статті наводиться конспект системи типової триби *Fabeae* підтриби *Faboideae* з номенклатурними цитаціями, типами таксонів та детальною синонімікою, що базується на критичному аналізі таксономічного складу з урахуванням нових узагальнених даних морфологічних та частково молекулярно-філогенетичних досліджень. Номери триб та родів є продовженням нумерації цих таксонів у двох попередніх статтях (Fedoronchuk, 2018; Fedoronchuk, Mosyakin, 2018). Види у межах роду нумеровані окремо.

У трибі *Fabeae* до недавнього часу визнавали здебільшого п'ять родів: *Vicia* L., *Lathyrus* L. (incl. *Orobus* L.), *Lens* Mill., *Pisum* L. та *Vavilovia* Fed. (останній в Україні відсутній) і близько 400 видів, поширених майже по всьому світу, окрім рівнинної частини тропіків (в Австралії та Океанії вони з'явилися зовсім недавно, разом з європейськими поселенцями). Недавно проведені молекулярно-філогенетичні дослідження охопили майже 70% видового складу триби *Fabeae* (Schäfer et al., 2012); ці дослідження базуються на аналізі пластидних і ядерних послідовностей ДНК (зокрема, *rbcL*, *matK*, *trnL-trnF*, *trnS-trnG*, *psbA-trnH*, ITS). Вони показали, що основним центром історії розвитку триби могло бути Східне Середземномор'я (середина міоцену, 23–16 млн. років тому), звідки види неодноразово розселилися до Євразії та Америки, а також до тропічної Африки та Мадагаскару. За молекулярними даними, переважна більшість морфологічно окреслених таксонів триби (родів, підродів, секцій) не є монофілетичними, що вимагає перегляду родового складу і може у перспективі призвести до значного збільшення кількості "дрібних" родів та нових таксономічних

© М.М. ФЕДОРОНЧУК, 2018

Укр. бот. журн., 2018, 75(5)

421

комбінацій. Тому на сьогодні систематика триби потребує подальших досліджень.

Одним з найчисельніших за видовим складом у трибі *Fabeae* є рід *Vicia* (більше 200 видів), який морфологічно близький до родів *Lens* та *Lathyrus*. Найбільша кількість видів представлена в області Давнього Середземномор'я. Другим центром видового різноманіття роду є Південна Америка, де зосереджена значна частина ендеміків. Первинна диференціація роду, ймовірно, відбувалася у високих широтах Старого Світу, звідки пізніше йшла міграція видів до Середземномор'я і до Північної Америки (через Гренландію?), або із Азії (через Берінгію) до Аляски. З Північної Америки поширення видів у Південну Америку могло відбуватися вже наприкінці четвертинного періоду (Kupicha, 1976).

Було запропоновано багато систем роду *Vicia*, які суттєво відрізняються між собою (Fedoronchuk, 2008a). Найживанішою на сьогодні вважається система, яку розробила Ф.К. Кюпіча (Kupicha, 1976), де рід розділено на два підроди (*Vicia* і *Vicilla* (Schur) Rouy) і 22 секції, до яких пізніше (Maxted, 1993) було додано ще чотири секції. Зі складу *Vicia* було виділено монотипний рід *Anatropostylia* Kupicha (Kupicha, 1973), який також іноді розглядається як окрема монотипна секція *Anatropostylia* (Gunn, Kluge, 1976). Для побудови системи роду Ф.К. Кюпіча важливого значення надавала формі суцвіття та формі прапорця квітки, морфології чашечки, формі та опушення стовпчика, будові плодів та насінин. Були використані також анатомічні й мікроморфологічні дані (зокрема, продиховий індекс). *Vicia hirsuta* (L.) S.F.Gray разом з близькими видами було включено до секції *Cracca* S.F.Gray (всупереч тому, що форма стовпчика й прапорця у цих видів не властива всім іншим представникам цієї секції). Дещо видозмінений варіант системи Кюпіча для видів європейської частини колишнього СРСР запропонував Н.Н. Цвельов (Tzvelev, 1980), який описав нову секцію *Pseudolathyrus* Tzvelev та дві нові підсекції – *Sparsiflorae* Tzvelev і *Sylvaticae* Tzvelev. Пізніше з'явилося нове опрацювання вик Н.Н. Цвельовим (Tzvelev, 1987), в якому попередній варіант системи був дещо видозмінений. Всі види були розподілені у три підроди – subg. *Cracca* (S.F.Gray) Peterm. (пріоритетна назва підроду *Vicilla*), subg. *Ervum* (L.) S.F.Gray, subg. *Vicia* та 12 секцій. *Vicia faba* L., який розглядається в системах

інших авторів на рівні окремого підроду або навіть роду, Н.Н. Цвельовим включений на правах секції до типового підроду *Vicia*.

Нині для уточнення системи роду дедалі частіше використовуються дані молекулярно-філогенетичних досліджень (Duncan et al., 1993; Fennell et al., 1998; Potokina et al., 1999; Steele, Wojciechowski, 2003; Jaaska, 2005; Choi et al., 2006; Endo et al., 2008, 2010; etc.). Так, результати аналізу послідовностей пластидних і ядерних ДНК (*rbcL*, *matK*, *trnL-trnF*, *trnS-trnG*, *psbA-trnH*, ITS), отриманих Н. Schäfer et al. (2012) для 262 видів триби *Fabeae* показали, що рід *Vicia* в його сучасному (традиційному) обсязі є парафілетичним таксоном, у який "вклинюється" рід *Lens*. Невелику, добре підтримувану кладу, яка виявилася сестринською групою до всіх інших видів триби, формують *Vicia hirsuta*, *V. sylvatica* L., а також деякі інші середземноморські ендеміки. Лише невелика кількість секцій роду є монофілетичними (*Bithynicae* Radzhi, *Ervoides* (Godr.) Kupicha, *Ervum* (L.) Taub., *Faba* (Mill.) Ledeb., *Narbonensis* (Radzhi) Maxted, *Peregrinae* Kupicha, *Volutae* Kupicha), більшість же секцій парафілетичні і потребують подальшої систематичної ревізії. Для того, щоб рід *Vicia* можна було б вважати монофілетичним, автори (Schäfer et al., 2012) пропонують низку таксономічних новацій. Зокрема, секцію *Ervum* (клада включає *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb., *V. tenuissima* (M.Bieb.) Schinz & Thell., *V. pubescens* (DC.) Link) необхідно підняти до рангу роду *Ervum* L. (з лектотипом *E. tetraspermum* L.); до складу роду *Vicia* включити види роду *Lens* та *Lathyrus saxatilis* (Vent.) Vis., а кладу, що включає *Vicia cypria* Kotschy, *V. lunata* (Boiss. & Bal.) Boiss., *V. ervilia* (L.) Willd., *V. hirsuta*, *V. sylvatica*, *V. monanthos* (L.) Desf. та *V. articulata* Hornem., виключити зі складу роду *Vicia*, визнавши її як рід *Ervilia* Link (з 10 видами). Частково це підтверджується також морфологічними даними. Потребують ревізії багато інших секцій, як щодо можливого розширення, так і звуження їхніх обсягів.

Враховуючи нові дані, отримані в результаті молекулярно-філогенетичних досліджень, тут зроблено критичний перегляд таксономічного складу триби *Fabeae* у флорі України. Зокрема, визнано виділення з роду *Vicia* двох родів – *Ervum* та *Ervilia*. Правомірність виділення секції *Ervum* у рід *Ervum* підтверджується молекулярними даними (Schäfer et al., 2012), згідно яких секція *Ervum*

виявилася сестринською кладою до всіх видів роду *Lathyrus* (окрім *L. saxatilis*), а також родів *Pisum* та *Vavilovia* (98% BS) які, за згаданими авторами, слід включити до складу роду *Lathyrus*.

До роду *Ervilia* віднесено види, що раніше включалися до чотирьох секцій роду *Vicia*: *Ervilia* (Link) W.D.J.Koch, *Ervoides* (Godr.) Kupicha, *Lenticula* (Endl.) Asch. & Graebn. та *Trigonellopsis* Kupicha (остання у флорі України відсутня), що підтверджується молекулярно-філогенетичними дослідженнями (Schäfer et al., 2012), де види сформували кладу, сестринську до всіх інших *Fabeae* (98% BS). Їхня дивергенція від спільних предків найближчих родичів, яким є *V. sylvatica*, за даними авторів, могла відбуватися 11,2–5,0 млн років тому. *Vicia sylvatica*, яка знаходиться в одній кладі разом з видами названих секцій, ми вважаємо за доцільне поки що не включати до складу роду *Ervilia*, оскільки цей вид суттєво відрізняється габітуально і морфологічно від видів *Ervilia*.

До складу *Vicia* включено один із видів *Lathyrus* – *L. saxatilis*. На морфологічну подібність *L. saxatilis*, зокрема опушеного з адаксіального боку стовпчика маточки квітки, до видів секцій *Vicia* і *Hypechusa* роду *Vicia*, у свій час звернула увагу Ф.К. Куріча (1983), яка виділила його в окрему монотипну секцію *Viciopsis* Куріча, але залишила у складі роду *Lathyrus*, на підставі того, що стовпчик з дорсального і адаксіального боків дещо стиснутий (як і у всіх інших видів *Lathyrus*). Результати молекулярних досліджень (Schäfer et al., 2012) підтверджують правомірність включення *Lathyrus saxatilis* до роду *Vicia*. Ми схилиємося до цієї пропозиції, одним із підтверджень якого є косо зрізана в зіві (на верхівці) тичинкова трубка у *Lathyrus saxatilis*, що характерно для видів роду *Vicia*.

Видом без стабільного місця в системі роду залишається *Vicia sylvatica*. За будовою квітки, плода і, особливо, формою прилистків вид займає ізольоване місце в системі *Vicia*. За молекулярно-філогенетичними даними (Schäfer et al., 2012) *V. sylvatica* знаходиться в одній кладі разом з видами секцій *Ervilia*, *Ervoides* та *Trigonellopsis* (*Vicia cypria*, *V. lunata*, *V. ervilia*, *V. hirsuta*, *V. sylvatica*, *V. monanthos*, *V. articulata*), якій автори рекомендують надати ранг роду *Ervilia*. Проте, габітуально і за морфологією *V. sylvatica* суттєво відрізняється від названих видів і ми поки що залишаємо його в роді *Vicia*, у секції *Oroboideae* Stankev., разом з *V. dumetorum* L.,

але в різних підсекціях. Це узгоджується також з результатами кладистичного аналізу морфологічних ознак та ізоензимів (Leht, Jaasca, 2002), де *V. sylvatica* виявився в одній кладі з *V. dumetorum* L. Морфологічна близькість *V. sylvatica* до гавайського ендеміка *V. menziesii* Spreng., що підтверджено також каріологічними даними (Sveshnikova, 1927), дає підставу розглядати його як реліктовий вид з віддаленими спорідненими зв'язками як з європейськими, так і з сибірськими видами.

Типовий підрид *Vicia* у флорі України представлений шістьма секціями (sect.: *Sepium* Radzhi, *Hypechusa* (Alef.) Asch. & Graebn. ex Kupicha, *Vicia*, *Lathyroides* (Buchenau) Tzvelev, *Pseudolathyrus*, *Faba* (Mill.) Ledeb.) які, як показали результати кладистичних досліджень, що базуються на морфологічних, біохімічних та молекулярно-філогенетичних даних (Leht, Jaaska, 2002; Schäfer et al., 2012), не є монофілетичними і потребують подальших таксономічних ревізій. Так, за результатами кладистичного аналізу морфологічних ознак і ізоензимів (Leht, Jaaska, 2002) види спорідненості *V. sativa* L. aggr. (секція *Vicia*) та *V. lathyroides* L. (секція *Lathyroides*) виявилися в одній кладі, яка є сестринською до видів секцій *Hypechusa*, *Pseudolathyrus* та *Narbonensis*, що свідчить про недоцільність віднесення Н.Н. Цвельовим (Tzvelev, 1987) *V. lathyroides* до окремої секції *Lathyroides*. А.К. Станкевич (Stankevych, 1982) включила *V. lathyroides* до роду *Ervum* (підсекція *Subsessiles* Stankev.), що є також неправомірним, оскільки за морфологічними характеристиками *V. lathyroides* більше відповідає ознакам, характерним для видів роду *Vicia*. Це підтверджується молекулярними даними (Schäfer et al., 2012), де *V. lathyroides* сформувала кладу з *V. peregrina* та іншими видами, відсутніми у флорі України (*V. cuspidata* Boiss., *V. michauxii* Schrank. ex Steud., *V. aintabensis* Boiss. & Hausskn. ex Boiss.); ця клада знаходиться на кладограмі між кладою з участю видів зі спорідненості *V. sativa* (секція *Vicia*) і кладою, сформованою *V. pannonica* Crantz, *V. ciliatula* Lipsky, *V. lutea* L. (секція *Hypechusa*).

Ізольоване місце в секції *Hypechusa* займає *Vicia peregrina* L. Від інших видів секції цей вид відрізняється короткими трикутно-шилоподібними зубчиками чашечки, із яких верхні сходяться разом, а також вузьколінійними, на верхівці обрубаними листочками, дрібними

прилистками без нектарників, формою бобів та морфологією хромосом (акроцентричні). У системі Ф.К. Купіча (1976) *V. peregrina* виділено в секцію *Peregrinae* (Radzhi) Купіча. Ми вважаємо доцільним залишити вид у секції *Peregrinae*, разом із *V. lathyroides* де, як вже згадувалося, за молекулярними даними (Schäfer et al., 2012) *V. lathyroides* сформувала спільну кладу з *V. peregrina*. Це підтверджується також результатами кладистичного аналізу морфологічних та біохімічних ознак (ізоензимів), які показали, що секції *Hypechusa* і *Peregrinae* формують два сестринських субкластери в межах одного великого кластера, але в той же час вони суттєво генетично розходяться (Leht, Jaaska, 2002).

Представники секції *Sepium* – *V. oroboides* Wulfen (вид в Україні відсутній) та типової секції *Vicia* – *V. sepium* L., разом з *V. grandiflora* Scop. та *V. pyrenaica* Pourr. (відсутній в Україні) на кладограмі виявилися сестринськими (філогенетично базальними) до всіх інших видів підроду *Vicia*. Поліфілетичність секцій *Sepium* і *Vicia* підтверджується також філогенетичним аналізом ДНК (Potokina et al., 1999; Schäfer et al., 2012). Зокрема, за результатами молекулярних досліджень (Schäfer et al., 2012), секція *Vicia* формує кладу, в яку "вкладаються" види інших секцій (*Atossa* (Alef.) Asch. & Graebn., *Bithynicae*, *Faba*, *Hypechusa*, *Microcarinae* Maxted, *Peregrinae* (Radzhi) Купіча та *Wiggersia* (Alef.) Maxted). У нашій обробці ми дотримуємося класичного трактування обсягу типової секції. У флорі України секція *Vicia* включає 10 видів, частина з яких є дрібними географічними расами, що утворюють складні видові комплекси (Fedoronchuk, 2008b). Види секції чітко розпадаються на дві морфологічні групи – підсекції: subsect. *Grandiflorae* (Radzhi) Fedoronchuk та subsect. *Sativae* (Buchenau) Fedoronchuk (Fedoronchuk, 1996). Підсекцію *Sativae* складають види середземноморського походження спорідненості *Vicia sativa*. Це одна із найскладніших груп у роді *Vicia*, у межах якої описано багато видів, різновидів і форм, таксономічний ранг яких викликає дискусії у різних систематиків. За результатами молекулярних досліджень види цієї групи формують кладу, сестринську до *V. pyrenaica*, а їхня дивергенція могла відбутися 5,6–2,2 млн років тому (Schäfer et al., 2012).

Тривалий час дискусійним залишалося місце *Vicia bithynica* (L.) L. в системі роду *Vicia*. А.К. Станкевич (Stankevych, 1970) включає вид до роду *Lathyrus*,

з яким його зближують форма та кількість пар листочків на листку, форма плода, квітки та квітконоса. Деякі автори *V. bithynica* включають до секції *Faba* роду *Vicia*. Ми вважаємо за доцільне залишити *V. bithynica* в секції *Pseudolathyrus* роду *Vicia*, а сам вид розглядати як зв'язуючу ланку між групою "бобоподібних" вик та родом *Lathyrus* (Fedoronchuk, 2008b). Це підтверджується також молекулярними даними (Schäfer et al., 2012), за якими *V. bithynica* виявилася сестринським видом до кладу, яку формують *V. oroboides* + *V. faba* + *V. paucijuga*.

Секційна приналежність ще двох видів, близьких до *V. bithynica* – *V. faba* (Mill.) Ledeb. та *V. narbonensis* L., також викликала тривалу дискусію. Так, Ф.К. Радзхі (1970) і Н.Н. Цвельов (Tzvelev, 1980) *V. faba* та *V. narbonensis* віднесли до секції *Faba* (Mill.) Ledeb., базуючись на їх морфологічній подібності, а *V. bithynica* – до монотипної підсекції *Bithynicae* Радзхі секції *Vicia* (Radzhi, 1970), або до монотипної секції *Pseudolathyrus* (Tzvelev, 1980). В обробках інших авторів *V. bithynica* і *V. faba* були поєднані в одній групі з видами спорідненості *V. narbonensis* (Davis, Plitmann, 1970; Купіча, 1976). Фенетичний аналіз морфологічних ознак (Maxted, 1993) показав, що *V. bithynica*, *V. faba* та група видів секції *Narbonensis* досить чітко відрізняються як між собою, так і від усіх інших видів підроду *Vicia*, що є вагомою підставою для виділення їх у три окремі таксономічні групи, або секції. Це підтверджується результатами кладистичного аналізу морфологічних і біохімічних ознак (ізоензимів) (Leht, Jaaska, 2002), де було показано морфологічну відокремленість *V. bithynica* та *V. faba*, які не є безпосередньо пов'язаними з секцією *Narbonensis*. Філогенетичний аналіз хлоропластних і ядерних послідовностей ДНК (Potokina et al., 1999) також свідчить про ближчу спорідненість *V. faba* до *V. bithynica* або до секції *Peregrinae*, ніж до секції *Narbonensis*, як вважалося раніше. Тому ми не погоджуємося з тим, що Н.Н. Цвельов (Tzvelev, 1987) в одну секцію об'єднав *V. faba* і *V. narbonensis* і вважаємо за доцільне помістити ці види до трьох різних секцій (Fedoronchuk, 1996, 2008b). Навіть історично два з цих видів були таксономічно суттєво розділені: *V. faba* включали до окремого роду *Faba* Mill. (1754), тоді як *V. bithynica* – до роду *Lathyrus* L. (1753). Проте, виділення кінських бобів (*V. faba*) в окремий рід *Faba* Mill. є недостатньо обґрунтованим, що підтверджується

також молекулярними даними (Schäfer et al., 2012), згідно яких *V. faba* виявилася сестринським видом до гімалайського *V. paucijuga* В. Fedtsch., який часто трактують як окремий підвид *V. faba*. Обидва таксони знаходяться у поліфілетичній секції *Vicia* (incl. sect.: *Atossa*, *Bithynicae*, *Hypechusa*, *Microcarinae*, *Peregrina*, *Wiggersia*).

За молекулярними даними, що базуються на аналізі послідовностей хлоропластної ДНК (*matK*) (Steele, Wojciechowski 2003), рід *Lens* Mill. є сестринським до парафілетичного роду *Vicia*. Це підтверджується також результатами досліджень (Schäfer et al., 2012) на підставі аналізу послідовностей пластидних і ядерних ДНК, де було показано, що середземноморський вид *Lens culinaris* Medik., разом із морфологічно близькими до нього таксонами, що географічно заміщують один одного і які можна трактувати як близькі його підвиди або варіанти, формують кладу, що філогенетично вкорінена у роді *Vicia*. Вся ця група близьких видів зі спорідненості *Lens culinaris* aggr. виявилася сестринською до середземноморського виду *Lens nigricans* (M.Bieb.) Godr. Дивергенція групи видів спорідненості *L. culinaris* aggr. і *L. nigricans* могла відбуватися 4,9–1,9 млн років тому, тоді як виникнення роду *Lens* від спільних предків з *Vicia* – 14,9–12,6 млн років тому (Schäfer et al., 2012).

За молекулярними даними (Steele, Wojciechowski, 2003), рід *Pisum* L. є сестринським до монофілетичного роду *Lathyrus* L., що підтверджується також результатами досліджень, проведених Н. Schäfer зі співавторами (Schäfer et al. (2012), які показали, що *Pisum* є близьким до середземноморських видів *Lathyrus gloeosperma*, *L. neurolobus* Boiss. & Heldr. та *L. nissolia* L., з якими формує кладу в середині роду *Lathyrus*. У той же час, *Pisum sativum* L. s. l. (включаючи близькі до нього види *P. elatius* M.Bieb. та *P. humile* Mill.) є сестринським до східносередземноморського *P. fulvum* Sibth. & Sm., які разом виявилися сестринськими до кавказьких видів *Vavilovia formosa* (Steven) Fed. (≡ *Pisum formosum* (Steven) Alef.) та *V. aucheri* (Jaub. & Spach) Fed. (≡ *Pisum aucheri* Jaub. & Spach) (Schäfer et al., 2012).

Нижче наводимо (з розширеною синонімікою) конспект системи триби *Fabeae*, яка у флорі України представлена шістьма родами (*Vicia*, *Lathyrus*, *Ervum*, *Ervilia*, *Lens*, *Pisum*) та 76 видами.

FABACEAE Lindl. 1836, in Edwards's Bot. Reg. 22: ad t. 1845. ("*Leguminosae*, or *Fabaceae*"), nom. cons. et nom. alt.: *Leguminosae* vel *Papilionaceae*.

= *Leguminosae* Juss. 1789, Gen. Pl.: 345, nom. cons. et nom. altern.

= *Papilionaceae* Giseke, 1792, Prael. Ord. Nat. Pl.: 415, nom. cons. et nom. altern.

Typus: *Faba* Mill.

Subfamilia 3. **FABOIDEAE**

= *Papilionoideae* DC. 1825, Prodr. 2: 94.

= *Lotoideae* Burnett, 1835, Outlines Bot.: 643 ("*Lotidae*").

Typus: *Faba* Mill.

Tribus 12. **FABEAE**.

= *Vicia* L. trib. *Vicieae* Bronn. 1822, Diss. Legum.: 133.

Typus: *Vicia* L.

Genus 42. **VICIA** L. 1753, Sp. Pl. 2: 734; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5: 327.

Багато- або однорічні трав'яні рослини з добре розвиненими улисненими стеблами і парнопірчастими листками з чисельними листочками.

Lectotypus: *Vicia sativa* L.

Від 150 (Kupicha, 1976) до 210 (Hanelt, Mettin, 1989) видів, поширених в холодних і помірно теплих областях північної півкулі, особливо в Середземномор'ї; в Україні – 33 види.

Subgenus 1. **Cracca** Peterm. 1847, Deutschl. Fl.: 152.

= *Vicilla* Schur, 1866, Enum. Pl. Transsilv.: 170. ≡ *Vicia* L. subg. *Vicilla* (Schur) Rouy, 1899, in Rouy et Fouc. Fl. Fr., 5: 229.

Typus: *Vicia cracca* L. (Ст. 10.8 Міжнародного кодексу номенклатури...: Turland et al., 2018).

Sectio 1. **Oroboidea** Stankev. 1970, Тр. прикл. бот. ген. сел., 43, 2: 123.

= *Vicia* L. sect. *Cassubicae* Radzhi, 1971 (1970), Новости сист. высш. раст. 7: 230.

= *Vicia* sect. *Vicilla* (Schur) Asch. & Graebn. ex Kupicha, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 34, 3: 307.

Typus: *Vicia pisiformis* L.

Subsectio 1. **Dentatae** Radzhi, 1972, Новости сист. высш. раст., 9: 216.

Typus: *Vicia dumetorum* L.

1. *Vicia dumetorum* L. 1753, Sp. Pl. 2: 734. – **Lectotypus:** "Herb. Linnaeus No 906.3" (LINN) [Lassen, 1997, Taxon, 46: 483].

Subsectio 2. *Pisiformes* Radzhi, 1971 (1970), Новости сист. высш. раст., 7: 230. ≡ *Vicia* L. subg. *Craccoidea* B.Fedtsch. sect. *Cracca* S.F.Gray ser. *Pisiformes* B.Fedtsch. 1948, Фл. СССР, 13: 422, nom. inval., descr. ross.

Typus: *Vicia pisiformis* L.

2. *Vicia pisiformis* L. 1753, Sp. Pl.: 734. – **Lectotypus:** "Herb. Clifford: 369, *Vicia* 8" (BM-000646691) [Jonsell, Jarvis, 2002, Nordic J. Bot. 22: 79].

Subsectio 3. *Sylvaticae* Tzvelev, 1980, Новости сист. высш. раст., 17: 205.

Typus: *Vicia sylvatica* L.

3. *Vicia sylvatica* L. 1753, Sp. Pl.: 734. – **Lectotypus:** "Herb. Linnaeus No 906.4" (LINN) [Jonsell, Jarvis, 2002, Nordic J. Bot. 22: 79].

Subsectio 4. *Cassubicae* Radzhi, 1971(1970), Новости сист. высш. раст., 7: 230. = *Vicia* L. subg. *Craccoidea* B.Fedtsch. sect. *Cracca* S.F.Gray ser. *Cassubicae* B.Fedtsch. 1948, Фл. СССР, 13: 427, nom. inval., descr. ross., p. p.

Typus: *Vicia cassubica* L.

4. *Vicia cassubica* L. 1753, Sp. Pl.: 735. – **Lectotypus:** "Herb. Clifford: 368, *Vicia* 1" (BM-000646679) [Jonsell, Jarvis, 2002, Nordic J. Bot. 22: 78].

Subsectio 5. *Pictae* Radzhi, 1971(1970), Новости сист. высш. раст., 7: 231.

= *Vicia* L. subg. *Craccoidea* B.Fedtsch. sect. *Cracca* S.F.Gray ser. *Cassubicae* B.Fedtsch. 1948, Фл. СССР, 13: 427, nom. inval., descr. ross., p. p.

Typus: *Vicia biennis* L. (= *V. picta* Fisch. & C.A.Mey.)

5. *Vicia biennis* L. 1753, Sp. Pl.: 736. – **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 906.16" (LINN) [Hanelt, Mettin, 1962, Kulturpflanze, 10: 48, Abb. 1].

= *Vicia picta* Fisch. & C.A.Mey. 1835, Index Seminum Horti Bot. Petropol.: 41.

Sectio 2. *Cracca* S.F.Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 614.

Typus: *Vicia cracca* L.

Subsectio 1. *Cracca* Radzhi, 1971(1970), Новости сист. высш. раст., 7: 232. = *Vicia* L. sect. *Euracca* Gren. & Godr, 1849, Fl. Fr. 1, 2: 468. ≡ *Vicia* subg. *Craccoidea* B.Fedtsch. sect. *Cracca* S.F.Gray ser. *Euracca* (Gren. & Godr) B.Fedtsch. 1948, Фл. СССР, 13: 435.

Typus: *Vicia cracca* L.

6. *Vicia cracca* L. 1753, Sp. Pl.: 735. – **Lectotypus:** "Herb. Clifford: 368, *Vicia* 2" (BM) [Chrtková-Zertová, 1979, in Rechinger (ed.), Fl. Iranica, 140: 29].

7. *Vicia tenuifolia* Roth. 1788, Tent. Fl. Germ. 1: 309. – Описано з Центральної Європи: Німеччини (за протологом: "... in collibus et campis arenosis Ducatus Bremensis, Saxoniae, prope Berolinum").

8. *Vicia boissieri* Freyn, 1895, Bull. Herb. Boiss. 3: 191. – Описано з Малої Азії (за протологом: "Paphlagonia, Tossia: in pratis subalpinis ad Karkün ...; Pontus galaticus, Amasia: in monte Lokman. ...; Cappadocia interior, prope Siwas ...; Armeria turcica, Lemüschkhane: Moalvors-Dagh ad margines sylvarum ...; Kurdistan in montis Kuh-Sefin regione inferiore ad pag. Schaklawa, ditionis Erbilensi ..."). ≡ *Vicia tenuifolia* Roth. subsp. *boissieri* (Freyn) Radzhi, 1965, Бот., физиол. раст. и растениев. Дагест. унив.: 60.

9. *Vicia heracleotica* Juz. 1951, Бот. мат. (Ленинград), 14: 16. – **Holotypus:** "Мыс Мартьян, в можжевеловом лесу, 27.V.1949, цв., Раст. Крыма, № 1487, С. Юзепчук и Л. Куприянова" (LE).

= *Vicia elegans* auct. non Guss.

= *V. dalmatica* auct. non Roth.

= *V. tenuifolia* auct. non Roth.

Subsectio 2. *Longitubulatae* Stankev. 1970, Тр. прикл. бот., генет., селекц. 43, 2: 118. = *Vicia* L. sect. *Cracca* S.F.Gray subsect. *Villosae* Radzhi, 1971 (1970), Новости сист. высш. раст., 7: 234.

Typus: *Vicia villosa* Roth.

10. *Vicia villosa* Roth, 1793, Tent. Fl. Germ. 2, 2: 182. – Описано з Центральної Європи (за протологом: "In locis limosis prope Vegesack ante aliquot annos inveni plantam, quae quotannis in horto steriliori culta non mutativ habotum").

11. *Vicia varia* Host, 1831, Fl. Austr. 2: 332. – Описано з Балкан (за протологом: "In Istria maritima inter segetes, ad sepes"). ≡ *V. villosa* (Roth) subsp. *varia* (Host) Corb. 1893, Nouv. Fl. Normand.: 181.

= *V. dasycarpa* auct. non Ten.

= *V. villosa* auct. non Roth.

Subgenus 2. *Vicia*

Typus: lectotypus generis.

Sectio 3. *Sepium* (Buchenau) Radzhi, 1971(1970), Новости сист. высш. раст., 7: 235. ≡ *Vicia* L. sect. "*Euvicia*" ser. *Sepium* Buchenau, 1894, Fl. Nordwest d. Tiefebene: 323.

Typus: *Vicia sepium* L.

12. *Vicia sepium* L. 1753, Sp. Pl.: 737. – **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 906.31" (LINN) [Ali, 1967, Bot. Not. 120: 49].

Sectio 4. *Viciopsis* (**Kupicha**) Fedoronchuk, comb. nov. ≡ *Lathyrus* L. sect. *Viciopsis* Kupicha, 1983, Notes

Royal Bot. Gard. Edinburgh, 41, 2: 237. = *Lathyrus* sect. *Saxatilis* Czefr. 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 166.

Типус: *Lathyrus saxatilis* (Vent.) Vis. (≡ *Vicia saxatilis* (Vent.) Tropea)

= *Lathyrus* sect. *Orobastrum* Boiss. 1872, Fl. Orient. 2: 601, p.p. excl. typ.

13. *Vicia saxatilis* (Vent.) Tropea, 1907, Malpighia, 21: 41. — **Lectotypus:** "The illustration in Ventenat, Hort. Cels. t. 94" [P.H. Davis, 1970, Fl. Turkey, 4: 352]. ≡ *Orobis saxatilis* Vent. 1800, Hort. Cels.: 94, tabl. 94. ≡ *Lathyrus saxatilis* (Vent.) Vis. 1862, Fl. Dalm. 3: 330. = *Vicia tricuspidata* Steven, 1856, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 29, 2: 158.

Sectio 5. *Hypechusa* (Alef.) Asch. & Graebn. ex Kupicha, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 34, 3: 323. ≡ *Hypechusa* Alef. 1860, Bot. Zeitung (Berlin) 18: 165. ≡ *Vicia* L. grex *Hypechusa* (Alef.) Asch. & Graebn. 1909, Syn. Mitteleur. Fl. 6, 2: 957.

Типус: *Vicia lutea* L.

= *Vicia* sect. *Hypechusa* subsect. *Brevicarpa* Stankev. 1970, Тр. прикл. Бот., ген. сел. 43, 2: 113.

14. *Vicia pannonica* Crantz, 1769, Stirp. Austr., ed. 2, 2: 399. — Описано з Австрії (за протологом: "Ex confinio Austriae versus Hungariam ad vinearum aggeres crescentem").

15. *Vicia striata* M.Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 162. — **Lectotypus:** "*Vicia striata* MB. Tauria" (LE, Europ. sector) [Fedoronchuk, hic designatus; Tzvelev, 1979, in herb.]. ≡ *V. pannonica* Crantz subsp. *striata* (M.Bieb.) Nym. 1878, Consp. Fl. Eur.: 209. ≡ *V. pannonica* var. *striata* (M.Bieb.) Grisel, 1843, Spic. Fl. Rum. Bith., 1: 79.

= *V. purpurascens* DC. 1813, Cat. Pl. Hort. Monsp.: 155. ≡ *V. pannonica* var. *purpurascens* (DC.) Ser. 1825, in DC., Prodr. 2: 364.

16. *Vicia hybrida* L. 1753, Sp. Pl.: 737. — **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 906.27" (LINN) [Chrtková-Zertová, 1979, in Rechinger (ed.), Fl. Iranica 140: 42].

17. *Vicia anatolica* Turrill, 1927, Kew Bull. 1: 8. — Описано з Малої Азії (за протологом: "Anatolia: Angora district: Chankaya").

= *V. hajastana* Grossh. 1928, Bot. Centralbl. Beih. 44, 2: 224.

= *V. pannonica* Crantz var. *uniflora* Boiss. 1872, Fl. Orient. 2: 569.

= *V. hybrida* auct. non L.

18. *Vicia lutea* L. 1753, Sp. Pl.: 736. — **Lectotypus:** "Löfling 538, Herb. Linn. No. 906.25" (LINN)

[Chrtková-Zertová, 1979, in Rechinger (ed.), Fl. Iranica, 140: 48].

= *V. lineata* M.Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3: 473. — Описано з Криму (за протологом: "... in Tauriae maxime meridionali, circa Nikitam").

19. *Vicia ciliatula* Lipsky, 1899, Тр. Тифл. Бот. сада, 4: 564. — Описано з Північного Кавказу (за протологом: "Per totam Caucasam septentrionalem propagata, e locis permultis collecta, in locis subhumidis umbrosis praecipue frequens").

= *V. ciliata* Lipsky, 1891, Зап. Киев. общ. естествоисп. 11, 2: 46, non Schur, 1853.

= *V. pannonica* auct. non Crantz.

Sectio 6. *Peregrinae* Radzhi, 1971(1970), Новости сист. высш. раст., 7: 238.

Типус: *Vicia peregrina* L.

= *Vicia* L. subg. *Craccoidea* B.Fedtsch. sect. "*Euvicia*" ser. *Peregrinae* B.Fedtsch. 1948, Фл. СССР, 13: 466, non. inval., descr. ross.

= *Vicia* grex *Lathyroides* Buchenau, 1894, Fl. Nordwestdeutshl. Tiefeb.: 323. ≡ *Vicia* sect. *Lathyroides* (Buchenau) Tzvelev, 1980, Новости сист. высш. раст. 17: 203.

20. *Vicia peregrina* L. 1753, Sp. Pl.: 737. — **Lectotypus:** "*Magnol*, Herb. Linn. No. 906.28" (LINN) [Ali, 1977, in Nasir, Ali (eds.), Fl. W. Pakistan, 100: 270].

= ?*V. megalosperma* M.Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 161; Б.Федч. 1948, Фл. СССР, 13: 467; Гроссгейм, 1948, Опред. раст. Кавказа: 155; Н. Чернова, 1968, в Е. Вульф, Фл. Крыма, 2, 2: 243, in adnot. ad *V. peregrina*.

Примітка. Як видно із синоніміки, *V. megalosperma*, як близький вид до *V. peregrina*, наводили лише Б. Федченко (для Криму і Кавказу) та А. Гроссгейм (для Кавказу). За Гроссгеймом (цит. літ.), *V. megalosperma* відрізняється від *V. peregrina* дещо ширшими листочками (3–4 мм, а не 1–2 мм, як у *V. peregrina*), забарвленням віночка (пурпурово-фіолетовим, а не брудно-фіолетовим) та дещо більшими насінинами. Н. Чернова (цит. літ.) відмічає, що рослин з ознаками *V. megalosperma* вона не бачила. У нашій новій обробці роду *Vicia* флори України (Fedoronchuk, 1996, 1998) в переглянutoму матеріалі з Криму ми також не виявили зразків, які б повністю відповідали діагнозу *V. megalosperma*.

21. *Vicia lathyroides* L. 1753, Sp. Pl.: 736. — **Lectotypus:** "Herb. Burser XIX: 97" (UPS) [Lassen, 1997, in Turland, Jarvis (eds.), Taxon, 46: 483].

= *V. olbiensis* auct. non Reut. ex Timb.-Lagr.

Sectio 7. *Vicia*

Типус: lectotypus generis.

Subsectio 1. *Grandiflorae* (Radzhi) Fedoronchuk, 1996, Укр. бот. журн., 53, 5: 593. ≡ *Vicia* L. subg. *Craccoidea* B.Fedtsch. sect. *Eu-Vicia* ser. *Grandiflorae* B.Fedtsch. ex Radzhi, 1971(1970), Новости сист. высш. раст., 7: 236.

Typus: *Vicia grandiflora* Scop.

22. *Vicia grandiflora* Scop. 1772, Fl. Carn., ed. 2, 2: 65. – Описано з Піреніїв: Італії, окол. Трієста (за протологом: "Species Tergesto misit").

23. *Vicia kitaibeliana* (W.D.J.Koch) Stank. 1949, в Станков и Талиев, Опред. высш. раст. европ. части СССР: 462. ≡ *V. grandiflora* Scop. var. *kitaibeliana* W.D.J.Koch, 1836, Syn. Fl. Germ. Helv. 1: 197. ≡ *V. sordida* Waldst. & Kit. 1802, in Willd., Sp. Pl. 3, 2: 1108, nom. illeg., non Salisb. (Prodr. Stirp. Chap. Allerton 339. 1796, nom. illeg.). ≡ *V. grandiflora* Scop. subsp. *sordida* Dostál, 1950, Kvét. ČSR: 804. 1984; in Folia Mus. Rerum Nat. Bohemiae Occid., Bot. 21: 8. – Описано з Європи: Угорщини і Румунії (за протологом: "... in pratis et fruticetis Hungariae: velut in comitatu Sümeghiensi ad Babocsam, in Baranyensi ad Petsvárad, in Bonatu infra Mehadium; copiosissima autem in comitatu Bihariensi, ubi prata replet in foeni augmentum").

= *V. grandiflora* auct. non Scop., p. p.

24. *Vicia biebersteinii* Besser ex M.Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3: 472. – **Lectotypus:** "*Vicia biebersteinii* mihi. E Podol. australi. Herb. W. Besser" (LE, Europ. sector) [**Fedoronchuk, hic designatus**]. ≡ *V. grandiflora* Scop. var. *biebersteinii* (Besser ex M.Bieb.) Griseb. 1843, Spicil. Fl. Rumel. 1: 78. ≡ *V. grandiflora* Scop. subsp. *biebersteinii* (Besser ex M.Bieb.) Dostál, 1950, Kvét. ČSR: 804.

= *V. grandiflora* auct. non Scop., p. p.

Subsectio 2. *Sativae* (Buchenau) Fedoronchuk, 1996, Укр. бот. журн., 53, 5: 593. ≡ *Vicia* L. IV. *Sativa* Buchenau, 1894, Fl. Nordvest. Tiefeb.: 460. ≡ *Vicia* subg. *Craccoidea* B.Fedtsch. sect. "*Eu-Vicia*" ser. *Sativae* (Buchenau) B.Fedtsch. 1948, Фл. СССР, 13: 460, sine auct. comb.

Typus: *Vicia sativa* L.

25. *Vicia sativa* L. 1753, Sp. Pl.: 736. – **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 906.20" (LINN) [Fawcett, Rendle, 1920, Fl. Jamaica, 4: 42]. ≡ *Vicia sativa* L. ssp. *sativa*. ≡ *Vicia sativa* L. var. *sativa*.

= *V. sativa* subsp. *notata* Asch. & Graebn. 1909, Syn. Mitteleur. Fl. 6, 2: 963.

26. *Vicia incisa* M.Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3: 471. – **Lectotypus:** "*Vicia incisa* MB. In Tauria meridionali. com. a. 1816" (LE, Europ. sector)

[**Fedoronchuk, hic designatus**]. ≡ *V. sativa* L. subsp. *incisa* (M.Bieb.) Arcang. 1882, Comp. Fl. Ital.: 201.

27. *Vicia cordata* Wulf. ex Hoppe, 1812, in Sturm, Deutschl. Fl. 1, 32: tab. 497. – Описано з Європи (за протологом: "Wächst unter der Saat in Kärnthen, wahrscheinlich auch in andern Gegenden Deutschlands"). Тип не зберігся. ≡ *Vicia sativa* L. subsp. *cordata* (Wulf. ex Hoppe) Asch. & Graebn. 1909, Syn. Mitteleur. Fl. 6, 2: 968.

28. *Vicia angustifolia* Reichard, 1778, Fl. Moeno-Fraucof. 2: 44. – Описано з Європи (за протологом: "In sylvis frequens, et inter segetes").

= *V. sativa* L. var. *nigra* L. 1763, Sp. Pl. ed. 2: 1037, nom. illeg. ≡ *V. sativa* L. [unranked] *nigra* Ehrh. 1780, Hannover. Mag. 15: 229.

= *V. bobartii* E.Forst. 1833, Trans. Linn. Soc. London (Bot.), 16: 442.

29. *Vicia segetalis* Thuill. 1799, Fl. Paris, ed. 2: 367. – Описано з Європи: Франції, окол. Парижа (за протологом: "Habitat inter segetes"). ≡ *V. sativa* L. var. *segetalis* (Thuill.) Ser. 1825, in DC. Prodr. 2: 361. ≡ *V. angustifolia* Reichard var. *segetalis* (Thuill.) W.D.J.Koch, 1835, Syn., ed. 1: 197.

= *V. sativa* subsp. *nigra* auct., p. p.

30. *Vicia pilosa* M.Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 161. – **Lectotypus:** "Sudagh et [...] col. Pallas" (LE, Europ. sector) [**Fedoronchuk, hic designatus**]. ≡ *V. angustifolia* Reichard var. *pilosa* (M.Bieb.) Boiss. 1872, Fl. Orient. 2: 575. ≡ *V. sativa* L. subsp. *pilosa* (M.Bieb.) Zohary & Plitmann, 1979, Pl. Syst. Evol. 131, 1–2: 146.

= *V. sativa* subsp. *nigra* auct. non Ehrh.

31. *Vicia amphicarpa* Dorthes, 1789, Journ. Phys. 35: 131. – Описано з півдня Центральної Європи: Франції, провінції Прованс (за протологом: "in Provincia"). ≡ *V. sativa* L. subsp. *amphicarpa* (Dorthes) Asch. & Graebn. 1909, Syn. Mitteleur. Fl. 6, 2: 974.

Sectio 8. *Pseudolathyrus* Tzvelev, 1980, Новости сист. высш. раст. 17: 204. = *Vicia* L. sect. *Vicia* subsect. *Bithynicae* Radzhi, 1971 (1970), Новости сист. высш. раст. 7: 237.

Typus: *Vicia bithynica* (L.) L.

32. *Vicia bithynica* (L.) L. 1759, Systema Naturae, ed. 10, 2: 1166. – **Lectotypus:** "Herb. Linnaeus No 906.19" (LINN) [Ali, 1967, Bot. Not. 120: 48]. ≡ *Lathyrus bithynicus* L. 1753, Sp. Pl.: 731.

Subgenus 3. *Faba* (Mill.) Peterm. 1847, Deutschl. Fl.: 152. ≡ *Faba* Mill. 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4: sine pag. ≡ *Vicia* L. subg. *Vicia* sect. *Faba* (Mill.) Ledeb. 1843, Fl. Ross. 1: 664.

Typus: *Vicia faba* L.
= *Bona* Medik. 1787, Volles. Churpf. Phys.-Oekon. Ges. 2: 360.

Sectio 9. **Laticarpae** (Stankev.) Fedoronchuk, 1996, Укр. бот. журн., 53, 5: 595. ≡ *Vicia* L. sect. *Vicia* subsect. *Laticarpae* Stankev. 1970, Тр. прикл. Бот., ген., сел. 43: 2: 111. = *Vicia* sect. *Faba* (Mill.) Ledeb. subsect. *Narbonensis* Radzhi, 1971 (1970), Новости сист. высш. раст. 7: 239.

Typus: *Vicia narbonensis* L.

Примітка. Назва підсекції *Laticarpae* Stankev. (1970) є пріоритетною щодо назви підсекції *Narbonensis* Radzhi (1971).

33. *Vicia narbonensis* L. 1753, Sp. Pl.: 737. – **Lectotypus:** "*Vicia narbonensis*" in Rivinus, 1691, Ordo Pl. Fl. Tetrapetal., t. 57" [Schäfer, 1973, Kulturpflanze, 21: 246, Abb. 13].

= *V. joannis* S.Tam. 1954, Фл. Азерб. 5: 552.

Sectio 10. **Faba** (Mill.) Ledeb. 1843, Fl. Ross. 1: 664. ≡ *Faba* Mill. 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4: sine pag.

Typus: *Vicia faba* L.

34. *Vicia faba* L. 1753, Sp. Pl.: 737. – **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 906.34" (LINN) [Westphal, 1974, Pulses Ethiopia, Taxon. Agric. Signif.: 205]. ≡ *Faba bona* Medik. 1787, Vorles. Churpfälz. Phys.-Öcon. Ges. 2: 360.

Genus 43. **ERVUM** L. 1753, Sp. Pl.: 738. ≡ *Vicia* L. subg. (b.) *Ervum* (L.) S.F.Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 614. ≡ *Vicia* sect. *Ervum* (L.) Taub. 1894, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 3: 350.

Однорічники з парнопірчастими листками з чисельними листочками та дрібними прилистками без нектарника.

Lectotypus: *Ervum tetraspermum* L. (≡ *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb.).

Оліготипний рід, включає три види (*E. pubescens* DC., *E. tetraspermum* L., *E. tenuissimum* M.Bieb.), з яких в Україні достовірно відомими є лише два останніх.

1. *Ervum tetraspermum* L. Sp. Pl.: 738. – **Lectotypus:** "Magnol, Herb. Linn. No. 907.3" (LINN) [Ali, 1967, Bot. Not. 120: 51]. ≡ *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb. 1771, Spicil. Fl. Lips.: 26.

2. *Ervum tenuissimum* M.Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp.: 116. – Описано, ймовірно, з Криму, але без вказівки конкретного місцезростання (за протологом: "Haud infrequens in graminosis"); тип в LE. ≡ *Vicia tenuissima* (M.Bieb.) Schinz & Thell. 1913, Vierteljahr. Naturf. Ges. Zürich, 58: 70.

= *V. gracilis* Loisel. 1807, Fl. Gall. 2: 148, non Banks & Soland. 1794.

= *V. laxiflora* auct. non Brot.

Genus 44. **ERVILIA** Link, 1822, Enum. Hort. Berol. 2: 240. ≡ *Vicia* L. sect. *Ervilia* (Link.) W.D.J.Koch, 1836, Syn. Fl. Germ.: 191.

= *Ervum* L. grex *Lenticula* Endl. 1840, Gen. Pl.: 1279, s. restr. ≡ *Vicia* sect. *Lenticula* (Endl.) Asch. & Graebn. 1909, Syn. Mitteleur. Fl. 6, 2: 905.

= *Vicia* sect. *Ervoides* (Godr.) Kupicha, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 34, 3: 316.

Однорічники з парнопірчастими листками з чисельними листочками та дрібними прилистками, без нектарника.

Lectotypus: *Ervilia sativa* Link (= *Ervum ervilia* L.)

Близько 10 видів, поширених переважно в Середземномор'ї, Малій Азії, Ірані, з яких в Україні нині представлено три види.

1. *Ervilia sativa* Link, 1822, Enum. Hort. Berol. 2: 240. ≡ *Ervum ervilia* L. 1753, Sp. Pl.: 738. – **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 907.8" (LINN) [Chrtková-Zertová et al. 1979, in: Rechinger (ed.), Fl. Iranica, 140: 21]. ≡ *Vicia ervilia* (L.) Willd. 1802, Sp. Pl. 3, 2: 1103.

2. *Ervilia loiseleurii* (M.Bieb.) H.Schaef., Coulot & Rabaute, 2016, Bull. Soc. Bot. Centre-Quest. Numero Special, 46(4): 409. – Описано з Криму (за протологом: "Cum praecedente in Tauria legi et hucusque confusum habui"), тип в LE. ≡ *Ervum loiseleurii* M.Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3: 475. ≡ *Vicia loiseleurii* (M.Bieb.) Litv. 1932, Список раст. Герб. фл. СССР, 9: 47.

= *Vicia meyeri* Boiss. 1872, Fl. Orient. 2: 133.

= *V. litvinovii* Boriss. 1960, в Е.В. Вульф, Фл. Крыма, 2, 2: 230, nom. illeg.

= *V. pubescens* auct. non Link.

3. *Ervilia hirsuta* (L.) Opiz, 1852, Seznam, 41. – **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 907.5" (LINN) [Ali, 1967, Bot. Not. 120: 50]. ≡ *Ervum hirsutum* L. 1753, Sp. Pl.: 738. ≡ *Vicia hirsuta* (L.) S.F.Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 614.

Примітка. У літературі під назвою *Vicia articulata* Hornem (1807, Enum. Pl. Hort. Hafn.: 41; id. 1815, Hort. Hafn. 2: 690) [= *Vicia monanthos* (L.) Desf. (1799, Fl. Atl. 2: 165), non Retz (1783)] наводився ще один вид з роду *Ervilia* – *E. articulata* (Hornem.) H.Schaef., Coulot & Rabaute. Раніше він культивувався в західних регіонах України під назвою "чорна сочевиця". Від близького *Ervilia sativa* (= *Vicia ervilia*) відрізняється різними за морфологією в кожній парі прилистками (один з них лінійний, цілокрайний, сидячий, другий – напівстрілоподібний, пальчасто розсічений на щетиноподібні частки, на короткій ніжці), а також довшим віночком (10–14 мм завд.) та бобами, зі слабше вираженими перетяжками між насінинами.

Genus 45. **LENS** Mill. 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4, 2, nom. cons.

Однорічники з парнопірчастими листками з чисельними листочками та дрібними прилистками.

Typus: *Lens culinaris* Medik. (= *L. esculenta* Moench).

Відомо 9 видів, поширених в Середземномор'ї, на Близькому Сході, в Західній та Середній Азії; декілька видів вирощуються як кормові рослини; в Україні – 4 види, що культивуються.

1. *Lens nigricans* (M.Bieb.) Webb & Berthel, 1842, Hist. NAT. II. Canar. 3, 2: 97. – Описано з Криму (за протологом: "In Tauriae meridionalis collibus et ad silvarum margines reperitur"). ≡ *Ervum nigricans* M.Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 164.

2. *Lens ervoides* (Brign.) Grande, 1918, Bull. Orto Bot. Napoli, 5: 58. – Описано з Італії (за протологом: "In ForoJulio alla Rossa di Monfalcone"). ≡ *Cicer ervoides* Brign. 1810, Fasc. Rar. Pl. Forojul.: 27.

= *Ervum lenticula* Schreb. ex Sturm. 1812, in Schreb. ex Sturm, Deutschl. Fl. Abt. 1, Heft. 32: 11. ≡ *Lens lenticula* (Schreb. ex Sturm.) Webb. & Berthel, 1842, Hist. Nat. II. Canar. 3, 2: 97.

3. *Lens orientalis* (Boiss.) Schmalh. 1895, Фл. Ср. и Юж. России, 1: 297. – Описано з Близького Сходу (Анатоля, Антіліван, Південний Іран; за прологом: "... in montanis lapidosis totius orientalis"). ≡ *Ervum orientale* Boiss. 1849, Diagn. Pl. Orient., 1, 9: 115; id. 1867, Fl. Orient., 2: 598.

4. *Lens culinaris* Medik, 1787, Vorles. Churpfälz. Phys.-Öcon. Ges. 2: 361. – Описано із Франції (за протологом: "... inter Galliae segetes"). ≡ *Ervum lens* L. 1753, Sp. Pl.: 738. = *Lens esculenta* Moench, 1794, Meth.: 136.

Genus 46. **PISUM** L. 1753, Sp. Pl.: 727; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 324.

Однорічні рослини з безкрилими стеблами, парнопірчастими листками з нечисельними листочками та великими зубчастими прилистками.

Lectotypus: *Pisum sativum* L.

Близько 10 видів, поширених переважно в Середземномор'ї і Передній Азії; в Україні – три види з групи спорідненості *P. sativum*, з яких один культивується.

1. *Pisum sativum* L. 1753, Sp. Pl., 2: 727. – **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 903.1" (LINN) [Westphal, 1974, Pulses Ethiopia, Taxon. Agric. Signif.: 186]. ≡ *Pisum sativum* L. var. *sativum*, op. cit.: 727.

2. *Pisum elatius* M.Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 151. – Описано з Кавказу: Грузії (за протологом: "... in Iberia"), тип в LE.

3. *Pisum arvense* L. 1753, Sp. Pl.: 727. – **Lectotypus:** "*Pisum pulchrum* folio anguloso" in Morison, 1680, Pl. Hist. Univ., 2: 47, s. 2, t. 1, f. 4" [Jonsell, Jarvis, 2002, Nordic J. Bot. 22: 78].

Genus 47. **LATHYRUS** L. 1753, Sp. Pl.: 729; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 326.

Багаторічні трав'яні, рідше однорічні рослини з крилатими або безкрилими стеблами та парнопірчастими листками, рідше листочки редуковані.

Lectotypus: *Lathyrus sylvestris* L.

Близько 170 видів, поширених головним чином в позатропічних країнах Північної, частково Південної півкуль, найбільше в країнах Середземномор'я; в Україні – 30 видів, з яких 2 культивується і нерідко дичавіють.

Subgenus 1. *Lathyrus*

Typus: lectotypus generis.

Section 1. **Lathyrus.** ≡ *Lathyrus* L. sect. *Eulathyrus* Ser. 1825, in DC. Prodr., 2: 369.

Typus: lectotypus generis.

1. *Lathyrus sylvestris* L. 1753, Sp. Pl.: 733. – **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 905.19" (LINN) [Goyder, 1992, in: Jarvis (ed.), Taxon, 41: 565].

= *L. megalanthus* auct. non Steud.

2. *Lathyrus latifolius* L. 1753, Sp. Pl.: 733. – **Lectotypus:** "Herb. Clifford: 367, *Lathyrus* 7" (BM-000646673) [Lassen, 1997, in: Turland, Jarvis (eds.), Taxon, 46: 474].

= *L. megalanthus* Steud. 1840, Nomencl. Bot. ed. 2, 2: 14.

Section 2. **Rotundifolii** Czefr. 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 153.

Typus: *Lathyrus rotundifolius* Willd.

3. *Lathyrus rotundifolius* Willd. 1802, Sp. Pl. 3, 2: 1088. – **Holotypus:** "Tauria, in graminosis ad Karagos, dic 8 Maji 1793, Boeber" (Herb. Willd., B).

= *L. miniatus* M. Bieb. ex Steven, 1856, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 29, 2: 161, nom. nud.

= *L. rotundifolius* var. *insignis* M.Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3: 466.

= *L. rotundifolius* var. *ellipticus* Ser. ex Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1: 685.

4. *Lathyrus undulatus* Boiss. 1856, Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 2: 41. – Описано із Туреччини (за протологом: "...prope Byzantium").

Section 3. **Apteri** (Czefr.) Czefr. 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 153. ≡ *Lathyrus* L. subsect. *Apteri* Czefr. 1971, Новости сист. высш. раст. 8: 196.

Typus: *Lathyrus tuberosus* L.

5. *Lathyrus tuberosus* L. 1753, Sp. Pl.: 732. – **Lectotypus**: "Herb. Clifford: 367, *Lathyrus* 5" (BM-000646671) [Chrtková-Žertová et al., 1979, in: Rechinger (ed.), Fl. Iranica, 140: 71].

Sectio 4. *Odorati* Czefr. 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 153.

Typus: *Lathyrus odoratus* L.

6. *Lathyrus odoratus* L. 1753, Sp. Pl.: 732. – **Lectotypus**: "Herb. Linn. No. 905.12" (LINN) [Wijnands, 1983, Bot. Commelins: 164].

Subgenus 2. *Cicercula* (Medik.) Czefr. 1971, Новости сист. высш. раст. 8: 198. ≡ *Cicercula* Medik. 1787, Vorles. Churpfälz. Phys.-Öcon. Ges. 1: 358.

Typus: *Lathyrus cicera* L.

Sectio 5. *Cicercula* (Medik.) Gren. & Godr. 1848, Fl. Fr., 1: 481, s. str.

= *Lathyrus* L. sect. *Setifolii* Czefr. 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 156, p.p.

Typus: *Lathyrus cicera* L.

7. *Lathyrus cicera* L. 1753, Sp. Pl.: 730. – **Lectotypus**: "Herb. Linn. No. 905.5" (LINN) [Ali, 1965, Biologia (Lahore), 11(2): 8].

8. *Lathyrus hirsutus* L. 1753, Sp. Pl.: 732. – **Lectotypus**: "Herb. Linn. No. 905.13" (LINN) [Ali, 1965, Biologia (Lahore) 11(2): 8].

9. *Lathyrus sativus* L. 1753, Sp. Pl.: 730. – **Lectotypus**: "Herb. Clifford: 367, *Lathyrus* 4" (BM) [Westphal, 1974, in: Pulses Ethiopia, Taxon. Agric. Signif.: 104, 106].

Sectio 6. *Orobastrum* Boiss. 1872, Fl. Orient. 2: 601, s. str.

= *Lathyrus* L. sect. *Setifolii* Czefr. 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 156, s. str.

Typus: *Lathyrus setifolius* L.

= *Lathyrus* subsect. *Annui* Czefr. 1971, Новости сист. высш. раст. 8: 197, s. str.

10. *Lathyrus setifolius* L. 1753, Sp. Pl.: 731. – **Lectotypus**: "Herb. Linn. No. 303.13 (S)" (LINN) [Lassen, 1997, in: Turland, Jarvis (eds.), Taxon, 46: 474].

Subgenus 3. *Orobus* (L.) Peterm. 1847, Deutschl. Fl.: 155. ≡ *Orobus* L. 1753, Sp. Pl.: 728.

Lectotypus: *Lathyrus linifolius* (Reichard) Bässler (= *Orobus tuberosus* L.).

Sectio 7. *Orobus* (L.) Gren. & Godr. 1848, Fl. Fr. 1: 485. ≡ *Orobus* L. 1753, Sp. Pl.: 728, s. str.

Typus: *Lathyrus linifolius* (Reichard) Bässler (= *Orobus tuberosus* L.).

= *Lathyrus* L. sect. *Orobastrum* Boiss. 1872, Fl. Orient. 2: 601, p. p.

Subsectio 1. *Palustres* (Bässler) Krytzka, 2014, Укр. бот. журн., 71, 6: 682. ≡ *Lathyrus* L. ser. *Palustres* Bässler, 1966, Feddes Repert. 72, 2: 88.

Typus: *Lathyrus palustris* L.

11. *Lathyrus palustris* L. 1753, Sp. Pl.: 733. – **Lectotypus**: "Herb. Linn. No. 305.3 (S)" (LINN) [Lassen, 1997, in: Turland, Jarvis (eds.), Taxon 46: 474]. ≡ *Orobus palustris* (L.) Rchb. 1832, Fl. Germ. Excurs.: 537.

Subsectio 2. *Nigricantes* Czefr. 1971, Новости сист. высш. раст. 8: 192.

Typus: *Lathyrus niger* (L.) Bernh.

Series 1. *Nigri* Fritsch ex Czefr. 1965, Новости сист. высш. раст.: 164.

Typus: *Lathyrus niger* (L.) Bernh.

12. *Lathyrus niger* (L.) Bernnh. 1800, Syst. Verz. Erfurt: 248. – **Lectotypus**: "Herb. Clifford: 366, Orobus 1" (BM) [Jonsell, Jarvis, 2002, Nordic J. Bot. 22: 78]. ≡ *Orobus niger* L. 1753, Sp. Pl.: 729.

Series 2. *Incurvi* Bässler, 1966, Feddes Repert. 72, 2: 87.

Typus: *Lathyrus incurvus* (Roth) Roth

13. *Lathyrus incurvus* (Roth) Roth, 1787, Bot. Abh. Beobacht.: 66. – Описано за садовими екземплярами, вирощеними з насіння невідомого походження. ≡ *Vicia incurva* Roth, 1783, Beitr. Bot. 2: 98. ≡ *Orobus incurvus* (Roth) A.Br. 1853, Ind. Sem. Horti Berol.: 23.

Subsectio 3. *Montani* Czefr. 1971, Новости сист. высш. раст. 8: 193.

Typus: *Lathyrus montanus* Bernh.

14. *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. 1800, Syst. Verz. Erfurt.: 247. – **Lectotypus**: "Herb. Clifford: 366, Orobus 2, sheet A" (BM-000646655) [Jonsell, Jarvis, 2002, Nordic J. Bot. 22: 78]. ≡ *Orobus vernus* L. 1753, Sp. Pl.: 728.

15. *Lathyrus venetus* (Mill.) Wohlf. 1892, in K. Koch, Syn. Fl. Germ. ed. 3: 714. – Описано за екземпляром, вирощеним із насіння невідомого походження. ≡ *Orobus venetus* Mill. 1768, Gard. Dict., ed. 8: n 8.

Sectio 8. *Pseudorobus* (Czefr.) Krytzka, 2014, Укр. бот. журн., 71, 6: 683. ≡ *Lathyrus* L. subg. *Pseudorobus* Czefr. 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 156.

Typus: *Lathyrus aureus* (Steven) Brandza.

16. *Lathyrus aureus* (Steven) Brandza, 1883, Prodr. Pl. Roman. 2: 546. – Описано із Криму (за протологом: "... in Tauria"). ≡ *Orobus aureus* Steven, 1836, Index Seminum Hort. Petropol. 3: 42.

17. *Lathyrus laevigatus* (Waldst. & Kit.) Gren. 1865, Fl. Chain. Jurass.: 193. – Описано із Румунії:

Трансильванія (за протологом: "... crescit in montecalcareo, arci votustae Mrzin opposito non procul Korenicza, et ipsa alpe Plissivicza inter: Pinum Pumilionem, untrobique rara"). ≡ *Orobus laevigatus* Waldst. & Kit. 1809, Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 3: 270, tab. 243.

18. *Lathyrus subalpinus* (Herbich) G.Beck, 1902, in Rchb., Icon. Fl. Germ. 22: 156, tab. 220. — Описано із Прикарпаття (за протологом: "Auf Alpenwiesen in der Lucina, an der Ketschera-Luczinska"). ≡ *Orobus subalpinus* Herbich, 1853, Stirp. Rar. Bucov.: 49.

19. *Lathyrus transsilvanicus* (Spreng.) Rchb. 1886, Icon. Fl. Germ. 22: tab. 220. — Описано з Румунії (за протологом: "Transsilvania"). ≡ *Orobus transsilvanicus* Spreng. 1826, Syst. Veg., 3: 260.

Sectio 9. *Pisiformes* (Czefr.) Czefr. 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 165. ≡ *Lathyrus* L. subsect. *Pisiformes* Czefr. 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 209, s. restr.

Typus: *Lathyrus pisiformis* L.

20. *Lathyrus pisiformis* L. Sp. Pl.: 734. — **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 905.27" (LINN) [Valdés Bermejo, López, 1977, Anales Inst. Bot. Cavanilles, 34: 164].

Sectio 10. *Eurytrichon* Bässler, 1966, Feddes Repert. 72, 2–3: 90.

Typus: *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) Kuntze

21. *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) Kuntze, 1887, Tr. Петерб. бот. сада, 10, 1: 185. — **Lectotypus:** "[Crete] L'île de Candie et dans le royaume de Pont. Tournefort" (P) [P.H. Davis, 1970, Fl. of Turkey, 4: 347]. ≡ *Orobus laxiflorus* Desf. 1808, Choix Pl. Coroll. Inst. Tourn.: 83.

Sectio 11. *Pratenses* Bässler, 1966, Feddes Repert. 72, 2–3: 90.

Typus: *Lathyrus pratensis* L.

22. *Lathyrus pratensis* L. 1753, Sp. Pl.: 733. — **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 905.18" (LINN) [Ali, 1965, Biologia (Lahore), 11(2): 6]. ≡ *Orobus pratensis* (L.) Döll, 1843, Rhein. Fl.: 787.

Sectio 12. *Variiflori* (Czefr.) Czefr. 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 166. ≡ *Lathyrus* L. subsect. *Variiflori* Czefr., 1971, Новости сист. высш. раст. 8: 193.

Typus: *Lathyrus pannonicus* (Jacq.) Garcke

= *Lathyrus* ser. *Albi* Fritsch ex Czefr., 1965, Новости сист. высш. раст. 1965: 154.

= *Lathyrus* sect. *Lathrostylis* (Griseb.) Bässler, 1971, Feddes Repert. 82, 6: 433, p. p.

23. *Lathyrus pannonicus* (Jacq.) Garcke, 1863, Fl. Nord-Mittel-Deutschl., ed. 6: 112, s. restr. — **Lectotypus:** "H. in pratis. F. Majo". Jacquin. 1762.

[Bässler, 1981, Feddes Repert. 82, 6: 198]. ≡ *Orobus pannonicus* Jacq. 1762, Enum. Stirp. Vindob.: 128; id., 1773, Fl. Austr. 1: 25, tab. 39.

= *Lathyrus austriacus* (Crantz) Wissjul. 1954, Фл. УРСР, 6: 558.

24. *Lathyrus lacteus* (M.Bieb.) Wissjul. 1954, Фл. УРСР, 6: 560. — Описано із Передкавказзя (за протологом: "... in Caucasi campestribus, etiam ad Wolgam inferiorem et in planitiebus Tanaicensibus"). ≡ *Orobus lacteus* M.Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 152.

= *Lathyrus pannonicus* (Jacq.) Garcke, 1863, Fl. Nord-Mittel-Deutschl. ed. 6: 112.

= *Orobus pannonicus* Jacq. var. *collinus* Ortman, 1852, Verh. Zool.-Bot. Ver. Wien, 2: 13. ≡ *Lathyrus pannonicus* subsp. *collinus* (Ortman) Soó, 1942, Scripta Bot. Mus. Tanss. 1: 46.

= *Lathyrus versicolor* auct. non (Gmel.) Beck.

25. *Lathyrus lacaitae* Czefr. 1965, Новости сист. высш. раст.: 155. ≡ *Orobus hispanicus* Lacaita, 1928, Cavanillesia, 1: 26, non *Lathyrus hispanicus* Rouy, 1899. ≡ *Lathyrus pannonicus* (Jacq.) Garcke, subsp. *hispanicus* Bässler, 1966, Feddes Repert. 72, 2–3: 89. — Описано з Іспанії (за протологом: "...inter San Rafael et Villacain").

= *Lathyrus pannonicus* subsp. *longestipalutis* Lainz, 1961, Bol. Inst. Estud. Astur., ser. C, 3: 166.

Sectio 13. *Lathrostylis* (Griseb.) Bässler, 1971, Feddes Repert., 82, 6: 433, s. str. ≡ *Orobus* L. sect. *Lathrostylis* Griseb. 1843, Spicil. Fl. Rumel. 1: 74.

Typus: *Lathyrus digitatus* (M.Bieb.) Fiori

= *Platystylis* Sweet, 1828, Brir. Flow. Gard., ser. 1, 1: 329, tab. 239. ≡ *Lathyrus* L. sect. *Platystylis* (Sweet) Bässler, 1966, Feddes Repert. 72, 2–3: 88, p. p.

= *Orobus* sect. *Orobulus* S.Tam. 1962, Фл. Арм. 4: 326, p. p.

26. *Lathyrus digitatus* (M.Bieb.) Fiori, 1900, in Fiori et Paol., Fl. Ital. 2: 105. — Описано із Криму (за протологом: "...in Tauriae montibus sylvaticis"). ≡ *Orobus digitatus* M.Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 153.

27. *Lathyrus pallescens* (M.Bieb.) K. Koch, 1841, Linnaea, 15: 729. — Описано із Криму (за протологом: "...in Tauriae campis arpicis"). ≡ *Orobus pallescens* M.Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 153. ≡ *O. canescens* L. fil. var. *pallescens* (M.Bieb.) Ser. 1825, in DC. Prodr. 2: 379.

= *O. angustifolius* L. 1753, Sp. Pl.: 729, non *Lathyrus angustifolius* Medik. 1789 et al.

= *O. canescens* auct. fl. ross., non L. fil.

Sectio 14. *Linearicarpus* Kupicha, 1983, Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh, 41, 2: 237.

Типус: *Lathyrus inconspicuus* L.

= *Lathyrus* L. sect. *Orobastrum* Boiss. 1872, Fl. Orient. 2: 601, p.p. excl. typ.

= *Lathyrus* sect. *Sphaerici* Czefr. 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 167.

28. *Lathyrus sphaericus* Retz. 1783, Observ. Bot. 3: 39. — Описано за зразком, вирощеним із насіння невідомого походження.

Sectio 15. *Aphaca* (Mill.) Dumort. 1827, Fl. Belg.: 103. ≡ *Aphaca* Mill. 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4, 1, sine pag. ≡ *Lathyrus* L. subg. *Aphaca* (Mill.) Peterm. 1847, Deutschl. Fl.: 154.

Типус: *Lathyrus aphaca* L.

29. *Lathyrus aphaca* L. 1753, Sp. Pl.: 729. — **Lectotypus:** "Löfpling s.n., Herb. Linn. No. 905.1" (LINN) [Ali, 1965, Biologia (Lahore) 11(2): 2].

Subgenus 4. *Nissolia* (Rchb.) Peterm. 1847, Deutschl. Fl.: 154; Чефр. 1971, Новости сист. высш. раст. 8: 198. ≡ *Lathyrus* L. c. *Nissolia* Rchb. 1832, Fl. Germ. Excurs.: 533. = *Nissolia* Mill. 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4: 2, non *Nissolia* Jacq. 1760.

Типус: *Lathyrus nissolia* L.

30. *Lathyrus nissolia* L. 1753, Sp. Pl.: 729. — **Lectotypus:** "Herb. Linn. No. 905.2" (LINN) [Cannon, 1964, Watsonia 6: 30]. ≡ *Orobis nissolia* (L.) Döll, 1873, Rhein. Fl.: 788.

Подяка

Автор висловлює щирю вдячність чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України) за цінні поради при підготовці статті до друку.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Choi B., Seok D., Endo Y., Ohashi H. Phylogenetic significance of stelar features in genus *Vicia* (*Leguminosae*): an analysis with molecular phylogeny. *J. Plant Res.*, 2006, 119: 513–523.
- Davis P.H., Plitmann U. *Vicia* L. In: Davis P.H. (ed.) *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, Edinburgh: University Press, 1970, pp. 274–321.
- Duncan N., Ramsay G., Phillips M., Powell W., Waugh R. Taxonomic relationships between *V. faba* and its relations based on nuclear and mitochondrial RFLPs and PCR analysis. *Theor. Appl. Genet.*, 1993, 86: 71–80.
- Endo Y., Choi B., Kakinuma D., Kenicer G., Zhu X.-Y., Ohashi H. Molecular phylogeny of *Vicia* sect. *Amurensis* (*Leguminosae*). *J. Jap. Bot.*, 2010, 85: 337–349.
- Endo Y., Choi B.H., Ohashi H., Delgado-Salinas A. Phylogenetic relationships of New World *Vicia* (*Leguminosae*) inferred from nrDNA Internal Transcribed Spacer sequences and floral characters. *Syst. Bot.*, 2008, 33: 356–363.
- Fedoronchuk M.M. *Ukr. Bot. J.* 1996, 53(5): 587–597. [Федорончук М.М. Огляд видів роду *Vicia* L. (*Fabaceae*) флори України. *Укр. бот. журн.*, 1996, 53(5): 587–597].
- Fedoronchuk M.M. *Ukr. Bot. J.* 1998, 55(6): 630–633. [Федорончук М.М. Види судинних рослин, описаних з території України, їх типіфікація та критичний аналіз: рід *Vicia* L. (*Fabaceae* Lindl.). *Укр. бот. журн.*, 1998, 55(6): 630–633].
- Fedoronchuk M.M. *Nauk. visnyk Cherniv. univers.*, 2008a, 373: 189–197. [Федорончук М.М. Короткий огляд історії таксономічного вивчення роду *Vicia* L. (*Fabaceae*). *Наук. вісник Чернівецьк. ун-ту*, 2008a, вип. 373: 189–197].
- Fedoronchuk M.M. *Chornomor. bot. J.* 2008b, 4(2): 197–202. [Федорончук М.М. Таксономічний аналіз роду вика (*Vicia* L., *Fabaceae*) флори України. *Чорноморськ. бот. ж.*, 2008b, 4(2): 197–202.].
- Fedoronchuk M.M. *Ukr. Bot. J.* 2018, 75(3): 238–247. [Федорончук М.М. Конспект родини *Fabaceae* у флорі України. I. Підродини *Caesalpinioideae*, *Mimosoideae*, *Faboideae* (триби *Sophoreae*, *Tephrosieae*, *Robinieae*, *Desmodieae*, *Phaseoleae*, *Psoraleae*, *Amorpheae*, *Aeschynomeneae*). *Укр. бот. журн.*, 2018, 75(3): 238–247]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.03.238>
- Fedoronchuk M.M., Mosyakin S.L. *Ukr. Bot. J.* 2018, 75(4): 305–321. [Федорончук М.М., Мосякін С.Л. Конспект родини *Fabaceae* у флорі України. II. Підродина *Faboideae* (триби *Galegeae*, *Hedysareae*, *Loteae*, *Cicereae*) *Укр. бот. журн.*, 2018, 75(4): 305–321]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.04.305>
- Fennel S.R., Powell W., Wright F., Ramsay G., Waugh R. Phylogenetic relationships between *Vicia faba* (*Fabaceae*) and related species inferred from chloroplast *trnL* sequences. *Pl. Syst. Evol.*, 1998, 212: 247–259.

- Gunn C. R., Kluge J. Androecium and pistil characters for tribe *Vicieae* (*Fabaceae*). *Taxon*, 1976, 25: 563–575.
- Hanelt P., Mettin D. Biosystematics of the genus *Vicia* L. (*Leguminosae*). *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1989, 20: 199–223.
- Jaaska V. Isozyme variation and phylogenetic relationships in *Vicia* Subgenus *Cracca* (*Fabaceae*). *Ann. Bot.*, 2005, 96: 1085–1096.
- Kupicha F.K. Studies in the *Vicieae* I: The new genus *Anatropostylia*. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, 1973, 32: 247–250.
- Kupicha F.K. The infrageneric structure of *Vicia*. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, 1976, 34(3): 287–326.
- Kupicha F.K. The infrageneric structure of *Lathyrus*. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, 1983, 41(2): 209–244.
- Leht M., Jaaska V. Cladistic and phenetic analysis of relationships in *Vicia* Subgenus *Vicia* (*Fabaceae*) by morphology and isozymes. *Pl. Syst. Evol.*, 2002, 232(3–4): 237–260.
- Maxted N. A phenetic investigation of *Vicia* L. Subgenus *Vicia* (*Leguminosae*, *Vicieae*). *Bot. J. Linn. Soc.*, 1993, 111: 155–182.
- Potokina E., Tomooka N., Vaughan D.A., Alexandrova T., Xu R.-Q. Phylogeny of *Vicia* Subgenus *Vicia* (*Fabaceae*) based on analysis of RAPDs and RFLP of PCR-amplified chloroplast genes. *Genet. Res. Crop Evol.*, 1999, 46: 149–161.
- Radzhi A.D. *Novosti sistemat. vyschikh rast.*, 1971 (1070), 7: 228–240. [Раджи А.Д. Конспект системы кавказских видов рода *Vicia* L. *Новости сист. высш. раст.*, 1971 (1970), 7: 228–240].
- Schäfer H., Hechenleitner P., Santos-Guerra A., Menezes de Sequeira M., Pennington R.T., Kenicer G., Carine M.A. Systematics, biogeography, and character evolution of the legume tribe *Fabeae* with special focus on the middle-Atlantic island lineages. *BMC Evol. Biol.*, 2012, 12: 1–250. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-250>.
- Stankevych A.K. *Trudy prykl. bot., genet. selekts.*, 1970, 43(2): 110–125. [Станкевич А.К. К уточнению систематики рода *Vicia* L. *Тр. прикл. бот. ген. селекц.*, 1970, 43(2): 110–125.
- Stankevych A.K. *Trudy prykl. bot., genet. selekts.*, 1982, 72(1): 21–27. [Станкевич А.К. О систематическом положении некоторых секций рода *Vicia* L. *Тр. прикл. бот. ген. селекц.*, 1982, 72(1): 21–27].
- Steele K.P., Wojciechowski M.F. Phylogenetic analyses of tribes *Trifolieae* and *Vicieae*, based on sequences of the plastid gene *matK* (*Papilionoideae*: *Leguminosae*). In: *Advances in legume systematics, part 10, Higher level systematics*. Eds B.B. Klitgaard, A. Bruneau. Kew, UK: Royal Bot. Gardens, 2003, pp. 355–370.
- Sveshnikova I.N. *Trudy prykl. bot., genet. selek.*, 1927, 17(3): 37–72. [Свешникова И.Н. Кариологический очерк рода *Vicia*. *Тр. прикл. бот. ген. сел.*, 1927, 17(3): 37–72].
- Turland N.J., Wiersma J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., and Smith G.F. (eds.). International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile*, 2018, 159: i–xxxviii + 1–254. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Tzvelev N.N. *Novosti sistemat. vyschikh rast.*, 1980, 17: 200–208. [Цвелев Н.Н. Система видов рода *Vicia* L. европейской части СССР. *Новости сист. высш. раст.*, 1980, 17: 200–208].
- Tzvelev N.N. *Vicia*. In: *Flora evropeyskoy chasty SSSR*. Eds A.A. Fedorov, N.N. Tzvelev. Leningrad: Nauka, 1987, vol. 6, pp. 127–147. [Цвелев Н.Н. Род Горошек, вика – *Vicia* L. В кн. *Флора европейской части СССР*. Ред. А.А. Федоров, Н.Н. Цвелев. Л: Наука, 1987, т. 6, с. 127–147].

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 28.03.2018

Федорончук М.М. Конспект родини *Fabaceae* у флорі України. III. Підродина *Faboideae* (триба *Fabeae*). Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 421–435.

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

У статті наведено конспект триби *Fabeae* підродини *Faboideae* (*Fabaceae*). З урахуванням нових даних, отриманих в результаті морфологічних та молекулярно-філогенетичних досліджень, триба *Fabeae* у флорі України представлена шістьма родами (*Vicia*, *Lathyrus*, *Ervum*, *Ervilia*, *Lens*, *Pisum*) та 76 видами. Роди *Vicia* (34 види) та *Lathyrus* (30 видів) є найбагатшими за видовим складом серед інших родів триби у флорі України. Суттєві номенклатурні зміни зроблено в складі роду *Vicia* s. l., з якого виділено два сегрегатних роди: *Ervum* (секція *Ervum*) та *Ervilia* (секції *Ervilia*, *Ervoides*, *Lenticula*). До роду *Vicia* включено *Lathyrus saxatilis*, що узгоджується з результатами молекулярних досліджень. Значних номенклатурних змін в роді *Vicia* зазнали секції *Lathyroides*, *Hypechusa*, *Faba* та ін. У секцію *Peregrinae* включено *Vicia lathyroides*. Обґрунтована приналежність *Vicia bithynica*, *V. faba* та *V. narbonensis* до трьох різних секцій (*Pseudolathyrus*, *Faba*, *Laticarpae* відповідно), що викликало тривалу дискусію.

Ключові слова: *Fabaceae*, *Fabeae*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Ervum*, *Ervilia*, *Lens*, *Pisum*, таксономія, номенклатурні зміни, флора України

Федорончук Н.М. Конспект семейства *Fabaceae* во флоре Украины. III. Подсемейство *Faboideae* (триба *Fabeae*). Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 421–435.

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

В статье изложен конспект трибы *Fabeae* подсемейства *Faboideae* (*Fabaceae*). С учетом новых данных, полученных в результате морфологических и молекулярно-филогенетических исследований, триба *Fabeae* во флоре Украины представлена шестью родами (*Vicia*, *Lathyrus*, *Ervum*, *Ervilia*, *Lens*, *Pisum*) и 76 видами. Роды *Vicia* (34 вида) и *Lathyrus* (30 видов) являются наиболее богатыми по видовому составу среди других родов трибы во флоре Украины. Существенные номенклатурные изменения сделаны в составе рода *Vicia* s. l., из которого выделено два сегрегатных рода: *Ervum* (секция *Ervum*) и *Ervilia* (секции *Ervilia*, *Ervoides*, *Lenticula*). В род *Vicia* включен *Lathyrus saxatilis*, согласуется с результатами молекулярных исследований. Значительные номенклатурные изменения в роде *Vicia* произошли в секциях *Lathyroides*, *Hypechusa*, *Faba* и др. В секцию *Peregrinae* включен вид *Vicia lathyroides*. Обоснована принадлежность *Vicia bithynica*, *V. faba* и *V. narbonensis* к трем разным секциям (*Pseudolathyrus*, *Faba*, *Laticarpae* соответственно), что вызвало длительную дискуссию.

Ключевые слова: *Fabaceae*, *Fabeae*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Ervum*, *Ervilia*, *Lens*, *Pisum*, таксономия, номенклатурные изменения, флора Украины

New nomenclatural combinations for taxa of *Pentanema* (*Asteraceae*) occurring in Ukraine

Ganna V. BOIKO, Olga M. KORNIYENKO, Sergei L. MOSYAKIN

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

2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

bav22@ukr.net

Boiko G.V., Korniyenko O.M., Mosyakin S.L. New nomenclatural combinations for taxa of *Pentanema* (*Asteraceae*) occurring in Ukraine. Ukr. Bot. J., 2018, 75(5): 436–440.

Abstract. Recent molecular phylogenetic results demonstrated that the genus *Inula* in its traditional circumscription is polyphyletic and its type, *I. helenium*, belongs to a clade phylogenetically distant from the clade containing the majority of species earlier placed in *Inula*. The nomenclatural proposal to conserve the generic name *Inula* with *I. hirta* as the conserved type has not been adopted. Because of that the genus *Inula* s. str. now comprises ca. 5 species (*I. helenium* and its relatives). The genus *Pentanema* was considerably re-circumscribed to include most of taxa earlier treated in *Inula*. Several taxa of *Inula* s.l. occurring in Ukraine, however, did not have respective names available in *Pentanema*, but such names are needed for the forthcoming checklist of vascular plants of Ukraine (in preparation). The following new nomenclatural combinations are validated: *Pentanema asperum* (Poir.) G.V.Boiko & Korniyenko, comb. nov. (*Inula aspera* Poir.), *P. caspicum* (F.K.Blum) G.V.Boiko, Korniyenko & Mosyakin, comb. nov. (*I. caspica* F.K.Blum in Ledeb.), *P. × medium* (M.Bieb.) G.V.Boiko & Korniyenko, comb. nov. (*I. media* M.Bieb.), and *P. sabuletorum* (Czern. ex Lavrenko) G.V.Boiko & Korniyenko, comb. nov. (*I. sabuletorum* Czern. ex Lavrenko). Additionally, two new subspecies-rank combinations, *P. salicinum* (L.) D. Gut.Larr. et al. subsp. *asperum* (Poir.) Mosyakin and *P. salicinum* subsp. *sabuletorum* (Czern. ex Lavrenko) Mosyakin, comb. nov., are proposed by the third author.

Keywords: *Asteraceae*, *Inula*, nomenclature, taxonomy, Ukraine, Europe

Introduction

Recent taxonomic and molecular phylogenetic results (see Anderberg, 1991; Anderberg et al., 2005; Anderberg, Eldenäs, 2007; Nylinder, Anderberg, 2015; Gutiérrez-Larruscain et al., 2018, and references therein) demonstrated that the genus *Inula* L. (Linnaeus, 1753) (*Asteraceae*) in its traditionally accepted circumscription is polyphyletic. The type of the genus, *I. helenium* L. (designated by Britton and Brown, 1913: 457; and confirmed by Hitchcock and Green, 1929: 182; see also Art. 10.6 and 10.7 of the ICN: Turland et al., 2018), belongs to a phylo-genetically distinct clade that is rather distant from the largest clade containing most of the species earlier placed in *Inula*. The recognition of that clade as a separate genus required numerous new combinations and was considered disruptive for nomenclature. Because of that, the nomenclatural proposal to conserve the generic name *Inula* with *I. hirta* L. as the conserved type has been made (Santos-Vicente et al., 2012). In our opinion, that nomenclatural solution was best for the nomenclatural stability. Unfortunately, that conservation proposal has not been adopted (Applequist, 2013) "considering that transferring the well-known medicinal species *I. helenium* to the unfamiliar genus *Corvisartia* would

cause confusion, particularly among non-specialists" (see Gutiérrez-Larruscain et al., 2018: 150). Thus, now the genus *Inula* s. str. comprises only ca. 5 species (*I. helenium* and its relatives).

The earliest valid generic name applicable to the clade containing most of taxa earlier placed in *Inula* sensu lato seems to be *Pentanema* Cass.; that name was originally coined by Cassini for just one species, *P. divaricatum* Cass. (published as "*divaricata*", but see Art. 62.2(c) of the ICN: Turland et al., 2018; = *Inula divaricata* (Cass.) Boiss. 1875, nom illeg., non Nutt. 1818; = *Vicoa divaricata* (Cass.) Oliv. & Hiern), which is morphologically rather deviant from other species placed in *Inula* s. l. Later the application and circumscription of *Pentanema* were modified to cover ca. 15 (up to 18) species of *Inuleae* occurring mainly in Central, Southern, and Southeastern Asia, with extensions to Africa (see Gorshkova, 1959; Anderberg, Eldenäs, 2007; Chen, Anderberg, 2011, etc.).

Recently the genus *Pentanema* was considerably re-circumscribed to include most of taxa usually treated in *Inula* in the past, and numerous required nomenclatural novelties (new combinations) have been validated by Gutiérrez-Larruscain et al. (2018).

Several taxa of *Inula* s.l. occurring in Ukraine, however, still do not have available names in *Pentanema*,

but such names are needed for the forthcoming checklist of vascular plants of Ukraine (Mosyakin et al., in preparation). The following additional taxa not treated in Gutiérrez-Larruscain et al. (2018) were usually recognized in Eastern Europe in general and in Ukraine in particular: *Inula aspera* Poir. (= *I. salicina* L. subsp. *aspera* (Poir.) Hayek), *I. caspica* F.K.Blum in Ledeb., *I. ×media* M.Bieb. (accepted as a hybrid *I. germanica* L. × *I. salicina* L., see Gorshkova, 1959: 452; Gubanov, 1994: 86, etc.), and *I. sabuletorum* Czern. ex Lavrenko (= *I. salicina* L. subsp. *sabuletorum* (Czern. ex Lavrenko) Soják) (Gorshkova, 1959; Stankov, Taliev, 1957; Dobrochaeva, 1962; Gubanov, 1994, Czerepanov, 1995, Greuter, 2006—onward, etc.). All these species-rank names are also currently accepted in the *Plants of the World Online* database (<http://www.plantsoftheworldonline.org>, accessed 27.10.2018).

New nomenclatural combinations in *Pentanema* for these taxa are provided below.

Validation of new combinations

Pentanema asperum (Poir.) G.V.Boiko & Korniyenko, comb. nov.

Basionym: *Inula aspera* Poir. in Lam., Encycl. [J. Lamarck & al.] Suppl. 3: 154. 1813. ≡ *I. salicina* L. subsp. *aspera* (Poir.) Hayek, Prodr. Fl. Penins. Balcan. 2: 602. 1931.

Pentanema caspicum (F.K.Blum) G.V.Boiko, Korniyenko & Mosyakin, comb. nov.

Basionym: *Inula caspica* F.K.Blum in Ledeb., Ind. Sem. Hort. Dorpat.: 10. 1822.

Note: In the protologue Ledebour (1822) explicitly ascribed the new species to "Blum", but later its authorship was variously cited as "Blum" (e.g., Schmalhausen, 1897: 52; Stankov, Taliev, 1957: 376; Gubanov, 1994: 86), "Ledeb." (*IPNI*: www.ipni.org, accessed 27.10.2018), "Blum in Ledeb." (e.g., Gorshkova, 1959: 460), "Blum ex Ledeb." (Lut, 2018—onward, and several other sources), or "Blume" (e.g., Krasheninnikov, 1936: 325). No authors with the last name Blum and life dates corresponding to the period of scientific activity of Ledebour are currently listed in *IPNI* (l.c.). However, it is evident that Ledebour ascribed the authorship of the species name and description to Friedrich K. Blum (also known in Russia as Fedor Kondratievich Blum; ca. 1785—1820 or 1821, exact life dates unknown), a German-born medical doctor and amateur naturalist, who first visited the Lower Volga area in 1810 or 1811 and later, after

his study at Dorpat University (now the University of Tartu, Estonia) in 1813—1815, since 1817 worked as a public health inspector in Astrakhan and collected plants along the Volga from Astrakhan upstream to Sarepta (now part of Volgograd). Blum evidently met Ledebour at Dorpat University where Ledebour was a professor during 1811—1836. Herbarium specimens collected by Blum were used by Ledebour when he prepared his *Flora Rossica*; they are still present in the Ledebour herbarium in LE, and also in MW (Lipschitz, 1947; Shcherbakova, 1979).

Pentanema ×medium (M.Bieb.) G.V.Boiko & Korniyenko, comb. nov.

Basionym: *Inula media* M.Bieb. 1819, Fl. Taur. Cauc. 3(Suppl.): 576., in adnot.

Note: This taxon is considered to be a hybrid between *Inula germanica* and *I. salicina* (see Gorshkova, 1959: 452; Nyárády, 1964; Gubanov, 1994: 86), now accepted as *Pentanema germanicum* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico & M.M.Mart.Ort. and *P. salicinum* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico & M.M.Mart.Ort. (see Gutiérrez-Larruscain et al., 2018: 159).

Pentanema sabuletorum (Czern. ex Lavrenko) G.V.Boiko & Korniyenko, comb. nov.

Basionym: *Inula sabuletorum* Czern. ex Lavrenko, Ind. Sem. Hort. Bot. Charjkov. 1925: 7. 1926. ≡ *I. salicina* L. subsp. *sabuletorum* (Czern. ex Lavrenko) Soják, Čas. Nár. Mus., Odd. Přír., 140(3—4): 131. 1972.

Note: The original text from the protologue by Lavrenko was reproduced *in toto* in Botschantzev (1959: 636).

The two species recognized above as *Pentanema asperum* and *P. sabuletorum* are closely related to *P. salicinum*; they were sometimes treated as subspecies of the latter (see Soó, 1972; Gubanov, 1994, Antipova, 1997, etc.). However, most of Russian and Ukrainian authors (e.g., Stankov, Taliev, 1957; Gorshkova, 1959; Dobrochaeva, 1962; Czerepanov, 1985; Mosyakin & Fedoronchuk, 1999, and references therein), who usually applied a rather narrow species concept, accepted these taxa as separate species of *Inula*. The names *I. aspera* and *I. sabuletorum* (as well as *I. caspia* and *I. media*) are currently listed as accepted names in the *Plants of the World Online* (<http://www.plantsoftheworldonline.org/>, accessed 27.10.2018) and some other databases. This option is also accepted here by two authors of the present article (Ganna Boiko

and Olga Korniyenko), who prefer the species rank for *P. asperum* and *P. sabuletorum*.

However, the wide morphological variation within the *P. salicinum* group and the presence of forms supposedly transitional or morphologically intermediate between *P. salicinum* s. str., *P. asperum*, and *P. sabuletorum* resulted in recognition of several infraspecific entities within the taxon earlier known as *Inula salicina* s.l. (see above). Because of that the third author (Sergei Mosyakin) is in favor of the subspecies rank for the two taxa originally described as *Inula aspera* and *I. sabuletorum*, to be treated now as two subspecies of *P. salicinum*.

The corresponding subspecies-rank combinations are validated below. They should not be treated as alternative names (which are invalid under the current Code: Art. 36.3 of the ICN: Turland et al., 2018; see also Mosyakin, McNeill, 2016) because, even if validated in the same publications, they are proposed and accepted by different authors. Alternative names are defined by the ICN (Art. 36.3 and Glossary: Turland et al., 2018) as names based on the same type and "accepted simultaneously for the same taxon **by the same author** [emphasis added] and accepted as alternatives **by that author** [emphasis added] in the same publication".

Thus, the species-rank combinations are validated above by Boiko and Korniyenko, while the subspecies-rank combinations below are explicitly accepted by Mosyakin.

Pentanema salicinum (L.) D.Gut.Larr. et al. subsp. *asperum* (Poir.) Mosyakin, comb. nov.

Basionym: *Inula aspera* Poir. in Lam., Encycl. [J. Lamarck & al.] Suppl. 3: 154. 1813. ≡ *I. salicina* L. subsp. *aspera* (Poir.) Hayek, Prodr. Fl. Penins. Balcan. 2: 602. 1931.

Pentanema salicinum (L.) D.Gut.Larr. et al. subsp. *sabuletorum* (Czern. ex Lavrenko) Mosyakin, comb. nov.

Basionym: *Inula sabuletorum* Czern. ex Lavrenko, Ind. Sem. Hort. Bot. Charjkov. 1925: 7. 1926. ≡ *I. salicina* L. subsp. *sabuletorum* (Czern. ex Lavrenko) Soják, Čas. Nár. Mus., Odd. Přír., 140(3–4): 131. 1972.

Another subspecies, *Inula salicina* subsp. *denticulata* (Borbás) Soó, was sometimes recognized as a presumably endemic Pannonian psammophytic taxon (see Soó, 1972). Nomenclature and identity of that taxon remain problematic. The species name *I. denticulata* was briefly mentioned by Borbás (1888:

325) with the reference to "*I. Pseudosalicina* Simk. non Schur", which can be viewed as indirect reference to *I. pseudosalicina* Simonk. (Simkovics, 1878: 151, with a brief Hungarian description), but not to the taxon described by Schur as *I. hybrida* Baumg. var. [a.] *pseudosalicina* Schur (as "*Pseudo-salicina*": Schur, 1866: 312). The name *I. pseudosalicina* attributed to "Simkov. ex Beck" is currently listed in IPNI (www.ipni.orh, accessed 27.10.2018), but that name was mentioned by Beck (1882: 303) only in synonymy of *I. salicina*. In the *Plants of the World Online* (<http://www.plantsoftheworldonline.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:225839-1>, accessed 27.10.2018) the name *I. denticulata* Borbás is listed as a synonym of the later but anyway accepted (!) name *I. sabuletorum*. In fact, possible identity of the mentioned taxa with the East European taxon known as *I. sabuletorum* is at least very questionable.

Because of the remaining taxonomic and nomenclatural uncertainties regarding the proper application and typification (and in some cases even validity) of various names used for the Pannonian and some other central-southeastern European (mainly Hungarian and Romanian) plants of the *Pentanema salicinum* / *Inula salicina* group (e.g., in Schur, 1972; Borbás, 1888; Beck, 1882, Nyárády, 1964, etc.), we prefer here to use for the psammophytic race occurring in Ukraine the epithet *sabuletorum* that is certainly applicable to our taxon.

Acknowledgments

This research was in part supported by the National Academy of Sciences of Ukraine (project 0117U004024).

REFERENCES

- Anderberg A.A. Taxonomy and phylogeny of the tribe *Inuleae* (Asteraceae). *Pl. Syst. Evol.*, 1991, 176: 75–123. <https://doi.org/10.1007/BF00937947>
- Anderberg A.A., Eldenäs P. Tribe *Inuleae*. In: *The families and genera of vascular plants. Vol. 8, Flowering Plants: Eudicots; Asterales*. Eds J.W. Kadereit, C. Jeffrey. Berlin: Springer, 2007, pp. 374–391.
- Anderberg A.A., Eldenäs P., Bayer R.J., Englund M. Evolutionary relationships in the *Asteraceae* tribe *Inuleae* (incl. *Plucheeae*) evidenced by DNA sequences of *ndhF*; with notes on the systematic positions of some aberrant genera. *Organisms, Diversity & Evolution*, 2005, 5: 135–146. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.10.015>
- Antipova E.M. *Inula*. In: *Flora Sibiriae*. Ed. I.M. Krasnoborov. Novosibirsk: Nauka, 1997, vol. 13, pp. 51–56. [Антипова Е.М. *Inula*. В кн.: *Флора Сибири*. Ред. И.М. Красноборов. Новосибирск: Наука, 1997, т. 13, с. 51–56.]

- Applequist W.L. Report of the Nomenclature Committee for Vascular Plants: 65. *Taxon*, 2013, 62: 1315–1326. <https://doi.org/10.12705/626.49>
- Beck G. *Inulae Europae*. Die Europäischen *Inula*-arten. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (Wien)*. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe, 1882, 44(2): 283–339.
- Borbás A. [Correspondence section, untitled letter]. *Oesterreichische Botanische Zeitschrift*, 1888, 38: 324–325.
- Botschantzev V. [Bochantsev V.P.]. Repertorium diagnosum plantarum novarum in editionibus rossicis minus cognitatis antea descriptorum, II. *Notulae Systematicae ex Herbario Instituti Botanici nomine V.L. Komarovii Academiae Scientiarum URSS* [Ботанические материалы Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР], 1959, 19: 622–649.
- Britton N.L., Brown A. *An illustrated flora of the northern United States, Canada and the British possessions, from Newfoundland to the parallel of the southern boundary of Virginia, and from the Atlantic Ocean westward to the 102d meridian*. Ed. 2. New York: Charles Scribner's Sons, 1913, vol. 3, 637 pp.
- Cassini H. Aperçu des Genres nouveaux formés par M. Henri Cassini dans la famille des Synanthérées. Huitième fascicule (1) [Issue 8(1)]. *Bulletin des Sciences, par la Société Philomatique de Paris*, 2018, [vol. of 1818]: 73–77.
- Chen Y.S., Anderberg A.A. Tribe *Inuleae*. In: *Flora of China*. Eds Z.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2011, vol. 20–21 (*Asteraceae*), pp. 820–850.
- Czerepanov S.K. *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*. Cambridge; New York: Cambridge University Press, 1995, x + 516 pp.
- Dobrochaeva [Dobroczaeva] D.M. *Inula*. In: *Flora of the Ukrainian SSR*. Ed. O.D. Visyulina. Kyiv: Academy of Sciences of the Ukrainian SSR Publ., 1962, vol. 11, pp. 110–135. [Доброчаева Д.М. *Inula*. В кн.: *Флора УРСР*. Київ: Вид-во АН УРСР, 1962, т. 11, с. 110–135.]
- Greuter W. (2006–onward): *Compositae* (pro parte majore). In: Greuter W. & von Raab-Straube E. (ed.): *Compositae. Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*. Available at: <http://ww2.bgbm.org/euroPlusMed/PTaxonDetail.asp?NameId=14103&PTRefFk=7000000>
- Gutiérrez-Larruscain D., Santos-Vicente M., Anderberg A.A., Rico E., Martínez-Ortega M.M. Phylogeny of the *Inula* group (*Asteraceae: Inuleae*): Evidence from nuclear and plastid genomes and a recircumscription of *Pentanema*. *Taxon*, 2018, 67(1): 149–164.
- Gorshkova S.G. *Inula*. In: *Flora of the USSR*. Vol. 25. Ed. B.K. Schischkin. Moscow & Leningrad: Academy of Sciences of the USSR Publ., 1959, pp. 433–473. [Горшкова С.Г. *Inula*. В кн.: *Флора СССР*. Ред. Б.К. Шишкин. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, т. 25, с. 433–473.]
- Gubanov I.A. *Inula*. In: *Flora Partis Europaeae URSS*. Ed. N.N. Tzelev. Leningrad: Nauka, 1994, vol. 7, pp. 80–87. [Губанов И.А. *Inula*. В кн.: *Флора европейской части СССР*. Ред. Н.Н. Цвелев. Ленинград: Наука, 1994, т. 7, с. 80–87].
- Hitchcock A.S., Green M.L. Proposal by A.S. Hitchcock (Washington) and M.L. Green (Kew) [on Linnean generic names]. In: *International Botanical Congress, Cambridge (England), 1930. Nomenclature. Proposals by British Botanists*. London: Printed under the authority of His Majesty's Stationery Office, by Wyman & Sons, Ltd., 1929, pp. 110–195.
- Krasheninnikov I.M. Tribe *Inuleae*. In: *Flora Austro-Orientis Partis Europensis URSS*, Fasc. 6. Ed. B.K. Schischkin. Moscow & Leningrad: Typis et impensis Academiae Scientiarum URSS, 1936, pp. 319–329. [Крашенинников И.М. Триба *Inuleae*. В кн.: *Флора Юго-Востока Европейской части СССР*. Ред. Б.К. Шишкин. Вып. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 319–329.]
- Ledebour C.F. *Index Seminum Horti Academici Dorpatensis*, 1822. Dorpati Livonorum [Tartu], 1822, 20 pp.
- Linnaeus C. *Species Plantarum*. Holmiae [Stockholm], Laurentius Salvius, 1753, vols 1–2, 1200 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.37656>
- Lipshitz S. [Lipshits S.Yu.]. *Botanicorum Rossicorum Lexicon Biographo-Bibliographicum*. Mosquae [Moscow]: Editio Societatis Naturae Curiosorum Mosquensi [МОИП Publ.], 1947, vol. 1, xii + 335 pp. [Липшиц С.Ю. *Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь*. М.: Изд-во МОИП, 1947. Т. 1. xii + 335 с.]
- Lut C. (in cooperation with J.F. Veldkamp). *Seed Lists: Guide to the plant species descriptions published in seed lists from Botanic Gardens for the period 1800–1900*. Leiden: Naturalis Biodiversity Center, 2018–onward. Available at: <http://seedlists.naturalis.nl/content/seedlists> (accessed 27.10.2018).
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 1999, xxiii + 345 pp. <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Mosyakin S.L., McNeill J. (327–328) Proposals to clarify certain aspects of the rules on alternative names. *Taxon*, 2016, 65(4): 907–908. <http://dx.doi.org/10.12705/654.38>
- Nyárády E.I. *Inula*. In: *Flora Republicii Populare Romîne*, vol. 9. București: Editura Academiei Republicii Populare Romîne, 1964, pp. 264–291.
- Nylinder S., Anderberg A.A. Phylogeny of the *Inuleae* (*Asteraceae*) with special emphasis on the *Inuleae–Plucheinae*. *Taxon*, 2015, 64: 110–130. <https://doi.org/10.12705/641.22>
- Santos-Vicente M., Martínez-Ortega M.M., Rico E. (2111) Proposal to conserve the name *Inula* (*Asteraceae*) with a conserved type. *Taxon*, 2012, 61: 1331–1332.
- Schmalhausen I.F. *Flora of Middle and Southern Russia, Crimea and the North Caucasus*. Kiev: I.N. Kushnerev & Co., 1897, vol. 2, xvi + 752 pp. [Шмальгаузен И.И. *Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа*. Киев: И.Н. Кушнерев и К., 1897, т. 2, xvi + 752 с.]
- Schur P.J.F. *Enumeratio plantarum Transsilvaniae. Vindobonae* [Vienna]: apud Guilieum Braumüller,

1866. xviii + 984 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.9958>

- Shcherbakova A.A. *History of botany in Russia until the 1860s (pre-Darwinian period)*. Novosibirsk: Nauka (Siberian Branch), 1979, 365 pp. [Щербакіова А.А. *Історія ботаніки в Росії до 60-х років XIX століття (додарвінівський період)*. Новосибірськ: Наука (Сибірське відділення), 1979, 365 с.]
- Simkovic [Simonkai] L. Néhány Közép-Magyarországi növényről. *Természetről Füzetek* [Naturhistorische Hefte], 1878, 2: 148–153.
- Soó R. Systematisch-nomenklatorische Bemerkungen zur Flora Mitteleuropas mit Beziehungen zur sudosteuropäischen Flora. *Feddes Repertorium*, 1972, 83(3): 129–212.
- Stankov S.S., Taliev V.I. *Identification manual of higher plants of the European part of the USSR*. Moscow: Sovetskaya Nauka, 1957, 742 pp. [Станков С.С., Талиев В.И. *Определитель высших растений Европейской части СССР*. Изд. 2. М.: Советская наука, 1957, 742 с.]
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., and Smith G.F. (eds.). International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile*, 2018, 159: i–xxxviii + 1–254. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Recommended for publication by M.M. Fedoronchuk Submitted 11.10.2018
- Бойко Г.В., Корнієнко О.М., Мосякін С.Л. **Нові номенклатурні комбінації для таксонів роду *Pentanema* (Asteraceae) флори України**. Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 436–440.
- Результати недавніх молекулярно-філогенетичних досліджень показали, що род *Inula* у традиційному розумінні є поліфілетичним, а його тип, *I. helenium*, належить до клади, що філогенетично віддалена від клади, що містить більшість видів, які раніше включалися до *Inula*. Номенклатурна пропозиція законсервувати родову назву *Inula* із законсервованим типом *I. hirta* не була прийнята. Через це род *Inula* тепер включає приблизно 5 видів (*I. helenium* та споріднені види). Обсяг роду *Pentanema* був значно змінений, завдяки чому до нього зараз включено більшість таксонів, що раніше розглядалися у складі *Inula*. Проте, декілька таксонів *Inula* s. l., які поширені в Україні, не мали відповідних назв у роді *Pentanema*, але такі назви є необхідними для запланованого нового видання номенклатурного конспекту судинних рослин України. Здійснені такі нові номенклатурні комбінації: *Pentanema asperum* (Poir.) G.V.Boiko & Korniyenko, comb. nov. (*Inula aspera* Poir.), *P. caspicum* (F.K.Blum) G.V.Boiko, Korniyenko & Mosyakin, comb. nov. (*I. caspica* F.K.Blum in Ledeb.), *P. × medium* (M.Bieb.) G.V.Boiko & Korniyenko, comb. nov. (*I. media* M.Bieb.), *P. sabuletorum* (Czern. ex Lavrenko) G.V.Boiko & Korniyenko, comb. nov. (*I. sabuletorum* Czern. ex Lavrenko). Крім того, одним з авторів пропозиції є нові комбінації в ранзі підвиду: *P. salicinum* (L.) D.Gut.Larr. et al. subsp. *asperum* (Poir.) Mosyakin, comb. nov. та *P. salicinum* subsp. *sabuletorum* (Czern. ex Lavrenko) Mosyakin, comb. nov.
- Ключевые слова:** *Asteraceae*, *Inula*, номенклатура, систематика, Украина, Европа.



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.05.441>

Distribution of *Pucciniastrum symphyti* (*Pucciniales*) in Ukraine

Yuri Ya. TYKHONENKO¹, Oleksandr O. ORLOV²

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

2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

yu.ya.tykhonenko@gmail.com

²Polisskiy Branch, G.M. Vysotsky Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration (URIFFM)

2 Neskorenykh Str., Dovzhyk village, Zhytomyr Region 10004, Ukraine

orlov.botany@gmail.com

Tykhonenko Yu. Ya., Orlov O. O. **Distribution of *Pucciniastrum symphyti* (*Pucciniales*) in Ukraine.** Ukr. Bot. J., 2018, 75(5): 441–445.

Abstract. Epiphytotic development of the rust fungus *Pucciniastrum symphyti* was recorded in May 2016 near Myropil town (Zhytomyr Region, Romaniv District, Ukraine) on *Symphytum cordatum*. In Ukraine *P. symphyti* was reported on *S. cordatum*, *S. officinale*, and only once on *S. microcalyx*. Most records are confined to the west of the country and the dates of collections generally vary from late spring to early summer. We found *P. symphyti* at the easternmost edge of the range of *S. cordatum*. Despite a wide distribution of *S. officinale* throughout the country, *P. symphyti* was not recorded in Ukraine on this species for more than 80 years. Hitherto, the fungus was reported for Europe, the Caucasus and Asia Minor. Due to systemic infection, *P. symphyti* can overwinter in rhizomes of comfrey and therefore does not need aecial host plants for its reproduction. However, the general range of *P. symphyti* does not follow the geographical pattern of the *Symphytum* species richness, since there are only few its records in the diversity centre of this genus, but mainly reflects the distribution of its aecial host, *Abies alba*. The article is illustrated by original micrographs.

Keywords: distribution, morphology, rust fungi, *Symphytum cordatum*

Introduction

Pucciniastrum symphyti (DC.) McKenzie & Padamsee in uredinial and telial stages parasitizes several species of the genus *Symphytum* L., and in aecial stage – of *Abies* Mill. Previously this fungus was known as *Melampsorella symphyti* (DC.) Bubák but recent phylogenetic analysis has shown that it should be recombined in the genus *Pucciniastrum* G.H. Otth (Padamsee, McKenzie, 2014). *Pucciniastrum symphyti* is one of not so numerous rust species of predominantly European distribution with a few records from the Caucasus and Asia Minor. The genus *Symphytum* comprises approximately 40 species of the family *Boraginaceae* originally distributed in Eurasia from the UK, France and Spain in the west to West Siberia, Iran and Israel in the east. The Pontic province is a centre of species diversity and probably a centre of origin of the genus (Hacıoğlu, Erik, 2011). In Ukraine ten species of comfrey are recorded (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), but only *S. officinale* L. is widespread throughout the country. In Ukraine *P. symphyti* was observed on *S. officinale*, *S. cordatum* Waldst. & Kit. ex Willd. and *S. microcalyx* Opiz. All previous records on *S. cordatum* were confined to the Carpathians.

The aim of this publication is to report the first records of *P. symphyti* on *S. cordatum* from the lowland part of Ukraine and to provide some data on its occurrence in this country.

Materials and methods

Systemically infected plants of *S. cordatum* were collected 1.6 km to the north of Myropil town (Zhytomyr Region, Romaniv District, Ukraine) in a forested floodplain of the small river Fastivka, a right tributary of the river Sluch. The canopy is composed primarily of *Alnus glutinosa* Mill. and *Populus nigra* L. The shrub level mainly consists of *Swida sanguinea* (L.) Opiz and *Corylus avellana* L. The herbaceous level is dense, with total projective cover of 90–95%. *Symphytum cordatum* is the dominant species with projective cover 40–45%. This level also includes *Aegopodium podagraria* L. (10–15%), *Galium aparine* L. (10–15%), *Ficaria verna* Huds. (10–15%), *Anemone nemorosa* L. (8–10%), *Chaerophyllum aromaticum* L. (3–5%), *Lamium maculatum* L. (1–3%), *Myosoton aquaticum* (L.) Moench (1–3%), etc. The specimens were studied under a dissecting microscope, labelled and dried for further treatment. Urediniospores mounted in water or lactic acid were investigated by

© Yu. Ya. TYKHONENKO, O. O. ORLOV, 2018

light microscopy. Photomicrographs were taken under Primo Star microscope, Canon A300 digital camera and AxioVision 4.7 software, used as well for measurements of microstructures. For scanning electron microscopy, samples were covered with an ultrathin coating of gold by ion beam sputtering unit JFC-1100. Images were obtained by scanning electron microscope JEOL JSM-6060 LA.

Analysis of general distribution is based on the data from bibliographic sources and databases available through the Internet, including GBIF Portal (GBIF Secretariat, 2018), USDA Fungal Database (Farr, Rossman, 2018), etc.

The specimens are deposited in Mycological Herbarium of the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine (KW-M).

Results and discussion

Epiphytotic development of *Pucciniastrum symphyti* was recorded in May 2016 along a small tributary of the Sluch river. Morphological features of uredinial stage of the collected specimen match their description in the most relevant monographs and handbooks of the rust fungi (Săvulescu, 1953; Wilson, Henderson, 1966; Majewski, 1977). A diagnosis (characteristics of spermogonial, aecial and telial stages are based on literature data), and original illustrations of the species, data on its distribution, morphology and phenology are provided below.

Pucciniastrum symphyti (DC.) McKenzie & Padamsee, in Padamsee & McKenzie, Phytotaxa 174(3): 228. 2014. — *Uredo symphyti* DC., Encycl. Méth. Bot. 8: 232. 1808. — *Melampsorella symphyti* Bubák, Ber. dt. bot. Ges. 21: 356. 1903. — *Melampsora symphyti* (DC.) Legg, Vasculum 81(1): 41. 1996. — *Thekopsora symphyti* (DC.) J. Müll., Czech Mycol. 62(1): 97. 2010.

Spermogonia on the lower, rarely on the upper side of needles, subcuticular, orange. Aecia on the lower side of needles in two rows; peridium whitish, short-cylindrical, often slightly flattened laterally, up to 0.7 mm long, delicate, opening at the apex, rapidly destroyed. Aeciospores globose, broadly ellipsoidal, ovoid, often slightly irregular, 25–40 × 20–30 µm; cell wall is thin, colorless, densely covered with small cylindrical warts 1.5–2.5 µm height. Uredinia on the lower side of the leaves, more or less densely cover the entire surface of the leaf (Fig. 1, a), rounded, up to 0.4 mm in diameter, initially vesicular, covered with epidermis and peridium, after their destruction, pulverulent, yellow-orange (Fig. 1, b, c); urediniospores globose, ovate, pyriform,

ellipsoidal or irregularly elongate, 22–36 × 18–26 µm; cell wall is about 1 µm thick, with spacing 2–3 µm covered with small spines (Fig. 1, d, e, f). Telia cover significant part of the lower surface of leaves, white or pink. Teliospores inside epidermal cells, mostly numerous and densely packed, 11–18 × 9–15 µm; cell wall colorless or slightly yellowish, slightly thickened, smooth.

Distribution in Ukraine (see also Fig. 2)

On *Symphytum cordatum* Waldst. & Kit. ex Willd.: Ivano-Frankivsk Region, Tlumach, 48°51' N, 24°59' E, 04.1914 (Wróblewski, 1916); Maniava, 48°39' N, 24°21' E, 17.05.1988, leg. Yu.Ya. Tykhonenko (KW-M 70945); Kniazhdvir, 48°34' N, 24°53' E, 05.1912 (Wróblewski, 1913, 1916); Molodiatyn, 48°31' N, 24°50' E, 05.1914 (Wróblewski, 1916); Pistyn, 48°20' N, 25°03' E, 16.05.1988, leg. Yu.Ya. Tykhonenko (KW-M 70946); Lanchyn, 48°32' N, 24°45' E, 05.1914 (Wróblewski, 1916); Chornohora, Pozhyzhevska mountain, 48°08' N, 24°31' E, 06–08.1910 (Chmielewski, 1910). Lviv Region, Pidhirtsi, 49°15' N, 23°55' E, 22.05.1917 (Petрак, 1925). Ternopil Region, Buchach, 49°03' N, 25°22' E (Namysłowski, 1911). Zakarpatska Region, Shyrokyi Luh, 48°12' N, 23°45' E, 16.06.1954, leg. M.F. Smitska (KW-M 22642). Zhytomyr Region, Myropil, 50° 08' 33" N, 27° 41' 23" E, 03.05.2016, leg. O.O. Orlov (KW-M 70947). On *S. microcalyx* Opiz: Ternopil Region, Zalishchyky, 48°39' N, 25°44' E (Rouppert, 1911). On *S. officinale* L.: Chernihiv Region, Irzhavets, 50°52' N, 32°33' E, 05.08.1916 (Bondartseva-Monteverde, 1921); Pryluky, 50°35' N, 32°23' E (Transhel, 1939). Ivano-Frankivsk Region, Chernelytsia, 48°48' N, 25°25' E, 16.07.1913 (Wróblewski, 1914). Kharkiv Region, Kharkiv, 50°00' N, 36°13' E, (Transhel, 1939). Khmelnytskyi Region, Kamianets-Podilskyi, 48°40' N, 26°34' E, 15.05.1927, leg. Panasiuk. Kyiv Region, Bila Tserkva, 49°47' N, 30°07' E (Transhel, 1939), 22.05.1928 (Hrodzinska, 1929). Lviv Region, Obroshyne, 49°47' N, 23°52' E, 07.07.1917 (Wróblewski, 1922). Ternopil Region, Zalishchyky, 48°39' N, 25°44' E (Rouppert, 1911).

General distribution. *Europe*: Austria, Belgium, Bulgaria, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Greece, Hungary, Italy, Lithuania, Netherlands, Norway, Poland, Romania, Russia, Slovakia, Slovenia, Sweden, Switzerland, Ukraine, United Kingdom; *Asia*: Armenia, Georgia, Turkey.

Due to systemic infection, *P. symphyti* can overwinter in rhizomes of comfrey and therefore does

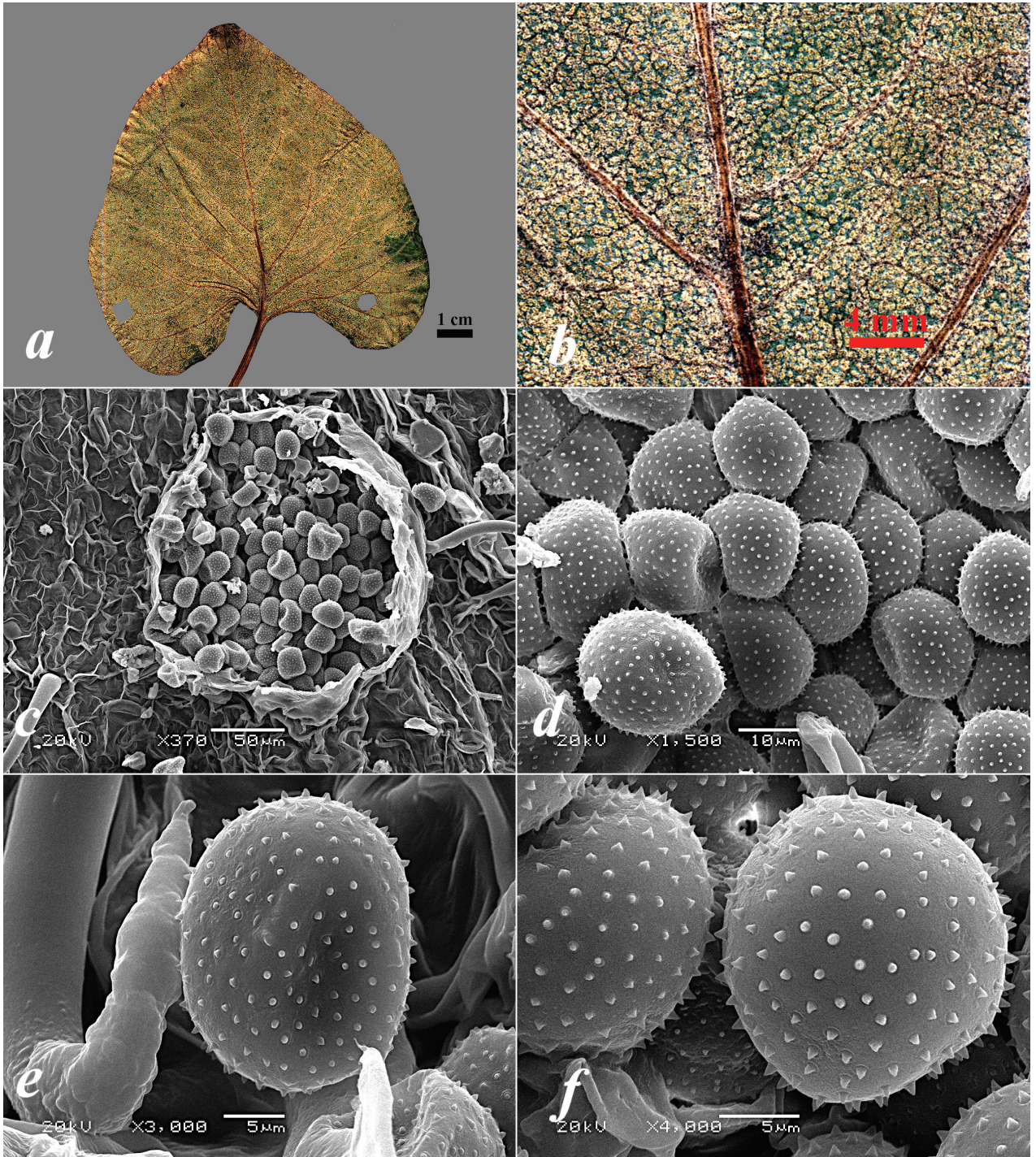


Fig. 1. *Pucciniastrum symphyti*: a – habit of uredinia on *Symphytum cordatum* (scale bar = 1 cm); b – fragment of comfrey leaf showing erumpent uredinia (scale bar = 4 mm); c – scanning electron microscopy of uredinium (scale bar = 50 μm); d – scanning electron microscopy of urediniospores inside uredinium (scale bar = 10 μm); e, f – scanning electron microscopy of scattered urediniospores (scale bars = 5 μm)

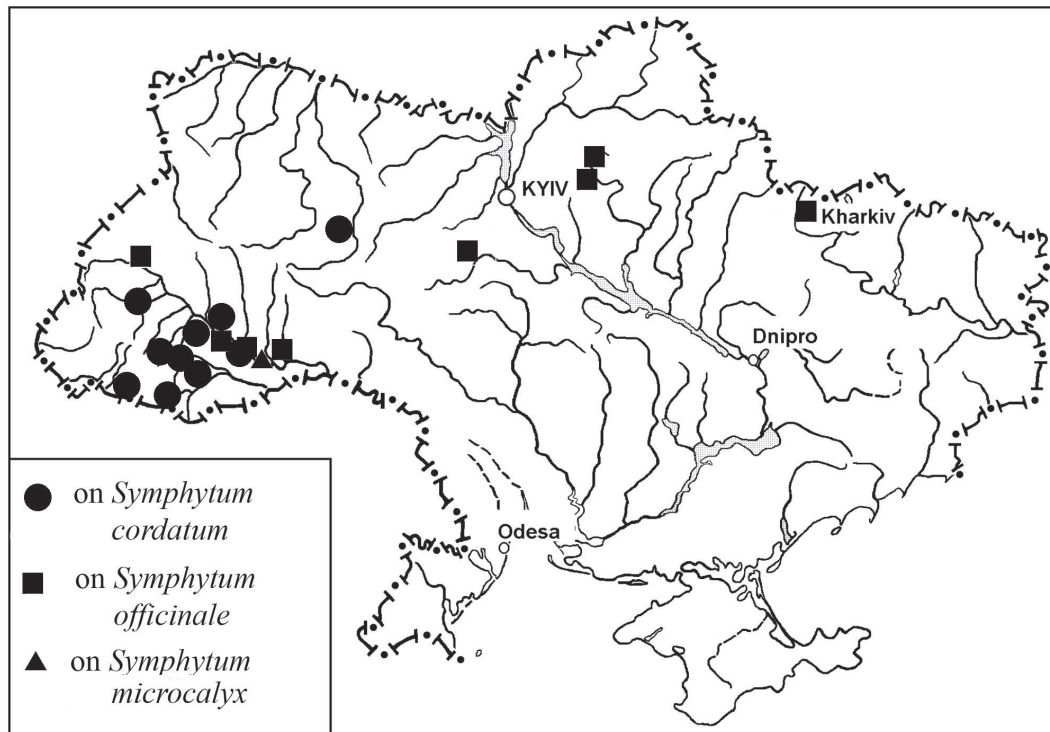


Fig. 2. Distribution of *Pucciniastrum symphyti* in Ukraine

not need aecial host plants for its reproduction (Wilson, Henderson, 1966). However, the general range of *P. symphyti* does not follow geographical pattern of the *Symphytum* species richness since there are only few its records in the diversity centre of this genus, but mainly reflects the distribution of its aecial host *Abies alba* Mill.

In Ukraine *P. symphyti* was observed on *S. cordatum*, *S. officinale* and only once on *S. microcalyx*. Most records are confined to the west of the country and the dates of collections generally vary from late spring to early summer. *Symphytum cordatum* is distributed mostly in the Carpathians and surrounding areas (the Czech Republic, Hungary, Poland, Romania, Slovakia, and Ukraine). In Ukraine there are some isolated populations of this species at a considerable distance from the Carpathians (Khmelnysky, Ternopil, Zhytomyr regions) (Kobiv, 2007). We found *P. symphyti* at the easternmost edge of the range of *S. cordatum*. Despite wide distribution of *S. officinale* throughout the country, *P. symphyti* was not recorded in Ukraine on this species for more than last 80 years.

Acknowledgements

We are grateful to N.S. Novichenko, a staff member of the M.G. Kholodny Institute of Botany NASU, for his technical assistance with scanning electron microscopy.

REFERENCES

- Bondartseva-Monteverde V.N. *Materialy po mikologicheskomu obsledovaniyu Rossii*, 1921, 5(4): 1–32. [Бондарцева-Монтеверде В.Н. К микологической флоре Полтавской губернии. Грибы, собранные С.С. Ганешиным в 1916–1917 гг. и обработанные В.Н. Бондарцевой-Монтеверде. *Материалы по микологическому обследованию России*, 1921, 5(4): 1–32].
- Chmielewski Z. *Zapiski grzyboznawcze z Czarnej Hory. Kosmos*, 1910, 35(7/9): 804–813.
- Farr D.F., Rossman A.Y. *Fungal Databases, U.S. National Fungus Collections, ARS, USDA*. Retrieved August 29, 2018. Available at: <https://nt.ars-grin.gov/fungaldatabases/>
- GBIF Secretariat: *GBIF Backbone Taxonomy*. Available at: <https://doi.org/10.15468/39omei> Accessed via <https://www.gbif.org/species/3380345> on 2018-08-29.
- Насіоğlu В.Т., Ерік S. Phylogeny of *Symphytum* L. (*Boraginaceae*) with special emphasis on Turkish species. *African J. Biotechnol.*, 2011, 10: 15483–15493.
- Hrodzinska V.P. *Zapysky Bilotserkivskoho silskohospodarskoho politekhnikumy*, 1929, 1(1): 193–200. [Гродзінська В.П. Матеріяли до грибної флори Білоцерківщини (із робіт кафедри сільськогосподарської ботаніки), *Записки Білоцерків. с.-г. політехнікуму*, 1929, 1(1): 193–200].
- Kobiv V.M. *Naukovi zapysky Derzhavnoho pryrodoznavchoho muzeju*, 2007, 23: 137–144. [Кобів В.М. Поширення та індивідуально-групові параметри *Symphytum cordatum* Waldst. & Kit. ex Willd. в умовах рівнини заходу

України. *Наук. записки держ. природознавч. музею*, 2007, 23: 137–144].

- Majewski T. *Podstawczaki (Basidiomycetes), Rdzawnikowe (Uredinales). Flora Polska. Rośliny zarodnikowe Polski i ziem ościennych. 9. Grzyby (Mycota)*. Warszawa; Kraków: Państw. Wydaw. Naukowe, 1977, 396 pp.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine: A nomenclatural checklist*. Kiev, 1999, xxiii + 345 pp.
- Namysłowski B. Prodrum Uredinearum Galiciae et Bukowinae. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polsk. Akad. Umiejętności*, 1911, 45(3): 65–146.
- Padamsee M., McKenzie E.H.C. A new species of rust fungus on the New Zealand endemic plant, *Myosotidium*, from the isolated Chatham Islands. *Phytotaxa*, 2014, 174(3): 223–230. Available at: <http://doi.org/10.11646/phytotaxa.174.4.3>
- Petrak F. Beiträge zur Pilzflora Südost-Galiziens und der Zentralkarpathen. *Hedwigia*, 1925, 65(6): 179–330.
- Rouppert K. Przyczynek do znajomości grzybów Galicji i Bukowiny. *Kosmos*, 1911, 36: 936–944.
- Săvulescu T. *Monografia uredinalelor din Republica Populară Română*. București: Editura Academiei RPR, 1953, vol. 2, 727 pp.
- Tranşel [Tranzschel] V.G. *Obzor rzhavchinnykh gribov SSSR*. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1939, 426 pp. [Траншель В.Г. *Обзор ржавчинных грибов СССР*. М.: Изд-во АН СССР, 1939, 426 с.].
- Wilson M., Henderson D.M. *British rust fungi*. London: Cambridge Univ. Press, 1966, 384 pp.
- Wróblewski A. Przyczynek do znajomości grzybów Pokucia. I. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polsk. Akad. Umiejętności*, 1913, 47(2): 147–178.
- Wróblewski A. Przyczynek do znajomości grzybów Podola. I. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polsk. Akad. Umiejętności*, 1914, 48(2): 3–15.
- Wróblewski A. Drugi przyczynek do znajomości grzybów Pokucia i Karpat Pokuckich. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polsk. Akad. Umiejętności*, 1916, 50: 82–154.
- Wróblewski A. Wykaz grzybów zebranych w latach 1913–1918 z Tatr, Pienin, Beskidów Wschodnich, Podkarpacia, Podola, Rostocza i innych miejscowości. I. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polsk. Akad. Umiejętności*, 1922, 55–56: 1–50.

Recommended for publication by Submitted 25.09.2018
V.P. Heluta

Тихоненко Ю.Я.¹, Орлов О.О.² **Поширення *Pucciniastrum symphyti* (*Pucciniales*) в Україні**. Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 441–445.

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

²Поліський філіал Українського науково-дослідного інституту лісового господарства та агролісомеліорації (УкрНДЛЛГА) ім. Г.М. Висоцького
вул. Нескорених, 2, с. Довжик 10004,
Житомирський р-н, Житомирська обл., Україна

У травні 2016 р. біля смт Миропіль (Житомирська обл., Україна) на *Symphytum cordatum* було відмічено епіфітотійний розвиток іржастого гриба *Pucciniastrum symphyti*. В Україні *P. symphyti* відмічався на *S. cordatum*, *S. officinale* і одноразово на *S. microcalyx*. Більшість зразків було зібрано на заході країни і дати збору в основному відносяться до періоду від пізньої весни до раннього літа. Наша знахідка *P. symphyti* розташована на східній межі ареалу *S. cordatum*. Незважаючи на широке розповсюдження *S. officinale* по всій країні, *P. symphyti* на цьому виді в Україні не реєструвався протягом понад 80 останніх років. Цей вид гриба поширений в Європі, на Кавказі та в Малій Азії. Завдяки системному характеру ураження *P. symphyti* здатний перезимувувати в кореневищах живокосту, і тому не потребує еціального господаря для свого відновлення. Проте характер загального поширення *P. symphyti* не пов'язаний із регіонами найвищого видового різноманіття роду *Symphytum* (у центрі різноманітності відмічено лише кілька знахідок), а в основному відображає поширення його еціального живителя *Abies alba*. Стаття ілюстрована оригінальними мікрофотографіями.

Ключові слова: поширення, морфологія, іржасті гриби, *Symphytum cordatum*

Тихоненко Ю.Я.¹, Орлов А.А.² **Распространение *Pucciniastrum symphyti* (*Pucciniales*) в Украине**. Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 441–445.

¹Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

²Полесский филиал Научно-исследовательского института лесного хозяйства и агролесомелиорации (УкрНИИЛХА) им. Г.Н. Высоцкого
ул. Нескореных, 2, с. Довжик 10004, Житомирский р-н, Житомирская обл., Украина

В мае 2016 г. вблизи пгт Мирополь (Житомирская обл., Украина) на *Symphytum cordatum* было отмечено эпифитотийное развитие ржавчинного гриба *Pucciniastrum symphyti*. В Украине *P. symphyti* отмечался на *S. cordatum*, *S. officinale* и однажды на *S. microcalyx*. Большинство образцов было собрано на западе страны и даты сбора в основном относятся к периоду от поздней весны до раннего лета. Наша находка *P. symphyti* находится на восточной границе ареала *S. cordatum*. Несмотря на широкое распространение *S. officinale* по всей стране, *P. symphyti* на этом виде в Украине не регистрировался на протяжении более чем 80 последних лет. Этот вид гриба распространен в Европе, на Кавказе и в Малой Азии. Благодаря системному характеру поражения вид *P. symphyti* способен перезимовывать в корневых частях окопника, и поэтому не нуждается в эциальном хозяине для своего возобновления. Однако, характер общего распространения *P. symphyti* не связан с регионами наивысшего видового разнообразия рода *Symphytum* (в центре разнообразия отмечено лишь несколько находок), а в основном отражает распространение его эциального питающего растения *Abies alba*. Статья иллюстрирована оригинальными микрофотографиями.

Ключевые слова: распространение, морфология, ржавчинные грибы, *Symphytum cordatum*



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.05.446>

Особливості пилку рослин *Picea abies* та *P. pungens* (*Pinaceae*) в насадженнях на території Криворіжжя

Іван І. КОРШИКОВ^{1,2}, Ельвіра Р. ГУСЕЙНОВА¹

¹Криворізький ботанічний сад НАН України
вул. Маршака, 50, Кривий Ріг 50089, Україна

²Донецький ботанічний сад НАН України
вул. Маршака, 16А, Кривий Ріг 50089, Україна
huseinova93@gmail.com

Korshykov I.I.^{1,2}, Huseynova E.R.¹ **Pollen characteristics of *Picea abies* and *P. pungens* (*Pinaceae*) in the plantations of the Kryvyi Rih area.** Ukr. Bot. J., 2018, 75(5): 446–456.

¹Kryvyi Rih Botanical Garden, National Academy of Science of Ukraine
50 Marshaka Str., Kryvyi Rih 50089, Ukraine

²Donetsk Botanical Garden, National Academy of Science of Ukraine
16A Marshaka Str., Kryvyi Rih 50089, Ukraine

Abstract. An integral analysis of the morphometric rates, viability, and quality of pollen of *Picea abies* and *P. pungens* was conducted in plantations with different levels of aerotechnogenic influence in the conditions of Kryvyi Rih, a large industrial city in steppe zone. Pollen of 30–40-year-old trees of *P. abies* and *P. pungens* (the trees with bluish-green needles classified as varieties) was studied from eight plantations, which were located approximately from the northeast to the southwest throughout the length of Kryvyi Rih city (126 km), with different levels of technogenic pressure. During the research, we demonstrated negative influence of the exhaust gases of motor vehicles and, especially, the emissions of major metallurgical enterprises of Kryvyi Rih on the viability and fertility of pollen and development of its anomalies in *P. abies* and *P. pungens*. The maximum length of pollen grains (113.0 and 118.5 microns), the highest viability (75.3 and 78.6%), fertilising pollen (83.8 and 86.8%), the relative lowest number of its anomalies (9.0 and 9.2%) were noticed, respectively, in plants of *P. abies* and *P. pungens* from plantations of the botanical garden. The minimum dimensions of pollen in both species (respectively, 91.5 and 101.7 μm), the lowest viability (48.3 and 54.3%), fertilising pollen (46.5 and 48.9%) and the largest number of anomalies (35.9 and 33.6%) were observed for the trees under the highest emissions of metallurgical combines. Eight types of pollen anomalies in *P. abies* and *P. pungens* were ascertained in the botanical garden plantations and 13 types of plants of both species growing near metallurgical combines. The exhaust gases of vehicles also negatively affect the quality of pollen of both species; the share of anomalous pollen in *P. abies* was 17.4–24.7%, and *P. pungens* 13.7–25.1% and, even in the park plantations of the city, the level of anomalous pollen was significantly higher than in the arboretum of the botanical garden. Five types of anomalies were also detected in the germination of pollen under laboratory conditions and the relative number of these anomalies was considerably higher in plants of *P. abies* (26.4–29.5%), which were directly exposed to the emissions of metallurgical combines and in those of *P. pungens* (15.4–21.5%), influenced by the exhaust gases. Our investigation confirmed that male generative structures of plants of *P. abies* are more sensitive to influence of urbotechnogenic environment than those of *P. pungens*, which resulted in lower percentage of pollen fertility and viability as well as larger number of its abnormalities.

Keywords: *Picea abies*, *Picea pungens* ‘Glauca’, pollen viability, abnormalities, pollen tubes, steppe zone, urbotechnogenic environment

Вступ

Останні 30–40 років хвойні дерева досліджуються як можливі біоіндикатори аеротехногенно забрудненого середовища. Особлива увага приділяється їхній генеративній сфері, зокрема пилку, життєздатність та фертильність якого використовується в якості показників реакції

рослин на забруднювачі повітря (Goryachkina, Sedaeva, 2012; Korshykov, Laptyeva, 2014; Tupitsyn, 2015; Huseynova, Korshykov, 2017). У таких дослідженнях перевага зазвичай надається широкоареальному виду – *Pinus sylvestris* L. (Tretyakova, Noskova, 2004; Noskova, Tretyakova, 2006). У Степовій зоні України вивчаються й інтродуценти, наприклад *Picea pungens* Englem. (Makohon, Korshykov, 2010), який досить

© І.І. КОРШИКОВ, Е.Р. ГУСЕЙНОВА, 2018

розповсюджений в насадженнях промислових міст. Види роду *Picea* A.Dietr. не завжди відзначаються високою стійкістю до умов урботехногенного середовища, що, зокрема, проявляється в зниженні життєздатності пилку та якості насіння (Hjelmroos, 2000; Noskova, Tretyakova, 2006; Makohon, Korshykov, 2010).

Добір хвойних рослин як об'єктів досліджень впливу середовища у великих промислових регіонах Степової зони пов'язаний з обмеженою кількістю аборигенних видів голонасінних рослин при високому рівні забруднення атмосферного повітря в таких місцевостях. Так, наприклад, річний об'єм викидів підприємств у Кривому Розі за 2015 рік склав 327,032 тис. тонн, тоді як у попередні роки він був більшим на 17% (Ekolohichnyi raspport, 2017). Наші дослідження, проведені раніше із *Pinus sylvestris* у насадженнях Криворіжжя, свідчать про те, що аерополітанти суттєво впливають на рослини, призводячи до зниження життєздатності пилку та збільшення частки пилкових зерен як з аномаліями розвитку, так і з аномаліями пилкових трубок, які спостерігаються при пророщуванні пилку в лабораторних умовах (Korshykov, Laptueva, 2014). Слід відмітити, що в насадженнях Кривого Рогу *P. sylvestris* розповсюджена значно менше, ніж види роду *Picea* – європейський *P. abies* (L.) H. Karst. та північноамериканський *P. pungens* Engelm. Перший із них рідше використовується в озелененні міст на Південному Сході України та у Лівобережному Придніпров'ї (Polyakov, 2009). На Криворіжжі *P. abies* поширений в штучних насадженнях на різних за призначенням територіях; вік деяких рослин перевищує 30 років. Там, де немає надмірного впливу викидів металургійних комбінатів, рослини добре розвинені та мають гарний життєвий стан (Huseynova, Korshykov, 2017). Теж саме стосується і *P. pungens*. Ці два види цікаві не тільки як перспективні індикатори стану повітряного середовища, а й як такі, що вочевидь відрізняються за проявами реакції на різноякісне аерополітантне забруднення. Зазвичай це може відобразитися на рівні чоловічої генеративної сфери, зокрема на морфо-фізіологічних якостях пилку.

Мета роботи – проведення порівняльного аналізу морфометричних характеристик та якості пилку рослин *P. abies* і *P. pungens* у насадженнях із різним рівнем аеротехногенного впливу в умовах великого промислового міста в межах Степової зони.



Рис. 1. Картоschema розташування досліджених насаджень *Picea abies* і *P. pungens* на території Кривого Рогу

Fig. 1. Schematic map of the investigated plantations of *Picea abies* and *P. pungens* in Kryvyi Rih city

Матеріали та методи

Матеріалом для досліджень слугував свіжозібраний пилок *P. abies* і *P. pungens* у період масового розкриття стробілів навесні 2016 р. В останнього виду досліджували форму з голубувато-зеленою хвоєю, яку визначають як *P. pungens* 'Glauca', оскільки в насадженнях Кривого Рогу (як і по всій Україні), вона набула значного поширення в озелененні та відзначається високою стійкістю до умов урботехногенного середовища (Черік, 1985; Bilyk, 2006). Пилок збирали по 3 зразки з 10 дерев 30–40-річного віку кожного з видів. Добір проводили у восьми насадженнях, які розташовані майже по всій довжині Кривого Рогу (126 км) у трьох районах: Тернівському, Покровському й

Таблиця 1. Морфометрична мінливість пилкових зерен та повітряних мішків рослин *Picea abies* та *P. pungens* з насаджень (№ 1–8) Кривого Рогу

Table 1. Morphometric variability of pollen grains and air sacs of *Picea abies* and *P. pungens* from plantations (Nos. 1–8) of Krivyy Rih city

Насадження рослин	Статистичні показники		Пилок, мкм				Повітряний мішок, мкм					
			загальна довжина		довжина тіла		висота тіла		довжина		висота	
	$M \pm m$	CV %	$M \pm m$	CV %	$M \pm m$	CV %	$M \pm m$	CV %	$M \pm m$	CV %	$M \pm m$	CV %
<i>Picea abies</i>												
№ 1	113,0±0,80	7,1	82,4±0,95	11,5	73,1±0,64	8,7	44,5±0,31	7,0	51,2±0,56	10,8		
№ 2	110,3±0,52*	4,7	81,1±0,78	9,5	72,2±0,54	7,4	42,7±0,34*	8,0	49,5±0,43*	8,6		
№ 3	107,7±0,63*	5,8	78,4±0,85*	10,8	69,1±0,48*	6,9	40,9±0,33*	8,1	47,0±0,42*	8,8		
№ 4	105,8±0,96*	9,1	76,5±1,07*	13,9	67,0±0,96*	14,2	40,0±0,46*	11,5	45,3±0,44*	9,6		
№ 5	103,1±1,11*	10,7	73,5±1,16*	15,7	65,9±0,89*	13,4	38,4±0,38*	9,9	43,6±0,52*	11,8		
№ 6	102,2±0,67*	6,5	67,3±0,85*	12,6	61,5±0,52*	8,3	37,9±0,36*	9,3	42,5±0,39*	9,1		
№ 7	96,7±0,67*	6,9	64,6±0,91*	14,1	59,6±0,76*	12,6	37,5±0,42*	11,2	42,0±0,48*	11,4		
№ 8	91,5±0,77*	8,4	62,5±1,06*	16,8	57,3±0,78*	13,5	35,6±0,32*	8,8	40,8±0,44*	10,7		
<i>Picea pungens</i>												
№ 1	118,5±0,71	6,0	91,0±0,79	8,6	74,3±0,86	11,5	48,6±0,33	6,7	57,4±0,70	12,1		
№ 2	114,5±0,68*	5,9	85,4±0,87*	10,2	73,8±0,61	8,2	48,8±0,49	10,0	55,6±0,55*	9,9		
№ 3	112,9±0,68*	6,0	84,3±0,73*	8,6	73,4±0,65	8,8	46,6±0,44*	9,4	54,4±0,43*	7,9		
№ 4	109,8±0,77*	7,0	82,5±1,00*	12,0	72,4±0,53*	7,3	43,0±0,42*	9,7	49,6±0,47*	9,4		
№ 5	107,5±0,91*	8,4	77,2±1,10*	14,2	68,5±0,79*	11,5	40,8±0,56*	13,7	47,8±0,59*	12,2		
№ 6	106,8±0,80*	7,5	76,8±0,91*	11,8	67,1±0,86*	12,8	40,7±0,47*	11,5	47,4±0,52*	10,9		
№ 7	102,1±0,93*	9,0	71,6±0,95*	13,2	64,2±0,92*	14,3	39,6±0,56*	14,1	45,7±0,44*	9,6		
№ 8	101,7±0,93*	9,1	67,9±0,91*	13,3	63,2±0,68*	10,7	37,4±0,51*	13,5	44,3±0,41*	9,2		

Тут і в табл. 2, 3 відмінності достовірні за t -критерієм Стьюдента при $P < 0,05$; * $M \pm m$ – середнє значення з помилкою.

Металургійному (рис. 1). Серед них насадження, які зазнають надмірного впливу викидів металургійних комбінатів і знаходяться в місцях безпосередньої дії ПАТ "АрселорМіттал Кривий Ріг" (№ 8) та ПрАТ "Північний гірничо-збагачувальний комбінат" (ПівнГЗК, № 7); біля проїзної частини з високою інтенсивністю автотранспортного руху по проспекту Металургів (№ 6), по вул. Ватутіна (№ 5) та вул. Черкасова (№ 4); на відносно мало-забруднених аерополітантами ділянках (фоновий рівень) у парках "Героїв АТО" (№ 3), "Шахтарський" (№ 2), в дендрарії Криворізького ботанічного саду НАН України (КБС, № 1).

У 100 пилкових зерен одного зразка визначали морфометричні параметри тіла й повітряних мішків, вимірювали мікрометром їхні ширину й довжину, виявляли відносну кількість і спектр аномалій пилку. Ці дослідження проводили з використанням мікроскопа Carl Zeiss Primo Star (збільшення 40×10). Морфометричні показники пилку встановлювали в програмі AxioVision.

Вміст крохмалю в пилку як показник його фертильності визначали в розчині ацетокарміну за інтенсивністю забарвлення (Pausheva, 1988). Життєздатність пилку (у 3-х повторностях) встановлювали шляхом пророщування в 15%-му розчині сахарози при температурі 25 °С, через 2–3 дні підраховуючи кількість зерен (у %), які утворювали трубки. У 100 пророслих пилкових зерен вимірювали довжину (у мкм) пилкових трубок. Типи аномалій пилку та пилкових трубок у рослин *P. abies* і *P. pungens* визначали за класифікаціями, наведеними в роботах (Noskova, Tretyakova, 2006; Kalashnik, 2012; Korshykov, Laryeva, 2014; Turpitsyn, 2015). Статистичну обробку даних проводили за допомогою пакету програм MS Excel, істотність різниць було визначено за t -критерієм Стьюдента.

Результати та обговорення

За морфометричними показниками (табл. 1) частка нормально розвиненого пилку без будь-яких аномалій максимальною була в дерев *P. abies*

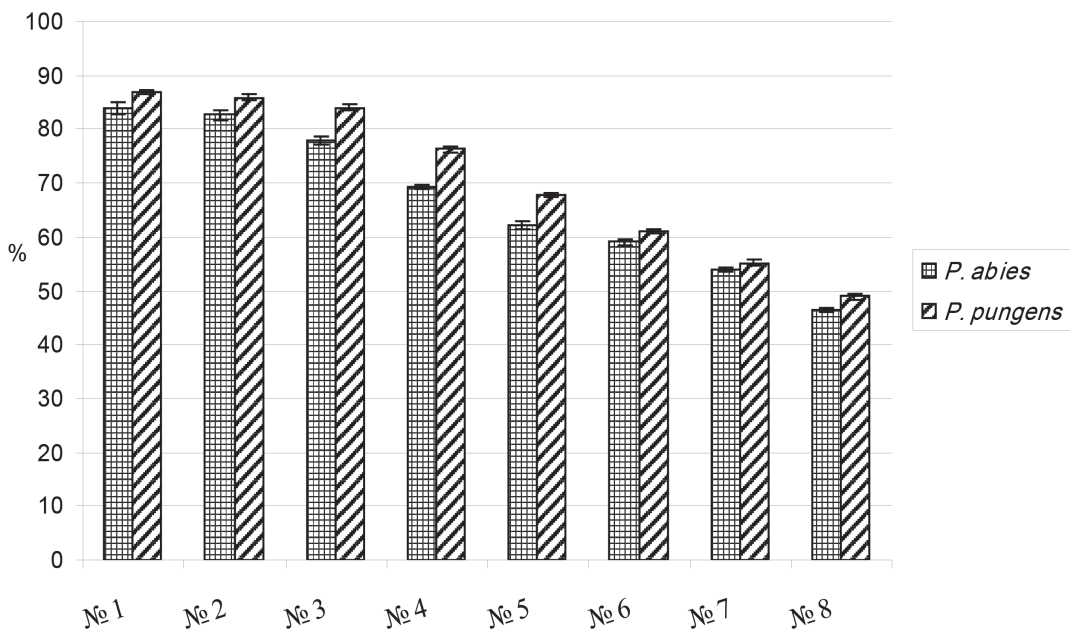


Рис. 2. Фертильність пилку рослин *Picea abies* і *P. pungens* з насаджень (№ 1–8) Кривого Рогу
 Fig. 2. Fertility of pollen of *Picea abies* and *P. pungens* from plantations (Nos. 1–8) of Kryvyi Rih city

і *P. pungens* із дендрарію КБС (табл. 2). Для всіх морфометричних показників пилку в рослин обох видів спостерігався середній рівень мінливості (CV 4,7–16,8%), тобто такий, що в більшості випадків залежав від умов зростання рослин. Найменші за розмірами пилкові зерна були виявлені в рослин обох видів у насадженнях біля металургійного комбінату "АрселорМіттал Кривий Ріг": довжина пилку, довжина та висота тіла були в *P. abies* та *P. pungens* відповідно на 19,0; 24,2; 21,6% та на 14,2; 25,4; 14,9% менші, ніж у дерев, що зростають у КБС. Подібні показники розміру пилку були й у рослин цих видів біля ПівнГЗК. У насадженнях біля міських автошляхів морфометричні показники пилку *P. abies* і *P. pungens* за такими самими параметрами були менші в середньому на 8,2; 12,1; 11,4% та на 8,8; 13,4; 6,7% порівняно із КБС. Це підтверджує отримані раніше відомості про негативний вплив вихлопних газів автотранспорту на генеративну сферу ялин (Huseynova, Korshykov, 2017).

Найбільші розміри повітряних мішків пилкових зерен за довжиною й висотою зафіксовані також у рослин *P. abies* та *P. pungens* із КБС, а найменші – в дерев, що росли біля металургійних комбінатів та автошляхів (табл. 1). Так, середня довжина повітряних мішків пилку в рослин *P. abies* біля металургійних комбінатів та автошляхів менша на

17,9 і 12,8%, а висота – на 19,1 і 14,5% порівняно з пилком рослин з насаджень КБС. У *P. pungens* їхня довжина відповідно менша на 20,8 і 14,6%, а висота – на 21,6 і 15,9% порівняно з рослинами з ботанічного саду. Встановлено, що відношення довжини тіла пилку до його висоти в рослин обох видів завжди було вище одиниці (1,1–1,3), а відношення довжини повітряного мішка до його висоти, навпаки, менше (0,8–0,9). У загальних рисах отримані показники розміру пилку в рослин *P. abies* і *P. pungens* з восьми насаджень Криворіжжя співпадають із отриманими раніше даними І.В. Макогон і І.І. Коршикова (Makohon, Korshykov, 2010, 2012) для дерев відповідно в умовах інтродукції на південному сході України та пилку рослин *P. abies* і *P. pungens* природних популяцій (Zirui et al., 2014; Vağsioğlu et al., 2015). Наші дослідження показали, що на умовно чистих територіях (№ 1–3) розміри пилкових зерен та повітряних мішків у рослин обох видів ялин достовірно відрізнялися порівняно з деревами, що зростають біля проїзної частини, й тих, що зазнають надмірного впливу викидів металургійних комбінатів (№ 4–8).

Для оцінки якості пилку та потенційної врожайності насіння визначали фертильний пилко, здатний до запліднення. З аналізу фертильності

Таблиця 2. Відносна кількість (%) аномального пилку в дерев *Picea abies* і *P. pungens* з насаджень (№ 1–8) Кривого Рогу
 Table 2. Relative abundance (%) of anomalous pollen in trees of *Picea abies* and *P. pungens* from plantations (Nos. 1–8) of Kryvyi Rih city

Насадження рослин	Всього аномалій	Структура типових аномалій												
		недорозвинені, деградовані та деформовані пилкові зерна	Пилкові зерна зі зміненими розмірами		Аномальні за розміром повітряні мішки по відношенню до тіла		Пилкові зерна							
			"карлик"	"гігант"	великі	малі	з різними розмірами мішків	з одним мішком	з 3–4 повітряними мішками	без мішків	з мішками, які зрослися	комірцевої форми	"бахрома" замість тіла і мішків	лінзоліної форми
<i>Picea abies</i>														
№ 1	9,2	6,4	1,2	0,4	0,4	0,1	0,2	0,2	–	0,3	–	–	–	–
№ 2	11,0	7,8	1,2	0,2	0,2	0,2	0,8	0,1	0,3	0,1	–	0,1	–	–
№ 3	14,4	10,7	1,0	0,4	0,4	0,2	0,8	0,2	0,3	0,3	–	0,1	–	–
№ 4	17,4	11,4	2,0	1,1	0,3	0,5	0,5	0,5	0,4	0,4	–	0,2	0,1	–
№ 5	23,5	14,2	2,6	1,4	0,7	0,3	1,0	0,6	0,5	0,8	0,2	0,5	0,7	–
№ 6	24,7	15,5	2,5	1,6	0,5	0,3	1,7	0,6	0,4	0,4	0,1	0,3	0,5	0,3
№ 7	30,2	18,3	3,1	1,2	0,9	0,2	2,6	1,2	0,8	0,5	0,3	0,4	0,7	–
№ 8	35,9	21,2	3,2	2,1	2,4	0,6	2,8	0,8	0,5	0,4	0,1	0,5	0,6	0,7
<i>Picea pungens</i>														
№ 1	9,0	7,3	0,4	0,2	0,1	0,3	–	0,2	0,3	0,2	–	–	–	–
№ 2	10,2	6,6	1,6	0,7	0,2	0,3	0,2	–	0,2	0,4	–	–	–	–
№ 3	11,4	7,7	1,8	0,5	0,2	0,1	0,1	0,2	0,4	0,3	–	0,1	–	–
№ 4	13,7	9,1	1,5	1,2	0,3	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	–	–	0,1	–
№ 5	18,8	11,2	2,1	1,5	0,6	0,3	1,1	0,4	0,5	0,6	–	0,2	0,3	–
№ 6	25,1	15,2	4,5	0,9	0,4	0,3	0,9	0,6	0,6	0,5	0,1	0,1	0,4	0,6
№ 7	29,2	17,5	4,6	1,7	0,7	0,2	1,5	0,5	1,4	0,4	0,2	0,3	0,2	–
№ 8	33,6	20,2	4,1	2,7	1,2	0,2	1,9	0,7	0,9	0,3	0,2	0,4	0,5	0,3

пилку видно, що найвищим цей показник був у рослин із ботанічного саду – *P. pungens* – 86,8%, *P. abies* – 83,8% (рис. 2).

Фертильність пилку в рослин насаджень *P. abies*, що ростуть поблизу "АрселорМіттал Кривий Ріг" (№ 8), становила 46,5%, а у *P. pungens* – 48,9%. Тобто при надмірному впливі аеротехногенних викидів у ялин утворюється вдвічі більше стерильного пилку, ніж у дерев із відносно чистих територій. За дослідженнями І.В. Макогон та І.І. Коршикова (Макогон, Korshykov, 2010) фертильність пилку в насадженнях *P. pungens* біля металургійних підприємств Донбасу становила 71,8–82,3%. Очевидно, що пилок *P. pungens* з насаджень Кривого Рогу більш потерпає від впливу викидів промислових підприємств, що в подальшому може відобразитися на зниженні якості насіння ялин. Така реакція пилку може бути пов'язана з різним кількісно-якісним складом викидів підприємств, що досліджувалися, а також

загальним життєвим станом рослин, які підпадають під вплив цих емісій. Слід зазначити, що викиди аерополітантів біля "АрселорМіттал Кривий Ріг" становлять більше 80%, згідно до публічних даних громадських організацій від загального обсягу емісій і промислових підприємств Кривого Рогу. Високий загальний об'єм викидів, особливо пилу при видобутку й термічній обробці залізної руди створює значний рівень фонового забруднення як ґрунту, так і повітря (Antonik, 2017).

За нашими дослідженнями, у рослин видів роду *Picea*, які зазнають впливу вихлопних газів автотранспорту та викидів металургійних комбінатів, не тільки погіршувалась якість пилку, а й утворювалось значно більше аномальних пилкових зерен (табл. 2) із ширшим спектром аномалій (рис. 3), ніж у дерев із відносно чистих насаджень (Guseynova et al., 2018). Зокрема, кількість незрілого, деформованого й дегенеруючого пилку в рослин *P. abies* зростала у середньому в 1,7 та

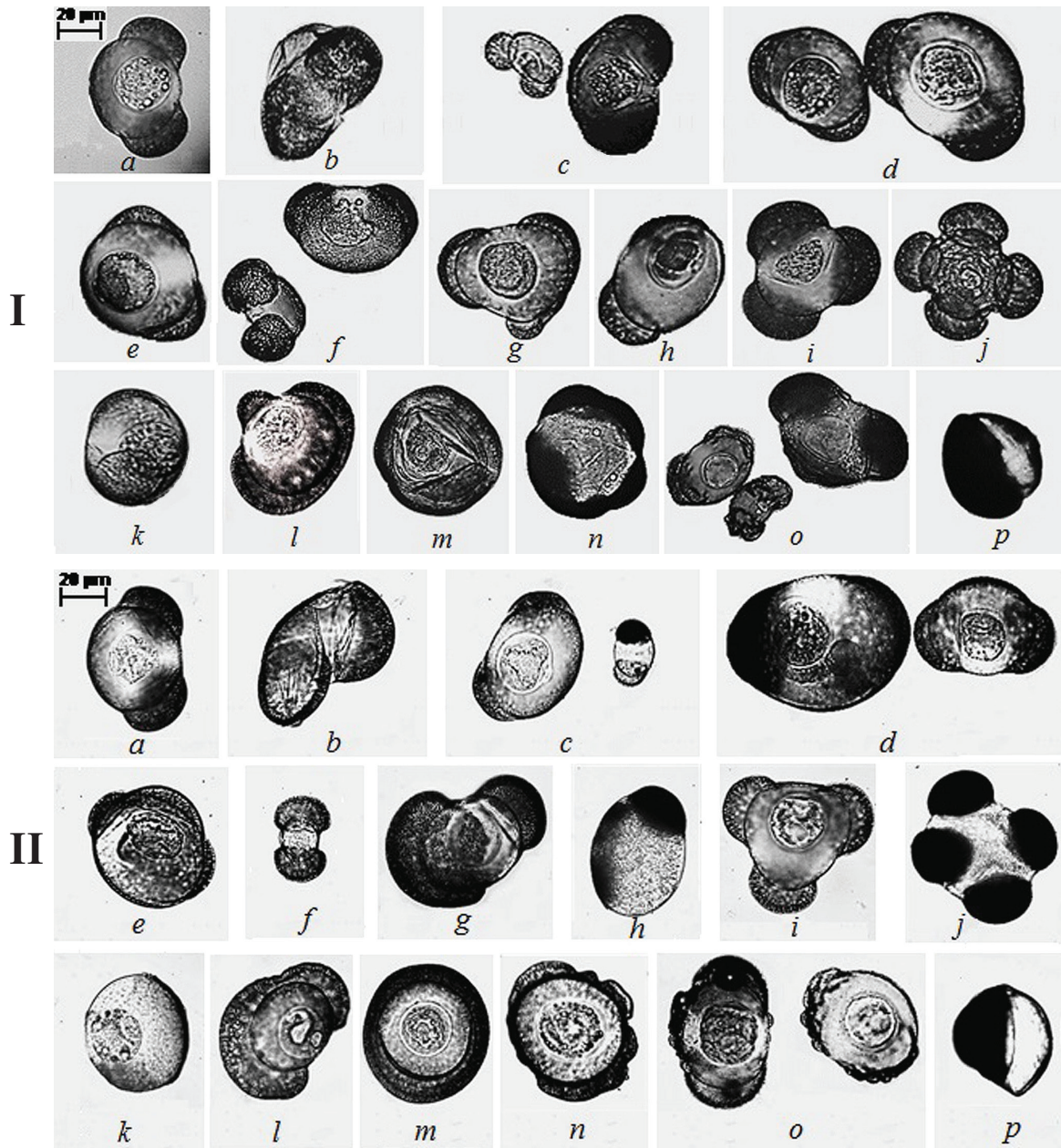


Рис. 3. Пилкові зерна *Picea abies* (I) і *P. pungens* (II) з насаджень із різним рівнем аеротехногенного навантаження в умовах Кривого Рогу: нормальне пилкове зерно (а) і пилкові зерна з аномаліями (b–p): b – недорозвинене, c – "карликове", d – "гігантське", e – з малими повітряними мішками відносно тіла, f – з великими повітряними мішками відносно тіла, g – з різними розмірами мішків, h – з одним мішком, i – з трьома повітряними мішками, j – з чотирма повітряними мішками, k – без мішків, l – з мішками, які зрослися, m – пилкок комірцевої форми, n – пилкок комірцевої форми у вигляді "бахроми", o – "бахрома" замість тіла та повітряних мішків, p – пилкове зерно лінзоподібної форми

Fig. 3. Pollen grains of *Picea abies* (I) and *P. pungens* (II) from plantations with different levels of aerotechnogenic pressure in Kryvyi Rih city: normal pollen grain (a) and pollen grains with abnormalities (b–p): b – underdeveloped, c – "dwarf", d – "giant", e – with air sacs smaller than body, f – with air sacs larger than body, g – with various sizes of sacs, h – with one sac, i – with three air sacs, j – with four air sacs, k – without sacs, l – fused air sacs, m – collar-shaped pollen, n – collar-shaped pollen in the "fringe" form, o – "fringe" instead of body and air sacs, p – pollen grain of lenticular shape

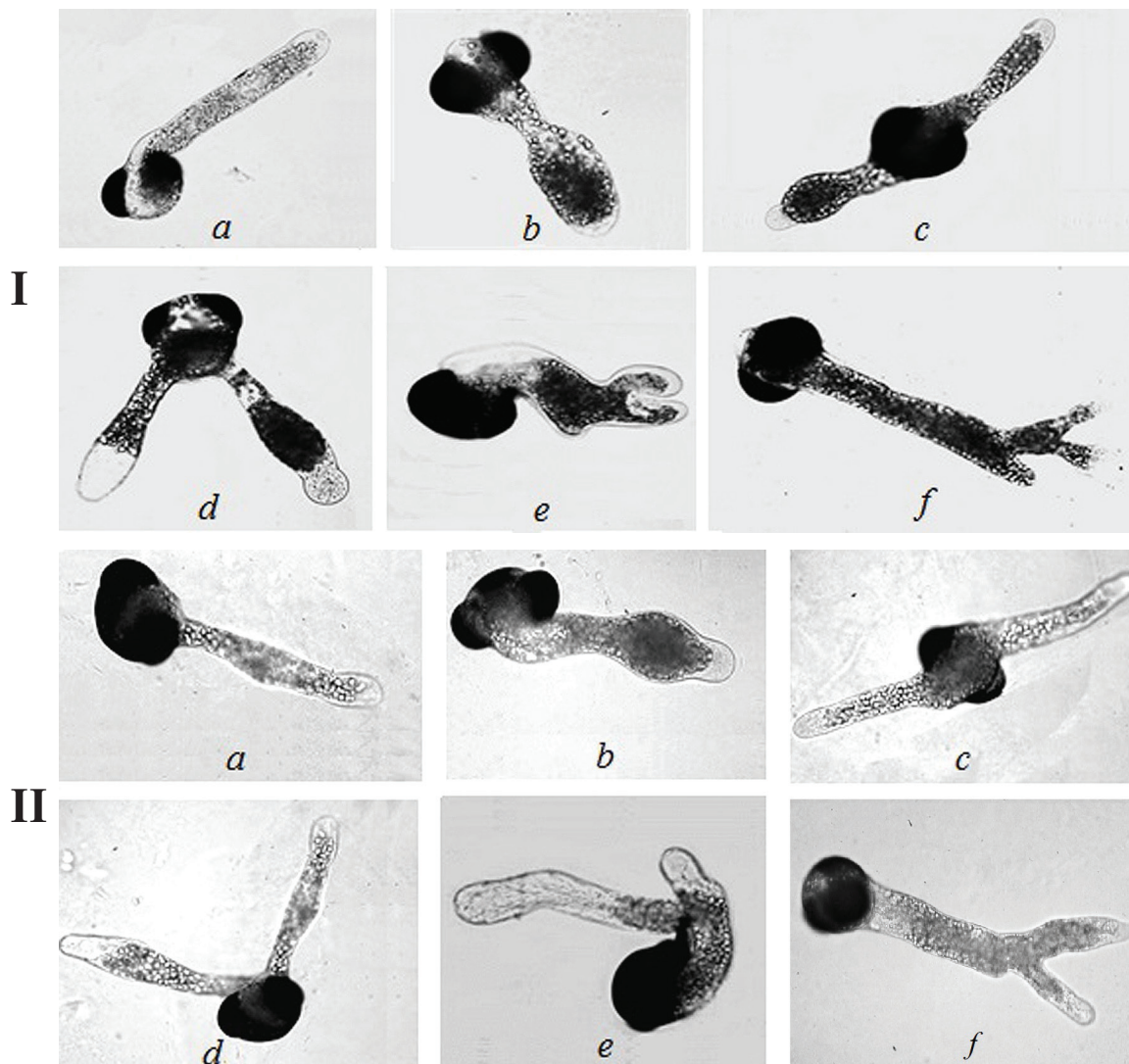


Рис. 4. Вигляд пилоквих трубок при пророщуванні пилку в дерев *Picea abies* (I) і *P. pungens* (II) з насаджень м. Кривий Ріг: *a* – нормальна; аномалії: *b* – потовщення, *c* – дорсовентральне проростання пилку, *d* – утворення двох трубок у дорсальній частині пилку, *e* – викривлення, *f* – розгалуження за типом "оленячі роги"

Fig. 4. Appearance of pollen tubes during pollen germination of *Picea abies* (I) and *P. pungens* (II) from plantations of Kryvyi Rih city: *a* – normal; abnormalities: *b* – thickening, *c* – dorsoventral pollen germination, *d* – formation of two tubes in the dorsal part of pollen, *e* – deformation, *f* – "staghorn" branching type

2,4 разів, а у *P. pungens* відповідно в 1,6 та 2,6 разів порівняно з деревами малозабруднених насаджень. Найменша кількість пилку з аномаліями у *P. pungens* і *P. abies* відмічена у рослин з КБС (№ 1) – 9,0 та 9,2%, що в середньому у 2,2 і 3,5, а також у 2,4 і 3,6 разів менше порівняно з насадженнями, що зростають біля автотранспортних шляхів та металургійних комбінатів.

Аномалії відмічені не лише в будові пилку, а й при пророщуванні візуально нормальних пилоквих зерен у рослин обох видів роду *Picea* (табл. 3). Усі виявлені типи аномалій пилоквих трубок, описані раніше для *Pinus sylvestris* (Korshykov, Lapyeva, 2014), із різною частотою трапляються в усіх насадженнях Криворіжжя. Частка аномалій росту пилоквих трубок, серед яких потовщення (рис. 4, *b*), дорсовентральне проростання пилку (рис. 4, *c*),

Таблиця 3. Кількість та структура аномалій пилкових трубок при пророщуванні пилку *Picea abies* і *P. pungens*, зібраного в насадженнях (№ 1–8) Кривого Рогу

Table 3. Quantity and structure of abnormalities in pollen tubes during pollen germination of *Picea abies* and *P. pungens* collected in the plantations (Nos. 1–8) of Kryvyi Rih city

Насадження рослин	Кількість переглянутих пророщених (5,6 день) пилкових зерен шт.	Довжина пилкових трубок (мкм)			Частка пилкових зерен з аномальними трубками, %	Структура аномалій (% загальної кількості)				
		min–max	M±m	CV %		потовщення пилкових трубок	дорсовентральне проростання пилкових зерен	викривлення пилкових трубок	розгалуження за типом "оленячі роги"	утворення двох трубок у дорсальній частині пилкового зерна
<i>Picea abies</i>										
№ 1	1284	89,7–229,4	150,7±3,64	25,0	9,5	2,9	0,8	2,6	1,6	1,6
№ 2	1294	78,4–225,7	127,4±3,49*	27,3	10,9	5,1	1,2	1,9	1,0	1,6
№ 3	1348	67,0–218,3	119,4±3,48*	29,0	13,4	3,8	1,3	1,7	2,6	4,0
№ 4	1278	60,8–191,6	100,4±2,78*	27,6	16,9	4,3	1,6	3,2	3,4	4,4
№ 5	1222	57,0–186,4	94,7±3,47*	36,6	19,4	4,7	2,0	3,1	4,4	5,2
№ 6	1243	55,2–177,6	87,6±2,14*	24,3	20,0	5,6	2,7	3,3	3,1	5,3
№ 7	1255	50,1–162,2	85,2±2,16*	25,2	26,4	6,0	2,9	3,6	8,4	5,5
№ 8	1273	47,7–159,5	71,2±1,94*	27,1	29,5	7,6	4,6	6,1	5,7	5,5
<i>Picea pungens</i>										
№ 1	1245	113,3–228,4	151,8±2,43	15,9	8,8	2,1	2,7	0,3	2,2	1,5
№ 2	1234	95,1–224,0	142,9±3,13*	21,8	10,2	3,3	2,6	1,2	1,4	1,7
№ 3	1239	61,3–195,0	123,9±2,64*	21,2	12,4	3,1	1,7	1,3	2,3	4,0
№ 4	1314	49,4–205,2	122,1±4,53*	36,9	15,4	4,4	3,3	1,4	2,4	4,0
№ 5	1375	54,0–198,2	120,7±3,29*	27,1	18,5	4,1	3,6	1,2	5,2	4,4
№ 6	1301	61,2–196,4	99,2±2,92*	29,3	21,5	7,1	4,7	1,6	3,3	4,8
№ 7	1378	47,4–179,7	95,0±2,39*	25,0	24,7	6,5	3,9	2,2	7,3	4,7
№ 8	1429	44,6–165,1	81,2±2,32*	28,4	27,4	10,6	3,8	2,6	6,2	4,3

утворення двох трубок у дорсальній частині пилку (рис. 4, d) та викривлення (рис. 4, e) в дерев *P. abies* у насадженнях біля "АрселорМіттал Кривий Ріг" була більшою ніж в рослин з КБС в 2,6; 5,8; 3,4; 2,3 разів. А у *P. pungens* за тими ж типами аномалій пилку частка збільшувалась у 5,0; 1,4; 2,9; 8,7 разів відповідно (табл. 4). Найбільший рівень аномалій пилкових трубок із розгалуженням типу "оленячі роги" (рис. 4, f) встановлено в рослин *P. abies* біля ПівнГЗК – 8,4%, що у 5,3 разів більше, ніж у рослин з насаджень КБС.

Сукупна максимальна частка аномальних пилкових трубок виявлена при пророщуванні пилку, зібраного з дерев *P. abies* та *P. pungens* у насадженнях біля дороги з інтенсивним автотранспортним рухом по проспекту Металургів та поблизу "АрселорМіттал Кривий Ріг" відповідно більша в 2,4 та 3,1 разів, порівняно з пилком рослин із ботанічного саду.

Життєздатність прощеного в лабораторних умовах пилку за показником наявності пилкових трубок у рослин *P. abies* коливалась в межах 48,3–75,3%, а у *P. pungens* 54,3–78,6%. За літературними даними, у дерев природних популяцій *P. abies* із Фінляндії життєздатність пилку була 62–98%, а довжина пилкових трубок становила 37,0–252,0 мкм (Nikkanen et al., 2000), тоді як в умовах Криворіжжя – 47,7–229,4 мкм. У інтродукційних насадженнях *P. pungens* Центрального Сибіру життєздатність пилку була 71,6%, а довжина пилкових трубок 96,9–242,2 мкм (Goryachkina, Sedaeva, 2012), в той час, як у регіоні наших досліджень вона становила 44,6–228,4 мкм. Чим швидше росте пилкова трубка, більша її довжина, тим вища її конкурентна спроможність при заплідненні сім'язчатків. Очевидно, зі збільшенням впливу аеротехногенного забруднення, особливо в умовах міського середовища, у дерев *P. abies* і *P. pungens* зростає відносна кількість пилку, який

при пророщуванні в лабораторних умовах має достовірно меншу довжину пилоквих трубок, навіть при порівнянні з деревами з насаджень КБС. Фактично це призводить до зменшення рівня запліднення насінневих зачатків і кількості повноцінного насіння в рослин, які зазнають суттєвого впливу викидів металургійних комбінатів і вихлопних газів автотранспорту (Huseynova, Korshykov, 2017).

Вищі показники фертильності й життєздатності пилку та дещо менша кількість його аномалій в *Picea pungens* (порівняно з *P. abies*) свідчать про її більш високу стресотолерантність до впливу урботехногенного середовища Кривого Рогу.

Слід відмітити, що обидва види роду *Picea* з насаджень біля металургійних комбінатів мали пилоквих зерен з аномальним розвитком трубок удвічі менше, ніж рослини *Pinus sylvestris*, які раніше досліджували на цій території (Korshikov et al., 2014).

Висновки

Таким чином, нами встановлено, що на якість пилку рослин *P. abies* і *P. pungens* суттєво впливає сукупність факторів промислового міста: надмірна дія вихлопних газів автотранспорту та викидів металургійних підприємств.

Загалом на чоловічу генеративну сферу обох видів роду *Picea* найнегативніше впливають викиди металургійних комбінатів і менше – вихлопні гази автотранспорту. У насадженнях біля підприємств та автошляхів із інтенсивним рухом помітно збільшується кількість недорозвиненого пилку, а його життєздатність та фертильність знижуються, при цьому частка аномального пилку збільшується. Найбільші його частка і спектр, виявлені в дерев *P. abies* і *P. pungens* біля металургійних комбінатів, у 3,6 раза більше ніж у рослин з насаджень КБС. Такий самий рівень відмінностей між пилом цих насаджень (у вигляді патологій пилоквих трубок) встановлений при пророщуванні пилку в лабораторних умовах. За надмірної дії аерополітантів металургійних комбінатів вміст крохмалю в пилку обох видів зменшується майже вдвічі, порівняно з пилом дерев з насаджень ботанічного саду.

Таким чином, показники відносної частки аномального пилку в рослин *P. abies* і *P. pungens* 'Glausa' та патологій розвитку пилоквих трубок при його пророщуванні свідчать про суттєвий негативний вплив забрудненого середовища

на чоловічу генеративну сферу обох видів. Ці показники можна використовувати як доповнення до інструментальних методів в практиці контролю якості міського середовища.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Antonik V.I. In: *Suchasni tekhnologii rozrobky rudnykh rodovyshch. Ekologo-ekonomichni naslidky diyalnosti pidpryyemstv HMK*. Kryvyi Rih, 2017, pp. 180–182. [Антонік В.І. Новий підхід до оцінки рівня шкідливості пилу хвостосховищ та відвалів ГЗК півдня Кривбасу. В зб.: *Сучасні технології розробки рудних родовищ. Еколого-економічні наслідки діяльності підприємств ГМК: зб. наук. IV Міжнар. наук.-техн. конф. (Кривий Ріг, 24 листопада 2017 р.)*. Кривий Ріг, 2017, с. 180–182].
- Bağcıoğlu M., Zimmermann B., Kohler A. A multiscale vibrational spectroscopic approach for identification and biochemical characterization of pollen. *PLoS One*, 2015, 10(9): 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137899>
- Bilyk O.V., Hrabovyi V.M. *Naukovyi visnyk NLTU Ukrainy*, 2006, 16(1): 44–48. [Білик О.В., Грабовий В.М. Ялина колюча (*Picea pungens* Engelm.) у насадженнях Національного дендропарку "Софіївка" НАН України (інтродукція, розмноження, культивування). *Наук. вісник НЛТУ України*, 2006, 16(1): 44–48].
- Chepik F.A. *Opredelitel derevov i kustarnikov*. Moscow: Agropromizdat, 1985, 232 pp. [Чепик Ф.А. *Определитель деревьев и кустарников*. М.: Агропромиздат, 1985, 232 с.].
- Ekolohichniy pasport mista Kryvoho Rohu*. Kryvyi Rih, 2017, 56 pp. Available at: https://kr.gov.ua/ua/news/pg/190117418982655_n/ (accessed 19 January 2017). [*Екологічний паспорт міста Кривого Рогу*. Кривий Ріг, 2017, 56 с.].
- Goryachkina O.V., Sedaeva M.I. *Rastitelnyi mir Aziatskoy Rossii*, 2012, 2(10): 27–32. [Горячкина О.В., Седаева М.И. Морфология и качество пыльцы у видов рода *Picea* (*Pinaceae*) из коллекции дендрария В.Н. Сукачева СО РАН. *Раст. мир Азиат. России*, 2012, 2(10): 27–32].
- Guseynova E.R., Petrushkevich Yu.M., Korshikov I.I. *Nauka i mir*, 2018, 2(54): 8–10. [Гусейнова Э.Р., Петрушкевич Ю.М., Коршиков И.И. Особенности патологий пыльцы у хвойных и лиственных видов растений в условиях Кривбасса. *Наука и мир*, 2018, 2(54): 8–10].
- Hjelmroos M. Interactions between *Betula* spp. pollen and air pollutants. In: *Proceedings of the 2nd European Symposium on Aerobiology (Vienna, Austria, 5–9 Sept. 2000)*. Vienna, 2000, p. 703.
- Huseynova E.R., Korshykov Y.Y. *Introduktsiya roslyn*, 2017, 4(76): 56–62. [Гусейнова Е.Р., Коршиков И.И. Характеристика пилку *Picea abies* в насадженнях Криворіжжя. *Інтродукція рослин*, 2017, 4(76): 56–62].
- Kalashnik N.A. *Vyulleten bot. sada Saratov. Gosudarst. un-ta*, 2012, 10(1): 46–52. [Калашник Н.А. Аномалии пыльцы у сосны обыкновенной в различных эколо-

- гических условиях. *Бюл. бот. сада Саратов. гос. ун-та*, 2012, 10(1): 46–52].
- Korshikov I.I., Lapteva E.V., Lisnichuk A.N., Litvinenko Yu.S. *Introduktsiya roslin*, 2014, 3(63): 38–45. [Коршиков И.И., Лаптева Е.В., Лисничук А.Н., Литвиненко Ю.С. Качество пыльцы сосны крымской и с. обыкновенной из насаждений техногенно загрязненных территорий Криворожья. *Интродукція рослин*, 2014, 3(63): 38–45].
- Korshikov I.I., Lapteva O.V. *Ukr. Bot. J.*, 2014, 71(5): 590–598. [Коршиков И.И., Лаптева О.В. Якість пилку *Pinus pallasiana* (Pinaceae) з насаджень екологічно безпечних і техногенно забруднених територій степової зони України. *Укр. бот. журн.*, 2014, 71(5): 590–598]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.05.590>.
- Maogon I.V., Korshikov I.I. *Byulleten Gosudarst. Nikitskogo bot. sada*, 2012, 105: 107–112. [Макогон И.В., Коршиков И.И. Качество пыльцы в связи с генетическими особенностями *P. abies* (L.) Karst. в интродукционном насаждении. *Бюл. гос. Никит. бот. сада*, 2012, 105: 107–112].
- Maogon I.V., Korshikov I.I. *Ukr. Bot. J.*, 2010, 67(5): 736–745. [Макогон И.В., Коршиков И.И. Якість пилку та насіннева продуктивність *Picea pungens* Engelm. у зоні викидів металургійних підприємств Донбасу. *Укр. бот. журн.*, 2010, 67(5): 736–745].
- Nikkanen T.O., Aronen T.S., Häggman H.M., Venäläinen M.O. Variation in pollen viability among *Picea abies* genotypes – potential for unequal paternal success. *Theor. and Appl. Genetics*, 2000, 101(4): 511–518.
- Noskova N.E., Tretyakova I.N. *Khvoynye borealnoy zony*, 2006, 23(3): 54–63. [Носкова Н.Е., Третьякова И.Н. Влияние стресса на репродуктивные способности сосны обыкновенной. *Хвойные бореальной зоны*, 2006, 23(3): 54–63].
- Pausheva Z.P. *Praktikum po tsitologii rasteniy*. Moscow: Agropromizdat, 1988, 256 pp. [Паушева З.П. *Практикум по цитологии растений*. М.: Агропромиздат, 1988, 256 с.].
- Polyakov A.K. *Introduktsiya drevesnykh rasteniy v usloviyakh tekhnogennoy sredy*. Donetsk: Noulidzh, 2009, 268 pp. [Поляков А.К. *Интродукция древесных растений в условиях техногенной среды*. Донецк: Ноулидж, 2009, 268 с.].
- Tretyakova I.N., Noskova N.E. *Ekologiya*, 2004, 1: 26–33. [Третьякова И.Н., Носкова Н.Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса. *Экология*, 2004, 1: 26–33].
- Turpitsyn S.S. *AgroEkoInfo*, 2015, 6: 1–11. [Тупицын С.С. Мужская генеративная сфера сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в разных экологических условиях. *АгроЭкоИнфо*, 2015, 6: 1–11].
- Zirui J., Junhui W., Shougong Z. Pollen morphology of 20 species in *Picea* by scanning electron microscope. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, 50(5): 49–61.

Рекомендує до друку
Г.В. Бойко

Надійшла 28.02.2018

Коршиков І.І.^{1,2}, Гусейнова Е.Р.¹ **Особливості пилку рослин *Picea abies* та *P. pungens* (Pinaceae) в насадженнях на території Криворіжжя.** Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 446–456.

¹Криворізький ботанічний сад НАН України
вул. Маршака, 50, Кривий Ріг 50089, Україна

²Донецький ботанічний сад НАН України
вул. Маршака, 16А, Кривий Ріг 50089, Україна

Проведено комплексний аналіз морфометричних показників життєздатності та якості пилку дерев *Picea abies* і *P. pungens* у насадженнях з різним рівнем аеротехногенного навантаження в умовах Кривого Рогу – великого промислового міста Степової зони України. Об'єктом вивчення був пилок 30–40-річних дерев *P. abies* і *P. pungens* (досліджували дерева з голубовато-зеленою хвоею сорту 'Glausa') з восьми насаджень, які були розташовані з північного сходу на південний захід (протяжністю 126 км) з різним рівнем техногенного навантаження. У ході досліджень показано негативний вплив вихлопних газів автотранспорту і, особливо, викидів великих металургійних підприємств Криворіжжя на життєздатність та фертильність пилку та розвиток його аномалій у рослин *P. abies* і *P. pungens*. Максимальні показники довжини пилкових зерен (113,0 та 118,5 мкм), найвища життєздатність (75,3 та 78,6%), фертильність пилку (83,8 та 86,8%) і низька відносна кількість його аномалій (9,0 та 9,2%) відмічені відповідно в рослин *P. abies* і *P. pungens* з насаджень Криворізького ботанічного саду НАН України. Мінімальні показники довжини пилку в обох видів (відповідно 91,5 та 101,7 мкм), найнижча життєздатність (48,3 та 54,3%), фертильність пилку (46,5 та 48,9%) та найбільша кількість аномалій (35,9 та 33,6%) встановлені для дерев, що підпадають під надмірний вплив викидів металургійних комбінатів. Встановлено 8 типів аномалій пилку в рослин обох видів з насаджень ботанічного саду і 13 типів у рослин, що зростали біля металургійних комбінатів. Вихлопні гази автотранспорту також негативно впливають на якість пилку обох видів. Так, частка аномального пилку в *P. abies* становила 17,4–24,7%, у *P. pungens* 13,7–25,1%. П'ять типів аномалій виявлено і при пророщуванні пилку в лабораторних умовах. Відносна кількість цих аномалій суттєво більшою була в дерев *P. abies* (26,4–29,5%), що знаходяться під прямим впливом викидів металургійних комбінатів, і меншою – в *P. pungens* (15,4–21,5%), на які впливають вихлопні гази автотранспорту. Дослідженнями підтверджено, що чоловіча генеративна сфера *P. abies* чутливіша до впливу урботехногенного середовища, ніж така у *P. pungens*, що проявляється у більш низькій фертильності й життєздатності пилку та утворенні більшої кількості його аномалій.

Ключові слова: *Picea abies*, *Picea pungens* 'Glausa', життєздатність пилку, аномалії, пилкові трубки, степова зона, урботехногенне середовище

Коршиков И.И.^{1,2}, Гусейнова Э.Р.¹ **Особенности пыльцы растений *Picea abies* и *P. pungens* (Pinaceae) в насаждениях на территории Криворожья.** Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 446–456.

¹Криворожский ботанический сад НАН Украины
ул. Маршака, 50, Кривой Рог 50089, Украина

²Донецкий ботанический сад НАН Украины
ул. Маршака, 16А, Кривой Рог 50089, Украина

Проведен комплексний аналіз морфометричних показателів, життєспособності та якості пилку *Picea abies* і *P. pungens* в насадженнях з різним рівнем аеротехногенного впливу в умовах Кривого Рогу – крупного промислового міста Степової зони України. Об'єктом изучения была пыльца 30–40-летних деревьев *P. abies* и *P. pungens* (изучали деревья с голубовато-зеленой хвоей сорта 'Glausa') из восьми насаждений, расположенных с северо-востока на юго-запад (протяженностью 126 км) с различным уровнем техногенной нагрузки. В ходе исследований показано негативное влияние выхлопных газов автотранспорта и, особенно, выбросов крупных металлургических предприятий Криворожья на жизнеспособность и фертильность пыльцы и развитие ее аномалий у растений *P. abies* и *P. pungens*. Максимальные показатели длины пыльцевых зерен (113,0 и 118,5 мкм), наибольшая жизнеспособность (75,3 и 78,6%), фертильность пыльцы (83,8 и 86,8%), относительное низкое количество ее аномалий (9,0 и 9,2%) отмечены соответственно у растений *P. abies* и *P. pungens* из насаждений Криворожского ботанического сада НАН Украины. Минимальные показатели длины пыльцы у двух видов (соответственно 91,5 и 101,7 мкм), самая низкая жизнеспособность (48,3 и 54,3%), фертильность пыльцы (46,5 и 48,9%) и большое количество аномалий (35,9 и 33,6%) отмечены для деревьев, находящихся под прямым влиянием выбросов металлургических комбинатов. Установлено 8 типов аномалий пыльцы у растений обоих видов из насаждений ботанического сада и 13 типов у растений, произраставших возле металлургических комбинатов. Выхлопные газы автотранспорта также негативно влияют на качество пыльцы обоих видов. Так, доля аномальной пыльцы у *P. abies* составляла 17,4–24,7%, у *P. pungens* 13,7–25,1%. Пять типов аномалий обнаружено при пророщивании пыльцы в лабораторных условиях. Относительное количество этих аномалий значительно большим было у растений *P. abies* (26,4–29,5%), которые находятся под прямым воздействием выбросов металлургических комбинатов, и меньшим у *P. pungens* (15,4–21,5%), на которые влияют выхлопные газы автотранспорта. Исследованиями подтверждено, что мужская генеративная сфера у растений *P. abies* более чувствительна к воздействию урботехногенной среды, чем у *P. pungens*, что проявляется в более низкой фертильности и жизнеспособности пыльцы и образовании большего количества ее аномалий.

Ключевые слова: *Picea abies*, *Picea pungens* 'Glausa', жизнеспособность пыльцы, аномалии, пыльцевые трубки, степная зона, урботехногенная среда

Проектований Національний природний парк "Куяльницький" як основа оптимізації довкілля та стійкого розвитку регіону

Дмитро В. ДУБИНА^{1,2}, Алім А.-А. ЕННАН², Тетяна П. ДЗЮБА^{1,2}, Людмила П. ВАКАРЕНКО^{1,2}, Галина М. ШИХАЛЄЄВА², Ганна М. КІРЮШКІНА²

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

²Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього середовища і людини МОН України та НАН України
вул. Преображенська, 3, Одеса 65000, Україна
i.l.monitoring@ukr.net

Dubyna D.V.^{1,2}, Ennan A.A.-A.², Dziuba T.P.^{1,2}, Vakarenko L.P.^{1,2}, Shykhaleyeva G.M.², Kiryushkina A.M.² **Projected Kuialnytsky National Nature Park as a basis for optimization of the environment and sustainable development of the region.** Ukr. Bot. J. 2018, 75(5): 457–469.

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

2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

²Physical-Chemical Institute for Environmental and Human Protection, Ministry of Education and Science, National Academy of Sciences of Ukraine

3 Preobrazhenska Str., Odesa 65082, Ukraine

Abstract. The article highlights major issues of the strategy for biodiversity conservation of the unique natural and historical complex, the Kuialnyk Estuary valley. We have suggested the ways and methods of its preservation under conditions of excessive increase of anthropogenic influence. Establishment of a nature conservation area of the highest category, Kuialnytsky National Nature Park, is justified. Alternatively, organization of a Kuialnytsky state resort is discussed regarding environmental protection of the territory. It is emphasized that a status of the state resort cannot provide protection of biodiversity and is therefore unacceptable for solving environmental problems in the region. In the article, analysis of the earlier published functional zoning of the park territory and its importance in the current conditions are highlighted. A brief description of phytodiversity and its structural elements is given. The most important and immediate measures for biodiversity protection in the park are indicated as a basis for harmonization of the environment and sustainable development of the region. A special feature of the zoning of the projected park is its focus on the protection and maintenance of the recreational and balneological potential of the Kuialnyk Estuary. With regard to the current state of biodiversity of the natural and historical complex of the Kuialnyk Estuary, the territory is proposed to be subdivided into four functional zones: protected area (4482.0 ha), regulated recreation (8987.0), stationary recreation (738.0), and a zone for traditional land use (29738.0). A map of the functional zoning of the projected Kuialnytsky National Nature Park is provided.

Keywords: National Nature Park, functional zoning, Kuialnyk Estuary, flora, vegetation, conservation, recreation, balneological resort

Вступ

Унікальні природно-рекреаційні ресурси Куяльницького лиману обумовлюють актуальність створення у Північному Причорномор'ї Національного природного парку, вивчення якого допоможе розв'язати найгостріші екологічні проблеми регіону, пов'язані з обмілінням лиману та деградацією його природно-історичних комплексів під впливом людської діяльності (Adobovskiy et al., 2002). Інтерес до цієї мегаеосистеми зумовлений багатоміліардною історією використання її ресурсів, © Д.В. ДУБИНА, А.А.-А. ЕННАН, Т.П. ДЗЮБА, Л.П. ВАКАРЕНКО, Г.М. ШИХАЛЄЄВА, Г.М. КІРЮШКІНА, 2018

насамперед, бальнеологічних та сольових, а також своєрідною флорою та фауною (Ennan et al., 2014). Зокрема, її ботанічні дослідження були розпочаті ще у XIX сторіччі (Shesterikov, 1894). На сьогодні флористичний склад судинних рослин долини Куяльницького лиману нараховує понад 500 видів (Vasileva et al., 2017). Виявлена раритетна компонента, представлена 12 видами судинних рослин, включених у Червону книгу України (Chervona knyha..., 2009). Встановлена синтаксономія рослинності на основі еколого-фітоценотичного (Shaposhnikova, 1968; Tkachenko, Kostylev, 1985; Kostyl'ov, 1987; etc.) та еколого-флористичного підходів (Dubyna et al., 2017b,

d). Значний обсяг робіт був виконаний з природоохоронного впорядкування території (Kostylov, 1983; Vakarenko, Dubyna, 2009; Moysiienko, 2011; Dubyna et al., 2011; Ennan et al., 2018; etc.). З'ясовано, що екосистеми Куяльницького лиману та прилеглих територій відзначаються флористичним і ценотичним багатством. Їхню біотичну основу складає фіторізноманіття схилів, яружно-балкових екосистем та відслонень понтичних вапняківілесів, а також прилиманних і надлиманних кіс та островів. Формування їхньої рослинності відбувається під впливом динамічних процесів, що характеризуються неперервною мінливістю (Dubyna et al., 2017c; Ennan et al., 2018). Розвиток рослинності схилів, кіс та островів укладається в єдиний, чітко виражений цикл, у якому встановлюються функціональні взаємозв'язки між зміною екологічних умов і перебудовою структури угруповань. І.М. Крашенінников зі співавторами (Krashenyunnikov et al., 1928) вважав схилі ландшафти долин річок і балок, а Є.М. Лавренко (Lavrenko, 1936) – заростаючих пісків унікальними територіями процесів розвитку і формування нових видів та їхніх угруповань. Тому екосистеми Куяльницького лиману та прилеглих територій мають велику природно-історичну цінність. Завдяки зміні екологічних умов від напівпустельних до перезволожених, а також піонерних та субклімаксових (окремі приплакорні, що не зазнають трансформації ділянки) типів організації рослинності, вони відзначаються найвищим рівнем біорізноманітності у степовій зоні Євразії (Ennan et al., 2018). Поєднання мегагалофільних, пустельно-степових, чагарниково-степових і зонально-степових біотопів та їхніх раритетних компонентів визначає високий природоохоронний статус території куяльницької геосистеми, насамперед, завдяки типовим та ендемічним флористичним і ценотичним комплексам з високим рівнем багатства гено- та ценофонду (Krytska, 1985, 1988).

Рослинний покрив куяльницької геосистеми знаходиться в стані постійної динаміки (Dubyna et al., 2017b). Провідними факторами тут виступають зовнішні (кліматичні, геоморфогенні й гідрогенні) та внутрішні (ендоекогенні). На ці процеси також впливають антропогенні фактори, що їх прискорюють або уповільнюють. Найбільш згубним виявилось порушення природного гідрорежиму внаслідок зарегулювання та обмеження повного

і часткового стоку річок Куяльницького басейну. Антропогенний вплив призводить до катастрофічних наслідків, які посилюють сучасні негативні екологічні проблеми лиману. Основними з них є постійні стихійні пожежі, пролонгований негативний вплив проведеного в 1960-х роках лісорозведення на схилах, кар'єрне видобування піску й черепашника, масштабне прокладання автомобільних шляхів на берегових смугах лиману для щорічного проведення автораллі "Кубок лиману", стежок на схилах – для велотуризму, а також скидання в значних обсягах побутового сміття.

Катастрофічне зменшення обводнення Куяльницького лиману і реальна втрата його ресурсів, а також трансформація біорізноманіття під впливом антропогенних факторів викликали широке обговорення проблеми, що виникла, та розроблення шляхів і методів її розв'язання (Ennan et al., 2009, 2015). Серед багатьох запропонованих рішень слід відзначити "Регіональну програму збереження та відновлення водних ресурсів у басейні Куяльницького лиману на 2012–2016 роки". Її метою було забезпечити проведення регіональної політики, спрямованої на збалансоване використання водних ресурсів та земель водного фонду в басейні Куяльницького лиману, забезпечити відновлення ландшафтного та біотичного різноманіття р. Великий Куяльник, балок Довбока, Кубанка, Гільдендорфська, Корсунцівська та схилів Куяльницького лиману. Головним завданням була оптимізація русла Великого Куяльника та відновлення основних джерел поповнення води в лимані. На жаль, всі ці завдання не були виконані. Основні зусилля Програми виявилися спрямованими на обґрунтування та попуски морської води в лиман. Були здійснені також часткові заходи з відновлення русла р. Великий Куяльник – розкриття дамби в районі її впадіння в лиман та певне обмеження кар'єрного видобування піску й черепашника. Окремим пунктом програми була підготовка матеріалів щодо створення Національного природного парку "Куяльницький" на площі близько 10 тис. га. Питання охорони унікальних природно-історичних комплексів Куяльницького лиману ставилося вже давно. Ще рішенням Одеської обласної ради від 01.12.1993 р. за № 496-XXI територія Куяльницького лиману була зарезервована для подальшого її заповідання.

У 2009 р. Мінприроди України схвалило клопотання Державного управління охорони навколишнього природного середовища в Одеській області щодо створення Національного природного парку (НПП) "Куяльницький". Наукове обґрунтування підготували Одеський національний університет імені І.І. Мечникова та Українське товариство охорони птахів. Пізніше були підготовлені декілька нових варіантів обґрунтувань неурядовими громадськими екологічними організаціями регіону (Popova 2002, 2014; Rusev, Popova, 2010 та ін.). Проекти широко висвітлювалися в засобах масової інформації та озвучувалися на численних колективних зібраннях, проте досі, на жаль, створення НПП "Куяльницький" не відбулося. З'явився альтернативний проект – надання даній території статусу курорту державного значення. У липні 2016 р. рішенням сесії Одеської облради були внесені зміни до попередніх постанов стосовно природоохоронного планування територій. На думку прихильників державного курорту, заповідний статус території може бути менш сприятливим для збереження, зокрема бальнелогічних ресурсів лиману, ніж курорту державного значення. Звичайно, головний аргумент опонентів створення курорту полягає в іншому. Статус Національного природного парку буде регламентувати розвиток інфраструктури курорту лише на територіях господарського призначення, тобто фактично, за межами найцікавіших з комерційної точки зору ділянок. Підготовлено проект закону України "Про проголошення території Куяльницького лиману – курортом державного значення" (Karakash, 2015).

На нашу думку, головний аргумент опонентів створення курорту полягає в іншому. Статус Національного природного парку буде регламентувати розвиток інфраструктури курорту лише на територіях господарського призначення, тобто фактично поза межами найцікавіших з комерційного погляду ділянок. Розуміючи невідповідність пропонованого Закону розв'язанню проблем охорони Куяльницького лиману, запропоновано "урізаний" варіант НПП, а саме, створення парку в межах курорту. Є очевидним, що такий підхід не можна прийняти, оскільки статус державного курорту не передбачає прямої охорони. Навпаки, як вже відзначалося, він не заперечує використання природних ресурсів і здійснення рекреаційного будівництва.

Розроблене Українським товариством охорони птахів у 2013 р. наукове обґрунтування створення НПП "Куяльницький", яке прийняте за основу Мінприроди України і Одеським управлінням екології, включає попереднє функціональне зонування території проєктованого парку. Оцінюючи належним чином його загальну природоохоронну спрямованість, відзначимо недостатню характеристику та обґрунтованість збереження, зокрема, рослинного світу – як головного компонента біоти Куяльника.

Основною метою створення НПП "Куяльницький" є збереження степових, деревно-чагарникових, лучних, солонцевих, солончакових та водних природних комплексів, що мають особливу екологічну, історичну та естетичну цінність у зв'язку зі сприятливим поєднанням природних і культурних ландшафтів, використанням їх в рекреаційних, природоосвітніх, наукових і культурних цілях. Передбачається забезпечення повноцінної комплексної охорони лиману та невиснажного використання його природних ресурсів.

Загальними завданнями проєктованого парку є: збереження ландшафтів, водних об'єктів, рослинного й тваринного світу, пам'яток історії та культури в рекреаційних, освітніх і наукових цілях; створення умов для туризму й відпочинку, ознайомлення з природою парку та його пам'ятками, а також розроблення й впровадження наукових методів збереження природних комплексів за умов їхнього рекреаційного використання. Серед багатьох цільових завдань першочерговими є розв'язання проблеми обводнення лиману та невиснажного використання його лікувальних пелоїдів, відновлення біотичного різноманіття трансформованих ландшафтів, насамперед гирлової області р. Великий Куяльник та стабільного функціонування басейну Куяльницького лиману. Не менш важливим є впровадження інституційних засад та розвитку координації, взаємодії та партнерства при виконанні цільових завдань.

Правовими засадами створення НПП "Куяльницький" є Закони України "Про охорону навколишнього природного середовища" (Закон..., 1991), "Про Основні засади (стратегію) державної екологічної політики України на період до 2020 року" (Закон..., 2011), якими територія лиману була зарезервована для подальшого заповідання

та рішення Одеської обласної ради від 28.10.2011 № 270-VI щодо затвердження "Регіональної програми збереження та відновлення водних ресурсів у басейні Куяльницького лиману на 2012–2016 роки", ратифіковані Україною міжнародні природоохоронні конвенції, спрямовані на збереження біорізноманіття (Convention..., 1992); Конвенція про водно-болотні угіддя, що мають міжнародне значення, головним чином як середовища існування водоплавних птахів (Convention..., 1971); Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі (Convention..., 1979) та ряд інших нормативно-правових документів.

Створення НПП є оптимальним рішенням також для розбудови та подальшого розвитку Куяльницького лиману як курортної зони. Режим використання його території має бути визначено з урахуванням Закону України "Про курорти" (Закон..., 2000). Вимоги статей VI розділу "Санітарна охорона курортів" мають бути обов'язково враховані при розробленні "Проекту організації території національного природного парку, охорони, відтворення та рекреаційного використання його природних комплексів і об'єктів". Насамперед це стосується статей 27–33 розділу, які передбачають санітарну охорону наявних лікувальних ресурсів з метою запобігання їхньому забрудненню, пошкодженню та передчасному виснаженню. У цьому проекті мають бути передбачені відповідні зони суворого режиму та обмежень і зони спостережень з відповідними межами між ними та, головне, вимогами господарювання згідно до статей 31, 32 та 33. Є очевидною необхідність віднесення такого об'єкту до території з подвійним підпорядкуванням. Це лише сприятиме збереженню природних лікувальних ресурсів, а також природного довкілля, оскільки у законі "Про курорти" та в інших документах, на відміну від природоохоронних, зокрема щодо збереження біорізноманіття, не прописані нормативно-правові документи та механізми, які забезпечують реальну охорону об'єктів зон. Саме це є одним із вагомих аргументів недостатньо продуманого рішення Одеської обласної ради. Правове положення курортів державного значення визначається спеціальними законодавчими актами, які відносно території Куяльницького лиману не прийняті.

У даній роботі надається обґрунтування доцільності створення НПП "Куяльницький" та підходів стосовно зонування його території, стисла

характеристика фіторізноманіття його структурних елементів, а також найважливіші й першочергові заходи з його організації в аспекті відновлення та охорони біорізноманіття як основи оптимізації довкілля та стійкого розвитку регіону.

Об'єкти та методи

Об'єктом дослідження була природна та антропогенно змінена рослинність Куяльницького лиману, предметом – її територіальна та еколого-ценотична диференціація, синтаксономія, природна й антропічна динаміка та ресурсна оцінка. Польові дослідження території проводилися впродовж останніх 15 років за загальноприйнятими методами. Геоботанічні описи (понад 600) були зроблені в травні–червні 2007 р., серпні–вересні 2008 р., серпні–вересні 2016 р., травні–червні й серпні–вересні 2017 р. Їх упорядковували шляхом створення бази даних геоботанічних описів у форматі TURBOVEG 2.79 (Hennekens, Schaminée, 2001). Інтерпретація фітосоціологічного матеріалу була здійснена за допомогою модифікованого алгоритму методу двофакторного індикаторного аналізу видів (TWINSPAN), який входить до пакету програм JUICE 7.0 (Roleček et al., 2009). Координати місцезнаходжень раритетних видів судинних рослин і угруповань визначали за допомогою GPS-приймача Garmin Trex 10. Картування рослинності здійснювали на основі супутникових знімків високої точності (програма Google Planeta Earth). Латинські назви видів подано за таксономічним зведенням (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). Використовувалися картографічні та матеріали землі і лісовпорядкування досліджуваної території, а також відповідні директивні документи з природоохоронного впорядкування регіону. Окремі дискусійні питання обговорювалися на засіданнях фахівців з охорони природи і представників виконавчої влади Одеської облради та обласного управління з екології.

Результати та обговорення

Зонування є важливим етапом організації території проектного Національного природного парку, оскільки кожна природоохоронна територія має екологічні, біотичні особливості, а також історію та певну інтенсивність використання її ресурсів. Крім необхідності збереження й відновлення біотичного та ландшафтного різноманіття при зонуванні

необхідно враховувати потреби місцевого населення й традиційні види землекористування. Оскільки Куяльницький лиман, як вже зазначалося, має велику бальнеологічну значущість, особливістю його зонування є спрямованість на охорону і підтримання рекреаційно-бальнеологічного потенціалу. З огляду на сучасний стан біорізноманіття лиману необхідна також організація чотирьох функціональних зон: заповідної, регульованої рекреації, стаціонарної рекреації та господарської (див. рисунок).

Відповідно до "Положення про національний природний парк" (Polozhennya..., 2005) із урахуванням вимог Закону України "Про природно-заповідний фонд" (Zakon..., 1992) і рекомендацій МСОП щодо зонування національних природних парків (Chape et al., 2003) здійснено функціональне зонування території долини Куяльницького лиману. Воно передбачає виділення певних ділянок – функціональних зон. Для кожної, відповідно до статті 21 названого Закону, з урахуванням наукової, рекреаційної, ресурсної, історико-культурної та інших цінностей її природних комплексів та об'єктів, встановлюється відповідний режим охорони та збереження, відновлення та невиснажного використання.

Заповідна зона (пл. 4482,0 га) складається з двох поєднаних акваторією лиману, але різних за площею територій. Перша займатиме ділянки ландшафтів лівобережної частини від верхів'я лиману до берегової частини біля с. Кубанка (Лиманський р-н). Включатиме, насамперед, степові схили з балками і ярами від плакорних територій до берегової лінії, рівнинні незатоплювані й періодично затоплювані ділянки берегової частини Куяльницького лиману та його акваторії. Тут на значних за розмірами площах представлені найцінніші в соціологічному відношенні угруповання зональних степів за участі видів роду *Stipa* L. Угруповання асоціації *Stipo lessingianae-Salvietum nutantis* Vynokurov 2014 союзу *Stipo lessingianae-Salvion nutantis* Vynokurov 2014 займають великі площі на схилах верхньої лівобережної частини долини лиману на ділянках, де понтичні вапняки залягають близько до поверхні, стабілізуючи зсувні процеси. Нижче Новокубанської балки вони трапляються вже зрідка. Особливу наукову цінність мають розташовані біля підніжжя лівобережних схилів та на їхніх нижніх частинах угруповання асоціації *Anisantho tectori-Glycyrrhizetum glabrae* Dubyna,

Dziuba et Vakarenko in Dubyna et al. 2017 (порядок *Glycyrrhizetalia glabrae* Golub et Mirkin in Golub 1995, союз *Glycyrrhizion glabrae* Golub et Mirkin in Golub 1995), в яких домінує *Glycyrrhiza glabra* L. – вид, включений у Червону книгу України (Chervona knyha..., 2009). Названі угруповання займають ділянки з глинистими ґрунтами під прямовисними урвищами, які характеризуються постійними осипами та зсувами ґрунту (Dubyna et al., 2017a). Значний науковий інтерес представляють також угруповання кам'янистих відслонень та кам'янисто-щербенистих ґрунтів, які на даній території також займають значні площі та представлені угрупованнями *Ephedra distachya* comm. (порядок *Festucetalia valesiacaе* Soó 1947, союз *Festucion valesiacaе* Klika 1931) та асоціації *Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi* Dubyna, Dziuba et Vakarenko ass. nova prov. (порядок *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis* Pop 1968, союз *Potentillo arenariae-Linion czerniaevii* Krasova et Smetana 1999). Ценози *Ephedra distachya* comm. займають ділянки зі змитими кам'янистими або щербенистими ґрунтами на середніх та верхніх частинах схилів, або формують вузькі смуги вздовж обривів плато та схилів балок. Вони частіше трапляються на правобережжі, а на лівобережжі – лише на території заповідної зони. Крім степової, відзначається багатством та різноманітністю рослинність рівнинних територій. Тут представлені малопорушені, типові для степової зони засоленолучні, солонцеві та солончакові угруповання. Другу частину заповідної зони займатимуть ділянки ландшафтів правобережної зони від с. Котовка до с. Ільїнка (Біляївський р-н). Вона включатиме, як і попередня, степові схили високої крутизни з балками і ярами від плакорних територій до берегової лінії, а також рівнинні незатоплювані й періодично затоплювані ділянки берегової частини Куяльницького лиману та його акваторії на відстані близько 1 км. Тут представлені типові й раритетні степові угруповання. Значно більші площі займають ценози деревно-чагарникової рослинності. Вони представлені угрупованнями двох класів – *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tx. 1961 та *Salicetea purpureae* Moog 1958. Угруповання першого класу займають значні площі цієї частини заповідної зони. Серед них найбільшими розмірами відзначаються угруповання союзу *Berberidion vulgaris* Br.-Bl. 1950, представлені ценозами *Berberis vulgaris* comm.,

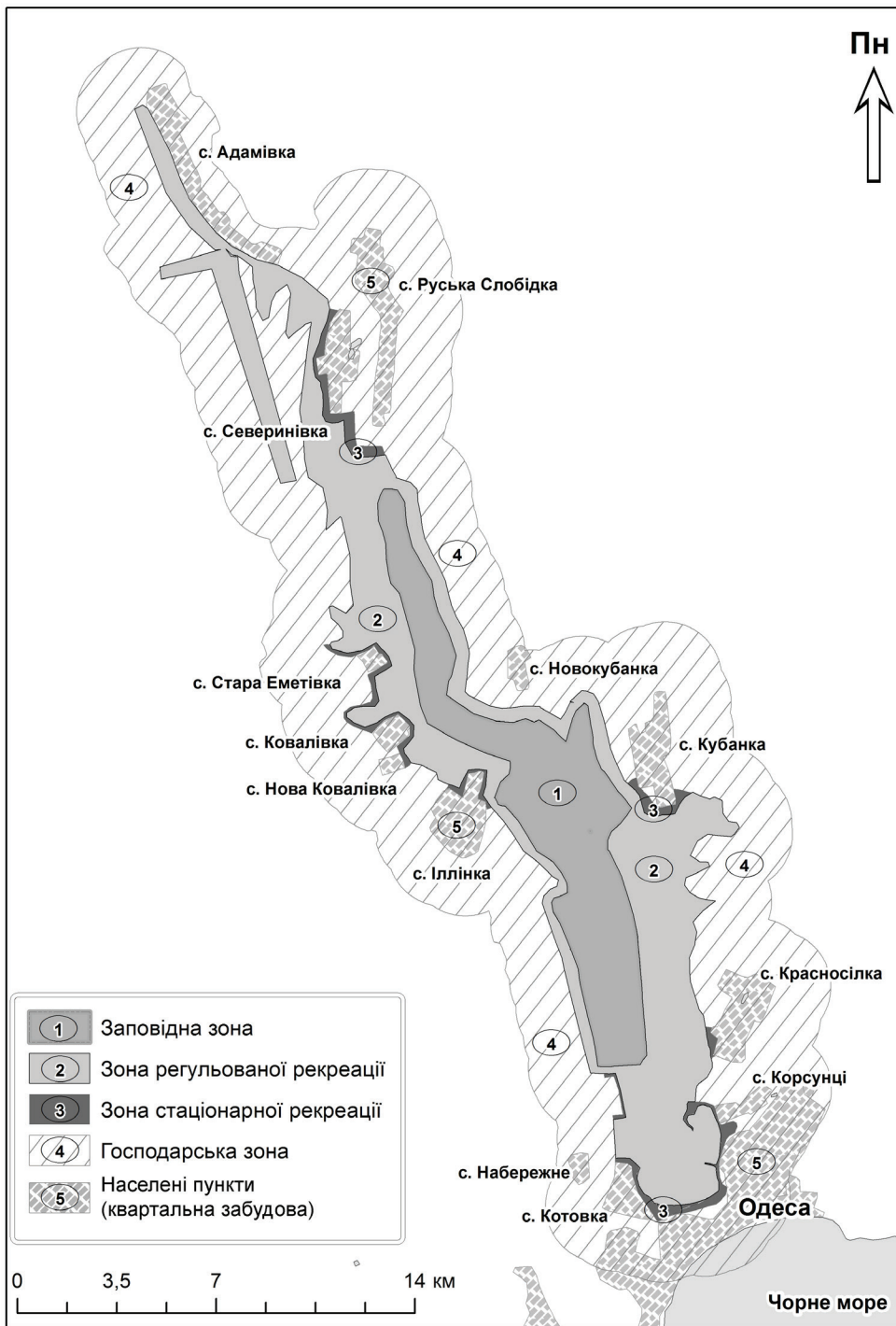


Рисунок. Картохема функціонального зонування проектного Національного природного парку "Куяльницький": 1 – заповідна зона; 2 – зона регульованої рекреації; 3 – зона стаціонарної рекреації; 4 – господарська зона; 5 – населені пункти

Figure. A scheme map of the functional zoning of the projected Kuialnytskyi National Nature Park:

1 – protected zone; 2 – zone of regulated recreation; 3 – zone of stationary recreation; 4 – zone of traditional land use; 5 – settlements

Berberis vulgaris-Cerasus mahaleb comm., *Crataegus monogyna-Cotinus coggygria* comm. та *Crataegus monogyna-Rosa canina* comm. Слід відзначити, що угруповання *Berberis vulgaris* comm. та *Berberis vulgaris-Cerasus mahaleb* comm. поширені виключно на схилах правого берега, де займають досить значні площі, зокрема поблизу с. Ільїнка. Вони відзначаються багатовидовим чагарниковим ярусом, у складі якого, крім *Berberis vulgaris* L., беруть участь *Cerasus mahaleb* (L.) Mill., *Rhamnus catartica* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Caragana frutex* (L.) K. Koch, *Ligustrum vulgare* L., *Prunus stepposa* Kotov. У трав'яному ярусі переважають мезофітні та ксеромезофітні види – *Nepeta pannonica* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Fragaria viridis* Duchesne, *Valeriana officinalis* L., *Asparagus verticillatus* L. Ще Л.С. Шестериков (Shesterikov, 1894) також вважав *Berberis vulgaris* на цій території природного походження. Це підтверджується дослідженнями Г.В. Васильєвої зі співавторами (Vasilyeva et al., 2017), що свідчить про її природоохоронну цінність і необхідність абсолютного заповідання цього угруповання. На значних площах тут також поширені угруповання *Crataegus monogyna-Cotinus coggygria* comm. Як і попередні, вони трапляються на схилах, де утворюють зімкнуті зарості в широких балках та улоговинах, а також *Crataegus monogyna-Rosa canina* comm. Це типові, інколи досить розріджені зарості степових чагарників з домінуванням *Rosa canina* L. та *Rosa* sp., трав'яний покрив яких утворюють степові види *Festuca valesiaca* aggr., *Marrubium peregrinum* L., *Salvia nemorosa* L. aggr., *Potentilla obscura* Willd., *Teucrium chamaedrys* L. Особливістю даної території є також угруповання союзу *Prunion spinosae* Soó (1931) 1940, репрезентовані асоціацією *Prunetum spinosae* Tx. 1952, що в долині лиману трапляються рідко, лише на правобережжі, і займають найбільші площі на території проекрованої заповідної зони. Вони розташовуються на північних та північно-східних схилах Ковалівської та Ільїнської балок, подекуди займаючи місця деградованих деревних насаджень на штучних терасах. Як і на території попереднього масиву заповідної зони, рослинність рівнинних територій відзначається різноманітністю. Окрім вже названих типових, тут найбільші площі займають угруповання класу *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novák 1941. Вони формуються на ділянках виклинювання джерел прісних вод, мережа яких найбільше

представлена саме на цій території. Угруповання характеризуються високою продуктивністю та виконують важливу біотопічну функцію.

В обґрунтуванні функціонального зонування, виконаного Українським товариством охорони птахів у 2013 р. і прийнятого за основу Мінприроди і Одеським управлінням екології, до складу заповідної зони включений острів, розташований у правобережній частині пониззя лиману, довжина якого близько 1000 м, ширина 30–50 м. Він складений із черепашикових уламків та заглиблених у ґрунт різних за довжиною дерев'яних паль і був у минулому частиною соледобувного комплексу. За даними авторів, тут гніздилися й використовували територію десятки видів птахів, чисельністю в окремі роки до 40 тис. особин (Rusev et al., 2005).

Як показали наші спостереження, в останні 5 років тут відбулися суттєві зміни. Внаслідок зменшення обводнення лиману названа для заповідання ділянка стала доступною для автомобільного транспорту. Сюди приїжджає на відпочинок велика кількість туристів. Частина черепашику складена в окремі купи та вивозиться з території острова, тому він втратив своє значення як оселище для птахів і в запропонованому зонуванні не включений до складу заповідної зони.

На територіях, що входять до заповідної зони, будуть забезпечені також належною охороною 12 видів судинних рослин, включених у Червону книгу України (*Stipa capillata* L., *S. lessingiana* Trin. & Rupr., *S. pulcherrima* K. Koch, *S. tirsia* Steven, *S. ucrainica* P.K. Smirn., *Adonis vernalis* L., *A. volgensis* Steven, *Crambe tatarica* Sebeók, *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *Paeonia tenuifolia* L., *Tulipa schrenkii* Regel, *Astragalus henningii* (Steven) Klokov, *Crocus reticulatus* Steven ex Adams) та угруповання 12 синтаксонів в ранзі асоціацій (за домінантною класифікацією), включених у Зелену книгу України (Zelena knyha..., 2009): *Amygdaletum (nanae) festucosum (valesiacaе)*, *Batrachietum rionii purum*, *Glycyrrhisetum (glabrae) festucosum (valesiacaе)*, *Glycyrrhisetum glabrae purum*, *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiacaе)*, *Stipetum (capillatae) bromopsidosum (inermis)*, *Stipetum (capillatae) stiposum (lessingianaе)*, *Stipetum (lessingianaе) festucosum (valesiacaе)*, *Stipetum (lessingianaе) poosum (angustifoliae)*, *Stipetum (lessingianaе) botriochloosum (ischaemi)*, *Stipetum (pulcherrimaе) crinitariosum (villosaе)*, *Stipetum (ucrainicaе) festucosum (valesiacaе)*. Крім цього,

отримають належну охорону регіонально рідкісні види рослин та їхні угруповання. У проектуваному парку вони найпоширеніші та займають найбільші площі в Північному Причорномор'ї (Ennan et al., 2018).

Для охорони, збереження й відтворення зональних природних комплексів заповідної зони на територіях з порушеними ектопами мають бути проведені відновлювальні заходи. Це стосується, насамперед, ділянок кар'єрів, ярів штучного походження, сезонних автомобільних шляхів, стежок для велосипедного туризму тощо. Є очевидною необхідність невідкладного й термінового відновлення гідрологічного режиму річок басейну Куяльницького лиману і, в першу чергу тих, що проходять територією заповідної зони або прилягають до неї. Обов'язковим має бути постійне здійснення протипожежних і санітарних заходів, які не порушують режиму заповідності території.

Зона регульованої рекреації (пл. 8987,0 га), з огляду на ландшафтні особливості Куяльницького лиману, займатиме найбільші площі (рис. 1). На них уводиться заказний режим охорони. Така зона включає території, що не входять до складу заповідної, але мають природоохоронну, природоосвітню, пізнавальну й рекреаційну цінність. Це ділянки гирлової області р. Великий Куяльник, схили та рівнинні території правого та лівого бережної частин, а також акваторії Куяльницького лиману. Її межі, як і попередньої, у верхніх частинах схилів обмежуються плакорними територіями. У зоні регульованої рекреації на схилах представлені типові зональні степові та деревно-чагарникові угруповання, на рівнинних територіях – засолено-лучні, солонцеві й солончакові. Відмінною особливістю таких ділянок є переважання територій, на яких відбуваються дигресивно-демутаційні зміни, зокрема степової та чагарникової рослинності внаслідок щорічних стихійних пожеж. На території зони представлені різні за площею масиви деревних насаджень, що висаджувалися у 1960-х роках. Найбільший суцільний масив (142 га) знаходиться біля с. Северинівки (Лиманський р-н). Значні площі лісових насаджень створені у пониззі долини р. Великий Куяльник вище цього села. Найпоширенішими тут є угруповання *Ulmus glabra-Quercus robur* comm. та *Ulmus laevis* comm. (клас *Robinietaea* Jurko ex Hadač et Sofron 1980,

порядок *Chelidonio-Robinietaea* Jurko ex Hadač et Sofron 1980, союз *Balloto nigrae-Robinion* Hadač et Sofron 1980). У їхньому складі представлені види місцевої дендрофлори (*Quercus robur* L., *Ulmus glabra* Huds., *Fraxinus excelsior* L., *Ligustrum vulgare*, *Acer tataricum* L., *Euonymus europaeus* L.) та інтродуценти (*Celtis occidentalis* L., *Syringa vulgaris* L.). На правобережних схилах долини в районі виходу джерела створені моновидові насадження – *Celtis occidentalis* (*Celtis occidentalis* comm.). Вони у поєднанні з аборигенною рослинністю створюють мальовничий ландшафт і мають естетичну та рекреаційну цінність. Штучні деревно-чагарникові насадження займають великі площі на правобережних терасованих схилах. Тут найчастіше представлені *Elaeagnus angustifolia* L., *E. commutata* Bernh. ex Rydb., *Amygdalus nana* L., *Armeniaca vulgaris* Lam., *Juglans regia* L., *Malus domestica* Borkh., *Ulmus laevis* Pall., *Pinus pallasiana* D. Don, *Berberis vulgaris*, *Rosa canina*, *Rhamnus catartica*, *Crataegus monogyna*. Слід відзначити, що насінневого поновлення штучних насаджень не відбувається, тому на терасах з розрідженими або деградуючими внаслідок пожеж деревними насадженнями відновлюються степові угруповання з домінуванням *Stipa lessingiana* та *Festuca valesiaca*, рідше *Stipa pulcherrima* або *S. ucrainica*.

Зона регульованої рекреації включає території, що відзначаються збереженістю природних екосистем і високим бальнеологічним потенціалом. Їхня цінність полягає не лише в самому лимані з його солоною водою і пелоїдами, але й в своєрідному мікрокліматі, який формується в долині. Насичене іонами солей у поєднанні з фітонцидами ароматичних видів рослин повітря є виключно сприятливим для лікування багатьох захворювань дихальної системи. Саме території даної зони та прилеглі до неї мають ввійти до складу округу санітарної охорони лікувального комплексу "Куяльницький". У межах цієї території забороняються будь-які роботи, що призводять до забруднення ґрунтів, повітря, води, завдають шкоди природній рослинності та лісовим насадженням, викликають розвиток ерозійних процесів і негативно впливають на природні лікувальні ресурси, санітарний, та екологічний стан природних комплексів цього курорту. На території зони регульованої рекреації, як вже відзначалося, вводиться заказний режим охорони. Не дозволяються рубки

лісу, за винятком санітарних, проїзд та зупинка автомобільного транспорту, розташування наметових таборів, розведення вогнищ та інша діяльність, яка може вплинути на стан природних комплексів та зменшити природну й рекреаційну цінність території. Особливої уваги слід надати облаштуванню джерел мінеральної та прісної води. Дозволяється в установленому порядку збір грибів, ягід і плодів з дотриманням природоохоронного законодавства, короткотривалий відпочинок, прокладання та обладнання екологічних стежок і місць для купання. Для задоволення потреб працівників парку та місцевого населення, що проживає на його території, дозволяється на спеціально відведених ділянках здійснювати випасання худоби, сінокосіння, заготівлю палива.

Зона стаціонарної рекреації (пл. 738,0 га) включає території, що належать лікувальному санаторію "Куяльник", та ті, що знаходяться на межі міської зони м. Одеси та окремих населених пунктів Біляївського р-ну. Вона виконуватиме функцію забезпечення курортної інфраструктури, а також обслуговування відпочиваючих і відвідувачів парку. Зона призначена для розміщення готелів, кемпінгів та інших рекреаційних об'єктів. Її режим має бути спрямований на охорону, невиснажене та диверсифіковане використання бальнеологічних та інших природних ресурсів. Під заборону має бути господарська діяльність, не пов'язана з цільовим призначенням цієї функціональної зони або яка може негативно вплинути на стан природних комплексів та об'єктів заповідної та зони регульованої рекреації.

З огляду на високий рекреаційний потенціал водойм і прилеглих територій Куяльницького пересипу та пропозиції, що вже тривалий час висвітлюються в засобах масової інформації стосовно створення аквапарку, очевидно є доцільність включення всіх його територій до складу зони стаціонарної рекреації. Досить перспективним є також створення цільових фітоергономічного й фітотерапійного парків і відповідних об'єктів інфраструктури (Ivanchenko et al., 1989; Ennan et al., 2018). Необхідність їхньої організації зумовлюється зростаючими потребами населення у лікуванні та відпочинку. Крім виконання цільових завдань, зокрема лікувально-оздоровчого та бальнеологічного, організованого туризму й надання послуг на різні види відпочинку, вони сприятимуть також виконанню

базових функцій парку – охороні, збереженню та відновленню ландшафтів, раритетних рослин і тварин та їхніх угруповань (Ennan et al., 2018). Розвиток Національного природного парку та установ, що його обслуговують у поєднанні з іншими галузями народного господарства, сприятимуть суттєвому поліпшенню й зміцненню економічної сфери та підвищенню рівня використання трудових ресурсів регіону.

Господарська зона (пл. 29738,0 га) охоплює території населених пунктів та прилеглих до зони регульованої й стаціонарної рекреації державних і приватних земель. Вона являє собою рівнинні ділянки, а також схили й балки з тимчасовими водотоками. Тут переважають орні землі та штучні лісонасадження. На схилах представлені степові угруповання за участі раритетних ценозів. На окремих ділянках з незначним випасом відбуваються демутаційні процеси. На території зони господарська діяльність здійснюється з дотриманням вимог та обмежень, встановлених для антропогенних ландшафтів національних природних парків. Відповідно до історичного характеру господарювання, на території цієї зони проектного парку доцільно виділити дві підзони. До першої мають бути віднесені території, на яких здійснюються традиційні види діяльності (поля, городи, громадські пасовища, тощо). До неї мають увійти також території занедбаних соляних промислів з перспективою для підвищення рекреаційної привабливості, їхнього відновлення, а також ділянки сучасного видобування пелоїдів. До другої мають належати території балок і ярів, що не входять до складу заповідної та рекреаційної зон, зі створеними тут деревними та чагарниковими штучними насадженнями. В їхньому складі багато плодово-ягідних видів рослин, які є джерелом вітамінної та лікарської сировини. Тут дозволені регламентований збір плодів, ягід та лікарських рослин, а також, відповідно до діючого законодавства, полювання. Всі види діяльності на території господарської зони мають бути строго регламентованими.

Господарська зона включає території навколо проектного парку із середньою шириною 2000–3000 м, що, відповідно до Водного кодексу України, цілком вкладається у межі водоохоронної зони вздовж лиманів. Необхідність її створення в таких розмірах зумовлена надмірним антропоїчним впливом, що спостерігається на території, яка

прилягає до проектного НПП. Зокрема, тут поблизу прибережної частини лиману знаходяться 12 населених пунктів, розташована інфраструктура санаторію "Куяльник" та територія військових складів. У верхній частині лиману прокладені газо- і нафтопроводи та опори високовольтної лінії електромережі. Мають місце надмірний перевипас, рекреаційний вплив та формування стихійних сміттєзвалищ (Bondarenko et al., 2012). Населені пункти, які розташовані переважно на схилах, орієнтованих до лиману, створюють небезпеку його забруднення побутовими стоками. На цих територіях господарська зона є ширшою і прокладена також з урахуванням балок і ярів.

Крім проведення широкомасштабних санітарних робіт з утилізації стихійних сміттєзвалищ, заборони скидання побутових стоків згідно до положень Водного, Земельного та Лісового кодексів України, очевидно є необхідність створення захисних деревно-чагарникових насаджень уздовж кордонів проектного парку. Вони сприятимуть запобіганню вітрової та водної ерозії, зсувів на схилах, а також протистоятимуть забрудненню екосистем. Більш доцільним є використання аборигенних порід дерев і чагарників для запобігання біологічного забруднення природних рослинних угруповань долини Куяльницького лиману.

Успішність та ефективність рекреаційного використання території проектного парку та реалізації природоохоронних заходів вимагає створення рекреаційної інфраструктури та об'єктів туристичної індустрії. Тому на відповідному рівні необхідно прийняти рішення про передачу окремих адміністративних чи іншого призначення (колишні військові складські приміщення) будівельних споруд, включаючи невідреставровані та маловикористовувані, для потреб проектного парку. Вирішення цього питання сприятиме зменшенню капіталовкладень у будівництво й скоротить терміни його повнопланової організації та експлуатації.

Очевидною є необхідність впровадження загальнодоступних інформаційно-комунікаційних технологій, які об'єктивно інформуватимуть про

діяльність органів, відповідальних за прийняття директивних рішень, широко висвітлюватимуть дискусійні екологічні, соціальні, економічні питання тощо. Це дозволить уникнути негативних рішень та дій, які, на жаль, мають місце, зокрема з використання ресурсів Куяльницького лиману, та суттєво поліпшить ефективність його природоохоронного впорядкування.

Найзначнішим результатом створення Національного природного парку, звичайно, стане охорона та збереження природних комплексів, ландшафтного та біотичного різноманіття, що дозволить суттєво примножити багатство місцевої флори і фауни, а також природних рослинних ресурсів регіону. Особливою умовою створення парку є врахування інтересів місцевого населення, зокрема щодо традиційного природокористування (сінокосіння, випас худоби, бджільництво, збір плодів та лікарських рослин, народні промисли, тощо). Лише за умов тісної співпраці з місцевим населенням, поєднання завдань зі збереження природного та ландшафтного різноманіття території з її соціально-економічним розвитком є запорукою успішного функціонування національного природного парку.

Створення НПП стане також значним стимулом для туристичного освоєння регіону. Це призведе до позитивних соціальних наслідків, зокрема, формуватиме додатковий попит на послуги з проживання та харчування, які надаватиме місцеве населення. Розвиток інфраструктури парку сприятиме відновленню та повноцінному функціонуванню населених пунктів регіону, а також примноженню його культурних цінностей. Рекреаційна діяльність на території парку буде прямою інвестицією в економічний розвиток регіону. Створення нового природоохоронного об'єкту в статусі національного природного парку сприятиме організації нових рекреаційних осередків і слугуватиме основою для переорієнтації економіки території регіону з інтенсивного природокористування на розвиток оздоровчо-рекреаційної та туристичної індустрії.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Adobovskiy V.V., Shykhaleeva H.N., Shurova N.M. In: *Ekologichna bezpeka pryberezhnoi ta shelfovoi zon ta kompleksne vykorystannya resursiv shelfu*. Sevastopol, 2002, vol. 2, issue 16, pp. 71–80. [Адобовский В.В., Шихалеева Г.Н., Шурова Н.М. Современное состояние и экологические проблемы Куяльницького лимана. В зб.: *Екологічна безпека прибережної та шельфової зон та комплексне використання ресурсів шельфу*. Севастополь, 2002, т. 2, вип. 16, с. 71–80].
- Bondarenko O.Yu., Vasylyeva T.V., Petrusenko V.V., Shykhaleeva H.M., Kiryushkina H.M. *Ahrarnyi visnyk Prychornomor'ya*, 2012, 61: 26–30. [Бондаренко О.Ю., Васильева Т.В., Петрушенко В.В., Шихалеєва Г.М., Кірюшкіна Г.М. Синантропні види рослин у структурі фітоценозів узбережжя Куяльницького лиману. *Аграр. вісн. Причорномор'я*, 2012, 61: 26–30].
- Chape S., Blyth S., Fish L., Fox Ph., Spalding M. *United Nations List of Protected Areas*. Cambridge, UK/Gland, Switzerland, 2003, 45 pp.
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalkonsalting, 2009, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 2009, 912 с.].
- Convention on Wetlands of International Importance especially as Waterfowl Habitat*. Ramsar, 1971. Available at: http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/995_031
- Convention on Biological Diversity*. United Nations, 1992. Available at: <https://www.cbd.int/convention/default.shtml>
- Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats*. Bern, 1979. Available at: <http://www.coe.int/en/web/conventions/full-list/-/conventions/treaty/104>
- Dubyna D.V., Ennan A.A., Vakarenko L.P., Dziuba T.P., Shykhaleeva H.M. *Ukr. Bot. J.*, 2017a, 74(1): 56–63. [Дубина Д.В., Еннан А.А., Вакаренко Л.П., Дзюба Т.П., Шихалеєва Г.М. Нова знахідка *Glycyrrhiza glabra (Fabaceae)* в Одеській області. *Укр. бот. журн.*, 2017a, 74(1): 56–63]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.01.056>
- Dubyna D.V., Ennan A.A., Vakarenko L.P., Dzyuba T.P., Shykhaleeva H.M. In: *Materialy XIV Z'yizdu Ukrainського ботаничного товариства*. Kyiv, 2017b, pp. 47. [Дубина Д.В., Еннан А.А., Вакаренко Л.П., Дзюба Т.П., Шихалеєва Г.М. Фіторізноманіття та природно-ресурсний потенціал Куяльницького лиману (Одеська обл.): проблеми і рішення. У кн.: *Матеріали XIV з'їзду Українського ботаничного товариства (м. Київ, 25–26 квітня 2017 р.)*. Київ, 2017b, с. 47].
- Dubyna D.V., Ennan A.A., Vakarenko L.P., Dzyuba T.P., Shykhaleeva H.M. In: *Zapovidna sprava u stepoviy zoni Ukrainy (do 90-richchya vid stvorennya Nadmorskyykh zapovidnykiv)*. Ser. Conservation Biology in Ukraine. Kyiv, 2017c, vol. 1, 2, issue 2, pp. 248–254. [Дубина Д.В., Еннан А.А., Вакаренко Л.П., Дзюба Т.П., Шихалеєва Г.М. Стратегія збереження рослинного покриву долини Куяльницького лиману. В зб.: *Заповідна справа у степовій зоні України (до 90-річчя від створення Надморських заповідників): мат. Всеукр. наук.-практ. конф. (с. Урзуф, 14–15 березня 2017 р.)*. Сер. "Conservation Biology in Ukraine". Київ, 2017c, вип. 2, т. 1, 2, с. 248–254].
- Dubyna D.V., Ennan A.A., Dzyuba T.P., Vakarenko L.P., Shykhaleeva H.M. *Ukr. Bot. J.*, 2017d, 74(6): 562–573. [Дубина Д.В., Еннан А.А., Дзюба Т.П. Вакаренко Л.П., Шихалеєва Г.М. Синтаксономія галофітної рослинності Куяльницького лиману. *Укр. бот. журн.*, 2017d, 74(6): 562–573]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.562>
- Dubyna D.V., Ustyenko P.M., Vakarenko L.P., Voiko P.M., Voiko M.F. *Chornomors'k. bot. z.*, 2011, 7(4): 318–328. [Дубина Д.В., Устименко П.М., Вакаренко Л.П., Бойко П.М., Бойко М.Ф. Екомережа степової зони України: графічна модель, структурні елементи. *Чорноморськ. бот. ж.*, 2011, 7(4): 318–328].
- Ennan A., Dubyna D., Tsarenko P., Vakarenko L., Dzyuba T., Shykhaleeva H. *Visnyk NAN Ukrainy*, 2018, 6: 93–109. [Еннан А., Дубина Д., Царенко П., Вакаренко Л., Дзюба Т., Шихалеєва Г. Як відновити екосистему Куяльницького лиману. *Вісник НАН України*, 2018, 6: 93–109]. <https://doi.org/10.15407/vsn2018.06.093>
- Ennan A.A., Shikhaleev I.I., Shikhaleeva G.N., Adobovskiy V.V., Kiryushkina A.N. *Visnyk Odeskoho nats. univ. Ser. Khimiya*, 2014, 19(3): 60–69. [Еннан А.А., Шихалеев И.И., Шихалеєва Г.Н., Адобовский В.В., Кірюшкіна А.Н. Причины и последствия деградации Куяльницького лимана (Северо-Западное Причерноморье, Украина). *Вісник Одеськ. нац. ун-ту. Сер. Хімія*, 2014, 19(3): 60–69].
- Ennan A.A., Shikhaleeva G.N., Babinets S.K., Chursina O.D. In: *Stan navkolysnogo pryrodnoho seredovyschcha v Odeskiy oblasti, Derzhupravlinnya navk. pryrodnoho seredovyschcha v Odeskiy obl.* Odesa: TES, 2009, part 111, pp. 45–49. [Еннан А.А., Шихалеєва Г.Н., Бабинец С.К., Чурсина О.Д. Экологическое состояние Куяльницького лимана. В кн.: *Стан навколишнього природного середовища в Одеській області, Держуправління навк. природного середовища в Одеській обл.* Одеса: ТЕС, 2009, ч. 111, с. 45–49].
- Ennan A.A., Shikhaleeva G.N., Kiryushkina A.N. In: *Pryrodno-resursnyi potentsial Kuyalnytskoho ta Khadzhybeyskoho lymaniv, terytorii mizhlymanna: suchasnyi stan, perspektyvu rozvytku: mat. Vseukr. nauk.-prakt. konf. (Odesa, 18–20 lystop. 2015 r.)*. Odesa: TES, 2015, pp. 142–146. [Еннан А.А., Шихалеєва Г.Н., Кірюшкіна А.Н. Экологическое состояние Куяльницького лимана. В кн.: *Природно-ресурсний потенціал Куяльницького та Хаджибейського лиманів, території міжлимання: сучасний стан, перспективи розвитку: мат. Всеукр. наук.-практ. конф. (Одеса, 18–20 листоп. 2015 р.)*. Одеса: ТЕС, 2015, с. 142–146].
- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *J. Veget. Sci.*, 2001, 12: 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>
- Ivanchenko V.A., Grodzinskiy A.M., Cherevchenko T.M., Lebeda A.P. *Fitoergonomika (Phytoergonomy)*. Kiev: Naukova Dumka, 1989, 296 pp. [Иванченко В.А., Гродзинский А.М., Черевченко Т.М., Лебеда А.П. *Фитозергономика*. Киев: Наук. думка, 1989, 296 с.].
- Karakash I.I. In: *Pryrodno-resursnyi potentsial Kuyalnytskoho ta Khadzhybeyskoho lymaniv, terytorii mizhlymanna: suchasnyi stan, perspektyvu rozvytku: mat. Vseukr. nauk.-*

- prakt. konf. (Odesa, 18–20 lystop. 2015 r.)*. Odesa: TES, 2015, pp. 56–59. [Каракаш І.І. Про встановлення правового положення Куяльницького лиману та курорту Куяльник. У кн.: *Природно-ресурсний потенціал Куяльницького та Хаджибейського лиманів, території міжліманя: сучасний стан, перспективи розвитку: матер. Всеукр.-практ. конф. (Odesa 18–20 lystop. 2015 p.)*. Odesa: TES, 2015, с. 56–59].
- Kostyliv O.V. *Ukr. Bot. J.*, 1987, 44(5): 81–84. [Костилюв О.В. Рослинність схилів Куяльницького лиману. *Укр. бот. журн.*, 1987, 44(5): 81–84.]
- Kostyliv O.V. *Ukr. Bot. J.*, 1983, 40(1): 93–97. [Костилюв О.В. Степові ділянки Правобережного Причорномор'я, що заслуговують на охорону. *Укр. бот. журн.*, 1983, 40(1): 93–97].
- Krashenyynykov I.M., Horshkova S.H., Ivanova I.A. *Trudy Glavnogo bot. sada*, 1928, 2: 160–305. [Крашенинников І.М., Горшкова С.Г., Иванова І.А. Ботанико-географічна характеристика районів елементарних ландшафтів долини Нижнього Дона от устья до станицы Мелеховской. *Труды Глав. бот. сада*, 1928, 2: 160–305].
- Krytska L.I. *Ukr. Bot. J.*, 1985, 42(2): 1–5. [Крицька Л.І. Аналіз флори степів та вапняків відслонень Правобережного злакового Степу. *Укр. бот. журн.*, 1985, 42(2): 1–5].
- Krytska L.I. *Ukr. Bot. J.*, 1988, 45(4): 15–19. [Крицька Л.І. Ендемізм флори степів та вапнякових відслонень Правобережного Злакового Степу. *Укр. бот. журн.*, 1988, 45(4): 15–19].
- Lavrenko E.M. *Izvestiya heohr. o-va*, 1936, 68(1): 35–43. [Лавренко Е.М. К вопросу о возрасте псаммоэндемизма на юге Европейской части СССР. *Изв. геогр. о-ва*, 1936, 68(1): 35–43].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 1999, xxiii + 345 pp.
- Moysiyenko I.I. *Chornomors'k. bot. z.*, 2011, 7(4): 347–355. [Мойсієнко І.І. Ескіз Екологічної Екомережі Північного Причорномор'я. *Чорноморськ. бот. ж.*, 2011, 7(4): 347–355].
- Polozhennya pro Proekt orhanizatsii terytorii natsionalnoho pryrodnoho parku, okhorony, vidtvorennya ta rekreatsijnogo vykorystannya yoho pryrodnykh kompleksiv i ob'ektiv*. Kyiv, 2005 [Положення про Проект організації території національного природного парку, охорони, відтворення та рекреаційного використання його природних комплексів і об'єктів. Київ, 2005]. Available at: <http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0831-05>
- Porova O.M. In: *Roslynnyi svit u Chervoniy knyzi Ukrainy: vprovadzhennya hlobalnoi stratehii zberezhenya roslin*. Lviv: Prostir-M, 2014, pp. 142–144. [Попова О.М. Соцотфіти узбережжя Куяльницького лиману (Одеська область). В кн.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин: матер. III Міжнар. наук. конф. (Львів, 4–7 червня 2014 р.)*. Львів: Простір-М, 2014, с. 142–144].
- Porova O.M. *Visnyk Odeskoho nats. univ. Ser. Biologiya*, 2002, 7(1): 278–290. [Попова О.М. Судинні рослини Одеської області з Червоної книги України, Світового та Європейського Червоних списків. *Вісник Одеськ. нац. ун-ту. Сер. Біологія*, 2002, 7(1): 278–290].
- Roleček J., Tichý L., Zelený D., Chytrý M. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *J. Veget. Sci.*, 2009, 20: 596–602. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x>
- Rusev I.T., Popova E.N. In: *Ecologiya mist ta rekreatsijnynykh zon: mat. nauk.-prakt. konf. (Odesa, 3–4 chervnya 2010 r.)*. Odesa, 2010, pp. 314–322. [Русев І.Т., Попова Е.Н. Куяльницький лиман как национальный природный парк. В кн.: *Екологія міст та рекреаційних зон: матер. Всеукр. наук.-практ. конф. (Odesa, 3–4 chervnya 2010 r.)*. Odesa, 2010, с. 314–322].
- Rusev Y.T., Korzyukov A.Y., Sokolovskiy D.S., Ovcharov A.A., Artamonov V.A., Redynov K.A., Voblenko A.S. In: *Byulleten ROM: Itohy rehyonalnoho ornitologicheskoho monitorynha. Avhust 2004 h. Azovo-Chernomorskoe poberezhje Ukrainy*, 2005, vol. 2, 28 pp. [Русев І.Т., Корзюков А.И., Соколовский Д.С., Овчаров А.А., Артамонов В.А., Рединов К.А., Вобленко А.С. Результаты учетов птиц на Одесских лиманах: Сухом, Хаджибейском, Куяльницком, Большом и Малом Аджалыке, Тилигульском и Соленом озере у с. Морское. *Бюлл. РОМ: Итоги регионального орнитологического мониторинга. Август 2004 г. Азово-Черноморское побережье Украины*, 2005, т. 2, 28 с.].
- Shaposhnikova L.A. In: *Study of steppe nature: mat. mezhevuzov. simp. (22–28 aprelya 1968 g., Odesa)*. Odesa, 1968, pp. 151–152. [Шапошнікова Л.А. Фрагменти степної рослинності на схилах причорноморських лиманів. В кн.: *Изучение природы степей: матер. межвуз. симпоз. (Одесса, 22–28 апреля 1968 г.)*. Одесса, 1968, с. 151–152].
- Shesterikov L.S. *Materialy dlya flory yugo-zapadnoy chasti Odesskogo uезда Khersonskoy gubernii*. Odesa: tipografiya A. Shultse, 1894, 136 pp. [Шестериков Л.С. *Материалы для флоры юго-западной части Одесского уезда Херсонской губернии*. Одесса: типография А. Шульце, 1894, 136 с.].
- Tkachenko V.S., Kostylev A.V. *Fitoekologicheskie aspekty gidromeliioratsiy severo-zapadnogo Prichernomor'ya*. Kiev: Naukova Dumka, 1985, 196 pp. [Ткаченко В.С., Костылев А.В. *Фитоэкологические аспекты гидромелиораций северо-западного Причерноморья*. Киев: Наук. думка, 1985, 196 с.].
- Vakarenko L.P., Dubyna D.V. In: *Faltsfeynivski chytannya: mat. VI Mizhnar. konf.*. Kherson: PP Vyshemyrskiy, 2009, pp. 40–45. [Вакаренко Л.П., Дубина Д.В. Куяльницький регіональний ландшафтний парк: перспективи створення і аспекти функціонування. В зб.: *Фальцфейнівські читання: матер. VI Міжнар. конф.* Херсон: ПП Вишемирський, 2009, с. 40–45].
- Vasileva T.V., Ennan A.A., Shikhaleeva G.N. *Sosudistye rasteniya poberezhya Kuyalnitskogo limana*. Odesa: Osvita Ukrainy, 2017, 336 pp. [Васильєва Т.В., Эннан А.А.-А., Шихалеєва Г.Н. *Сосудистые растения побережья Куяльницкого лимана*. Одесса: Освіта України, 2017, 336 с.].
- Zakon Ukrainy "Pro okhoronu navkolyshnoho pryrodnoho sere dovuyshcha"*. Kyiv, 1991. [Закон України "Про охорону навколишнього природного середовища". Київ, 1991]. Available at: <http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/1264-12>

Zakon Ukrainy "Pro pryrodno-zapovidnyi fond Ukrainy". Kyiv, 1992 [Закон України "Про природно-заповідний фонд України". Київ, 1992]. Available at: <http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2456-12>

Zakon Ukrainy "Pro Osnovni zasady (stratehiyu) derzhavnoi ekolohichnoi polityky Ukrainy na period do 2020 roku". Kyiv, 2011 [Закон України "Про Основні засади (стратегію) державної екологічної політики України на період до 2020 року". Київ, 2011]. Available at: <http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/ru/2818-17>

Zakon Ukrainy "Pro kurorty". Kyiv, 2000 [Закон України "Про курорти". Київ, 2000]. Available at: <http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2026-14>

Zelena knyha Ukrainy. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Alterpress, 2009, 448 pp. [Зелена книга України. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Альтерпрес, 2009, 448 с.]

Рекомендує до друку Надійшла 14.03.2018
Я.П. Дідух

Дубина Д.В.^{1,2}, Еннан А.А.-А.², Дзюба Т.П.^{1,2},
Вакаренко Л.П.^{1,2}, Шихалєєва Г.М.², Кірюшкіна Г.М.²
**Проектований Національний природний парк
"Куяльницький" як основа оптимізації довкілля та стійкого
розвитку регіону.** Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 457–469.

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

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

У статті висвітлені основні питання формування природоохоронної стратегії збереження біорізноманіття унікального природно-історичного комплексу – долини Куяльницького лиману. Проведений аналіз запропонованих шляхів і методів його збереження в умовах надмірного посилення антропогенного впливу. Обґрунтована необхідність створення природоохоронного об'єкту установи найвищої категорії – Національного природного парку "Куяльницький". Обговорюється альтернативний варіант стосовно природоохоронного впорядкування території, зокрема організації державного курорту "Куяльницький". Підкреслюється його неприйнятність для розв'язання проблемних екологічних завдань у регіоні, оскільки статус державного курорту не передбачає прямої охорони біорізноманіття. В роботі проаналізовано попереднє функціональне зонування території парку, наведене в літературі, висвітлене його бачення в аспекті актуальних природоохоронних завдань. Викладена стисла характеристика фіорізноманіття його структурних елементів, а також найважливіші й першочергові заходи з організації парку, відновлення та охорони біорізноманіття як основи оптимізації довкілля та стійкого розвитку регіону. Особливістю зонування проектованого парку зі встановлення режимів охорони й природокористування є його спрямованість на охорону та підтримання рекреаційно-бальнеологічного потенціалу Куяльницького лиману. Тому, з огляду на сучасний стан біорізноманіття природно-історичного комплексу Куяльницького лиману уточнено території для організації чотирьох функціональних зон: заповідної (пл. 4482,0 га), регульованої рекреації (8987,0), стаціо-

нарної рекреації (738,0) та господарської (29738,0). Наведена картосхема функціонального зонування проектованого Національного природного парку "Куяльницький".

Ключові слова: Національний природний парк, функціональне зонування, Куяльницький лиман, флора, рослинність, збереження, рекреація, бальнеологічний курорт

Дубына Д.В.^{1,2}, Эннан А.А.-А.², Дзюба Т.П.^{1,2},
Вакаренко Л.П.^{1,2}, Шихалєєва Г.М.², Кірюшкіна А.Н.²
**Проектируемый Национальный природный парк
"Куяльницкий" как основа оптимизации окружающей
среды и устойчивого развития региона.** Укр. бот. журн.,
2018, 75(5): 457–469.

¹Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

²Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього
середовища і людини МОН України та НАН України
ул. Преображенская, 3, Одесса 65000, Украина

В статье освещены основные вопросы формирования природоохранной стратегии сохранения биоразнообразия уникального природно-исторического комплекса – долины Куяльницкого лимана. Проанализированы предложенные пути и методы его сохранения в условиях чрезмерного усиления антропогенного влияния. Обоснована необходимость создания природоохранного объекта наивысшей категории – Национального природного парка "Куяльницкий". Обсуждается альтернативный вариант природоохранного упорядочивания территории, в частности, организации государственного курорта "Куяльницкий". Подчеркивается его неприемлемость для разрешения проблемных экологических задач в регионе, поскольку статус государственного курорта не предусматривает прямой охраны биоразнообразия. В работе дается анализ предварительного функционального зонирования территории парка, изложенного в литературе, освещено его видение в аспекте решения актуальных природоохранных задач. Приведена краткая характеристика фиторазнообразия его структурных элементов, а также важнейшие и первоочередные мероприятия в деле организации парка по восстановлению и охране биоразнообразия – как основы оптимизации окружающей среды и устойчивого развития региона. Особенностью зонирования проектируемого парка по установлению режимов охраны и природопользования является его направленность на охрану и поддержание рекреационно-бальнеологического потенциала Куяльницкого лимана. Поэтому, исходя из современного состояния биоразнообразия природно-исторического комплекса Куяльницкого лимана, уточнены территории для организации четырех функциональных зон: заповедной (пл. 4482,0 га), регулируемой рекреации (8987,0), стационарной рекреации (738,0) и хозяйственной (29738,0). Приведена картосхема функционального зонирования проектируемого Национального природного парка "Куяльницкий".

Ключевые слова: Национальный природный парк, функциональное зонирование, Куяльницкий лиман, флора, растительность, охрана, рекреация, бальнеологический курорт



Морфологічні особливості генеративних органів *Salicornia perennans* (*S. prostrata*) (*Chenopodiaceae*) з узбережжя Куяльницького лиману

Галина М. ШИХАЛЄЄВА¹, Ольга М. ЦАРЕНКО², Зоя М. ЦИМБАЛЮК²,
Алім А.-А. ЕННАН¹, Ганна М. КІРЮШКІНА¹

¹Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього середовища та людини МОН України та НАН України
вул. Преображенська, 3, Одеса 65082, Україна
i.l.monitoring@ukr.net

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

Shykhaleyeva G.M.¹, Tsarenko O.M.², Tsymbalyuk Z.M.², Ennan A.A.-A.¹, Kiryushkina A.M.¹ **Morphological features of generative organs of *Salicornia perennans* (*S. prostrata*) (*Chenopodiaceae*) of the Kuialnytsky Estuary coast.** Ukr. Bot. J., 2018, 75(5): 470–479.

¹Physico-Chemical Institute for Environmental and Human Protection, Ministry of Education and Science of Ukraine, National Academy of Sciences of Ukraine
3 Preobrazhenska Str., Odesa 65082, Ukraine

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

Abstract. Macro- and micromorphological characters of the generative organs of two microcenopopulations of *Salicornia perennans* (*S. prostrata*), conventionally named "red" and "green" forms (by the predominant color of shoots, since the sprout stage until the death of the plant) growing on the coast of the Kuialnyk Estuary (Odesa Region) were studied. The need for a detailed comparative morphological study of the representatives of both microcenopopulations was due to some differences between them revealed earlier in the biochemical composition and ontogeny features. To study the morphological characteristics of inflorescences, flowers, pollen grains, fruits and seeds of *S. perennans*, light and scanning electron microscopy techniques were used. It has been demonstrated that all studied samples of this species are characterized by fleshy, cylindrical, spicate inflorescences on a short stalk. Flowers are without bracts, small, bisexual, immersed in the stem tissue, with a simple, triangular perianth obtuse at the edge, with 1–2 stamens and 2 stigmas. The shape of the flower elements and characteristics of the inflorescence are similar in plants of "green" and "red" microcenopopulations. Pollen grains of *S. perennans* are pantoporate, spheroidal in shape; medium-sized. Pores are circular, with distinct or indistinct borders. The exine sculpture is spinulose, occasionally with small perforations between the spinules, with the sculpture of pore membranes spinulose. The pollen grains of representatives of both microcenopopulations of *S. perennans* are similar (almost indistinguishable). Representatives of both microcenopopulations have ovoid single-seeded fruits with a thin homocellular pericarp, covered with the remains of an almost transparent perianth and very small ovoid seeds covered with short, simple hairs. In all samples of "red" and "green" plants, exotesta has similar surface structure, with a similar ornamentation (anticlinal walls meandering, with precise contours, periclinal walls slightly convex, finely tuberculate). The absence of qualitative carpological features, with the exception of the coloration of the remains of the perianth, between the plants of the studied microcenopopulations, is demonstrated. Further ecological-geographical studies, as well as the use of molecular methods, are necessary for resolving the question of a possible taxonomic status of representatives of the "green" and "red" microcenopopulations.

Keywords: *Chenopodiaceae*, taxonomic status, microcenopopulations, morphological features, generative organs

Вступ

Рід *Salicornia* L. (*Chenopodiaceae*) представлений у світі понад 25 видами, які поширені переважно у північній півкулі — в Європі, Передній та

Центральній Азії, Північній Африці та Північній Америці. Для флори України достовірно відомо два види роду — *Salicornia borysthena* Tzvelev, поширений у Степу в пониззі Дніпра на засолених пісках (на думку М.М. Цвельова (Tzvelev, 1993), ймовірно, є ендемічним видом) та вид, що наводився під назвою *S. prostrata* Pall. — на

© Г.М. ШИХАЛЄЄВА, О.М. ЦАРЕНКО, З.М. ЦИМБАЛЮК, А.А.-А. ЕННАН, Г.М. КІРЮШКІНА, 2018

північному сході Лісостепу у Степу та Криму. Останній вид наводиться у "Flora Europaea" (Ball, 1964) для Східної Європи. Однак на сьогодні не існує єдиної думки щодо визнання цих видів. М.М. Цвельов (Tzvelev, 1993) зазначав, що *S. prostrata* є лише пізнішою назвою *S. perennans* Willd., описаного за одним і тим самим гербарним зразком П.С. Палласа з Уралу. Пріоритетною назвою він вважав *S. perennans* та зазначав, що цей вид заміщує *S. europaea* L., що поширений лише на узбережжі Балтійського та Білого морів (Tzvelev, 1993). Разом з цим, С.Л. Мосякін та М.М. Федорончук (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) у номенклатурному конспекті судинних рослин України наводять *S. prostrata* як самостійний вид, а інші види, що відомі для флори України (окрім *S. borysthénica*), розглядають як синоніми або невірно вживані назви (misapplied names) у розумінні різних авторів (*S. europaea* auct. non L. = *S. prostrata*, *S. herbacea* auct. non (L.) L., *S. perennans* auct. non Willd.). Проте, назва *S. prostrata* Pall. є незаконною і зараз розглядається як синонім назви *S. perennans* Willd., оскільки обидві ці назви засновані на одному й тому ж номенклатурному типі (Freitag, 2011). Для України також наводиться вид *S. procumbens* Sm. s. l. (incl. *S. borysthénica* Tzvelev) (Kadereit et al., 2012; Piirainen et al., 2017).

На підставі критичного перегляду відповідної літератури щодо таксономічного статусу представників роду, їхніх морфологічних характеристик (Ball, 1964; Tölken, 1967; Piirainen, 1991, Ball, Akeroyd, 1993; López-González, 1997; Kadereit et al., 2006, 2007, 2012; Teege et al., 2011; Slenzka et al., 2013; Piirainen et al., 2017 та ін.), ми схилиємося до тої думки, що на узбережжі Куяльницького лиману зростає саме *S. perennans*, однак залишаються питання щодо того, наскільки цей вид однорідний та чи існують на цій території інші внутрішньовидові таксони або види *Salicornia*. Взагалі, слід відмітити, що діагностика видів роду досить ускладнена у зв'язку з тим, що для його представників властива значна фенотипічна пластичність, ймовірна гібридизація, морфологічний паралелізм та нечіткі морфологічні відмінності на внутрішньородовому рівні (Dalby, 1955; Ingrouille, Pearson, 1987; Kadereit et al., 2007 та ін.). Крім цього, значні проблеми для систематиків створює специфічна морфологія, обмежена кількість ознак, які можна було б використовувати для розмежування видів, та значні зміни рослин при гербаризації. Також, ймовірно, низка

таксономічних складностей пояснюється відносною молодістю роду, який за геохронологічними мірками виник зовсім недавно, у середині міоцену – на початку плейстоцену (9,4–1,4 млн років тому), та незавершеністю процесів видоутворення (Kadereit et al., 2006; Piirainen et al., 2017).

Проводячи комплексне дослідження *Salicornia* на узбережжі Куяльницького лиману, ми звернули увагу на те, що на прилеглих до лиману ділянках існують мікроценопопуляції *S. perennans* (*S. prostrata*) з рослин червоного (далі "червоні") та зеленого ("зелені") забарвлення. Цікаво зазначити, що червоне забарвлення рослини набувають від початку свого розвитку (віковий стан проростків) та зберігають його до кінця онтогенезу. "Зелені" рослини також з часом, ближче до осені, здебільшого набувають червоного забарвлення. Представники цих двох мікроценопопуляцій дещо різняться між собою за хімічним складом та деякими морфолого-біологічними особливостями розвитку (Kuzmina, Shihaleeva, 2015; Shihaleeva et al., 2015).

На неоднорідність виду, що зараз визнаний як *S. perennans*, вказував ще у минулому сторіччі М.М. Ільїн (Ілjin, 1952). У "Флорі України" він наводить вид під назвою *S. herbacea* L. з двома формами – рослини з прямим стеблом та догори спрямованими гілками (f. *stricta* (Willd.) G.F.W. Mey.) та з висхідним стеблом і довгими простягнутими гілками (f. *prostrata* (Pall.) Moq.). Хоча в основі виділення двох форм було покладено особливості вегетативних органів, автор все ж зазначав, що солонці ще не добре вивчені та "потрібно звернути увагу на будову квіток і, особливо, насіння" (Ілjin, 1952, р. 372) та вказував на ймовірність існування двох видів.

За даними найостанніших публікацій щодо філогенії та систематики *Salicornia* (Kadereit et al. 2006, 2012; Piirainen et al., 2017), надійне розмежування видів у цій групі досить часто можливе лише із застосуванням молекулярних методів, а помітні макроморфологічні відмінності між різними рослинами можуть бути оманливими. Саме тому перспективним може бути застосування мікроморфологічних методів, але можлива надійність таких морфологічних ознак має бути перевірена на модельних популяціях і особинах, які різняться за макроморфологічними ознаками. Іншими словами, слід було спробувати знайти кореляцію (або виявити відсутність чіткої кореляції) між макро- та мікроморфологічними ознаками. Наявність такої кореляції свідчила б

про те, що труднощі у визначенні та розмежуванні видів *Salicornia* мають суто технічний характер (неявні, але надійні ознаки), а відсутність кореляції вказувала б на те, що у цій групі надійне виділення видів та внутрішньовидових таксонів можливе здебільшого за допомогою молекулярних методів на основі вивчення нуклеотидних послідовностей, як і вказували автори недавніх досліджень (Kadereit et al. 2006, 2012; Piirainen et al., 2017). Разом з тим, попередні дані молекулярно-філогенетичних досліджень вказують на те, що на території України можуть існувати ще не виявлені види *Salicornia*, які важко або й навіть неможливо діагностувати без допомоги молекулярно-філогенетичних методів (Kadereit et al., 2006, 2012).

Враховуючи усі складнощі та проблемність у визначенні видів роду *Salicornia*, ми провели пошук додаткових якісних морфологічних ознак генеративних органів представників модельних "червоних" та "зелених" мікроценопопуляцій *S. perennans* з метою виявлення можливих відмінностей між ними.

Нашими конкретними завданнями було дослідити та порівняти на морфологічному рівні особливості квітки, пилкових зерен, плодів та насінин "червоних" і "зелених" рослин *Salicornia* та з'ясувати таксономічну приналежність таких рослин.

Матеріали та методи

Морфологічні особливості генеративних органів вивчали на живих рослинах під час експедиційних виїздів та на гербарному матеріалі колекцій Національного гербарію НАН України (KW). Пилкові зерна обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом (Erdtman, 1952) та досліджували під світловим мікроскопом (Biolar) при збільшенні $\times 700$. Вимірювали 20 пилкових зерен кожного зразка. Постійні препарати пилкових зерен *S. perennans* зберігаються у палінотеці Інституту ботаніки KW-P (Bezusko, Tsybalyuk, 2011). Для вивчення пилку під сканувальним електронним мікроскопом (JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилкові зерна з використанням загальноприйнятої термінології (Kurpiyanova, Aleshina, 1972; Punt et al., 2007) з окремими модифікаціями (Tsybalyuk, 2005; Tsybalyuk et al., 2005).

Квітку, плоди та насінини описували, використовуючи загальноприйняту термінологію

(Fedorov, Artyushenko, 1975; Artyushenko et al., 1986; Artyushenko, 1990). Мікроструктуру поверхні насінин досліджували за допомогою світлового (МБС-9) та сканувального електронного мікроскопів (JSM-6060 LA). Матеріал попередньо фіксували на латунних столиках і напилювали тонким шаром золота у вакуумній камері за стандартною методикою. Мікрофотографії загального вигляду насінин та мікроструктури поверхні проводили при збільшенні від $\times 50$ до $\times 5000$.

Виміри розмірів квіток, насінин, трихом та елементів мікроструктури поверхні насінин виконано з використанням програми AxioVisionRel.4.8.

Результати та обговорення

Квітка та суцвіття

Проведення порівняльного аналізу морфологічних особливостей суцвіття та квітки "зелених" і "червоних" рослин було зосереджено на якісних ознаках. Кількісні показники (розміри суцвіття та оцвітини) значно варіювали (ступінь варіювання до 94%) навіть у межах однієї рослини, як "зеленої", так і "червоної", тому ми порівняли їхні якісні характеристики та виявили подібність між ними. З обох боків кожного фертильного сегменту м'якстої квіткової осі розвиваються триквіткові парціальні суцвіття, у яких одна верхівкова квітка – більша та дві по боках – менші. Сформованими з них колосоподібними суцвіттями, закінчується верхівка головного стебла та бокових гілочок. Ці суцвіття на короткій ніжці, соковиті, щільні, циліндричні, від 1 до 10 см, частіше 3–6 см завдовжки, 2–4 мм завширшки. Квітки дуже дрібні, $1,2\text{--}2,6 \times 1,4\text{--}1,7$ мм (верхівкові) та $0,7\text{--}0,8 \times 0,9\text{--}1,2$ мм (бокові), без приквітничків, двостатеві, занурені у тканину стебла, з простою, по краю тупотрикутною суцільною оцвітиною, при цьому залишається лише вузька щілина, з якої висуваються 1–2 тичинки та 2 приймочки маточки (рис. 1). За формою оцвітини та її розмірами "зелені" та "червоні" рослини подібні. За результатами проведених досліджень нами не виявлено відмін у морфологічних особливостях квіток та суцвіть "зелених" та "червоних" рослин.

Пилкові зерна

Пилкові зерна "зелених" та "червоних" рослин *S. perennans* (рис. 2, 3) багатопорові, сфероїдальні, зрідка видовжено-сфероїдальні за формою, в обрисах округлі, по краю слабко хвилясті, середніх

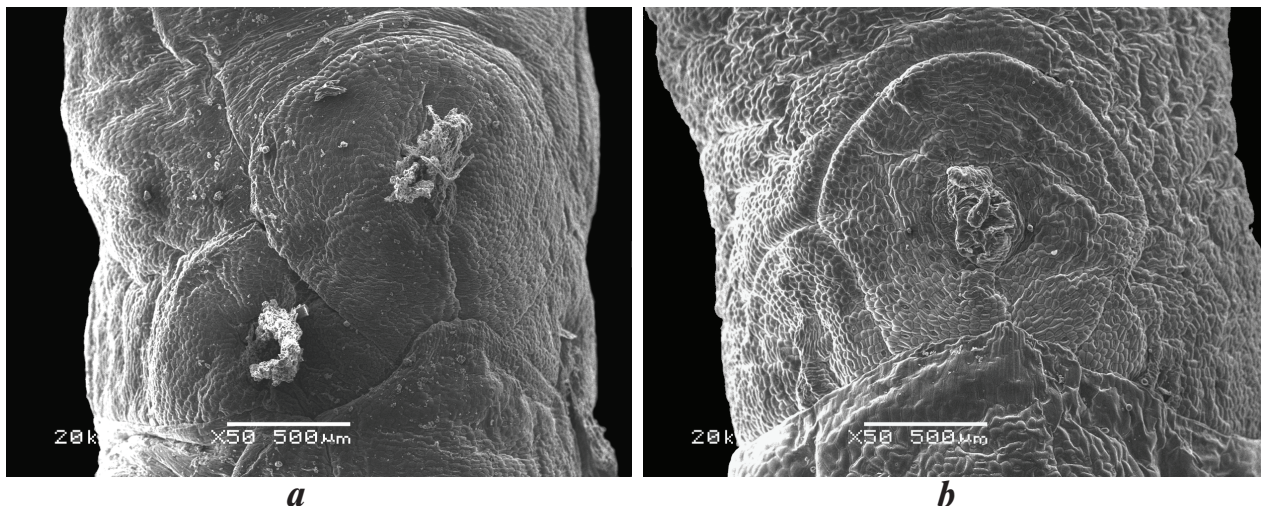


Рис. 1. Квітки *Salicornia perennans* (сканувальний електронний мікроскоп): *a* – "зеленої"; *b* – "червоної" мікроценопопуляції

Fig. 1. Flowers of *Salicornia perennans* (scanning electron microscope): *a* – "green"; *b* – "red" microcenopopulation

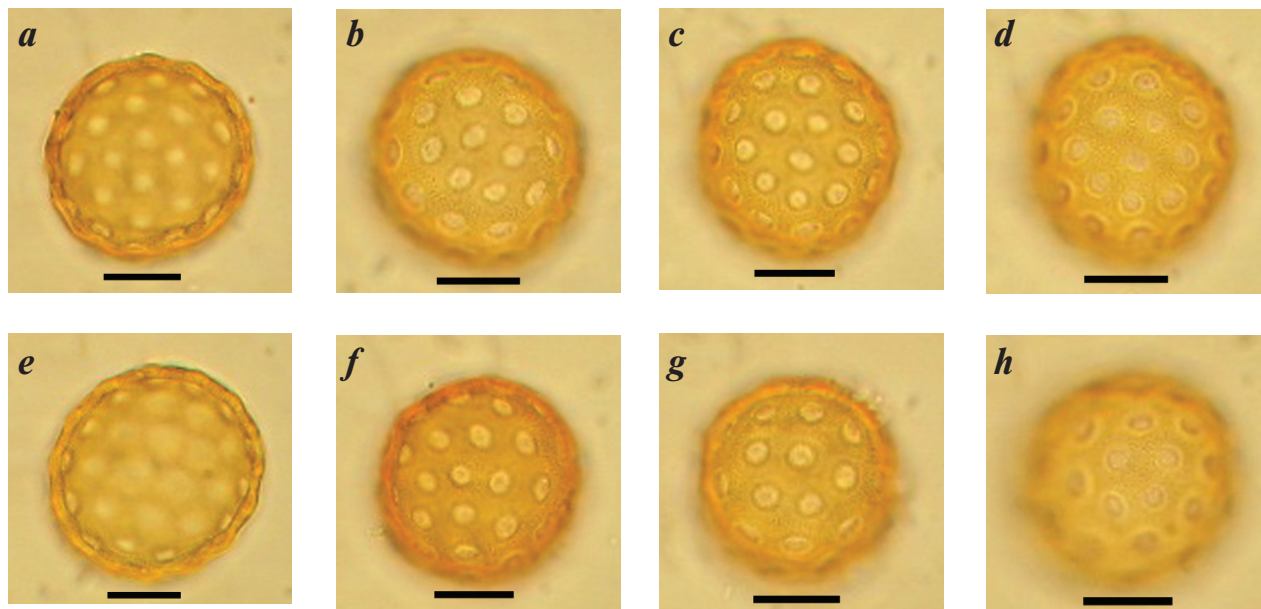


Рис. 2. Пилкові зерна *Salicornia perennans* (світловий мікроскоп): *a-d* – "зеленої"; *e-h* – "червоної" мікроценопопуляції; *a-c*, *e-g* – загальний вигляд; *d*, *h* – облямівка. Масштабна лінійка – 10 мкм

Fig. 2. Pollen grains of *Salicornia perennans* (light microscopy): *a-d* – "green"; *e-h* – "red" microcenopopulation; *a-c*, *e-g* – general view; *d*, *h* – border. Scale bars – 10 µm

розмірів. Діаметр пилкових зерен 26,6–35,9 мкм. Пори округлі, чіткі або нечіткі, у кількості 38–52. Діаметр пор становить 2,4–4,0 мкм. Відстань між краями пор 2,4–4,6 мкм. Навколо пор спостерігається тонка, чітка (зрідка нечітка) облямівка. Скульптура порових мембран чітка, шипикувата. Екзина 2,0–2,7 мкм завтовшки.

Стовпчики екзини чіткі або нечіткі. Ендекзина тонка, нерівномірно потовщена. Текстура екзини чітка, дрібнокрапчаста, крапки розташовані густо. Скульптура екзини під світловим мікроскопом нечітка або не проглядається (рис. 2). Під сканувальним електронним мікроскопом скульптура екзини шипикувата (рис. 3). Шипики

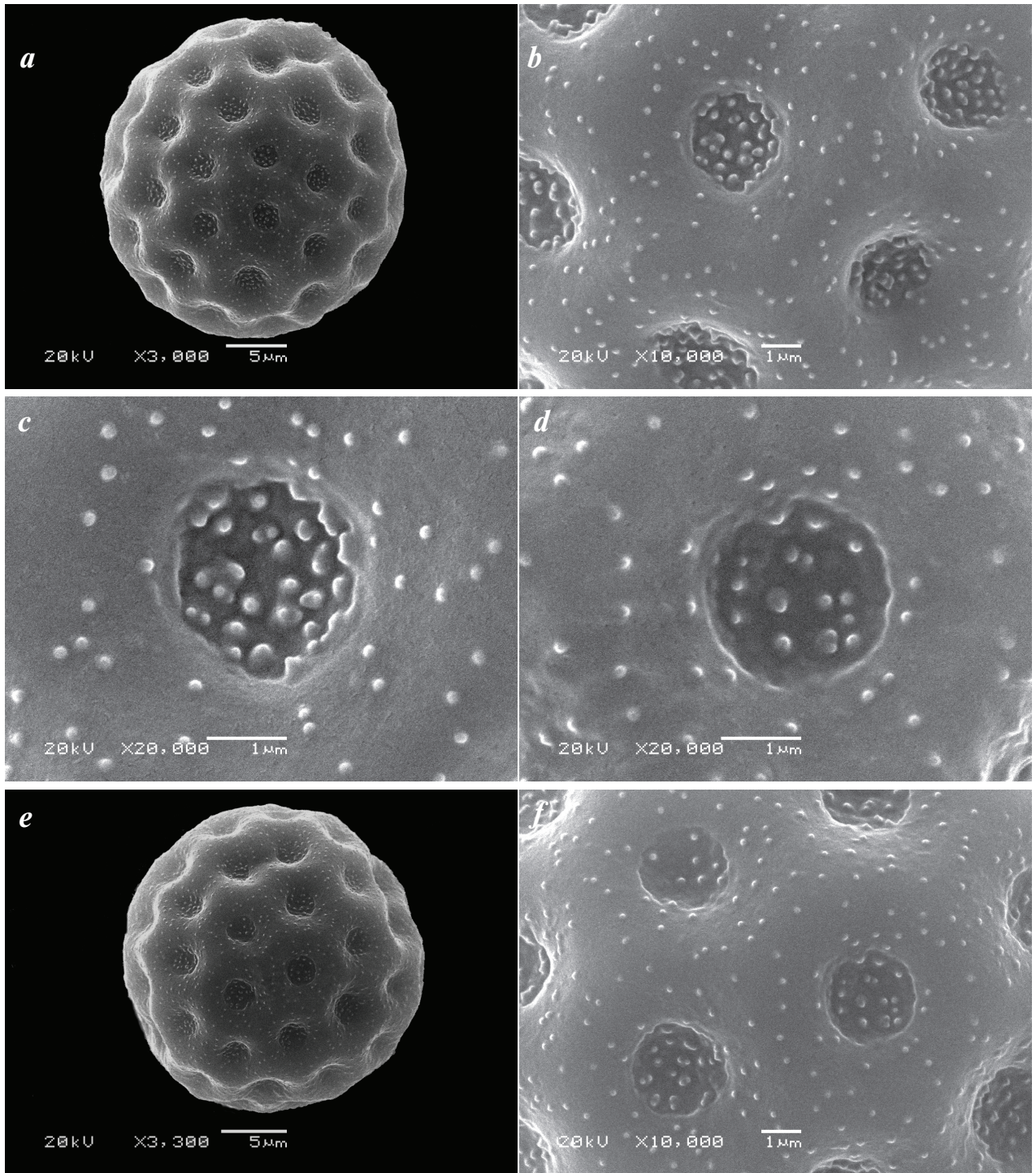


Рис. 3. Пилкові зерна *Salicornia perennans* (сканувальний електронний мікроскоп): *a-c* – "зеленої"; *d-f* – "червоної" мікроценопопуляції; *a, e* – загальний вигляд; *b, f* – скульптура екзини; *c, d* – пора

Fig. 3. Pollen grains of *Salicornia perennans* (scanning electron microscopy): *a-c* – "green"; *d-f* – "red" microcenopopulation; *a, e* – general view; *b, f* – sculpture exine; *c, d* – pore

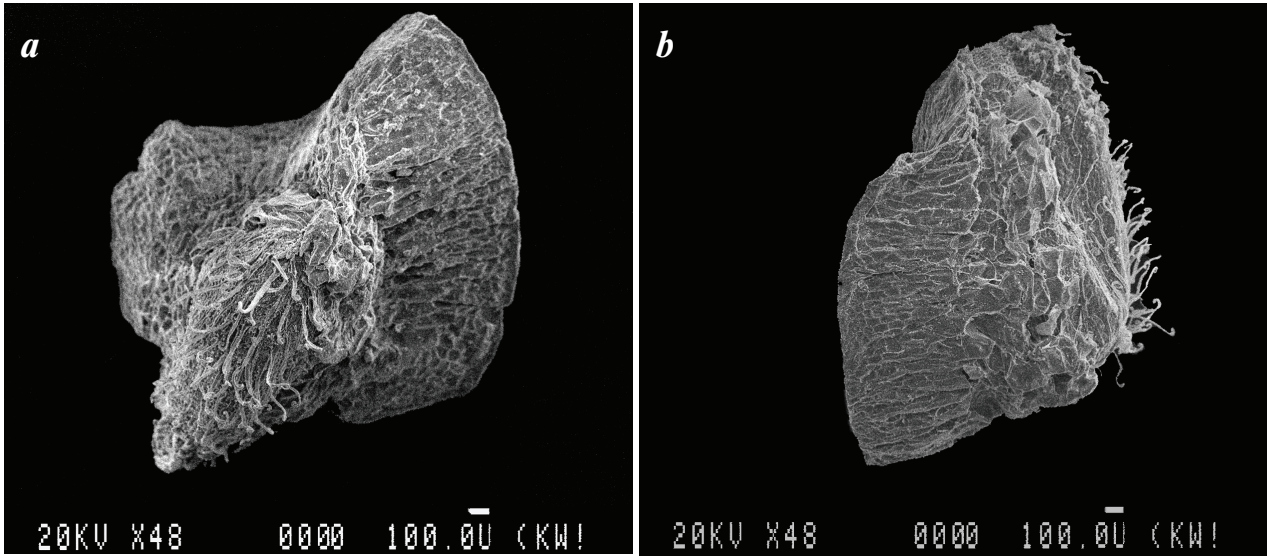


Рис. 4. Плоди *Salicornia perennans* з залишками періанту та перикарпу (сканувальний електронний мікроскоп): *a* – "зеленої"; *b* – "червоної" мікроценопопуляції. Масштабна лінійка – 100 мкм

Fig. 4. Fruits of *Salicornia perennans* with remnants of the perianth and pericarp (scanning electron microscope): *a* – "green"; *b* – "red" microcenopopulation. Scale bars – 100 μ m

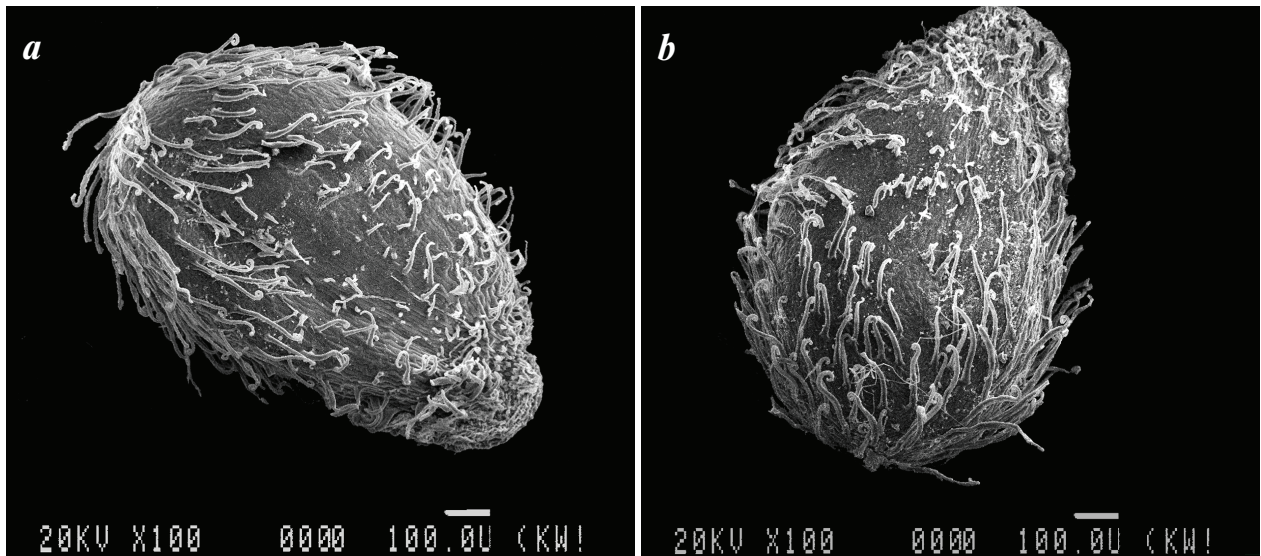


Рис. 5. Насінини *Salicornia perennans* (сканувальний електронний мікроскоп): *a* – "зеленої"; *b* – "червоної" мікроценопопуляції. Масштабна лінійка – 100 мкм

Fig. 5. Seeds of *Salicornia perennans* (scanning electron microscope): *a* – "green"; *b* – "red" microcenopopulation. Scale bars – 100 μ m

дуже дрібні, з притупленою верхівкою, розташовані рідко та більш-менш рівномірно. Між шипиками зрідка спостерігаються дрібні перфорації. Скульптура порових мембран шипикувата. Шипиків 8–40, вони дуже дрібні, подібні до таких, як на всій поверхні, деякі зливаються своїми основами, розташовані нерівномірно (рис. 3).

Результати паліноморфологічного дослідження показали, що загалом пилкові зерна "зелених" та "червоних" рослин *S. perennans* подібні, але й виявлено деякі незначні відмінності. Зокрема, у пилкових зерен "червоних" рослин чіткіші перфорації між шипиками, тим часом у "зелених" вони менш помітні. У пилкових зерен "червоних"

рослин виявлено меншу кількість шипиків на порових мембранах (8–20), у "зелених" їх більше (14–40). У пилку "зелених" рослин об'ємівка здебільшого чіткіша, ніж у пилку "червоних".

Ми порівняли отримані нами дані з результатами нашого попереднього дослідження (Tsybalyuk, 2005; Tsybalyuk et al., 2005). Пилкові зерна *S. perennans* з гербарного матеріалу загалом подібні до пилку *S. perennans* як "зелених", так і "червоних" рослин. Однак, у пилку з гербарного матеріалу дещо менша відстань між краями пор, більша варіабельність за кількістю пор та менша кількість шипиків на порових мембранах. Однак, загалом морфологічні ознаки пилкових зерен усіх зразків укладаються в паліотип *S. perennans*.

Плоди та насінини

Плоди *S. perennans* яйцеподібні, однонасінні, мають плівчастий гомоцелюлярний перикарпій. На плодах залишаються тонкі, майже прозорі частини оцвіттини (рис. 4). Для цього виду властиве явище гетерокарпії – з верхівкових великих квіток формуються великі, а з бокових маленьких – маленькі плоди, останні складають приблизно 2/3 усієї кількості сформованих плодів.

Насінини яйцеподібні, дуже дрібні, опушені короткими простими волосками. У кожному фертильному метамері відповідно до розмірів плодів також формується одна верхівкова, крупніша (1260–1300 мкм завдовжки, 740–800 мкм завширшки) та дві бокові, дрібніші (1052–1070 мкм завдовжки, 590–620 мкм завширшки) насінини. Волоски гачкоподібно зігнуті, спрямовані до верхівки насінини, 80–100 мкм завдовжки (у менших насінин) та 190–205 мкм (у більших насінин). На верхівці насінини волоски майже прямі, значно коротші, 30–50 мкм, або взагалі представлені папілоподібними утворами (рис. 5, 6). За усіма цими характеристиками плоди та насінини представників обох досліджених мікроценопопуляцій не відрізнялися.

Крім розглянутих вище ознак плодів та насінин, особлива увага була приділена нами дослідженню мікроскульптури насінин рослин "зелених" та "червоних" мікроценопопуляцій. Як відомо, характеристики поверхні насінин як суттєві діагностичні ознаки часто використовують у таксономії та філогенії різних груп рослин (Rezk, 1980; Barthlott, 1981; Kumar et al., 1984; Turki et al., 2006).

Проведеними дослідженнями екзотести рослин "зелених" та "червоних" мікроценопопуляцій з використанням сканувального електронного мікроскопу ми також не виявили суттєвих відмінностей. В усіх розглянутих зразках екзотеста насінин мала дещо нерівні обриси поверхні (внаслідок незначної опуклості зовнішніх периклінальних стінок клітин), звивисті антиклінальні стінки з чіткими контурами та дрібногорбкувату скульптуру. Від верхівки до базальної частини насінини клітини екзотести мали різну форму – від видовженої до майже ізодіаметричної, з різним ступенем звивистості антиклінальних стінок (рис. 6).

Отже, за карпологічними ознаками "зелені" рослини практично не відрізнялися від "червоних". Головна їх відмінність – відповідне забарвлення залишків періанту.

Висновки

Таким чином, дослідивши та порівнявши морфологічні характеристики квіток, плодів та насінин морфологічно відмінних (за габітусом) "червоних" та "зелених" рослин *Salicornia perennans* з модельних популяцій узбережжя Куяльницького лиману, ми не виявили суттєвих відмінних ознак на макроморфологічному рівні. Подібність між ними також підтверджується мікроморфологічними дослідженнями пилкових зерен та насінин. Макро- та мікроморфологічні ознаки не виявляють чіткої кореляції між собою. Таким чином, наші результати підтверджують точку зору про те, що надійне розрізнення видів та внутрішньовидових таксонів у межах роду *Salicornia* можливе переважно із застосуванням молекулярних методів на основі аналізу нуклеотидних послідовностей, а морфологічні ознаки можуть бути оманливими. Виділення видів на основі макроморфологічних відмінностей (як це часто практикувалося до початку біосистематичних та молекулярно-філогенетичних досліджень) часто призводить до помилкового визнання таксонів, які по суті є екологічно (або частково генетично?) обумовленими морфотипами, а не справжніми природними видами. Для з'ясування можливого таксономічного статусу представників двох вивчених мікроценопопуляцій (які, найімовірніше, є лише екологічними формами одного виду) необхідні подальші комплексні еколого-географічні дослідження з використанням молекулярно-біологічних методів. Разом з

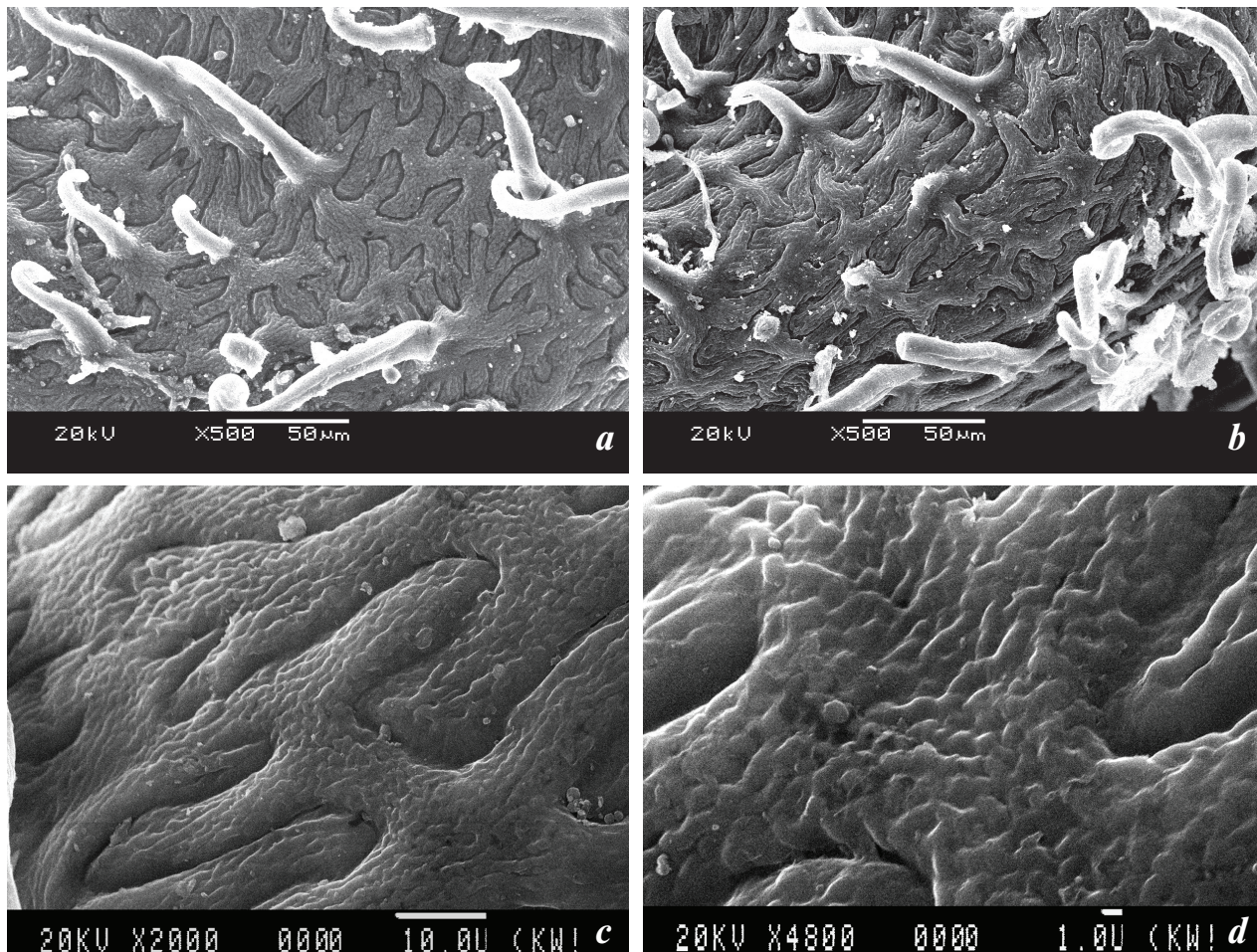


Рис. 6. Поверхня базальної частини насінин *Salicornia perennans* (сканувальний електронний мікроскоп): *a* – "зеленої"; *b–d* – "червоної" мікроценопопуляції. Масштабна лінійка: *c* – 10 мкм; *d* – 1 мкм

Fig. 6. The surface of the basal part of seeds of *Salicornia perennans* (scanning electron microscope): *a* – "green"; *b–d* – "red" microcenopopulation. Scale bars: *c* – 10 μm; *d* – 1 μm

тим, дослідження морфологічної пластичності та мінливості у межах одного виду також є перспективним напрямом досліджень, який може призвести до кращого розуміння факторів та меж внутрішньовидової варіабельності.

Подяка

Автори статті щиро вдячні чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну за цінні поради та зауваження при підготовці статті до друку.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noy morfologii vyisshih rasteniy. Semya*. Leningrad: Nauka, 1990, 205 pp. [Артюшенко З.Т. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя*. Л.: Наука, 1990, 205 с.]
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.I.A. *Atlas po opisatel'noy morfologii vyisshih rasteniy. Plod*. Leningrad: Nauka, 1986,

390 pp. [Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод*. Л.: Наука, 1986, 390 с.]

- Ball P.W. *Arthrocnemum* Moq., *Salicornia*. In: *Flora Europaea*. Eds T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters, D.A. Webb. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1964, vol. 1, pp. 101–102.
- Ball P.W., Akeroyd J.R. *Salicornia*. In: *Flora Europaea*. 2 ed. Eds T.G. Tutin, N.A. Burges, J.R. Edmondson, V.H. Heywood, A.O. Chater, J.R. Akeroyd, D.M. Moore, R.R. Mill, D.H. Valentine, M.E. Newton, S.M. Walters, D.A. Webb. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993, vol. 1, pp. 121–123.
- Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants. Systematic applicability and some evolutionary aspect. *Nord. J. Bot.*, 1981, 1: 345–355.
- Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M. Palynotheka of the M.H. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine. In: *Herbaria of Ukraine. Index*

- Herbariorum Ucrainicum*. Ed. N.M. Shiyan. Kyiv: Alterpress, 2011, pp. 138–141.
- Dably D.H. Some variation in *Salicornia* and its significance. In: *Species Studies in the British Flora*. Ed. J.E. Lousley. Buncle, Arbroath: Bot. Soc. British Isles, 1955, pp. 133–134.
- Erdtman G. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952, 539 pp.
- Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatelnoy morfologii vyisshih rasteniy. Tsvetok*. Moscow; Leningrad: Nauka, 1975, 350 pp. [Федоров А.А., Артюшенко З.Т. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок*. М.; Л.: Наука, 1975, 350 с.].
- Freitag H. Typification of *Salicornia perennans* Willd. (*Chenopodiaceae/Amaranthaceae*) and the significance of names by Pallas. *Willdenowia*, 2011, 41(2): 231–237.
- Ijijin M.M. *Chenopodiaceae*. In: *Flora URSS*. Ed. M.I. Kotov. Kyiv: Vyd-vo AN URSS, 1952, vol. 4, pp. 260–400. [Ільїн М.М. *Chenopodiaceae*. У кн.: *Флора УРСР*. Ред. М.І. Котов. Київ: Вид-во АН УРСР, 1952, т. 4, с. 260–400].
- Ingrouille M.J., Pearson J. The pattern of morphological variation in the *Salicornia europaea* L. aggregate (*Chenopodiaceae*). *Watsonia*, 1987, 16: 269–281.
- Kadereit G., Ball P., Beer S., Mucina L., Sokoloff D., Teege P., Yaprak A.E., Freitag H. A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of grassworts (*Salicornia* L., *Chenopodiaceae*). *Taxon*, 2007, 56(4): 1143–1170.
- Kadereit G., Mucina L., Freitag H. Phylogeny of *Salicornioideae* (*Chenopodiaceae*): diversification, biogeography and evolutionary trends in leaf and flower morphology. *Taxon*, 2006, 55(3): 617–642.
- Kadereit G., Piirainen M., Lambinon J., Vanderpoorten A. Cryptic taxa should have names: Reflections in the grasswort genus *Salicornia* (*Amaranthaceae*). *Taxon*, 2012, 61(6): 1227–1239.
- Kumar D., Rangaswamy N.S., Dinesh K. SEM studies on seed surface of wild and cultivated species of *Vigna* Savi. *Proc. Ind. Acad. Pl. Sc.*, 1984, 93: 35–42.
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. *Pylytsa i spory rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR*. Leningrad: Nauka, 1972, vol. 1, 170 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. *Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР*. Л.: Наука, 1972, т. 1, 170 с.].
- Kuzmina I.S., Shihaleeva G.N. In: *Biotehnologiya: zvershennya ta nadiyi: tezy IV Vseukr. nauk.-prakt. konf. studentiv, aspirantiv ta molodih vchenih*. Kyiv: Vistnyk NUBiP Ukrainy, 2015, pp. 114–116. [Кузьмина И.С., Шихалеева Г.Н. Пигментный комплекс доминирующих на побережье гиперсоленого Куяльницкого лимана сосудистых растений. В зб.: *Биотехнологія: звершення та надії: тези IV Всеукр. наук.-практ. конф. студентів, аспірантів та молод. вчених (м. Київ, 21–22 травня 2015 р.)*. Київ: Вісник НУБіП України, 2015, с. 114–116].
- López-González G. Sobre las especies madreñas de *Salicornia* L. (incl. *Sarcocornia* A.J. Scott). *Ann. Jard. Bot. Madrid*, 1997, 55(2): 468–471.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 1999, xxiii + 345 pp.
- Piirainen M. *Flora Nordica* notes. 1. *Salicornia* (*Chenopodiaceae*) in northern Europe: Typification and taxonomic notes. *Ann. Bot. Fenn.*, 1991, 28: 81–85.
- Piirainen M., Liebisch O., Kadereit G. Phylogeny, biogeography, systematics and taxonomy of *Salicornioideae* (*Amaranthaceae/Chenopodiaceae*) – a cosmopolitan, highly specialized hygrohalophyte lineage dating back to the Oligocene. *Taxon*, 2017, 66(1): 109–132. <https://doi.org/10.12705/661.6>
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 2007, 143: 1–81. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>
- Rezk M.R. Seed structure as phylogenetic criterion. A case of *Plantago* seed. *Egypt. J. Bot.*, 1980, 23: 51–65.
- Shihaleeva G.N., Chursina O.D., Kiryushkina A.N. In: *Aktualni problemy botaniki ta ekologiyi: materialy Mizhnarodnoyi konferentsiyi molodyh uchennyh, prisyvachenoyi 120-rychchyu vid dnya narodzhennya D.K. Zerova*. Poltava, 2015, pp. 92–93. [Шихалеева Г.Н., Чурсина О.Д., Кирюшкина А.Н. Оценка элементного состава *Salicornia europaea* L., произрастающей на побережье гиперсоленого Куяльницкого лимана (Северо-Западное Причерноморье). У зб.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали Міжнародної конференції молодих учених, присвяченої 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова (Полтава, 15–20 вересня 2015 р.)*. Полтава, 2015, с. 92–93].
- Slenzka A., Mucina L., Kadereit G. *Salicornia* L. (*Amaranthaceae*) in South Africa and Namibia: rapid spread and ecological diversification of cryptic species. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2013, 172: 175–186.
- Tzvelev N.N. *Ukr. Bot. J.*, 1993, 50(1): 78–85. [Цвелев Н.Н. Заметки о маревых (*Chenopodiaceae*) Восточной Европы. *Укр. бот. журн.*, 1993, 50(1): 78–85].
- Teege P.K., Kadereit J.W., Kadereit G. Tetraploid European *Salicornia* species are best interpreted as ecotypes of multiple origin. *Flora*, 2011, 206: 910–920.
- Tölken H.R. The species of *Arthrocnemum* and *Salicornia* (*Chenopodiaceae*) in southern Africa. *Bothalia*, 1967, 9: 255–307.
- Tsymbalyuk Z.M. *Pollen morphology of representatives of the family Chenopodiaceae Vent. (for taxonomy and spore-pollen analysis)*: Cand. Sci. Diss. Kyiv, 2005, 320 pp. [Цимбалюк З.М. *Палиноморфологія представників родини Chenopodiaceae Vent. (для цілей систематики й спорово-пилкового аналізу)*: дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, 2005, 320 с.].
- Tsymbalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.H. *Nauk. Zap. NaUKMA. Ser. Biolohiya ta ekolohiya*, 2005: 9–25. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. Нові підходи у розробці визначника пилку лободових для цілей пилкового аналізу (таксони флори України). *Наук. зап. НаУКМА. Сер. Біологія та екологія*, 2005, 3: 19–25].
- Turki Z., El-Shayeb F., Shehata F. Taxonomic studies in the *Camphorosmeae* (*Chenopodiaceae*) in Egypt. 1. Subtribe *Kochiinae* (*Bassia*, *Kochia* and *Chenolea*). *Flora Mediterranea*, 2006, 16: 275–294.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 05.09.2018

Шихалеєва Г.М.¹, Царенко О.М.², Цимбалюк З.М.²,
Эннан А.А.-А.¹, Кірюшкіна Г.М.¹ **Морфологічні
особливості генеративних органів *Salicornia perennans*
(*S. prostrata*) (*Chenopodiaceae*) з узбережжя Куяльницького
лиману.** Укр. бот. журн. 2018, 75(5): 470–479.

¹Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього
середовища та людини МОН України та НАН України
вул. Преображенська, 3, Одеса 65082, Україна

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

Досліджені макроморфологічні та мікроморфологічні ознаки генеративних органів рослин двох мікроценопопуляцій *Salicornia perennans*, умовно названих за загальним забарвленням пагонів "червоні" та "зелені" (починаючи зі стану проростка і до відмирання рослини), що ростуть на узбережжі Куяльницького лиману (Одеська обл.). Необхідність детального порівняльно-морфологічного вивчення представників обох мікроценопопуляцій була обумовлена встановленими нами раніше деякими відмінностями між ними за біохімічним складом та особливостями онтогенезу. Для виявлення морфологічних особливостей суцвіть, квітки, пилкових зерен, плодів та насінин *S. perennans* були використані світловий та сканувальний електронний мікроскопи. Встановлено, що для всіх вивчених зразків *S. perennans* властиві м'ясисті, циліндричні, колосоподібні суцвіття на короткій ніжці, квітки без приквітничків, дуже дрібні, двостатеві, занурені у тканину стебла, з простою тупотрикутною оцвіткою, з 1–2 тичинками та 2 приймочками маточки. Форма елементів квітки та характеристики суцвіття подібні у рослин "зелених" та "червоних" мікроценопопуляцій. Пилкові зерна *S. perennans* багатопорові, сфероїдальні за формою, середніх розмірів. Пори округлі, з чіткою або нечіткою облямівкою. Скульптура екзими шипикувата, зрідка між шипиками розташовані дрібні перфорації. Скульптура порових мембран шипикувата. Встановлено, що пилкові зерна представників обох мікроценопопуляцій *S. perennans* подібні. Представники обох мікроценопопуляцій мають яйцеподібні однонасінні плоди з півчастим гомоцелюлярним перикарпом, прикритим залишками майже прозорого періанту та дуже дрібні яйцеподібні насінини, опущені короткими простими волосками. В усіх розглянутих зразках "червоних" та "зелених" рослин екзотеста характеризується подібною скульптурою, зі схожим орнаментом (антиклинальні стінки звивисті, з чіткими контурами, периклінальні стінки дещо опуклі, дрібногорбкуваті). Встановлено відсутність якісних карпологічних ознак між рослинами досліджених мікроценопопуляцій (за виключенням забарвлення залишків періанту). Показано, що для остаточного вирішення питання щодо можливого таксономічного статусу представників "зелених" та "червоних" мікроценопопуляцій необхідні подальші еколого-географічні дослідження, а також використання молекулярно-біологічних методів.

Ключові слова: *Chenopodiaceae*, таксономічний статус, мікроценопопуляції, морфологічні ознаки, генеративні органи

Шихалеєва Г.Н.¹, Царенко О.Н.², Цымбалюк З.Н.²,
Эннан А.А.-А.¹, Кірюшкіна А.Н.¹ **Морфологические
особенности генеративных органов *Salicornia perennans*
(*S. prostrata*) (*Chenopodiaceae*) побережья Куяльницкого
лимана.** Укр. бот. журн. 2018, 75(5): 470–479.

¹Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього
середовища та людини МОН України та НАН України
вул. Преображенська, 3, Одеса 65082, Україна

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

Исследованы макроморфологические и микроморфологические признаки генеративных органов растений двух микроценопопуляций *Salicornia perennans*, условно названных по общей окраске побегов "красные" и "зеленые" (начиная с состояния проростка и до отмирания растения), произрастающих на побережье Куяльницкого лимана (Одесская обл.). Необходимость детального сравнительно-морфологического изучения представителей обеих микроценопопуляций была обусловлена выявленными нами ранее некоторыми различиями между ними по биохимическому составу и особенностям онтогенеза. Для исследования морфологических признаков соцветий, цветка, пыльцевых зерен, плодов и семян *S. perennans* были использованы световой и сканирующий электронный микроскопы. Установлено, что для всех изученных образцов *S. perennans* характерны мясистые, цилиндрические, колосовидные соцветия на короткой ножке. Цветки без прицветничков, очень мелкие, обоеполые, погруженные в ткань стебля, с простым, по краю тупотреугольным околоцветником, с 1–2 тычинками и 2 рыльцами пестика. Форма элементов цветка и характеристики соцветия подобны у растений "зеленых" и "красных" микроценопопуляций. Пыльцевые зерна *S. perennans* многопоровые, сфероидальные по форме, средних размеров. Пory округлые, с четкой или нечеткой окантовкой. Скульптура экзими шипиковатая, изредка между шипиками расположены мелкие перфорации. Скульптура поровых мембран шипиковатая. Установлено, что пыльцевые зерна представителей обеих микроценопопуляций *S. perennans* сходные. Представители обеих микроценопопуляций имеют яйцевидные односемянные плоды с пленчатым гомоцелюлярным перикарпием, прикрытым остатками почти прозрачного перианта и очень мелкие яйцевидные семена, опущенные короткими простыми волосками. Во всех рассмотренных образцах "красных" и "зеленых" растений экзотеста характеризуется подобной скульптурой, со схожим орнаментом (антиклинальные стенки извилистые, с четкими контурами, периклинальные стенки незначительно выпуклые, мелкобугорчатые). Установлено отсутствие качественных карпологических признаков между растениями исследованных микроценопопуляций (за исключением окраски остатков перианта). Показано, что для окончательного решения вопроса о возможном таксономическом статусе представителей "зеленых" и "красных" микроценопопуляций необходимы дальнейшие эколого-географические исследования, а также использование молекулярно-биологических методов.

Ключевые слова: *Chenopodiaceae*, таксономический статус, микроценопопуляции, морфологические признаки, генеративные органы



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.05.480>

Метаболічні зміни вмісту органічних кислот у коренях рослин *Glycine max* (*Fabaceae*) на ранніх етапах формування симбіозу за дії фунгіцидів

Анастасія В. ПАВЛИЩЕ, Олена В. КИРИЧЕНКО, Сергій Я. КОЦЬ

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України
вул. Васильківська, 31/17, Київ 03022, Україна
zapadenka2015@gmail.com

Pavlyshche A.V., Kyrychenko O.V., Kots S.Ya. **Metabolic changes in the content of organic acids in roots of *Glycine max* (*Fabaceae*) at the early stages of symbiosis formation under the influence of fungicides.** Ukr. Bot. J., 2018, 75(5): 480–488.

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

Abstract. The purpose of this work was to investigate the metabolic profile of organic acids in soybean roots at the early stages of the formation of the *Bradyrhizobium japonicum* 6346 – soybean symbiotic system in pot experiment (from sprouts to the stage of three true leaves) by gas chromatography/mass spectrometry under the influence of fungicides Fever (class triazoles) and Standak Top (classes of phenylpyrazoles + benzimidazoles + strobilurins) used for seed treatment. Essential metabolic changes in the content of the main organic acids were revealed, namely malonic, butyric, malic, succinic, propionic, acetic, oxalic, palmitic, stearic, and benzoic acids, associated with the ontogenetic development of soybean plants. Seed treatments with fungicides Fever and Standak Top followed by inoculation with rhizobia led to notably accumulation of organic acids, in particular to significant increase of the content of propionic, malic, succinic, and acetic acids. This can be due to involvement of the above mentioned acids as intermediates of the Krebs cycle and the glyoxylate cycle; they can be as well considered as compounds with a protective effect for the formation of adaptive reactions of plants under anthropogenic stress. Benzoic acid detected at the functioning stage of symbiotic apparatus of soybean is possibly a protective compound. After seed treatment with fungicides, in soybean roots inoculated with nodule bacteria significant changes in the content of organic acids were observed. These results suggest that variation in organic acid content is a component of adaptation of leguminous plants to the action of anthropogenic stressor and maintenance of symbiotic systems under such conditions.

Keywords: *Glycine max*, *Bradyrhizobium japonicum* 6346, soybean, symbiosis, fungicides, metabolom, organic acids

Вступ

Формування та функціонування бобово-ризобіального симбіозу – складний біологічний процес, який знаходиться під контролем генів обох симбіонтів і в якому задіяна велика кількість метаболітів як рослини, так і мікроорганізмів (Provorov et al., 2010). Метаболічна регуляція процесу фіксації молекулярного азоту, що здійснюється бобово-ризобіальними системами, досліджена фрагментарно (Colebatch et al., 2004; Brechenmacher et al., 2010; Levishko et al., 2016). На сьогодні виявлено до 40 основних метаболітів бульбочок лядвенцю і встановлено кілька спільних метаболічних шляхів, зокрема в гліколізі, фіксації CO₂, біосинтезі амінокислот, органічних кислот, пуринів, гему, а також в окисно-відновному

метаболізмі (Colebatch et al., 2004). Застосування метаболомного профілю при дослідженні соєво-ризобіального симбіозу дозволило виявити та ідентифікувати в рослинах сої *Glycine max* (L.) Merr., інокульованої специфічними бульбочковими бактеріями, до 166 малих молекул, серед них флавоноїди, амінокислоти, жирні карбонові кислоти, різноманітні вуглеводи. Дані сполуки утворюються в коренях і кореневих волосках сої під час інфікування рослин ризобіями (Brechenmacher et al., 2010). Метаболомні дослідження вмісту різних класів низькомолекулярних сполук у коренях сої за інокуляції насіння штамми *Bradyrhizobium japonicum*, які різнилися за здатністю до засвоєння молекулярного азоту (високоактивний 6346 та неактивний 604k), показали, що серед виявлених метаболітів домінуючою групою (близько 50%) були багатоатомні спирти, потім карбонові кислоти

© А.В. ПАВЛИЩЕ, О.В. КИРИЧЕНКО, С.Я. КОЦЬ, 2018

(20–43%), цукри (20%) й амінокислоти (2%). При цьому не встановлено суттєвих відмінностей у вмісті основних груп низькомолекулярних сполук коренів сої при формуванні симбіотичних систем різної здатності до засвоєння азоту, а виявлено зміну їхнього рівня залежно від фаз розвитку рослин (Levishko et al., 2016).

Аналіз метаболічних змін у рослинному організмі в умовах стресу різної природи дозволяє виявити та ідентифікувати сполуки, які відсутні за нормальних умов росту рослин, що розкриває певні шляхи регулювання адаптивного потенціалу рослин (Thara et al., 2011; Obata, 2012). Дослідження метаболомного профілю рослин за дії різних чинників абіотичної та біотичної природи дає максимальну інформацію про обмін речовин у рослинному організмі (Roessner, 2009; Hall, 2011) та дозволяє розкрити механізми формування адаптивних реакцій рослини на стрес й окреслити шляхи його подолання.

Протруювання насіння бобових культур, зокрема сої, є обов'язковим технологічним прийомом при вирощуванні даної культури задля зниження ступеня ураження рослин патогенами. Проте, застосування пестицидів негативно впливає на формування й функціонування бобово-ризобіальних симбіотичних систем (Pavlyshche et al., 2017) що, можливо, пов'язано зі змінами метаболізму. Роботи із вивчення метаболому рослин сої за дії фунгіцидів різних класів і передпосівної бактеризації насіння на сьогодні відсутні, тому актуальним є дослідження метаболічних змін рослин за дії антропогенного стрес-фактору — застосування фунгіцидів для протруювання насіння.

Одним із основних класів низькомолекулярних метаболітів рослин є органічні кислоти. Вони беруть безпосередню участь у ключових обмінних процесах та іонному обміні, що супроводжують надходження поживних речовин через корені. При цьому коренева система забезпечує трофічні взаємовідносини рослини й мікроорганізмів. Симбіотична взаємодія бульбочкових бактерій і рослин сої при формуванні бульбочок характеризується високими енергетичними затратами на синтез органічних сполук для підтримання росту й розвитку рослин (Widhalm et al., 2009). Показано (Kaschuk et al., 2009), що мікросимбіонти здатні стимулювати фотосинтез до 28% для компенсації витрат вуглецю симбіотичною

системою. Внаслідок цього інокульовані рослини можуть збільшувати інтенсивність дихання для отримання більшої кількості енергії, необхідної для росту й підтримання клітинних структур (Pavlyshche et al., 2017). Висока фотосинтетична активність підвищує рівень асимілятів у т. ч. й органічних кислот для використання в метаболічних процесах. (Widhalm et al., 2009; Kirizii et al., 2014).

Виходячи з вищесказаного, метою даної роботи було дослідження метаболомного профілю органічних кислот у коренях сої на ранніх етапах формування симбіотичних систем на фоні протруювання насіння фунгіцидами різних класів.

Матеріали та методи

У досліджах використовували насіння рослин сорту *Glycine max* 'Алмаз', створеного методом гібридизації сортів 'Бельці 3/86-х' та 'Fiskebv-840-5-3'. Оригіна́тор сорту Л.Г. Білявська та Полтавська державна аграрна академія (дані наведено за <http://www.semagro.com.ua/products/almaz-483.html>). Протруювання насіння фунгіцидами Февер і Стандак Топ проводили в день посіву, використовуючи рекомендовану виробниками дозу 1 норма. Февер — фунгіцид контактної-системної дії ("Bayer CropScience AG", Німеччина) з активною речовиною протіоконазол (300 г/л) із класу триазолів. Стандак Топ ("BASF", Німеччина) — інноваційний протруйник для контролю основних хвороб і шкідників сої з діючими речовинами фіпроніл (250 г/л, клас фенілпіразоли) + тіофанатметил (225 г/л, клас бензimidазоли) + піракло-стробін (25 г/л, клас стробілуринів). Протруєне насіння через 1 год інокульовали впродовж години суспензією *Bradyrhizobium japonicum* 6346 (активний виробничий штам-стандарт із музейної колекції штамів азотфіксувальних та асоціативних мікроорганізмів Інституту фізіології рослин і генетики НАН України) із титром клітин 10^8 кл/мл. Контролем був варіант без обробки насіння фунгіцидами, але з інокуляцією ризобіями. Підготовлене насіння висівали у попередньо простерилізовані посудини (ємністю 4 кг) у піщаний субстрат із поживним середовищем Гельрігеля (0,25 норми азоту) у 7-кратній повторності в кожному варіанті. Відбори рослин сої для визначення метаболічних змін у коренях проводили у фазі розвитку примордіального листка (19-денні рослини), одного справжнього (23-денні), двох справжніх (29-денні) і трьох

Таблиця 1. Зміни вмісту (мкг/100 мкг зразка) органічних кислот у коренях сої на ранніх етапах формування симбіозу за дії фунгіцидів на насіння

Table 1. Changes in content of organic acids (mkg/100 mkg sample) in the roots of soybeans at the early stages of the symbiosis formation under seed treatment with fungicides

Сполука (кислота)	Фази I–IV розвитку рослин, вік рослин											
	примордіального листка (I), 19-денні рослини			одного справжнього листка (II), 23-денні рослини			двох справжніх листків (III), 29-денні рослини			трьох справжніх листків (IV), 39-денні рослини		
	Варіант обробки насіння											
	К	Ф	С	К	Ф	С	К	Ф	С	К	Ф	С
пропіонова	0,66	9,13*	0,68	0,76	1,78*	1,57*	0,53	0,39	0,43	0,40	0,15**	0,22**
малонова	0,25	0,11**	0,13**	0,41	1,19*	-	-	0,06*	0,33*	0,12	0,23*	0,45*
масляна	0,27	0,03**	0,05**	-	-	-	0,07	0,20*	0,08	0,30	-	-
яблучна	1,53	0,63**	0,61**	0,12	0,47*	0,34*	0,31	0,58*	1,64*	0,50	0,76	0,70
стеаринова	0,80	0,69	0,74	1,49	1,60	1,87*	0,36	0,65*	0,91*	0,79	-	0,47**
пальмітинова	0,59	0,22**	0,18**	0,72	0,71	0,61	0,28	0,40*	0,42*	0,46	1,06*	0,32
бурштинова	0,35	0,25	0,29	-	-	-	0,11	-	0,05**	0,22	0,03**	0,01**
оцтова	0,02	0,17*	0,18*	-	0,59*	-	0,05	0,01**	0,14*	0,01	0,007	0,03*
шавлева	-	-	-	-	-	-	-	0,16*	0,04*	-	-	-

У табл. 1–3 для рослин фази I: К – без обробки фунгіцидами, Ф – Февер, С – Стандак Топ; для рослин фази II – відсутня сполука; для рослин фази III – представлено середні значення п'яти біологічних (середня наважка зразка з п'яти рослин) і трьох аналітичних повторень.

Тут і в табл. 2: * – достовірне за $P \leq 0,05$ збільшення відносно контролю; ** – достовірне за $P \leq 0,05$ зменшення відносно контролю.

справжніх листків – початку бутонізації (39-денні рослини). Крім того, досліджували метаболічні зміни в проростках сої віком 4 і 7 діб.

Екстракцію, дериватизацію та аналіз метаболітів проводили з деякою модифікацією за загальноприйнятою методикою виділення метаболітів із коренів рослин (Lisec et al., 2006). Для цього одразу після відбору наважки зразків (110 мг) коренів сої заморожували в рідкому азоті та гомогенізували в мікропробіріці.

Проби готували наступним чином: до 100 мг зразка додавали 1,4 мл 100%-ого метанолу (Merck KGaA, Німеччина) ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) та 60 мкл рибітолу (Merck KGaA, Німеччина) (0,2 мг/мл, внутрішній стандарт). Для екстрагування матеріал витримували на водяній бані з постійним перемішуванням при $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ упродовж 25 хв, після чого центрифугували 10 хв при 11000 г. Супернатант переносили у віали, додаючи 750 мкл хлороформу (Альфарус, Україна) ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) та 1,5 мл деіонізованої води ($+4\text{ }^{\circ}\text{C}$). Суміш ретельно струшували й центрифугували 15 хв при 2200 г. Для подальшої дериватизації з метою стабілізації карбонільних залишків метаболітів відбирали 150 мкл верхньої (полярної) фази, переносили в інший флакон та випарювали у вакуумі без нагрівання 7–9 год. До висушеного зразка додавали 40 мкл О-метилгідроксиламонію

хлориду (Merck KGaA, Німеччина) (20 мг на 1 мл піридину, реактив обов'язково готували свіжий) та інкубували, постійно перемішуючи впродовж 2,5 год при $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Lisec et al., 2006). У процесі дериватизації конденсат реагентів осідав на кришці та стінках флакону, тому важливо суміш центрифугувати упродовж 1 хв при 2200 г після кожної наступної інкубації. За допомогою реагенту триметилсилілу (TMS) проводили дериватизацію зразків. Для цього додавали 70 мкл 2,2,2-трифтор-N-метил-N-триметилсиліл ацетаміду (MSTFA) (Merck KGaA, Німеччина) та інкубували, постійно перемішуючи впродовж 40 хв при $37\text{ }^{\circ}\text{C}$. Після цього зразки переносили у віали для газорідної хроматографії і залишали на 10–15 хв для охолодження до кімнатної температури.

Зразки аналізували на хроматографі "Agilent GC system 7890A" (США) із мас-спектрометром 5975С, із застосуванням HP5MS-капілярної колонки довжиною 30 м, внутрішнім діаметром 0,25 мм, плівкою зі щільністю 0,25 мкм та постійною протокою гелію зі швидкістю 1 мл/хв. Об'єм зразка, що наносився, становив 2 мкл за температури інжектора $280\text{ }^{\circ}\text{C}$. Початкова температура колонки становила $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ із затриманням у 5 хв до $300\text{ }^{\circ}\text{C}$ зі швидкістю $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ на 1 хв при затримці 2 хв.

Отримані спектри обробляли за допомогою програми MSD Chem Station E.02.00.493 (Agilent, США). Для усереднення використовували 4–10 спектрів.

Всі досліді проводили в 5-разовому біологічному та 3-разовому аналітичному повторенні. Значення $P \leq 0,05$ розглядали як критерій значущості різниці. Експериментальні дані статистично обробляли з використанням програми Microsoft Excel'10.

Результати та обговорення

Показано (табл. 1), що передпосівна обробка насіння фунгіцидами із наступною інокуляцією його бульбочковими бактеріями штаму *B. japonicum* 634b суттєво змінювала якісний і кількісний склад органічних кислот у коренях сої на ранніх етапах формування симбіозу (від фази розвитку примордіального листка до фази розвитку трьох справжніх листків). У фазі I розвитку примордіального листка відмічено суттєве порівняно до контролю (до 14 і 9 разів відповідно) підвищення рівня пропіонової та оцтової кислоти на фоні зниження від 1,2 до 2,5 раза кількості малонової, яблучної, бурштинової та пальмітинової кислот. Слід відзначити суттєве (у 9 і 5 разів) зменшення порівняно із контролем рівня масляної кислоти у насінні після використання фунгіцидів Февер і Стандак Топ відповідно. У наступній фазі вегетації рослин (фаза II, розвитку одного справжнього листка) зберігався високий рівень (удвічі більший за контроль) вмісту пропіонової кислоти в дослідних варіантах, однак її кількість за дії Феверу була значно нижчою (у 5 разів), ніж у попередній фазі I розвитку сої, тоді як у варіанті з обробкою насіння Стандак Топом відзначено підвищення вмісту даної кислоти в 2,3 раза. Водночас за дії Феверу збільшувався рівень малонової (втричі) та яблучної (у 4 рази) кислот. Застосування Стандак Топу призвело до зростання в 2,8 та 1,3 разів вмісту яблучної та стеаринової кислот при повній відсутності малонової кислоти. Слід відмітити відсутність у коренях сої в цій фазі вегетації (II), на відміну від попередньої (I), бурштинової, масляної та оцтової кислот (за винятком варіанта із обробкою насіння Февером, оскільки в коренях рослин відзначено наявність оцтової кислоти). У фазі III розвитку двох справжніх листків у коренях сої суттєво зменшувалась кількість пропіонової кислоти. Дана тенденція зберігалась і в наступній фазі вегетації

Таблиця 2. Вміст (мкг/100 мкг зразка) яблучної та бензойної кислот в проростках і рослинах сої, інокульованої бульбочковими бактеріями за дії фунгіцидів

Table 2. Content (mkg/100 mkg sample) of malic and benzoic acids in soybean seedlings and plants under seeds inoculation with rhizobia and fungicides treatment

Вік рослин	Яблучна кислота			Бензойна кислота		
	Варіант обробки насіння					
	К	Ф	С	К	Ф	С
4-добові проростки	1,26	1,78*	1,29	-	-	-
7-добові проростки	1,77	1,59**	1,71	-	-	-
19-денні рослини	1,53	0,63**	0,61**	-	-	-
23-денні рослини	0,12	0,47*	0,34*	-	-	-
29-денні рослини	0,31	0,58*	1,64*	0,01	0,02*	0,09*
39-денні рослини	0,50	0,76*	0,70*	0,06	0,04**	0,02**

рослин (трьох справжніх листків, фаза IV). Наразі у варіантах із застосуванням фунгіцидів суттєво зростає рівень малонової (удвічі і майже в чотири рази), масляної (втричі), яблучної (удвічі й 5,3 раза), стеаринової (удвічі та втричі), пальмітинової (удвічі) та оцтової (втричі, за використання Стандак Топ) кислот. На відміну від попередніх фаз розвитку (фази I, II) рослини у варіантах із обробкою насіння фунгіцидами містили в коренях шавлеву (табл. 1) та бензойну кислоти (табл. 2), рівень яких суттєво перевищував такий у рослин контрольного варіанту. Корені рослин сої у фазі IV розвитку трьох справжніх листків характеризувалися закономірно більшим вмістом малонової та яблучної кислот при суттєвому зниженні порівняно із контролем пропіонової (в 2,7 раза та вдвічі), стеаринової (удвічі, за використання Стандак Топу), бурштинової (у 7 і 22 разів) та бензойної (у 1,5 і 3 раза) кислот. Зафіксовано відсутність масляної кислоти у коренях рослин дослідних варіантів порівняно до контролю та повну відсутність шавлевої кислоти у коренях сої в цій фазі вегетації рослин.

У табл. 3 наведені кількісні співвідношення органічних кислот у коренях сої, нормовані до вмісту пальмітинової кислоти (пальмітинова кислота = 1), оскільки лише вона з поміж виявлених була постійно присутньою в коренях рослин усіх варіантів протягом досліджуваних фаз розвитку. Отримані результати свідчать про зміни балансу цього класу сполук і дозволяють оцінити вплив передпосівної обробки насіння фунгіцидами на метаболічні зміни основних органічних кислот у коренях рослин сої. Очевидним є суттєве зростання у рослинах дослідних варіантів вмісту більшості

Таблиця 3. Відносний вміст органічних кислот у коренях сої на ранніх етапах формування симбіозу за дії фунгіцидів на насіння)

Tabl. 3. The relative content of organic acids in soybean roots at the early stages of the symbiosis formation under seed treatment with fungicides

Кислота	Фази I–IV розвитку сої, вік рослин											
	примордіального листка (I), 19-денні рослини			одного справжнього листка (II), 23-денні рослини			двох справжніх листків (III), 29-денні рослини			трьох справжніх листків (IV), 39-денні рослини		
	К	Ф	С	К	Ф	С	К	Ф	С	К	Ф	С
пропіонова	1,1	41,5	3,8	1,1	2,5	2,6	1,9	1,0	1,1	0,9	0,1	0,7
малонова	0,4	0,5	0,7	0,6	1,7	0	0	0,2	0,8	0,3	0,2	2,1
масляна	0,5	0,1	0,3	0	0	0	0,3	0,5	0,2	0,7	0	0
яблучна	2,6	2,9	3,4	0,2	0,7	0,6	1,1	1,5	3,9	1,1	0,7	2,2
стеаринова	1,4	3,1	4,1	2,1	2,3	3,1	1,3	1,6	2,2	1,7	0	1,5
пальмітинова	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
бурштинова	0,6	1,1	1,6	0	0	0	0,4	0	0,1	0,5	0,03	0,03
оцтова	0,03	0,8	1,0	0	0,8	0	0,2	0,03	0,3	0,02	0,007	0,1
шавлева	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0,1	0	0	0
бензойна	0	0	0	0	0	0	0,04	0,05	0,2	0,1	0,004	0,06

Позначення: □ – підвищення вмісту порівняно до контролю; ■ – зниження вмісту порівняно до контролю; ■ – дана сполука вперше з'являється; ■ – дана сполука вперше з'являється і вище за контроль.

органічних кислот на ранньому етапі розвитку рослин (фаза I) – пропіонової, стеаринової, бурштинової та оцтової кислот при суттєвому зниженні вмісту масляної кислоти.

Дія Феверу за передпосівної обробки насіння призводила у фазі II одного справжнього листка до підвищення рівня вмісту пропіонової, малонової, яблучної та бурштинової кислот, тоді як при застосуванні Стандак Топу – пропіонової, яблучної та стеаринової кислот. Відмінною особливістю є те, що рослини у фазі III розвитку двох справжніх листків накопичували в коренях шавлеву та бензойну кислоти (табл. 1, 2), активно продукуючи малонову, яблучну, стеаринову й оцтову кислоти у варіанті з обробкою насіння Стандак Топом, на відміну від обробки Февером, після якої вміст основних органічних кислот у коренях сої був однаковим із контролем, за виключенням пропіонової та бурштинової кислот, вміст яких знижувався. У період активної азотфіксації соєво-ризобіальним симбіозом (Pavlyshche et al., 2017) рівень основних органічних кислот, за винятком малонової та яблучної (варіант із Стандак Топом), у коренях рослин зменшувався після обробки насіння фунгіцидами.

Розвиток рослин і формування їхньої вегетативної маси, реалізація симбіотичного та продуктивного потенціалу бобово-ризобіальних симбіозів залежать не лише від впливу екзогенних факторів (у даному випадку, фунгіцидів), але й

від дії певних фізіологічно активних сполук, у т. ч. й органічних кислот. Так, доведено можливість управління ростовими процесами та фізіологічними показниками рослин шляхом екзогенної обробки їх розчинами (0,001–0,01%) органічних кислот, зокрема, бурштинової, винної, оцтової та шавлевої. Максимальна ефективність дії органічних кислот спостерігалася при концентрації 0,01% (Zaimenko et al., 2013). У рослин пшениці та кукурудзи відзначено стимуляцію розвитку й формування біомаси проростків, а також активацію біосинтезу фотосинтетичних пігментів у листках, причому реакції цих рослин на екзогенну дію органічних кислот відрізнялися. Зокрема, для рослин пшениці з C₃-типом метаболізму вуглекислоти зафіксовано інтенсивний приріст надземної частини, тоді як для рослин кукурудзи із C₄-типом – кореневої системи. За дії бурштинової кислоти, яка є проміжним продуктом циклу Кребса, у рослинах стимулюються метаболічні реакції. Причому ця дія проявляється за низьких концентрацій та обумовлена не лише активацією фотосинтетичних процесів, але й інтенсивним синтезом відновлених форм амінокислот. Крім того, бурштинова кислота може змінювати активність ферментів, стимулювати схожість насіння, ростові процеси й синтез аскорбінової кислоти в рослинах, а також підвищувати їхню продуктивність. Вважають, що природний стимулятор росту рослин бурштинова кислота є

міметиком ефектів саліцилової кислоти (Yastreba, 2012). Показано (Kolupaev et al., 2011), що за дії саліцилової та бурштинової кислот в низьких концентраціях (10 мкМ і 1 мМ відповідно) на рослинні клітини (колеоптилі пшениці) підвищується активність АФК-генеруючих ферментів (НАДФН-оксидази, позаклітинних пероксидаз). Встановлено підвищення активності антиоксидантних ферментів (розчинних форм гваяколпероксидази) у етіюльованих проростках проса за дії екзогенних саліцилової та бурштинової кислот, особливо за умов теплового стресу. Виявлено також стрес-протекторний ефект даних кислот (активація росту рослин, збільшення вмісту хлорофілів, підвищення активності антиоксидантного ферменту супероксиддисмутази) на фоні посухи (Yastreba, 2012).

Отримані нами результати доводять, що інтермедіати циклу Кребса – бурштинова, яблучна й оцтова кислоти були основними в коренях сої (табл. 1). На самому ранньому етапі розвитку рослин (фаза I, примордіальний листок) вміст даних кислот у коренях сої за дії фунгіцидів був мінімальним. У фазах II–IV рослини цих варіантів активно накопичували яблучну кислоту, вміст якої був максимальним. Відомо, що вона є не лише інтермедіатом циклу Кребса, а й інтермедіатом гліюксилатного циклу, який відбувається у пероксисомах і може бути задіяний у захисті рослини при інфікуванні патогенами. У такому випадку малат (яблучна кислота) може бути метаболізований у цитозолі за участі NADP-Me-ферменту, який широко розповсюджений у рослинному організмі та залучений, зокрема, до біосинтезу специфічних захисних компонентів – флавоноїдів або кофакторів антиоксидантних ферментів (Couto, 2011). За умов обробки насіння фунгіцидами (табл. 2) вміст яблучної кислоти в проростках сої вказує на найвищий її рівень у варіанті за дії фунгіциду Февер (4-добові проростки) з подальшим зниженням у 7-добових проростках, тоді як за дії Стандак Топу не спостерігалось змін вмісту даної кислоти в проростках сої порівняно з контролем.

Відомо, що органічні кислоти є не тільки проміжними продуктами метаболізму вуглецю, а також компонентами, які беруть участь у взаємодії з ґрунтовою мікрофлорою (Lopez-Vucio, 2000; Badri, 2009), оскільки значна їхня частка із кореневими ексудатами надходить до ризосферної

зони рослин і впливає на розвиток ґрунтових мікроорганізмів. Зокрема, нами доведено (Kots et al., 2010), що деякі органічні кислоти та їхні солі, а саме бурштинова кислота та сукцинат, аскорбат, малат і цитрат натрію, є позитивними хемоатрактантами для бульбочкових бактерій сої, які сприяють залученню ризобій до ризосферної зони рослини-хазяїна. Показано, що внесення органічних кислот і вуглеводів, у субстрат росту при визначенні максимально активних за азотфіксацією груп мікроорганізмів створює додатковий позитивний селективний ефект на розвиток популяції азотфіксуючих мікроорганізмів та їхню функціональну активність (Burgmann, 2005).

Серед монокарбонних ароматичних кислот лише бензойна кислота (табл. 2) була відсутня в рослинах на ранніх етапах утворення симбіозу (проростки, фази розвитку примордіального й одного справжнього листків) та з'явилась у фазах III, IV, коли симбіотичні системи починали фіксувати молекулярний азот (Pavlyshche et al., 2017). Із літератури відомо, що бензойна кислота виконує протекторну роль у рослинах, її вміст позитивно корелює з підвищенням стійкості рослин до абіотичних стресів – холоду й посухи (Senaratna, 2003; Widhalm, 2009). Бензойна кислота за структурою подібна до саліцилової, сульфосаліцилової, метилсаліцилової, й, вірогідніше за все, являє собою основну функціональну молекулярну одиницю, яка задіяна у формуванні стійкості рослин за умов стресу (Williams et al., 2003). Саліцилова кислота за низьких концентрацій є сигнальною молекулою, яка синтезується рослинами, що, вірогідно, не дозволило виявити її в наших дослідженнях (табл. 1, 2). Вважають (Kolupaev et al., 2013), що саліцилова кислота та її структурні аналоги (бензойна, 4-оксибензойна кислоти) беруть участь в індукуванні адаптивних реакцій рослин, оскільки екзогенна обробка даними сполуками приводить до посилення генерації активних форм кисню, яке обумовлене активацією відповідних ферментів – НАДФН-оксидаз, пероксидаз і супероксиддисмутази.

На основі отриманих нами результатів (табл. 1, 2) можна припустити, що бензойна кислота, яка продукується в коренях рослин сої, починаючи з фази III розвитку двох справжніх листків у симбіозі з бульбочковими бактеріями за умов протруювання насіння фунгіцидами Февер і Стандак Топ, виконує

роль захисної сполуки. Яблучна, бурштинова й оцтова кислоти як інтермедіати циклу Кребса та гліюксилатного циклу синтезуються рослинами постійно, що дозволяє залучати їх до формування захисних реакцій рослин сої на стресовий фактор (фунгіциди) протягом ранніх фаз формування й функціонування симбіотичних систем.

У всіх досліджуваних фазах вегетації сої встановлено наявність одноосновних карбонових жирних кислот – пальмітинової та стеаринової у коренях рослин як контрольного, так і дослідних варіантів, а також пропіонової (метилоцтової) кислоти (табл. 1). Стеаринова кислота синтезується з пальмітинової за дії ферментів елонгаз, які здійснюють подовження аліфатичного ланцюга жирних кислот. Дані сполуки входять до складу рослинних жирів, які виконують функцію енергетичних депо. Пропіонова кислота – активний метаболіт рослинних організмів. Вона є попередником синтезу основних кислот циклу Кребса (Prudnikova et al., 1994), а саме: піровиноградної (пірувату), оцтової у вигляді ацетил КоА і бурштинової (сукцинату) кислот, використовується як енергетичний субстрат, має антиоксидантні й антимікробні властивості. Пропіонова кислота може також брати участь у синтезі аланіну шляхом амінування акрилоїл-КоА (Prudnikova et al., 1994).

Нами встановлено суттєве підвищення від 4 до 40 разів (табл. 3) рівня цієї кислоти у порівнянні з пальмітиновою саме на початкових етапах розвитку сої у варіантах із обробкою насіння фунгіцидами, коли активні діючі речовини хімічних протруйників максимально впливали на молоді рослини та інтродуковані на насіння бульбочкові бактерії.

Попередні дослідження показали значне збільшення вмісту малонової та бурштинової кислот, а також цукрів і багатоатомних спиртів (Levishko et al., 2012, 2014) за інокуляції насіння бульбочковими бактеріями на фоні абіотичного стресору посухи (контрольовані умови поливу: рослини вирощували за нормального (60%) та недостатнього (40%) ПВ водозабезпечення). При цьому також відзначено наявність насичених і ненасичених жирних кислот, серед яких переважали стеаринова й пальмітинова кислоти їхній вміст зростав до максимального під час активного утворення симбіотичних структур на коренях сої.

Отже, у коренях сої, інокульованої бульбочковими бактеріями, суттєво змінюється вміст органічних кислот, що може розглядатися як складова адаптації бобових рослин до дії антропогенного стресора (фунгіцидів) і підтримання за таких умов функціонування симбіотичних систем.

Висновки

Протягом ранніх фаз розвитку сої, інокульованої специфічними бульбочковими бактеріями, у коренях рослин відбуваються онтогенетично зумовлені зміни вмісту основних органічних кислот, а саме: пропіонової, малонової, масляної, яблучної, бурштинової, оцтової, шавлевої, пальмітинової, стеаринової, бензойної. Передпосівна обробка насіння сої фунгіцидами Февер і Стандак Топ спричинює підвищення в коренях сої вмісту пропіонової, яблучної, бурштинової, оцтової кислот. Ці сполуки як інтермедіати циклу Кребса та гліюксилатного циклу опосередковано можуть бути залучені до формування захисних реакцій рослин за умов дії фунгіцидів. Особливе значення для таких реакцій на ранніх етапах розвитку сої (від проростків до рослин із трьома справжніми листками) може мати виявлене нами за інокуляції насіння ризобіями та дії фунгіцидів накопичення яблучної, бурштинової та бензойної кислот.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Badri D.V., Vivanco J.M. Regulation and function of root exudates. *Plant, Cell and Environment*, 2009, 32(6): 666–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>
- Brechenmacher L., Lei Z., Libault M., Findley S., Sugawara, M., Sadowsky M.J., Sumner L.W., Stacey G. Soybean metabolites regulated in root hairs in response to the symbiotic bacterium *Bradyrhizobium japonicum*. *Plant Physiol.*, 2010, 153(4): 1808–1822. <https://doi.org/10.1104/pp.110.157800>
- Bürgmann H., Meier S., Bunge M., Widmer F., Zeyer J. Effects of model root exudates on structure and activity of a soil diazotroph community. *Environ. Microbiology*, 2005, 7(11): 1711–1724. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00818.x>
- Colebatch G., Desbrosses G., Ott T., Krusell L., Montanari O., Kloska S., Kopka J., Udvardi M.K. Global changes in transcription orchestrate metabolic differentiation during symbiotic nitrogen fixation in *Lotus japonicus*. *The Plant Journal*, 2004, 39(4): 487–512. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02150.x>
- Couto C., Silva L.R., Valentao P., Velazquez E., Peix A., Andrade P. Effects induced by the nodulation with *Bradyrhizobium japonicum* on *Glycine max* (soybean) metabolism and antioxidant potential. *Food Chemistry*,

- 2011, 127(4): 1487–1495. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2011.01.135>
- Hall R.D. Plant metabolomics in a nutshell: potential and future challenges. *Ann. Plant Rev.*, 2011, 43: 1–24.
- Kaschuk G., Kuyper T.W., Leffelaar P.A., Hungria M., Giller K.E. Are the rates of photosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? *Soil Biol. Biochem.*, 2009, 41(6): 1233–1244. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.03.005>
- Kirizii D.A., Stasik O.O., Pryadkina G.A., Shadchina T.M. *Fotosintez: assimilyatsiya SO₂ i mehanizmy ego regulyatsii*. Kiev: Logos, 2014, vol. 2, 480 pp. [Киризиї Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. *Фотосинтез: ассимиляция СО₂ и механизмы ее регуляции*. Киев: Логос, 2014, т. 2, 480 с.]
- Kolupaev Yu.E., Yastrebo T.O. *Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rastenyi*, 2013, 45(2): 113–126. [Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Стресс-протекторные эффекты салициловой кислоты и ее структурных аналогов. *Физиол. и биохим. культур. раст.*, 2013, 45(2): 113–126].
- Kots S.Ya., Morhun V.V., Palyka V.F., Datsenko V.K., Kruhova E.D., Kyrychenko E.V., Melnikova N.N., Mykhalkov L.M. *Biologicheskaya fiksatsiya azota (Biological fixation of nitrogen)*. Kiev: Logos, 2010, vol. 1, 505 pp. [Коць С.Я., Моргун В.В., Патыка В.Ф., Даченко В.К., Кругова Е.Д. Кириченко Е.В., Мельникова Н.Н., Михалкив Л.М. *Биологическая фиксация азота*. Киев: Логос, 2010, т. 1, 505 с.]
- Levishko A.S., Mamenko P.M. *Visnyk KhNAU*. Ser. Biolohiia, 2016, 1(37): 88–95. [Левішко А.С., Маменко П.М. Особливості метаболічного профілю коренів сої за інокуляції штамми *Bradyrhizobium japonicum* різної активності. *Вісн. Харків. нац. ун-ту*. Сер. Біологія, 2016, 1(37): 88–95]. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnau_biol_2016_1_8
- Levishko A.S., Mamenko P.M., Kots S.Ya. *Fiziologiya rastenyi i genetika*, 2014, 46(1): 19–26. [Левішко А.С., Маменко П.М., Коць С.Я. Метаболоміка рослин: її основи та роль у вивченні рослинно-мікробних взаємодій. *Физиология растений и генетика*, 2014, 46(1): 19–26]. http://nbuv.gov.ua/UJRN/FBKR_2014_45_1_4
- Levishko A.S., Shymanska D.F., Khomenko Yu.O., Petchel L.V., Mamenko P.M. In: *Materialy Vseukrainskoi naukovopraktychnoi konferencii, Ekolohichni shliakh i maibutnie*. Kyiv; Uman, 2012, pp. 129–131. [Левішко А.С., Шиманська Д.Ф., Хоменко Ю.О., Петечел Л.В., Маменко П.М. Вплив інокуляції на білковий та метаболічний профілі симбіотичних систем сої за різного водозабезпечення. В кн.: *Матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції "Екологічний шлях у майбутнє"*. Київ; Умань, 2012, с. 129–131].
- Lisec J., Schauer N., Kopka J., Willmitzer L., Fernie A.R. Gas chromatography mass spectrometry – based metabolite profiling in plants. *Nature Protocols*, 2006, 1(1): 387–396. <https://doi.org/10.1038/nprot.2006.59>
- Lopez-Bucio J., Nieto-Jacobo M.F., Ramirez-Rodriguez V., Herrera-Estrella L. Organic acid metabolism in plants: from adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils. *Plant Science*, 2000, 160: 1–13. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(00\)00347-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00347-2)
- Obata T., Fernie A.R. The use of metabolomics to dissect plant responses to abiotic stresses. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2012, 69(19): 3225–3243. <https://doi.org/10.1007/s00018-012-1091-5>
- Pavlyshche A.V., Kirizii D.A., Kots S.Ya. *Plant physiology and genetics (Fiziologiya rastenyi i genetika)*, 2017, 49(3): 237–247. [Павлище А.В., Кіризиї Д.А., Коць С.Я. Реакція симбіотичних систем сої на дію фунгіцидів за різних способів обробки. *Физиология растений и генетика*, 2017, 49(3): 237–247].
- Provorov N.A., Shtark O.Y., Zhukov V.A., Borisov A.Y., Tikhonovich I.A. *Developmental genetics of plant-microbe symbioses*. New York: NOVA Science Publ. Inc., 2010, 135 pp.
- Prudnikova T.N., Roslyakov Yu.F. *Izvestiya vuzov. Pischevaya tehnologiya*, 1994, 5–6: 23–27. [Прудникова Т.Н., Росляков Ю.Ф. Пропионовая кислота в метаболизме живых организмов. *Изн. вузов. Пищевая технология*, 1994, 5–6: 23–27].
- Roessner U., Bacic A. Metabolomics in plant research. *Austral. biochemist*, 2009, 40(3): 9–20.
- Senaratna T., Merrit D., Dixon K., Bunn E., Touchell D., Sivasithamparam K.. Benzoic acid may act as the functional group in salicylic acid and derivatives in the induction of multiple stress tolerance in plants. *Plant Growth Regul.*, 2003, 39(1): 77–81.
- Thapa G., Dey M., Sahoo L., Panda S.K. An insight into the drought stress induced alterations in plants. *Biol. Plantarum*, 2011, 55(4): 603–613. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0158-8>
- Widhalm J.R., Kuyper T.W., Leffelaar P.A., Hungria M., Giller K.E. Are the rates of photosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? *Soil Biol. Biochem.*, 2009, 41(6): 1233–1244.
- Williams M., Senaratna T., Dixon K., Sivasithamparam K. Benzoic acid may act as the functional group in salicylic acid and derivatives in the induction of multiple stress tolerance in plants. *Plant Growth Regulation*, 2003, 39(1): 77–81. <https://doi.org/10.1023/A:1021865029762>
- Yastrebo T.O. *Visnyk Kharkiv. Nats. Univ. Ser. Biolohiia*, 2012, 2(26): 92–97. [Ястреб Т.О. Індукування посухостійкості рослин проса дією екзогенних салицилової і янтарної кислот. *Вісн. Харків. нац. ун-ту*. Сер. Біологія, 2012, 2(26): 92–97].
- Zaimenko N.V., Ivanytska B.O. *Fizioloho-biokhimichni doslidzhennia. Introduksiia roslyn*, 2013, 3: 108–114. [Заїменко Н.В., Іваницька Б.О. Вплив органічних кислот на ростові процеси рослин різних екоморфотипів. *Фізіолого-біохімічні дослідження. Інтродукція рослин*, 2013, 3: 108–114].

Рекомендує до друку
О.К. Золотарьова

Надійшла 09.08.2018

Павлище А.В., Кириченко О.В., Коць С.Я. **Метаболічні зміни вмісту органічних кислот у коренях рослин *Glycine max* (Fabaceae) на ранніх етапах формування симбіозу за дії фунгіцидів.** Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 480–488.

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

Метою даної роботи було дослідження методом газорідинної хроматографії та мас-спектрометрії метаболомного профілю органічних кислот у коренях сої на ранніх етапах формування симбіотичних систем (від проростків до фази утворення трьох справжніх листків) за інокуляції насіння *Bradyrhizobium japonicum* 6346 на фоні протруювання фунгіцидами Февер (клас триазолів), Стандак Топ (клас фенілпіразолів + бензимидазолів + стробілуринів) в умовах вегетаційного досліді із піщаною культурою. Встановлено суттєві метаболічні якісні та кількісні зміни вмісту основних органічних кислот, а саме: маленової, масляної, яблучної, бурштинової, пропіонової, оцтової, шавлевої, пальмітинової, стеаринової, бензойної, що пов'язані з онтогенетичним розвитком рослин сої. Фунгіциди Февер і Стандак Топ за протруювання насіння з подальшою інокуляцією ризобіями істотно змінюють рівень накопичення сполук даного класу, значно підвищуючи вміст пропіонової, яблучної, бурштинової, оцтової кислоти. Це зумовлено залученням їх як інтермедіатів циклу Кребса і гліоксилатного циклу та сполук із протекторним ефектом до формування захисних реакцій рослин за умов дії антропогенного стресу. На етапі функціонування симбіотичного апарату сої виявлено бензойну кислоту – речовину із ймовірною протекторною дією. У коренях сої, інокульованої бульбочковими бактеріями на фоні обробки фунгіцидами спостерігаються суттєві зміни вмісту органічних кислот, що може розглядатися як складова адаптації бобових рослин до дії антропогенного стресора і підтримання за таких умов функціонування симбіотичних систем.

Ключові слова: *Glycine max*, *Bradyrhizobium japonicum* 6346, соя, симбіоз, фунгіциди, метаболом, органічні кислоти

Павлище А.В., Кириченко Е.В., Коць С.Я. **Метаболические изменения содержания органических кислот в корнях растений *Glycine max* (Fabaceae) на ранних этапах формирования симбиоза под влиянием фунгицидов.** Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 480–488.

Институт физиологии растений и генетики
НАН Украины
ул. Васильковская, 31/17, Киев 03022, Украина

Целью данной работы было исследование методом газожидкостной хроматографии и масс-спектрометрии метаболомного профиля органических кислот в корнях сои на ранних этапах формирования симбиотических систем (от проростков до фазы развития трех настоящих листьев) при инокуляции семян *Bradyrhizobium japonicum* 6346 на фоне протравливания фунгицидами Февер (класс триазолов), Стандак Топ (классы фенилпиразолов + бензимидазолов + стробилуринов) в условиях вегетационного опыта с песчаной культурой. Установлены существенные метаболические качественные и количественные изменения содержания основных органических кислот, а именно: маленовой, масляной, яблочной, янтарной, пропионовой, уксусной, шавелевой, пальмитиновой, стеариновой, бензойной, связанные с онтогенетическим развитием растений сои. Фунгициды Февер и Стандак Топ при протравливании семян с последующей инокуляцией ризобиями существенно изменяют уровень накопления соединений данного класса, значительно повышая содержание пропионовой, яблочной, янтарной, уксусной кислоты. Это обусловлено вовлечением их как медиаторов цикла Кребса, глицерилатного цикла и соединений с протекторным эффектом к формированию защитных реакций растений в условиях действия антропогенного стресса. На этапе функционирования симбиотического аппарата сои обнаружена бензойная кислота – вещество, обладающее, вероятно, протекторным эффектом. В корнях сои, инокулированной клубеньковыми бактериями на фоне обработки семян фунгицидами, наблюдаются существенные изменения содержания органических кислот, что можно рассматривать как составляющую адаптации бобовых растений к действию антропогенного стрессора и поддержания при таких условиях функционирования симбиотических систем.

Ключевые слова: *Glycine max*, *Bradyrhizobium japonicum* 6346, соя, симбиоз, фунгициды, метаболом, органические кислоты

Генетичні особливості фенологічних форм *Quercus robur* (Fagaceae) за даними аналізу поліморфізму інтронів генів β -тубуліну та мікросателітних локусів

Ярослав В. ПІРКО¹, Максим В. НЕЦВЕТОВ², Любов О. КАЛАФАТ¹, Надія М. ПІРКО¹, Анастасія М. РАБОКОНЬ¹, Сергій М. ПРИВАЛІХІН¹, Андрій Є. ДЕМКОВИЧ¹, Юлія О. БІЛОНОЖКО¹, Ярослав Б. БЛЮМ¹

¹ДУ "Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України"

вул. Осиповського, 2а, Київ 04123, Україна

yarvp1@gmail.com

newprival@yahoo.com

²ДУ "Інститут еволюційної екології НАН України"

вул. Академіка Лебедєва, 37, Київ 03143, Україна

netsvetov@nas.gov.ua

Pirko Ya.V.¹, Netsvetov M.V.², Kalafat L.O.¹, Pirko N.M.¹, Rabokon A.M.¹, Privalikhin S.M.¹, Demkovich A.Ye.¹, Bilonozhko Yu.O.¹, Blume Ya.B.¹ **Genetic features of the phenological forms of *Quercus robur* (Fagaceae) according to the analysis of the introns polymorphism of β -tubulin genes and microsatellite loci.** Ukr. Bot. J., 2018, 75(5): 489–500.

¹Institute of Food Biotechnology and Genomics, National Academy of Sciences of Ukraine

2a Osipovskogo Str., Kyiv 04123, Ukraine

²Institute for Evolutionary Ecology, National Academy of Sciences of Ukraine

37 Acad. Lebedeva Str., Kyiv 03143, Ukraine

Abstract. Early and late phenological forms of *Quercus robur* (Fagaceae) have been investigated using microsatellite markers and a DNA marker system based on the study of the intron's length polymorphism of the β -tubulin genes (TBP-markers). Relatively low indicators of genetic variability have been established ($H_o = 0.342 \pm 0.208$, $H_e = 0.566 \pm 0.199$ in the early and $H_o = 0.288 \pm 0.136$, $H_e = 0.461 \pm 0.216$ in the late phenological groups) in 40 analyzed plants of two samples with microsatellite loci. The genetic differences between the early and late forms of *Q. robur* have been determined. The 9 unique alleles for microsatellite loci and 4 fragments for TBP loci among the trees of the early form, and 5 unique alleles for the microsatellite and TBP loci for the late form have been discovered. In particular, the differences in the frequency of prevalent alleles quru-GA-0C19-222 (practically absent at the late phenological sample) and quru-GA-0C19-226 (frequency reaches more than 80% in the early phenological form and only about 50% in the late) have been detected. The evaluation of the TBP polymorphism indices conducted for the investigated forms of *Q. robur* have revealed a lower number of fragments in the early ($N_e = 1.218 \pm 0.040$) compared with the late phenological form of *Q. robur* ($N_e = 1.294 \pm 0.042$). The value of PIC (Polymorphism Information Content) for this type of markers has been greater in the late phenological form *Q. robur* ($PIC = 0.274 \pm 0.025$) than in the early form ($PIC = 0.209 \pm 0.022$). Also, according to Shannon's information index, there are differences between the early ($I = 0.253 \pm 0.029$) and the late ($I = 0.320 \pm 0.031$) phenological forms of *Q. robur*. Analysis of the molecular variation by TBP markers (AMOVA) has been revealed slight differences in the investigated phenological forms of *Q. robur*. Thus, 91% of the genetic diversity of *Q. robur* is for intra-sample polymorphism, and 9% is inter-sampling in the overall genetic heterogeneity of the species. Our results showed that variation in seasonal timing in *Q. robur* is not only attributed to the variability in the growth condition but also genetically determined. More types of DNA markers are required for further researches on genetic profiling and certification of *Q. robur* phenological forms.

Keywords: *Quercus robur*, TBP-markers, microsatellites, genetic variability, phenological forms

Вступ

Упродовж багатовікової історії Києва в озелененні використовувався *Quercus robur* L. Нині в місті поряд з молодими дубовими деревостанами штучного та природного походження досить часто

трапляються вікові дерева *Q. robur*, які можуть бути залишками колишніх природних популяцій. Одні з найстарших на території міста дерев збереглися в грабовій діброві, що є основою парку-пам'ятки садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення "Феофанія" (Matiashuk et al., 2014; Netsvetov, Prokoruk, 2016). У цих природного походження деревостанах *Q. robur* трапляються

© Я.В. ПІРКО, М.В. НЕЦВЕТОВ, Л.О. КАЛАФАТ, Н.М. ПІРКО, А.М. РАБОКОНЬ, С.М. ПРИВАЛІХІН, А.Є. ДЕМКОВИЧ, Ю.О. БІЛОНОЖКО, Я.Б. БЛЮМ, 2018

рослини, диверсифіковані за часом настання фенологічних фаз й являють собою ранню та пізню фенологічні форми, які В.М. Черняєв (Chernyaev, 1858) описав як варіації, таксономічний статус яких наразі не підтверджено. Основні ознаки, за якими В.М. Черняєв диференціював ці форми, наступні: 1) розкриття бруньок, цвітіння, початок росту пагонів та більшість інших фенологічних фаз виникають у пізньої форми на 2–3 тижні пізніше, ніж у ранньої; 2) листя дерев пізньої форми не опадає, залишаючись на гілках до кінця зими; 3) рослини пізньої форми менше уражуються шкідниками та хворобами; 4) рослини пізньої форми мають вищу й більш регулярну форму крони, ширший стовбур і вищу якість деревини, віддають перевагу більш зволоженому місцезростанню. У подальших спостереженнях було підтверджено, що ці форми мають значні відмінності у стійкості до середовища, зростання та розвитку (Milenin, 1997; Rubtsov et al., 2007; Molchanov, 2011, 2012; Silchenko, 2012; Utkina, Rubtsov, 2017; Varna et al., 2017). Було також виявлено приуроченість фенологічних форм до різних типів ландшафту: ранньої фенологічної форми *Q. robur* до низинних форм рельєфу, пізньої – до височинних (Silchenko, 2012; Slepukh, 2016). Рослини ранньої форми *Q. robur* краще переносять нестачу вологи в ґрунті порівняно з пізньою формою, що дозволяє їм зростати в сухих місцях, однак вони пошкоджуються весняними заморозками й листогризучими комахами. Пізні форми *Q. robur* стійкіші до низьких температур весною, однак пошкоджуються літньою посухою (Molchanov, 2012; Dantec et al., 2015; Puchałka et al., 2017). На думку деяких вчених, вони є перспективними і широко використовуються для штучного формування зелених зон у європейських країнах (Coutinho et al., 2015).

У природних популяціях існують і перехідні фенологічні форми *Q. robur* (Utkina, Rubtsov, 2017), тому при ідентифікації рослин зважають на комплекс ознак фенотипу. Разом із тим варіації сезонного розвитку в популяціях *Q. robur* можуть бути наслідком звичайної мінливості, пов'язаної з особливостями умов зростання дерев (Pérez-de-Lis et al., 2017).

Фенологічна мінливість в аналогічних ґрунтових та гідрологічних умовах залежить від генетичних факторів (Batos et al., 2012; Chokheli et al., 2016). Генетична ідентифікація ранніх та пізніх фенологічних форм *Q. robur* надає змогу

охарактеризувати генетичне різноманіття цього виду. Молекулярно-генетичний аналіз може допомогти виявити найбільш цінні зразки для розповсюдження через культуру *in vitro* і масового виготовлення посадкового матеріалу. Найбільш ефективно це можна зробити за допомогою молекулярних методів з використанням ДНК-маркерів. Досить популярними з них є SSR-маркери (Simple Sequence Repeats), або мікросателіти, оскільки вони поєднують ряд таких ознак, як гіперваріабельність, висока щільність, мультиалельність, кодомінантність, відтворюваність і рівномірність розподілу по геному (Khlestkina, 2014). Саме тому ця методика добре себе зарекомендувала при ідентифікації генотипів різних сортів господарських рослин (Singh et al., 2015). Також надійним та достовірним джерелом інформації щодо міжвидової та внутрішньовидової мінливості організмів в останні роки вважається поліморфізм довжини інтронів різних генів (Xia et al., 2017). Метод оцінки поліморфізму довжини інтронів генів β -тубуліну (Tubulin Based Polymorphism, ТВР) вважається надійною, стабільно працюючою для різних видів вищих рослин системою молекулярно-генетичних маркерів (Bardini et al., 2004).

Мета нашої роботи – визначення генетичних відмінностей між ранньою та пізньою фенологічними формами *Q. robur* за допомогою різних ДНК-маркерів.

Матеріали та методи

Для оцінки генетичного поліморфізму ранньої і пізньої фенологічних форм *Q. robur* використовували вегетативний матеріал (термінальні бруньки із фрагментами пагонів та листові пластинки), зібраний з 20 дерев кожної фенологічної форми у парку "Феофанія", розташованому на півдні правобережної частини м. Києва. Вік рослин становив 180–200 років.

Геномну ДНК екстрагували з вегетативного матеріалу ЦТАБ-методом (Green, Sambrook, 2012). Якість і кількість ДНК перевіряли за допомогою електрофорезу в 1,5%-му агарозному гелі й спектрофотометрії на біофотометрії "Eppendorf" з визначенням концентрації та ступеня забруднення ДНК. Зразки ДНК зберігали при мінус 20 °С. Для ТВР-аналізу використовували методику Breviario et al. (2007). Послідовності праймерів були такими: ТВР-F: 5'-AACTGGGCSAARGGNCAУТАУАС-3'; ТВР-R:

Таблиця 1. Послідовності праймерів та основні характеристики SSR-локусів
Table 1. Primer sequences and main characteristics of SSR-loci

Локус	Послідовність праймерів (5'-3')	Характер повторів	Температура відпалу (°C)	Джерело
quru -GA-1C08	F: TCCCAATCGATGTTTGATAAGG R: GGGCTCTTGAGAGGATGTAGG	(GA) ₂₉	60	(Aldrich et al., 2003)
quru -GA-0C19	F: TTAGCTTTTACGCAGTGTCTG R: CGGCTTCGGTTTCGTC	(GA) ₁₈	60	(Aldrich et al., 2002)
MSQ13	F: TGGCTGCACCTATGGCTCTTAG R: ACACTCAGACCCACCATTTTCC	(GA) _{14,11}	50	(Dow et al., 1995)
QPZAG9	F: GCAATTACAGGCTAGGCTGG R: GTCTGGACCTAGCCCTCATG	(AG) ₁₂	50	(Steinkellner et al., 1997)

5'-ACCATRCAYTCRTCDGCRTTYTC-3' (Breviario et al., 2007). Полімеразну ланцюгову реакцію (ПЛР) проводили на ампліфікаторі Thermal Cycler 2720 ("Applied Biosystems", США). Реакційна суміш об'ємом 10 мкл містила 5-кратний ПЛР буфер із сульфатом амонію, 2,5 ммоль MgCl₂, 50 нг рослинної ДНК, 1 μM кожного з праймерів, 0,2 ммоль кожного-го dNTPs, 0,5 од. Taq полімерази ("Fermentas", Литва). Температурний протокол включав: початкову денатурацію при 94 °C тривалістю 3 хв, 35 циклів ампліфікації (денатурація при 94 °C, тривалість 30 с, відпал праймерів при 55 °C, 40 с, подовження до температури 72 °C, 1,5 хв), кінцеве подовження до 72 °C, 8 хв та 15 °C – утримання (Bardini et al., 2004).

Кожну ПЛР здійснювали як мінімум у 3-разовій повторності з використанням негативного контролю, щоб при подальшому електрофоретичному аналізі мати можливість виявити неспецифічні продукти ампліфікації, які розрізняються за однакових реакцій. Продукти ампліфікації (0,5 мкл) розділяли за допомогою електрофорезу в 6%-му неденатуруючому поліакриламідному гелі (ПААГ) в 1x TBE-буфері (Green, Sambrook, 2012; Pirko et al., 2016) протягом 5 год при 300 В. Фрагменти візуалізували шляхом фарбування нітратом срібла (Rahman et al., 2000; Venbouza et al., 2006). Після електрофорезу гель фотографували у видимому світлі, отримані зображення в подальшому аналізували.

Для SSR-аналізу застосовували локуси 1C08, 0C19, MSQ13, QPZAG9 (табл. 1). ПЛР-продукт SSR-локусів розділяли з використанням електрофорезу впродовж 2,5 год в неденатуруючому ПААГ, аналогічно ПЛР-продукту ТВР-маркерів. Забарвлення гелю здійснювали за допомогою нітрату срібла. При обробці електрофореграм алелі SSR-локусів записувалися як кодомінантні

маркери, при цьому назві алелю надавали оціночний розмір амплікону (п. н.).

Аналіз зображень електрофоретичних гелей як для результатів ТВР-методу, так і для SSR-локусів проводили з використанням програми GelAnalyzer (GelAnalyzer.com, <http://www.gelalyzer.com/>).

Довжину відтворюваних і чітких фрагментів визначали за допомогою ДНК-маркера (O'Gene Ruler™ 100bp Plus DNA Ladder, ready-to-use; "Fermentas", Литва). ТВР-фрагменти записували в бінарному коді: наявність фрагменту – одиниця, відсутність – нуль.

Первинний аналіз отриманих даних методом головних координат проводили в GenAlEx (Peakall, Smouse, 2006), множинні порівняння – модифікованим χ²-методом з використанням програмного забезпечення GenRes (Demkovich, 2007).

Рівень поліморфізму ТВР-маркерів оцінювали, використовуючи показник PIC (Polymorphism Information Content), за формулою:

$$PIC = \frac{\sum_{i=1}^n (1 - f_{ai}^2 - f_{bi}^2)}{n},$$

де n – загальна кількість фрагментів, що були оцінені, f_{ai} – частка випадків (рослин), в яких був відсутній i-й фрагмент, та f_{bi} – частка рослин, у яких цей фрагмент присутній (Hongtrakul et al., 1997; Breviario et al., 2007).

Результати та обговорення

Поліморфізм ядерних мікросателітних локусів у ранніх та пізніх фенологічних форм *Quercus robur*

Електрофореграми з ПЛР-продуктами мікросателітних локусів quru-GA-1C08, quru-GA-0C19, QPZAG9 наведено на рис. 1, 2 та 3, частоти

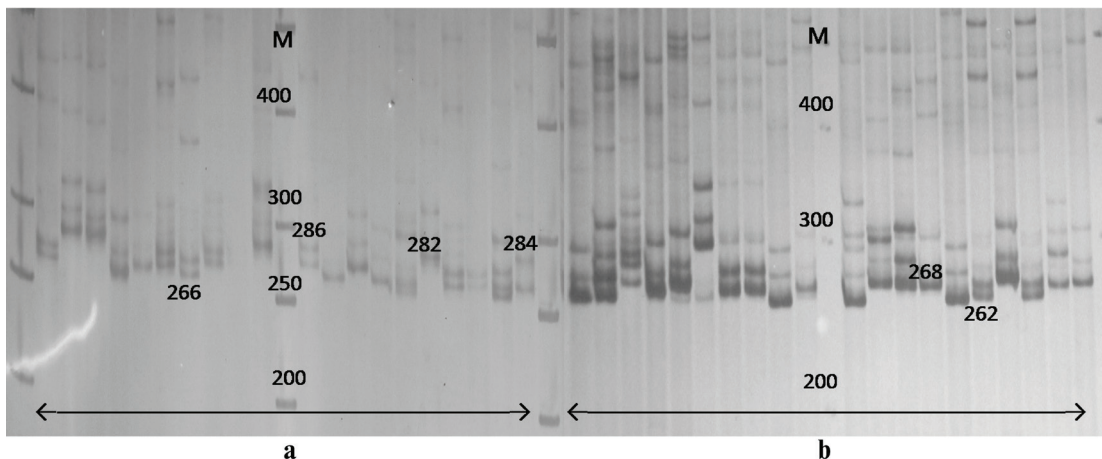


Рис. 1. Електрофореграма продуктів ПЛР-локуса quru-GA-1C08 у досліджених дерев *Quercus robur*: *a* – рання форма; *b* – пізня форма; м – ДНК-маркер

Fig. 1. Electrophoregram of PCR-products of the quru-GA-1C08 locus in the investigated trees of *Quercus robur*: *a* – early form; *b* – late form; м – DNA marker

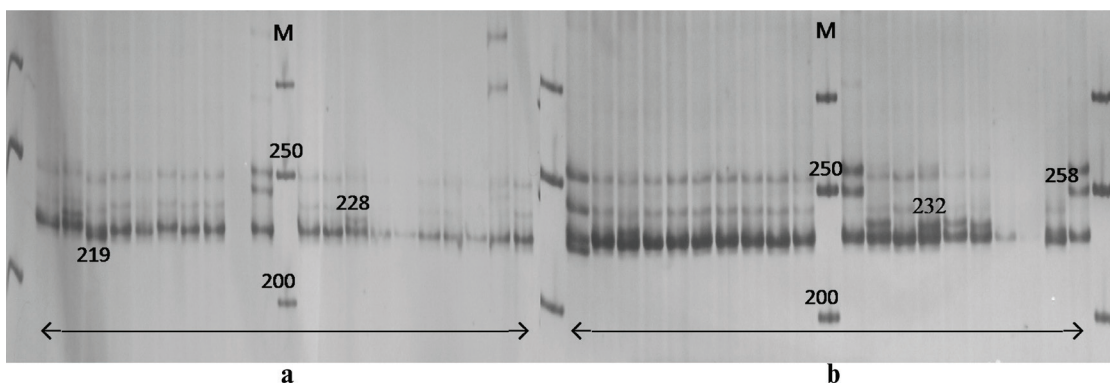


Рис. 2. Електрофореграма продуктів ПЛР-локуса quru-GA-0C19 у досліджених дерев *Quercus robur*: *a* – рання форма; *b* – пізня форма; м – ДНК-маркер

Fig. 2. Electrophoregram of PCR-products of the locus quru-GA-0C19 in the investigated trees of *Quercus robur*: *a* – early form; *b* – late form; м – DNA marker

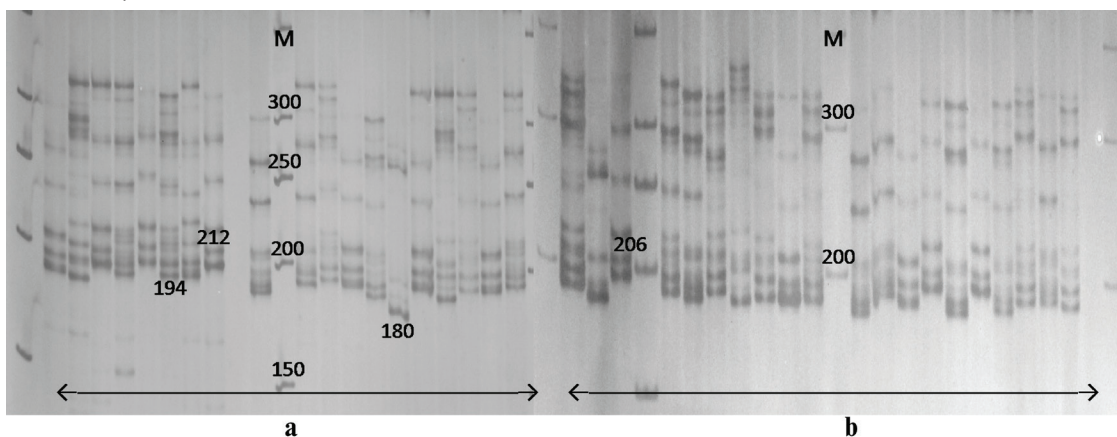


Рис. 3. Електрофореграма продуктів ПЛР-локуса QPZAG9 у досліджених дерев *Quercus robur*: *a* – рання форма; *b* – пізня форма; м – ДНК-маркер

Fig. 3. Electrophoregram of PCR-product of QPZAG9 locus in investigated trees of *Quercus robur*: *a* – early form; *b* – late form; м – DNA marker

алелів – на рис. 4. Всього виявлено 30 алелів, 9 з яких були унікальними для ранньої форми (quru-GA-1C08: 266, 282, 284, 286; quru-GA-0C19: 219, 228; QPZAG9: 180, 194, 212), 5 – для пізньої форми (quru-GA-1C08: 262, 268; quru-GA-0C19: 323, 258; QPZAG9: 206).

За локусом quru-GA-1C08 виявлено 11 ампліконів із довжинами 260–286 п. н., за локусом quru-GA-0C19 – 6 алелів (розмах мінливості 219–258 п. н.). Локус QPZAG9 характеризувався наявністю 12 алелів розміром 180–211 п. н. Локус MSQ13 виявився мономорфним в обох проаналізованих групах рослин з одним алелем 211 п. н. відповідно. Раніше, при аналізі вибірок *Q. robur*, нами було виявлено невисокий алельний поліморфізм локусу MSQ13 з ідентичним предомінантним алелем 211 (неопубліковані дані). Для вибірки вікових дерев *Q. robur* зі Святогір'я (Донецька обл.) виявлено 4 алеля для локуса C19 та 9 алелів для C08 (Demkovych et al., 2014). При дослідженнях європейських деревостанів *Q. robur* кількість алелів, як правило, була вищою (Aldrich et al., 2003; Cottrell et al., 2003; Gugerli et al., 2008; Jensen et al., 2009; Ballian et al., 2010; Neophytou et al., 2010; Vranckx et al., 2014).

Відмінності між алельним складом вибірок ранніх та пізніх форм *Q. robur* значимі на рівнях $p \leq 0,01$ для локусу QPZAG9 та $p \leq 0,001$ для локусів quru-GA-1C08, quru-GA-0C19 (табл. 2, модифікований χ^2 -метод).

Оцінка значущості наявності/відсутності окремих алелів локусу QPZAG9 підтверджує таку на рівні $p < 0,05$ для окремих алелів. В одному випадку це алель 194, притаманний для ранньої форми, в інших трьох частота алелів 190, 192, 196 значно відрізняється (алелі 192, 196 більш представлені в пізньої фенологічної форми, алель 190 – у ранньої). За локусом quru-GA-1C08 диференціація між пізньою та ранньою фенологічними формами відбувається в алелів 260 та 280 на рівні $p < 0,05$ (більш представленими в пізньої форми), в алелів 266, 268, 286 (266 та 286 притаманні для ранньої форми) на рівнях $p < 0,001$ та $p < 0,01$ відповідно, проте алель 268 (для пізньої фенологічної форми) – на рівні значущості $p < 0,01$.

За локусом quru-GA-0C19 відмінності на рівні $p < 0,001$ між вибірками ранніх та пізніх дерев існують за двома предомінантними алелями (222 та 226) й обумовлені підвищеною частотою алеля 222 у вибірці ранніх дерев (біля 50%) та переважанням алеля 226 у вибірці пізньої фенологічної форми,

Таблиця 2. Відмінності між алельним складом рослин ранньої та пізньої форми *Quercus robur*

Table 2. Differences between allelic composition of samples for early and late forms of *Quercus robur*

Локус \ алель	Значення критерію χ^2 (ступені свободи)
quru-GA-1C08	43,204 (10) ***
260	4,789 (1) *
262	1,950 (1) n.s.
264	0,621 (1) n.s.
266	13,489 (1) ***
268	7,311 (1) **
270	1,347 (1) n.s.
274	2,959 (1) n.s.
280	4,680 (1) *
282	2,161 (1) n.s.
284	1,066 (1) n.s.
286	8,099 (1) **
quru-GA-0C19	22,803 (5) ***
219	2,161 (1) n.s.
222	14,803 (1) ***
226	13,438 (1) ***
228	2,161 (1) n.s.
232	0,962 (1) n.s.
258	1,950 (1) n.s.
QPZAG9	27,265 (11) **
180	2,161 (1) n.s.
184	0,621 (1) n.s.
186	0,190 (1) n.s.
188	1,617 (1) n.s.
190	4,967 (1) *
192	5,759 (1) *
194	4,438 (1) *
196	5,091 (1) *
200	0,402 (1) n.s.
206	0,962 (1) n.s.
208	2,095 (1) n.s.
212	2,161 (1) n.s.

Відмінності достовірні при: * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$; n.s. – відмінності недостовірні.

де його частота понад 80%. При цьому другий за частотою для ранньої форми алель 222 у вибірці пізніх дерев практично не представлений і складає менше 5%.

Основні оцінки поліморфізму вибірок ранніх та пізніх форм *Q. robur* за проаналізованими мікросателітними локусами наведені на рис. 5. Середня кількість алелів становила 6,25% та 5,25% на локус у ранньої та пізньої форм відповідно, при цьому невелику частку склали рідкісні алелі. Ефективна кількість алелів на локус була майже однаковою у співвідношенні алельного

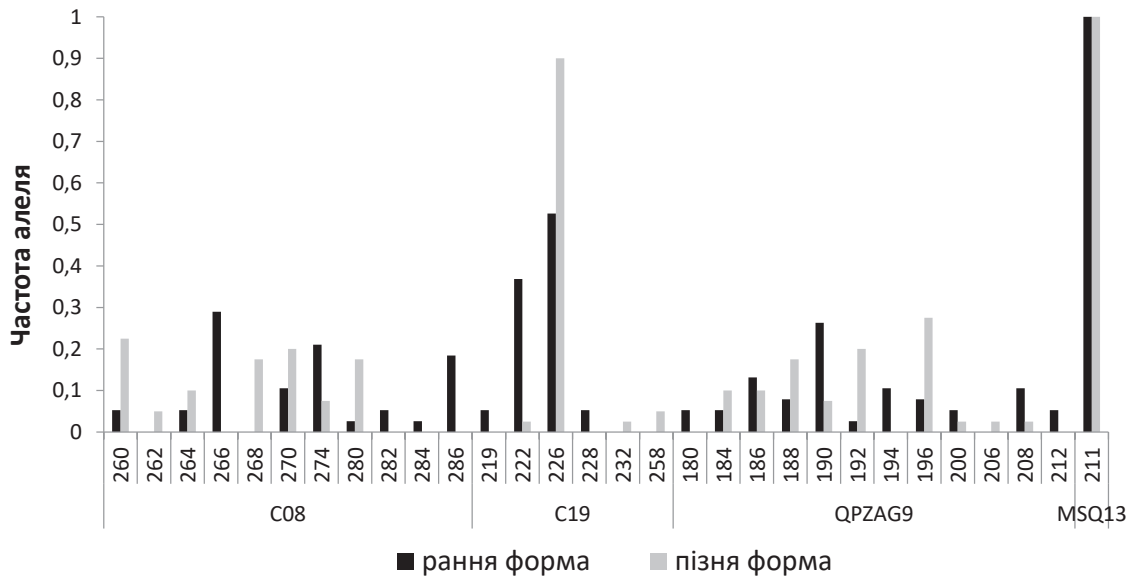


Рис. 4. Частоти алелів чотирьох мікросателітних локусів (C08, C19, QPZAG9, MSQ13) рослин ранньої та пізньої форм *Quercus robur*

Fig. 4. Allele's frequencies of four microsatellite loci (C08, C19, QPZAG9, MSQ13) of samples for early and late forms of *Quercus robur*

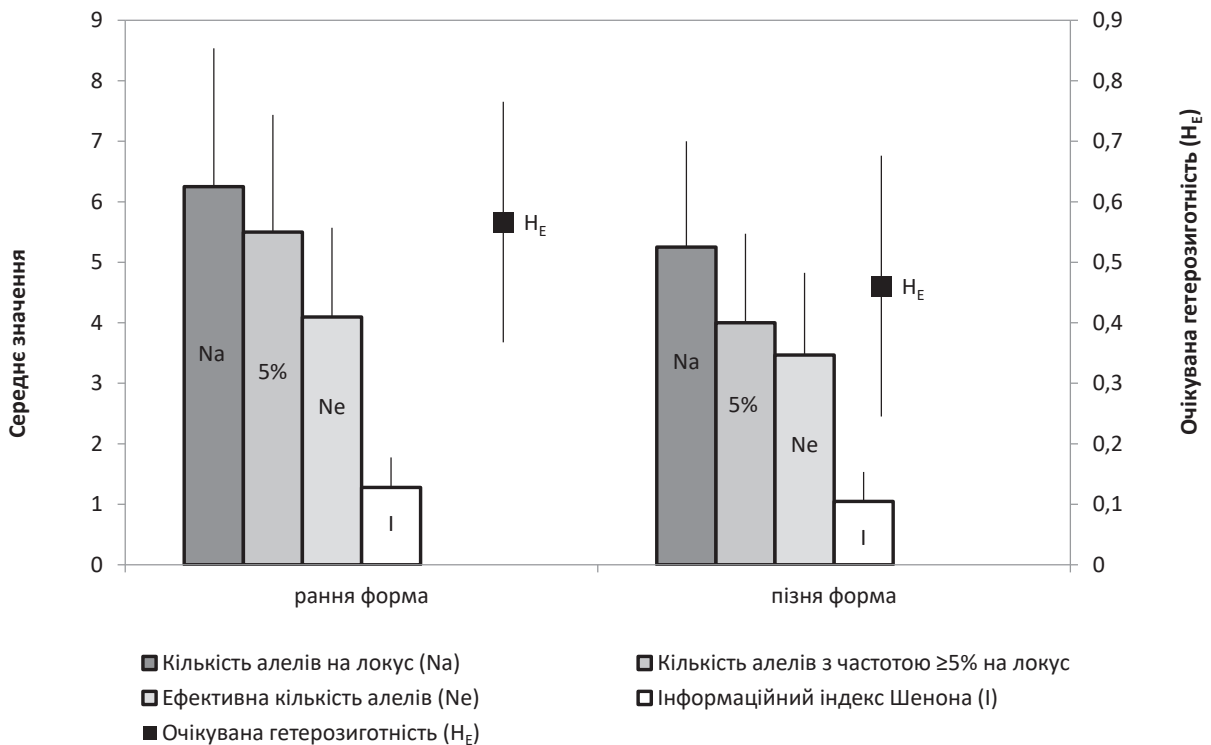


Рис. 5. Оцінка генетичного поліморфізму за мікросателітними локусами в рослин ранньої та пізньої форм *Quercus robur*

Fig. 5. Estimates of the genetic polymorphism by the microsatellite loci of the early and late forms of *Quercus robur*

різноманіття і складала близько 66% та 65% загальної кількості виявлених алелів у ранніх та пізніх фенологічних форм *Q. robur* відповідно (за абсолютними показниками ефективна кількість алелів на локус була більше на 0,6 од. у рослин ранньої фенологічної форми *Q. robur*).

У проаналізованих вибірок рослин встановлено невисокі показники генетичної мінливості ($H_E = 0,566 \pm 0,199$ у ранньої та $H_E = 0,461 \pm 0,216$ у пізньої фенологічних груп) порівняно з європейськими природними популяціями *Q. robur* ($0,821 \pm 0,002$ відповідно). Оцінки на-явної гетерозиготності вибірок ранніх та пізніх форм *Q. robur* за аналізованими локусами також сильно знижені ($H_O = 0,342 \pm 0,208$ та $0,288 \pm 0,136$) порівняно із $H_O = 0,798 \pm 0,010$ в європейських популяціях (Vranckx et al., 2014). Відповідно в досліджуваній популяції спостерігається значний дефіцит гетерозиготних генотипів (індекс фіксації Райта у ранньої фенологічної форми склав $0,462 \pm 0,247$, у пізньої – $0,259 \pm 0,179$). Хоча при аналізі 20 мікросателітних локусів у *Q. robur* в природних популяціях із Греції, Болгарії, Німеччини, Британії та Балканського п-ова також був встановлений значний рівень відхилення від рівноваги Харді-Вайнберга, проте середній коефіцієнт інбридингу склав $0,100$, варіюючи від $-0,100$ до $0,590$ (Cottrell et al., 2003; Neophytou et al., 2010; Vranckx et al., 2014). Відмітимо, що цей ефект може бути пов'язаний із властивостями використаних для аналізу мікросателітних локусів. Наприклад, для популяції *Quercus trojana* Webb аналогічного розміру при використанні шести мікросателітних локусів жоден, з яких не був мономорфним, отримано вищі оцінки різноманітності (середні H_O/H_E для популяцій складала $0,6/0,71$) (Sarabeo et al., 2017).

Виявлено пару алельних варіантів за локусом *qruG-GA-0C19*, за частотами яких існує значна різниця між ранніми та пізніми фенологічними формами *Q. robur*. Алель *qruG-GA-0C19-222* практично не представлений у пізньої форми *Q. robur*, натомість у цієї форми переважає *qruG-GA-0C19-226*. Аналогічно алель *qruG-GA-1C08-266* представлений виключно у ранньої фенологічної форми *Q. robur* і відсутній у пізньої. В подальшому наявність чи відсутність цих алелів можуть бути використані для діагностичних потреб (фінгерпринтингу).

Поліморфізм ТВР-фрагментів у ранніх та пізніх фенологічних форм *Quercus robur*

Електрофоретичний ТВР-аналіз 40 дерев *Q. robur* обох форм загалом виявив 46 фрагментів, зона розподілу яких знаходиться в діапазоні 298–1430 п. н. (рис. 6, 7).

З виявлених фрагментів унікальними для ранньої фенологічної форми *Q. robur* були чотири (з приблизними розмірами 310, 400, 405, 480 п. н.) і для пізньої форми – п'ять фрагментів (425, 440, 445, 515, 1330 п. н.). Рідкісних алелів з частотою менше 10% виявлено у ранньої форми – 13, у пізньої – 9. Найчастіше в обох форм трапляються фрагменти з приблизним розміром 850 п.н. (частота 100%) та 1170 п. н. (частота 70–75%).

При оцінці показників поліморфізму за ТВР-маркерами в досліджених форм *Q. robur* виявлено зниження кількості фрагментів у ранньої ($N_e = 1,218 \pm 0,040$) порівняно з пізньою формою ($N_e = 1,294 \pm 0,042$) (рис. 8). За індексом Шенона також спостерігаються відмінності між ранньою ($I = 0,253 \pm 0,029$) та пізньою ($I = 0,320 \pm 0,031$) фенологічними формами. Оскільки дані, отримані ТВР-методом, є бінарними, доцільним було використання показника вмісту поліморфної інформації (PIC) для оцінки генетичного різноманіття досліджених рослин. Значення PIC було більше в пізньої фенологічної форми *Q. robur* ($PIC = 0,274 \pm 0,025$), ніж у ранньої ($PIC = 0,209 \pm 0,022$). Для будь-якого біалельного маркера максимальна оцінка PIC становить 0,5 (Hongtrakul et al., 1997). В цілому, дерева досліджених фенологічних форм *Q. robur* мають відмінності за ТВР-профілями. Фрагменти, представлені тільки в одній з форм, можна використовувати для генетичного маркування.

Подальший аналіз молекулярної варіанси (AMOVA) виявив незначні відмінності досліджених фенологічних форм *Q. robur*. Так, у складі загальної генетичної гетерогенності виду за ТВР-маркерами 91% генетичного різноманіття *Q. robur* припадає на внутрішньовибірковий поліморфізм, 9% – на міжвибірковий. В аналогічному дослідженні природних популяцій *Quercus acutissima* Carruth. мінливість, пов'язана з популяційною структурою, була в 7 разів нижча за міжіндивідуальну мінливість, що, вірогідно, пов'язано із переважаючим ауткросингом у дубових деревостанах (Chung et al., 2002).

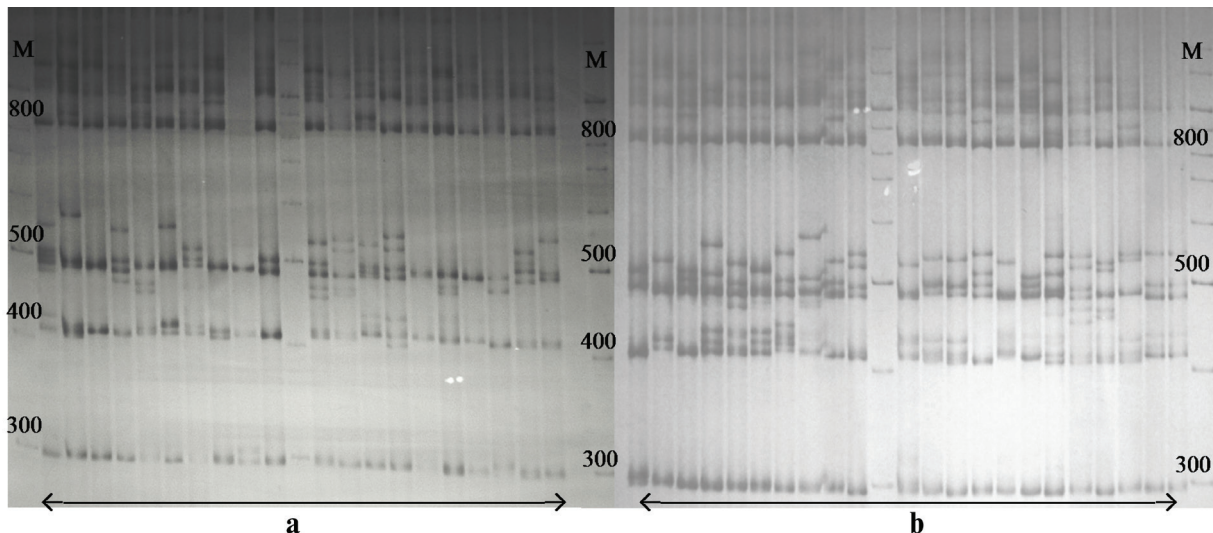


Рис. 6. Електрофореграма з ампліконами інтронів генів β -тубуліну в досліджених дерев *Quercus robur*: *a* – рання форма; *b* – пізня форма; м – ДНК-маркер

Fig. 6. Electrophoregram with amplicons of introns of β -tubulin genes in investigated trees of *Quercus robur*: *a* – early form; *b* – late form; м – DNA-marker

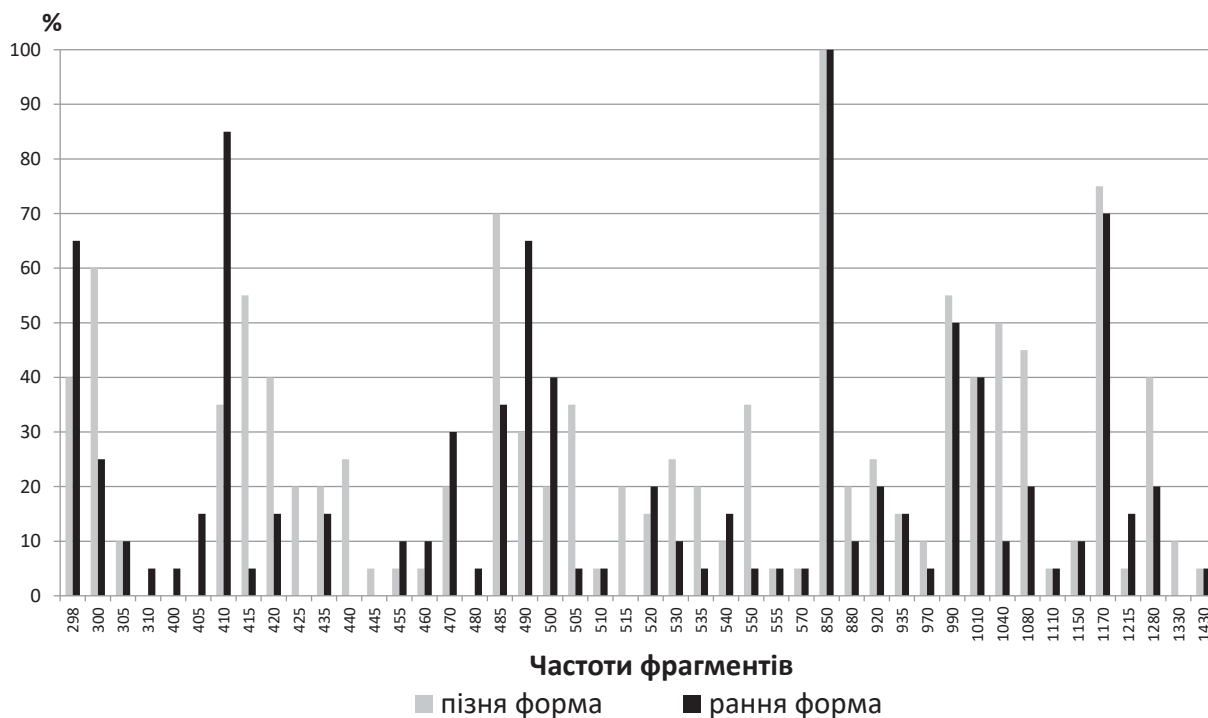


Рис. 7. Частота алелів ТВР-маркерів у рослин *Quercus robur* ранньої та пізньої форм

Fig. 7. Allele's frequencies of TBP-markers in early and late forms of *Quercus robur*

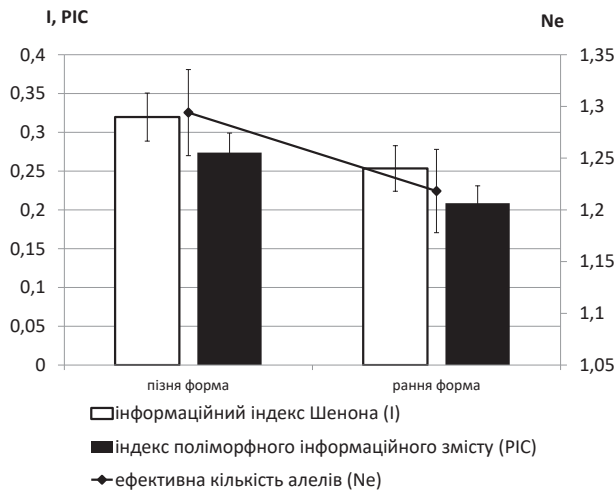


Рис. 8. Основні показники алельного різноманіття в рослин *Quercus robur* ранньої та пізньої форм за ТВР-маркерами

Fig. 8. Basic indices of allelic diversity in *Quercus robur* plants of early and late forms for the TBP markers

Розташування представників вибірок у просторі головних координат на основі генетичних дистанцій, отриманих для алелів, показує значну диференціацію досліджених форм *Q. robur*

(рис. 9), однак повного розділення на дві групи не відбувається. Зразки пізньої фенологічної форми (1, 8, 12, 16, 18, 19) більш подібні до ранніх. Можливо, це дерева "перехідної" форми.

Висновки

У результаті проведеної роботи з'ясовано генетичні відмінності між ранньою та пізньою фенологічними формами *Quercus robur*. У дерев ранньої форми виявлено 9 унікальних алелів за мікросателітними локусами та 4 фрагменти за ТВР-маркерами, а у пізньої форми – 5 унікальних алелів за мікросателітними локусами та 5 фрагментів за ТВР-маркерами. Виявлено відмінності за частотою предомінантних алелів *qugu-GA-0C19-222* (практично відсутній у вибірці пізньої фенологічної форми) та *qugu-GA-0C19-226* (частота понад 80% у ранньої фенологічної форми і лише близько 50% – у пізньої). Виявлений поліморфізм фенологічних форм *Q. robur* вказує на те, що відмінності можуть бути генетично обумовлені, а різні види ДНК-маркерів використані для генетичного профілювання та паспортизації *Q. robur*.

Principal Coordinates (PCoA)

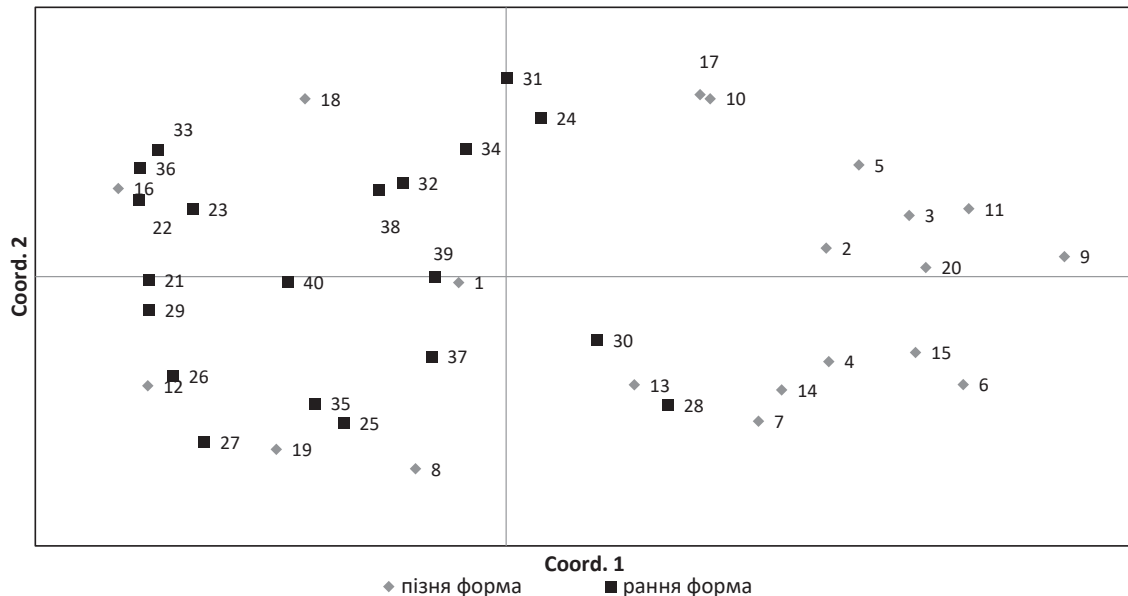


Рис. 9. Ординація рослин *Quercus robur* пізньої (1–20) та ранньої (21–40) форм у просторі перших двох головних координат

Fig. 9. Ordination of *Quercus robur* individuals samples for late (1–20) and early (21–40) forms in the space of the first two main coordinates

Подяка

Автори висловлюють щирю подяку аспіранту Ю.С. Прокопук (ДУ "Інститут еволюційної екології НАН України") за допомогу при зборі матеріалу.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Aldrich P.R., Michler C.H., Sun W., Romero-Severson J. Microsatellite markers for northern red oak (*Fagaceae: Quercus rubra*). *Mol. Ecol. Notes*, 2002, 2(4): 472–474. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8278.2002.OM82x>
- Aldrich P.R., Parker G.R., Michler C.H., Romero-Severson J. Whole-tree silvic identifications and the microsatellite genetic structure of a red oak species complex in an Indiana old-growth forest. *Can. J. Forest Res.*, 2003, 33(11): 2228–2237. <https://doi.org/10.1139/X03-160>
- Ballian D., Belletti P., Ferrazzini D., Bogunik F., Kajba D. Genetic variability of Pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in Bosnia and Herzegovina. *Periodicum Biologorum*, 2010, 112(3): 353–362.
- Bardini M., Lee D., Donini P., Mariani A., Gianì S., Toschi M., Lowe C., Breviaro D. Tubulin-based polymorphism (TBP): a new tool, based on functionally relevant sequences, to assess genetic diversity in plant species. *Genome*, 2004, 47(2): 281–291. <https://doi.org/10.1139/g03-132>
- Barna M.M., Barna L.S., Karpliuk N.A. *Naukovi zapysky Ternopil National Pedagog. Univ. Ser. Biology*, 2017, 4(71): 8–23. [Барна М.М., Барна Л.С., Карплюк Н.А. Біологія цвітіння ранньої (var. *praecox* Czern.) і пізньої (var. *tardiflora* Czern.) форм дуба звичайного (*Quercus robur* L.) в умовах західного Поділля. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол.* 2017, 4(71): 8–23].
- Batos V., Miljkovic D., Ninic-Todorovic J. Length of vegetation period as parameter of common oak (*Quercus robur* L.) phenological variability. *Genetika*, 2012, 44(1): 139–152. <https://doi.org/10.2298/GENSR 1201139B>
- Benbouza H., Jacquemin J.-M., Baudoin J.-P., Mergeai G. Optimization of a reliable, fast, cheap and sensitive silver staining method to detect SSR markers in polyacrylamide gels. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, 2006, 10(2): 77–81.
- Breviaro D., Baird W.V., Sangoi S., Hilu K., Blumetti P., Gianì S. High polymorphism and resolution in targeted fingerprinting with combined β -tubulin introns. *Molecular Breeding*, 2007, 20(3): 249–259. <https://doi.org/10.1007/s11032-007-9087-9>
- Carabeo M., Cosimo M., Marcello S., Chiara Ch., F. Mattia. Estimating the genetic diversity and structure of *Quercus trojana* Webb populations in Italy by SSRs: implications for management and conservation. *Can. J. Forest Res.*, 2017, 47: 331–339. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0311>
- Chernyaev V.M. *O lesah Ukrainy*. Moscow: Univ. tip., 1858, 54 pp. [Черняев В.М. *О лесах Украины*. М.: Унив. тип., 1858, 54 с.]
- Chokheli V., Kozlovsky B., Sereda M., Lysenko V., Fesenko I., Varduny T., Kapralova O., Bondarenko E. Preliminary comparative analysis of phenological variations of *Quercus robur* by ISSR-Markers. *J. Botany*, 2016: 1–7. <https://doi.org/10.1155/2016/7910451>
- Chung M.Y., Nason J., Chung M.G., Kim K.-J., Park C.-W., Sun B.-Y., Pak J.-H. Landscape-level spatial genetic structure in *Quercus acutissima* (*Fagaceae*). *Amer. J. Bot.*, 2002, 89(8): 1229–1236. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.8.1229>
- Cottrell J.E., Munro R.C., Tabbener H.E., Milner A.D., Forrest G.I., Lowe A.J. Comparison of fine-scale genetic structure using nuclear microsatellites within two British oak woods differing in population history. *Forest Ecol. Management*, 2003, 176(1–3): 287–303. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00289-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00289-X)
- Coutinho J.P., Carvalho A., Lima-Brito J. Taxonomic and ecological discrimination of *Fagaceae* species based on internal transcribed spacer polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism. *AoB Plants*, 2015, 7(1): 60–79. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu079>
- Dantec C.F., Ducasse H., Capdevielle X., Fabreguettes O., Delzon S., Desprez-Loustau M. Escape of spring frost and disease through phenological variations in oak populations along elevation gradients. *J. Ecol.*, 2015, 103(4): 1044–1056. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12403>
- Demkovich A.Ye. *Promyshlennaya botanika (Industrial botany)*, 2007, 7: 33–36 [Демкович А.Е. Программа "GenRes" для анализа данных популяционно-генетических исследований хвойных. *Промыш. ботаника*, 2007, 7: 33–36].
- Demkovych A.Ye., Korshikov I.I., Makogon I.V. *Factors in experimental evolution of organisms*, 2014, 14: 17–21. [Демкович А.Е., Коршиков И.И., Макогон И.В. Полиморфизм дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на донецком кряже по микросателлитным локусам. *Фактори експерим. еволюції організмів*, 2014, 14: 17–21].
- Dow B.D., Ashley M.V., Howe H.F. Characterization of highly variable (GA/CT) n microsatellites in the bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Theor. Appl. Genetics*, 1995, 91(1): 137–141. <https://doi.org/10.1007/BF00220870>
- Gelanalyzer.com [Electronic resource]. Available at: <http://www.gelanalyzer.com/>
- Green M. R., Sambrook J. *Molecular cloning*. Cold Spring Harbor (New York): Cold Spring Harbor Lab. Press, 2012, 1890 pp.
- Gugerli F., Brodbeck S., Holderegger R. Utility of multilocus genotypes for taxon assignment in stands of closely related European white oaks from Switzerland. *Annals of botany*, 2008, 102(5): 855–863. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn164>
- Hongtrakul V., Huestis G.M., Knapp S.J. Amplified fragment length polymorphisms as a tool for DNA fingerprinting sunflower germplasm: genetic diversity among oilseed inbred lines. *Theor. Appl. Genetics*, 1997, 95(3): 400–407. <https://doi.org/10.1007/s001220050576>
- Jensen J., Larsen A., Nielsen L.R., Cottrell J. Hybridization between *Quercus robur* and *Q. petraea* in a mixed oak stand in Denmark. *Ann. Forest Sci.*, 2009, 66(7): 706. <https://doi.org/10.1051/forest/2009058>

- Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. *Russ. J. Genet. Appl. Res.*, 2014, 4(3): 236–244. <https://doi.org/10.1134/S2079059714030022>
- Matiashuk R.K., Nebesnyi V.B., Konyakin S.M., Tkachenko I.V., Prokopuk Yu.S. *Naukovi dopovidi NUBIP Ukraine*, 2014, 6: 40–48. [Матяшук Р. К., Небесний В.Б., Конякін С.М., Ткаченко І.В., Прокопук Ю.С. Вікові дуби «Феофанії» – пам'ятки живої природи краю. *Наук. доп. НУБіП України*, 2014, 6: 40–48].
- Milenin A.I. *Ecological features phenological varieties of English oak (Quercus robur L.) under the CCA*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Voronezh, 1997, 24 pp. [Миленин А.И. *Экологические особенности фенологических разновидностей дуба черешчатого (Quercus robur L.) в условиях ЦЧР*: автореф. дис. ... к. с.-х. н. Воронеж, 1997, 24 с.].
- Molchanov A.G. In: *Structural and functional deviations from normal growth and development of plants: mat. distance conf. Karelian Research Centre*. Petrozavodsk, 2011, pp. 204–208. [Молчанов А.Г. Интенсивность фотосинтеза рано- и позднораспускающихся форм дуба черешчатого в условиях недостаточного увлажнения. В кн.: *Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений*: мат. дистанц. конф. Карел. науч. центра. Петрозаводск, 2011, pp. 204–208].
- Molchanov A.G. *Lesovedenie*, 2012, 4: 31–38. [Молчанов А.Г. Интенсивность фотосинтеза фенологических форм дуба черешчатого в условиях недостаточного увлажнения. *Лесоведение*. 2012, 4: 31–38].
- Neophytou C., Aravanopoulos F., Fink S., Dounavi A. Detecting interspecific and geographic differentiation patterns in two interfertile oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Q. robur* L.) using small sets of microsatellite markers. *Forest Ecol. Management*, 2010, 259(10): 2026–2035. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2010.02.013>
- Netsvetov M.V., Prokopuk Yu.S. *Ukr. Bot. J.*, 2016, 73(2): 126–133. [Нецветов М.В., Прокопук Ю.С. Вік і радіальний приріст старовікових дерев *Quercus robur* парку "Феофанія". *Укр. бот. журн.*, 2016, 73(2): 126–133]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.02.126>
- Peakall R., Smouse P. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes*, 2006, 6: 288–295. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Pérez-de-Lis G., Olano J.M., Rozas V. et al. Environmental conditions and vascular cambium regulate carbon allocation to xylem growth in deciduous oaks. *Funct. Ecol.*, 2017, 31 (3): 592–603. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12789>
- Pirko N.N., Demkovich A.Ye., Kalafat L.O., Privalikhin S.N., Rabokon A.N., Pirko Ya.V., Blume Ya.B. Intron length polymorphism of β -tubulin genes in different representatives of *Pinaceae* Lindl. family. *J. Bot.*, 2016, VIII, 2(13): 5–9.
- Puchałka R., Koprowski M., Gričar J., Przybylak R. Does tree-ring formation follow leaf phenology in Pedunculate oak (*Quercus robur* L.)? *Eur. J. Forest Res.*, 2017, 136: 259–268. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1026-7>
- Rahman M. H., Jaquish B., Khasa P. D. Optimization of PCR protocol in microsatellite analysis with silver and SYBR® stains. *Plant Mol. Biol. Reporter*, 2000, 18(4): 339–348. <https://doi.org/10.1007/BF02825061>
- Rubtsov V.V., Zhirenko N.G., Utkina I.A. *Lesovedenie*, 2007, 5: 44–55. [Рубцов В.В., Жиренко Н.Г. Уткина И.А. Интенсивность тока пасоки у разных фенологических форм дуба в южной лесостепи. *Лесоведение*, 2007, 5: 44–55].
- Silchenko I.I. *Vestnik Bryansk. gos. un-ta (Herald Bryansk State University)*, 2012, 4: 158–161. [Сильченко И.И. Фенологические формы дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в различных типах ландшафтов Брянской области. *Вестн. Брянск. гос. ун-та*, 2012, 4: 158–161].
- Singh P., Mehta N., Sao A. Genetic purity assessment in linseed (*Linum usitatissimum* L.) varieties using microsatellite markers. *Bioscan*, 2015, 10(4): 2031–2036.
- Slepukh O.O. *Biologichni systemy (Biological systems)*, 2016, 8(2): 272–279. [Слепих О.О. Ритм розвитку і розповсюдження фенологічних форм дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) у Донецькій області. *Біол. системи*, 2016, 8(2): 272–279].
- Steinkellner H., Fluch S., Turetschek E., Lexer C., Streiff R., Kremer A., Burg K., Glossl J. Identification and characterization of (GA/CT) n-microsatellite loci from *Quercus petraea*. *Plant Mol. Biol.*, 1997, 33(6): 1093–1096. <https://doi.org/10.1023/A:1005736722794>
- Utkina I.A., Rubtsov V.V. Studies of phenological forms of pedunculate oak. *Contemporary Problems of Ecology*, 2017, 10(7): 804–811. <https://doi.org/10.1134/S1995425517070101>
- Vranckx G., Jacquemyn H., Mergeay J., Cox K., Kint V., Muys B., Honnay O. Transmission of genetic variation from the adult generation to naturally established seedling cohorts in small forest stands of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Forest Ecol. Management*, 2014, 312: 19–27. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2013.10.027>
- Xia X., Luan L.L., Qin G., Yu L.F., Wang Zh.W., Dong W.C., Song Y., Qiao Y., Zhang X.S., Sang Y.L., Yang L. Genome-wide analysis of SSR and ILP markers in trees: diversity profiling, alternate distribution, and applications in duplication. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 17902. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17203-6>

Рекомендує до друку
О.К. Золотарьова

Надійшла 04.09.2018

Пірко Я.В.¹, Нецветов М.В.², Калафат Л.О.¹,
Пірко Н.М.¹, Рабоконь А.М.¹, Привалихін С.М.¹,
Демкович А.Є.¹, Білоножко Ю.О.¹, Блюм Я.Б.¹
Генетичні особливості фенологічних форм *Quercus robur*
(*Fagaceae*) за даними аналізу поліморфізму інтронів генів
 β -тубуліну та мікросателітних локусів. Укр. бот. журн.,
2018, 75(5): 489–500.

¹ДУ "Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України"

вул. Осиповського, 2а, Київ 04123, Україна

²ДУ "Інститут еволюційної екології НАН України"

вул. Академіка Лебедева, 37, Київ 03143, Україна

Досліджено ранню та пізню фенологічні форми *Quercus robur* (*Fagaceae*) за допомогою мікросателітних маркерів та ДНК-маркерної системи, що базується на вивченні поліморфізму інтронів генів β -тубуліну (ТВР-маркери). У проаналізованих 40 рослин двох вибірок за мікросателітними локусами встановлено порівняно невисокі показники генетичної мінливості ($H_o = 0,342 \pm 0,208$, $H_e = 0,566 \pm 0,199$ у ранньої та $H_o = 0,288 \pm 0,136$, $H_e = 0,461 \pm 0,216$ у пізньої фенологічних груп). З'ясовано генетичні відмінності між ранньою та пізньою формами *Q. robur*. У дерев ранньої форми виявлено 9 унікальних алелів за мікросателітними локусами та 4 фрагменти за ТВР-локусами, у пізньої форми – по 5 унікальних алелів за мікросателітними та ТВР-локусами. Зокрема виявлено відмінності за частотою преобладаючих алелів *qru-GA-0C19-222* (практично відсутній у вибірці пізньої фенологічної форми) та *qru-GA-0C19-226* (частота понад 80% у ранньої фенологічної форми і лише близько 50% у пізньої). За оцінкою показників поліморфізму за ТВР-маркерами в досліджених форм *Q. robur* виявлено нижчу кількість фрагментів у ранньої ($N_e = 1,218 \pm 0,040$) порівняно з пізньою фенологічною формою *Q. robur* ($N_e = 1,294 \pm 0,042$). Значення PIC (вміст поліморфної інформації) за цим видом маркерів було більше у пізньої фенологічної форми *Q. robur* ($PIC = 0,274 \pm 0,025$), ніж у ранньої ($PIC = 0,209 \pm 0,022$). Також за інформаційним індексом Шеннона спостерігаються відмінності між ранньою ($I = 0,253 \pm 0,029$) та пізньою ($I = 0,320 \pm 0,031$) фенологічними формами *Q. robur*. Аналіз молекулярної варіанси за ТВР-маркерами (AMOVA) виявив незначні відмінності досліджених фенологічних форм *Q. robur*. Так, у складі загальної генетичної гетерогенності виду 91% генетичного різноманіття *Q. robur* припадає на внутрішньовибірковий поліморфізм, 9% – на міжвибірковий. Загалом, проведений аналіз засвідчив, що фенологічні особливості *Q. robur* не завжди можна вважати наслідком звичайної мінливості, пов'язаної з екологічними особливостями зростання *Q. robur*. Виявлений поліморфізм фенологічних форм вказує на те, що відмінності можуть бути генетично обумовлені, а різні види ДНК-маркерів використані для генетичного профілювання та паспортизації фенологічних форм *Q. robur*.

Ключові слова: *Quercus robur*, ТВР-маркери, мікросателіти, генетична мінливість, фенологічні форми

Пірко Я.В.¹, Нецветов М.В.², Калафат Л.А.¹,
Пірко Н.Н.¹, Рабоконь А.Н.¹, Привалихин С.Н.¹,
Демкович А.Е.¹, Белоножко Ю.А.¹, Блюм Я.Б.¹
Генетические особенности фенологических форм *Quercus robur*
(*Fagaceae*) по результатам анализа полиморфизма
интронов генов β -тубулина и микросателлитным локусам.
Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 489–500.

¹ГУ "Институт пищевой биотехнологии и геномики НАН Украины"

ул. Осиповского, 2а, Киев 04123, Украина

²ГУ "Институт эволюционной экологии НАН Украины"

ул. Академика Лебедева, 37, Киев 03143, Украина

Исследованы ранняя и поздняя фенологические формы *Quercus robur* (*Fagaceae*) с помощью микросателлитных маркеров и ДНК-маркерной системы, основанной на изучении полиморфизма интронов генов β -тубулина (ТВР-маркеры). Среди проанализированных 40 растений двух выборок по микросателлитным локусам установлены сравнительно невысокие показатели генетической изменчивости ($H_o = 0,342 \pm 0,208$, $H_e = 0,566 \pm 0,199$ у ранней и $H_o = 0,288 \pm 0,136$, $H_e = 0,461 \pm 0,216$ у поздней фенологических групп). Обнаружены генетические различия между ранней и поздней формами *Q. robur*. У деревьев ранней формы выявлено 9 уникальных аллелей по микросателлитным локусам и 4 фрагмента по ТВР-локусам, у деревьев поздней формы – по 5 уникальных аллелей по микросателлитным и ТВР-локусам. В частности выявлены различия по частоте преобладающих аллелей *qru-GA-0C19-222* (практически отсутствуют в выборке поздней фенологической формы) и *qru-GA-0C19-226* (частота более 80% у ранней фенологической формы и только около 50% у поздней). Оценка показателей полиморфизма по ТВР-маркерам, проведенная для исследованных форм *Q. robur*, выявила снижение количества фрагментов у ранней ($N_e = 1,218 \pm 0,040$) по сравнению с поздней фенологической формой *Q. robur* ($N_e = 1,294 \pm 0,042$). Значение PIC (содержание полиморфной информации) по этому виду маркеров было больше у поздней фенологической формы *Q. robur* ($PIC = 0,274 \pm 0,025$), чем у ранней формы ($PIC = 0,209 \pm 0,022$). Также согласно значениям информационного индекса Шеннона наблюдаются различия между ранней ($I = 0,253 \pm 0,029$) и поздней ($I = 0,320 \pm 0,031$) фенологическими формами *Q. robur*. В результате анализа молекулярной варiances по ТВР-маркерам (AMOVA) обнаружены незначительные различия исследованных фенологических форм *Q. robur*. Так, в составе общей генетической гетерогенности вида 91% генетического разнообразия *Q. robur* приходится на внутривыборочный полиморфизм, 9% – на межвыборочный. В целом, согласно анализу, фенологические особенности ранней и поздней форм не всегда можно считать следствием обычной изменчивости, связанной с экологическими особенностями мест произрастания *Q. robur*. Выявленный генетический полиморфизм фенологических форм указывает на то, что различия могут быть генетически обусловленными, а различные виды ДНК-маркеров использованы для генетического профилирования и паспортизации фенологических форм *Q. robur*.

Ключевые слова: *Quercus robur*, ТВР-маркеры, микросателлиты, генетическая изменчивость, фенологические формы



Василь Семенович Ткаченко — творчий шлях ученого
(до 80-річчя з дня народження та 55-річчя наукової діяльності)



3 вересня 2018 р. виповнюється 80 років з дня народження та 55 років наукової, громадської й педагогічної діяльності доктора біологічних наук Василя Семеновича Ткаченка — відомого ученого в галузі степознавства, екології степових фітосистем, фітоценології, геоботанічного картографування та фітосозології.

Василь Семенович Ткаченко народився 1938 року в с. Олійникова Слобода Білоцерківського р-ну Київської області. Після закінчення Малоантонівської середньої школи в 1955 р. він вступив до Київського державного університету ім. Тараса Шевченка на біологічний факультет. По завершенню навчання в 1960 р. Василь Семенович був зарахований до відділу геоботаніки Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України на посаду інженера. Під керівництвом професора Г.І. Білика навчався в аспірантурі, яку закінчив у 1967 р., захистивши кандидатську дисертацію на тему "Рослинність заплави Сіверського Дінця і використання її у народному господарстві". В ній автор детально охарактеризував заплавні луки, ліси

та внутрішні водойми дослідженої території, навів класифікаційну схему рослинності на домінантній основі, подав просторову та господарську характеристику основних формацій карту фітоценотичного покриву заплави Сіверського Дінця станом на початок 1960-х років.

По закінченню аспірантури В.С. Ткаченко був зарахований на посаду молодшого наукового співробітника відділу геоботаніки і розпочав вивчення рослинного покриву українських степів, зокрема новоасканійських. На цей час їхні площі активно розорювалися і нещадно експлуатувалися. Разом зі своїм учителем Г.І. Біликом на основі методу великомаштабного картування Василь Семенович проводить дослідження рослинного покриву степових заповідників, в т. ч. "Михайлівської цілини", "Стрільцівського степу", "Хомутовського степу", "Провальського степу", урочища "Потіївка" та Солонозерної ділянки Чорноморського біосферного заповідника. Цими роботами були закладені основи картографічного моніторингу багаторічних просторових змін степової рослинності України в умовах заповідання (саморозвитку).

Упродовж 1970–1980-х років В.С. Ткаченко спільно із науковцями відділу геоботаніки публікує серію праць та виступає співавтором двох томів видання "Рослинність УРСР" (т. II "Ліси" і т. III "Степи, кам'яністі відслонення, піски"). Вчений досліджує рослинність долин малих річок України, її протиерозійну й водоохоронну роль, вивчає степи східної України, які вже на той час відзначалися надмірними деградаційними процесами та активізацією ерозійних явищ. В результаті проведених робіт були з'ясовані причини негативних процесів у регіоні та розроблені дієві фітомеліоративні заходи з оптимізації доквілля, зокрема практичні обсяги та умови формування оптимальної й необхідної лісистості Донбасу, яка мала збільшитися в 2–3 рази.

У другій половині 1980-х років В.С. Ткаченко спільно з видатним українським флористом



Квітучий "Хомутовський степ". Серед учасників конференції В.С. Ткаченко – крайній праворуч (1975 р.)

професором М.В. Клоковим проводить дослідження з порівняльного аналізу структури й функціональних зв'язків біотичних і абіотичних компонентів степових екосистем (біогеоценозів). Зокрема, авторами був розглянутий ендемізм степової флори як явище, виділено 19 адаптивно-історичних флористичних комплексів (степофітон, петрофітон, псаммофітон та ін.), субкомплексів і груп, а також зроблено висновок щодо п'яти основних етапів становлення рослинності степів України – саванноїдного, середземноморського, ранньостепового, доісторичного та антропогенного.

Значний обсяг наукових робіт В.С. Ткаченка присвячений вивченню в степовій зоні України репрезентативності мережі заповідних територій, насамперед з точки зору охоплення нею рідкісних і зникаючих ендемічних видів рослин. У цьому аспекті вчений запропонував і аргументував необхідність охорони ряду цікавих цілинних урочищ на Лівобережжі Сіверського Дінця, в Приазов'ї та Північно-Західному Причорномор'ї. Також за безпосередньої участі вченого були створені "Провальський степ" та "Крейдова флора", обґрунтовано потребу в організації Кальміуського філіалу Українського степового природного заповідника НАН України, розширено межі низки заповідних територій та створено навколо них охоронні (буферні) зони.

Упродовж 1985–1990 рр. Василь Семенович виконував обов'язки завідувача Ботанічного музею Центрального науково-природничого музею

НАН України. З метою поповнення колекцій Ботанічного музею натурними експонатами він брав участь у навколосвітніх експедиціях на науково-дослідних кораблях до басейнів Тихого, Індійського та Атлантичного океанів.

З 1990 р. В.С. Ткаченко працює на посаді старшого, згодом провідного наукового співробітника відділу екології фітосистем та продовжує вивчати специфічні резерватогенні сукцесії заповідних степів. Дослідник обґрунтовує поняття про субклімаксову природу степу, зокрема адаптивні, порогові та біфуркаційні механізми структурогенезу фітосистем, сукцесійний та блукаючий колапс, сукцесійний потенціал і лігнозну ("лісову") квоту степів, особливості синценогенезу й формування автоклімаксів та супровідні трансформації екоотічних характеристик місцезростань. Ученим введено до вжитку в степовій фітоєкології такі терміни, як "перманентна (повна) сукцесія", "флуктуаційне поле", "хроноєкограма", "графічна модель сукцесії", "екологічна дисгармонія", "тренд структурного дрейфу", "мезоморфне резервування", "гомеостатичне тяжіння", "зона біфуркації", "резерват несамокондиціювання".

Результати своїх багаторічних досліджень Василь Семенович узагальнив у докторській дисертації "Автогенез степів України", яку в 1993 р. за сукупністю робіт успішно захистив у формі наукової доповіді. В ній автор уперше науково інтерпретує ті процеси, які відбуваються в системно нецільних степових екосистемах за умови

безпосереднього впливу (зокрема, сінокосіння) і невтручання ("абсолютна" заповідність). Особливу наукову значущість складають дослідження механізмів резерватогенних сукцесій степових фітосистем на основі фітоценотичного моніторингу та фітоіндикації. Автором були з'ясовані особливості структурогенезу степових фітоценозів на чорноземах та пісках. Узагальнення проведених моніторингових спостережень показало детерміновані й чітко векторизовані екоотічні та ценоструктурні зміни лучних степів, деструктивну ксеризацію екоотічів у саморегулюванні квоти лігнозних біоморф на приазовських чорноземах та профілювання ландшафтних фітосистем екзогенними екстремумами на аренах. Отримані результати стали базовими для здійснення фітоценотичного моніторингу резерватогенних сукцесій у відділеннях Українського степового природного заповідника НАН України (1999–2003 рр.). На основі узагальнення результатів тривалих спостережень резерватогенного структурогенезу на "Михайлівській цілині", у "Крейдовій флорі", "Хомутовському степу" та "Кам'яних Могилах" були запропоновані практичні шляхи розв'язання багатьох проблем каузальної фіто-екології та розуміння сутності структурних і екоотічних перебудов у сукцесійних системах.

З науковим ім'ям В.С. Ткаченка пов'язані отримані вагомі результати з формування системи фітоценотичного моніторингу в заповідниках України. Дослідником на основі картографічного, порівняльно-структурного, графічного та синфітоіндикаційного методів було виявлено ряд прихованих функціональних особливостей степової рослинності, зумовленість вікового тренду структурного дрейфу, векторизованості структурогенезу, стадійність саморозвитку функціонування степових екосистем у коливальному режимі, специфіку потенціальних ценоструктур степу тощо.

Покладаючись на особливу чутливість рослинності до змін довкілля, спираючись на тривалий хроноряд однотипних спостережень фітоценотичного моніторингу заповідних степів та використовуючи універсальний метод синфітоіндикації, В.С. Ткаченко вийшов на новий рівень досліджень, пов'язаних із загальною оцінкою дрейфу степових фітосистем у другій половині ХХ – на початку ХХІ ст. і визначенням параметрів і спрямованості змін провідних



У пошуку нового фотошедевру (2004 р.)

екофакторів і характеру довкілля. Ці дані лягли в основу виконуваної В.С. Ткаченком тематики з визначення кількісних та якісних показників повільного протікання й слабо вираженого на тлі "великого шуму" процесу глобального потепління. Тут дослідження моніторингового характеру природних процесів виявили свою високу соціальну значущість і виключно велику роль в ідентифікації, моделюванні та прогнозуванні подальших змін. Виконуючи ці роботи, Василь Семенович значно поглибив власне вчення про саморозвиток степових фітосистем, вказавши на те, що після тривалої інтенсифікації ламінарних трансформацій фітоценозів загальновідновлювального типу та сукцесійного колапсу наступає другий важливий етап сукцесійних перетворень турбулентного характеру з подоланням порогових значень ряду перманентних даних – вступ фітосистем у зону біфуркаційних перетворень.

На основі аналізу співвідношень основних екобіоморфологічних складових степів України була встановлена чітка сучасна тенденція деградації ксероморфної, збільшення участі



А що козакові треба: степу й неба! (2007 р.)

мезоморфної та лігнозної складової фітосистем. У прогностичних оцінках можливих змін використовувалися статистично визначені векторизованість і темпи змін у першій половині ХХІ ст. За синфітоіндикаційними обрахунками багаторічних матеріалів В.С. Ткаченко з'ясував каузальний бік структурних змішень степових фітоценозів, довівши, що в основі абсолютної більшості екологічних змін лежать едафічні фактори і меншою мірою – кліматичні. За умов негативного гумідного потепління найголовнішою в степах залишається вологозбереженість місцезростання, з поліпшенням якого формується

ряд змін у життєдіяльності степу. Завершальний етап виконання цієї роботи співпав із роками важкого захворювання вченого, яке обірвало періодичні обстеження степових полігонів, але не припинило всебічного опрацювання, узагальнення та осмислення результатів.

Загалом Василь Семенович Ткаченко – автор понад 300 наукових праць, значна частина яких є монографічними виданнями, присвяченими вивченню різноманіття Північного Приазов'я, Донбасу, Західного Причорномор'я та Степового Криму. Результатом фундаментальних наукових досліджень Василя Семеновича стало заслужене його визнання науковою громадськістю України та багатьох зарубіжних країн.

У житті ювіляра, окрім науки, є улюблена справа – художня графіка. Картографічні та демонстративні матеріали високого наукового та графічного рівня, виконані Василем Семеновичем, викликають невідоме захоплення. Він також є професійним фотографом. Його світлини вражають художністю та оригінальністю.

Свій ювілей вчений зустрічає, сповнений енергії та нових творчих задумів. Ботанічна громадськість України, колеги, друзі широко вітають дорогого Василя Семеновича з Ювілеєм і зичать йому доброго здоров'я, довгих літ життя, щастя, творчої наснаги та плідної праці.

Д.В. ДУБИНА



**Фрідріх (Федір Кіндратович) Маршалл фон Біберштейн /
Friedrich August Freiherr Marschall von Bieberstein /
(1768–1826)**



Натураліст німецького походження (із Саксонії), належав до давнього дворянського роду, невтомний дослідник флори Криму та Кавказу, мандрівник, один із засновників шовківництва в Україні, член Московського товариства любителів природи, Петербурзького фармацевтичного товариства та почесний член Віленського університету.

Виховувався у штутгартській кадетській Вищій школі Карла (Hohe Karlsschule), де разом із Ж.Л. Кюве виявив особливу зацікавленість до природничих дисциплін, про що свідчать залишені ним зоологічні та ботанічні щоденники. Впродовж 1789–1791 рр. був на службі у князя Еттинген-Валерштайна, з 1792 до 1795 рр. – секретарем генерала від інфантерії графа М.В. Каховського, з яким виїхав майже на три роки до Криму, де проводив також й флористичні дослідження. В цей період був возведений в обер-аудитори, пізніше у флігель-ад'ютанти. Тоді ж познайомився з натуралістом К.І. Габліцем, який організував шовківництво в Російській імперії. В 1795 р. у чині капітана вийшов у відставку та переїхав до Петербургу. В 1796 р. як природодослідник брав участь у військовій експедиції В.А. Зубова в Персію,

а також вивчав прикаспійську частину Кавказу. В 1797 р. призначений інспектором з шовківництва по Кавказькій лінії, згодом – головним інспектором у Південній Росії. У 1798–1799 рр. мандрував Кавказом, переважно в нижній течії р. Терек, за результатами експедиції представив ґрунтовний звіт про топографію, історію, економіку, населення, природу краю. Здійснив подорожі територіями між Дніпром, Дністром та Волгою, а також до Грузії, Німеччини та Франції.

В 1807 р. заснував казенне училище виноробства поблизу Кизляра. За активного сприяння Ф. Маршала фон Біберштейна в 1811 р. був підписаний указ про створення в Криму Імператорського казенного ботанічного саду (тепер Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр). Долучився до становлення та розвитку Імператорського Харківського університету (тепер Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна).

У 1808–1819 рр. опублікував фундаментальну працю "Flora Taurico-Caucasica" у 3-х томах, у якій навів 2322 види рослин, у т. ч. для Криму – 1280.

За багаторічну плідну наукову й організаційну працю Ф. Маршалл фон Біберштейн отримав чин дійсного статського радника, йому було даровано землі поблизу м. Мерефа Харківської губернії, де вчений мешкав з 1807 р., працюючи інспектором. У своєму маєтку він продовжував флористичні дослідження та проводив роботу з інтродукції рослин – заклад сад, виноградник та колекцію тутових дерев. Остання стала основою Інституту шовківництва УААН. У цей період учений опублікував 1-й том "Centuria plantarum rariorum Rossiae meridionalis praesertim Tauriae et Caucasi iconibus descriptionibusque illustrate" (1810), малюнки до якого виконав Я. Маттес. Маєток, як і могила Ф. Маршала фон Біберштейна, не збереглися. У рукописах залишилися праця вченого "Flora Rossica", а також описи Грузії та старожитностей Криму.

Ф. Маршалл фон Біберштейн описав багато нових для науки видів рослин і тварин. База баних *The International Plant Names Index (IPNI)* налічує понад 1700 назв таксонів рослин (включно з номенклатурними комбінаціями), що належать його авторству.

Вчений зібрав гербарну колекцію, в якій нараховується понад 10 тис. зразків. Основна частина її зберігається в Ботанічному інституті ім. В.Л. Комарова РАН (LE), дублети — в Московському державному університеті імені М. В. Ломоносова (MW), Тартуському університеті, Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), Одеському національному університеті імені І.І. Мечникова (MSUD).

На честь вченого названо рід *Biebersteinia* Stephan та понад 100 видів рослин: *Alsine biebersteinii* Rupr., *Anthemis biebersteiniana* K.Koch, *Argyrolobium biebersteinii* P.W.Ball, *Astragalus biebersteinii* Bunge, *Astrantia biebersteinii* Fisch. & C.A.Mey., *Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem., *Cerastium biebersteinii* DC., *Chaerophyllum biebersteinii* Lag. ex Sweet, *Cirsium biebersteinii* Kharadze, *Colchicum biebersteinii* Rouy, *Crambe biebersteinii* Janka, *Galium biebersteinii* Ehrend., *Gentianella biebersteinii* (Bunge) Holub, *Haplophyllum biebersteinii* Spach, *Koeleria biebersteinii* M.G.Kalen., *Linaria biebersteinii* Schur, *Linum biebersteinii* Spreng., *Senecio biebersteinii* Grecescu, *Oenanthe biebersteinii* Simon, *Onobrychis biebersteinii*

Šitj., *Poa biebersteinii* Pojark., *Trifolium biebersteinii* Khalilov, *Trinia biebersteinii* Fedor., *Tulipa biebersteinii* Schult. f., *Veronica biebersteinii* Hassk., *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P.A.Smirn. тощо.

Зберігся силует Маршалла Біберштейна (чорний папір, гравійоване зображення архітектурного пейзажу), що знаходиться у збірці портретів Санкт-Петербурзької філії архіву РАН (Ф.р. X. № 1–М, од. зб. 69) та опис вченого, залишений В.Г. Бессером: людина з округлим лицем, дуже світлим волоссям, середнього зросту, кремезної статури, носив окуляри; живий і приємний попутник і добрий господар.

ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

Ена В.Г., Ена Ал.В., Ена Ан.В. *Открыватели земли Крымской*. Симферополь: Бизнес-Информ, 2007, 520 с.

Иодко О.В. *Ботаник, шелковод и путешественник Ф.К. Маршалл фон Биберштейн*. Режим доступа: http://www.kunstkamera.ru/lib/gubrikator/03/03_05/978-5-88431-345-3/

Смольянинова Л.А. Гербарий Маршалла Биберштейна. *Бот. журн.*, 1965, 50(4): 564–565.

Сытин А.К. Иконографические материалы Ф.А. Маршалла фон Биберштейна в Санкт-Петербургском филиале Архива Российской академии наук. *Бот. журн.*, 1996, 81(12): 62–75.

Липшиц С.Ю. *Русские ботаники. Биобиблиографический словарь*. М., 1947, т. 1, с. 188–190.

М.В. ШЕВЕРА, А.В. ЄНА

Український ботанічний журнал, т. 75, № 5, 2018. Національна академія наук України. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного. Науковий журнал. Заснований у 1921 р. Виходить один раз на два місяці (українською, англійською та російською мовами). Головний редактор С.Л. Мосякін

Украинский ботанический журнал, т. 75, № 5, 2018. Национальная академия наук Украины. Институт ботаники им. Н.Г. Холодного. Научный журнал. Основан в 1921 году. Выходит один раз в два месяца (на украинском, английском и русском языках). Главный редактор С.Л. Мосякин

Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
(протокол № 13 від 26 жовтня 2018 року)

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

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

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

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



CONTENTS

General Issues, Reviews and Discussions

Didukh Ya.P. Biotope as a system: structure, dynamics and ecosystem services405

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

Fedoronchuk M.M. A synopsis of the family *Fabaceae* in the flora of Ukraine. III. Subfamily *Faboideae* (tribe *Fabeae*)421

Boiko G.V., Korniyenko O.M., Mosyakin S.L. New nomenclatural combinations for taxa of *Pentanema* (*Asteraceae*) occurring in Ukraine436

Fungi and Fungi-like Organisms

Tykhonenko Yu.Ya., Orlov O.O. Distribution of *Pucciniastrum symphyti* (*Pucciniales*) in Ukraine441

Vegetation Science, Ecology, Conservation

Korshykov I.I., Huseynova E.R. Pollen characteristics of *Picea abies* and *P. pungens* (*Pinaceae*) in the plantations of the Kryvyi Rih area446

Dubyna D.V., Ennan A.A.-A., Dziuba T.P., Vakarenko L.P., Shykhaleyeva G.M., Kiryushkina A.M. Projected Kuialnytsky National Nature Park as a basis for optimization of the environment and sustainable development of the region457

Structural Botany

Shykhaleyeva G.M., Tsarenko O.M., Tsymbalyuk Z.M., Ennan A.A.-A., Kiryushkina A.M. Morphological features of generative organs of *Salicornia perennans* (*S. prostrata*) (*Chenopodiaceae*) of the Kuialnytsky Estuary coast.470

Plant Physiology, Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology

Pavlyshche A.V., Kyrychenko O.V., Kots S.Ya. Metabolic changes in the content of organic acids in roots of *Glycine max* (*Fabaceae*) at the early stages of symbiosis formation under the influence of fungicides480

Pirko Ya.V., Netsvetov M.V., Kalafat L.O., Pirko N.M., Rabokon A.M., Privalikhin S.M., Demkovich A.Ye., Bilonozhko Yu.O., Blume Ya.B. Genetic features of the phenological forms of *Quercus robur* (*Fagaceae*) according to the analysis of the introns polymorphism of β -tubulin genes and microsatellite loci489

Anniversary Dates

Dubyna D.V. Vasyl Semenovych Tkachenko. Scientist's life paths (on the 80th anniversary of his birth and 55 years of scientific activity)501

Explorers of Plants and Fungi of Ukraine

Shevera M.V., Yena A.V. Friedrich August Freiherr Marschall von Bieberstein (1768–1826)505