НАУКОВІ ЗАПИСКИ

Державного природознавчого музею

Випуск 26 / 2010

Національна академія наук України
Державний природознавчий музей

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ

Випуск 26

Львів 2010

УДК 57+58+59+502.7:069

Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2010. – Вип. 26. – 244 с.

У 26-му випуску представлені статті з музейної справи, екології, ботаніки, зоології та палеонтології, матеріали про відомих вчених-біологів України і Польщі, а також інформація про діяльність музею у 2009 році та підсумки Всеукраїнської науково-практичної конференції "Природнича музеологія: теорія та практика", що відбулася 17-18 вересня 2009 року в м. Кам'янець-Подільський.

Для екологів, ботаніків, зоологів, працівників природничих музеїв, заповідників, національних парків та інших природоохоронних установ.

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Чернобай Ю.М. д-р біол. наук, проф. (*головний редактор*); Берко Й.М. д-р біол. наук, проф.; Бокотей А.А. канд. біол. наук (*відповідальний секретар*); Волгін С.О. д-р біол. наук, проф.; Дригант Д.М. д-р г.-м. наук; Климишин О.С. д-р біол. наук (*науковий редактор*); Малиновський А.К. д-р с.-г. наук; Тасєнкевич Л.О. д-р біол. наук; Третяк П.Р. д-р біол. наук, проф.; Царик Й.В. д-р біол. наук, проф.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Чернобай Ю.Н. (*главный редактор*), Берко И.Н., Бокотей А.А. (*ответственный секретарь*), Волгин С.А., Дрыгант Д.М., Климишин А.С. (*научный редактор*), Малиновский А.К., Тасенкевич Л.А., Третяк П.Р., Царик И.В.

EDITORIAL BOARD

Chernobay Y.M. (*Editor-in-Chief*), Berko I.M., Bokotey A.A. (*Managin Editor*), Volgin S.O., Drygant D.M., Klymyshyn O.S. (*Scientific Editor*), Malynovsky A.K., Tasenkevich L.O., Tretjak P.R., Tsaryk I.V.

Рекомендовано до друку вченою радою
Державного природознавчого музею

ISBN 966-02-2806-6 (серія)

ISBN 978-966-02-5600-2 (Випуск 26)

© Наукові записки ДПМ, 2010

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 3-14

Музейна справа

УДК 379.4:57

О.С. Климишин

СУЧАСНІ ПРОБЛЕМИ ПРИРОДНИЧОЇ МУЗЕОЛОГІЇ

Климишин А.С. **Современные проблемы естественнонаучной музеологии** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 3-14.

Рассмотрено соотношение понятий "музееведение" и "музеология". Дано определение естественнонаучной музеологии и обсуждено ее положение в общей музеологии. Проанализированы современные аспекты деятельности естественнонаучных музеев, их социальные функции, особенности музейной коммуникации, система естественнонаучного мониторинга, спрогнозированы возможные будущие формы музеев естественнонаучного профиля.

Klymyshyn O.S. **The modern problems of natural history museology** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 3-14.

Correlation of concepts "museevedenie" and "museology" is considered. Determination of natural history museology is given and its position is discussed in general museology. The modern aspects of activity of natural history museums, their social functions, features of museum communication, system of the natural history monitoring, are analyzed, the possible future forms of museums of natural history type are discussed.

Сучасний динамічний науковий розвиток створює сприятливі передумови для того, щоб нова наука – природнича музеологія – не тільки знайшла своє місце в системі наук, але й нав’язала необхідні міждисциплінарні зв’язки і збагачувала свої пізнання і особливо свою методику.

Музеологія та музеєзнавство

Для будь-якої науки термінологічна сторона має важливе значення, а для музейної сфери є однією з визначальних складових її фундаменту. Тенденція до утворення власної музеологічної системи понять і назв, а особливо впровадження нових, специфічно музеологічних термінів, є доказом того, що музеологія ще знаходиться в стані розвитку [5, 10]. Тому передусім зупинимось на особливостях вживання деяких сучасних термінів з понятійного апарату музейної сфери.

Що стосується термінів "***музеєзнавство***" і "***музеологія***", то багатьма музейниками вони часто вживаються як синоніми. Інші, музеєзнавство розуміють як теорію музейної справи, а музеологію як філософське осмислення такого соціокультурного феномену як музей [10]. За часів СРСР музеєзнавство охоплювало як теорію, так і практику музейної справи [2]. В Україні існує спеціалізація – "Музеєзнавство. Пам’яткознавство", за якою відбуваються захисти дисертацій в галузі історичних наук. У декількох українських вищих навчальних закладах, у т.ч. на біологічних факультетах університетів, викладаються такі дисципліни, як "музеєзнавство" та "музейна справа" [9].

Як відомо, для власного розвитку кожної науки дуже важливими є її мета і предмет пізнання. Відповідно до цього на сьогодні у визначенні поняття "музеологія"

існує три підходи [15]. Прихильники так званого "*інституційного підходу"* ("соціальної музеології", або інакше "екомузеології" [3, 19, 20]) вважають, що предметом музеології як наукової дисципліни є музей як соціокультурний інститут та його функції – або вся музейна справа. Французький музеолог Ж.А. Рів'єр [11] визначає предметом музеології вивчення історії музеїв і їхньої ролі в суспільстві. Інституційний підхід свого часу був широко розповсюджений завдяки підтримки з боку ІКОМу (Міжнародної ради музеїв), ким було визначено музеологію як науку про музеї.

Опоненти цього підходу вважають, що музей не може бути предметом музеології, так само як педагогіка – це не наука про школу, а про освіту і виховання, або астрономія не є наукою про планетарії. Ці музеологи стоять на позиціях так званого "*предметного підходу"*, за яким предметом музеології є музейний предмет як феномен. Представник цього підходу німецький музеолог К. Шрайнер [14] визначає музеологію як науку про збирання, зберігання, вивчення і використання музейних об'єктів.

На нашу думку, ці два підходи обтяжені тим уявленням, що предмет музеології мусить бути пов'язаний з музеєм або з музейною діяльністю. Проте очевидно, що музей у цьому контексті не є метою, а лише засобом пізнання. Насправді музейні установи історично виникають і розвиваються як інституції реалізації специфічного ставлення людини до дійсності. Специфічність цього ставлення полягає в тому, що людина із свого оточення відбирає предмети, які для неї репрезентують певні вартості. Таке специфічне ставлення до дійсності є характерним для людини за весь період її існування, в той час коли зміст цього стосунку безперервно змінюється в ході історії. Згадаємо лише сховища античної доби, а пізніше – релікварії або галереї, натуркабінети, студіоло, антикварії та кунсткамери епохи Відродження [5].

Для того щоб можна було ідентифікувати це ставлення, словацький музеолог З. Странскі [21, 22], якого можна вважати засновником "*комплексного підходу"* до розуміння предмету музеології, ввів поняття "музеальність" і сформулював теорію специфічного і саме "музеального" ставлення людини до дійсності, яке протягом історії призвело до тенденції збереження і показу вибраних предметів. Він же запровадив термін "***музеалії***", які ми звикли називати музейними предметами. При цьому природничомузейний предмет, або "***натуралію***", слідом за Ф. Вайдахером [1], визначаємо як справжню (оригінальну або автентичну) пам'ятку природи, яка знаходиться на зберіганні в музеї внаслідок її ***музеєзації*** (в російськомовній літературі – "музеєфікації"), тобто процесу трансформації предмета музейного значення в музеалію (натуралію).

З. Странскі доводить, що не сам музей, як лише сучасна історична форма цього явища, а власне причина його існування, що є виразом і складовою частиною систем пам'яті, можна вважати предметом музеології. Хорватський музеолог Т. Шола [18] свого часу навіть пропонував замість музеології поняття "мнемологія", як вчення про пам'ять. З. Странскі зауважує [21, цит.: с. 36]: "час спливає і все змінюється й минає разом з ним. Те, що незважаючи на це залишається, має характер пам'яті. Це ж стосується і музейної культури. Її існування залежить від збереження, від передавання і від творчого розвитку оцінювального музеального освоєння реальності та від її музейної об'єктивації. Вона представляє собою особливе вираження музеєзації реальності".

Таким чином, музеєзнавство, як науку власне про музеї, музейну справу і музейну діяльність, можна вважати синонімом прикладної музеології, що є складовою загальної музеології, яку австрійський музеолог Ф. Вайдахер [1, цит.: с. 34] визначає, як "здійснене за допомогою філософських інструментів теоретичне пояснення та практичне застосування особливого пізнавального і оцінювального ставлення людини до своєї дійсності. Це ставлення називається ***музеальністю***. Своє конкретне вираження вона знаходить у предметах, що відбирають, зберігають, досліджують та використовують на службу суспільства як свідчення певної суспільної дійсності".

Сам термін "музеологія" має давню історію. Перша публікація з теорії музейної справи, що з'явилась у Мюнхені у 1565 р., належить бельгійському лікарю Квіккебергу. Подальші публікації на цю тему з'явилися у XVII ст., а у 1727 р. К.Ф. Найкеліус видав свою працю, яка у назві вже мала термін "музеологія". У 1877 р. директор музею "Зелене склепіння" Й.Ґ.Т. Ґрессе започаткував у Дрездені періодичне видання "Журнал з музеології та антикварознавства, а також споріднених наук" ("Zeitschrift für Museologie und Antiquitätenkunde"), де він у 1883 р. опублікував працю "Музеологія як спеціальна дисципліна" і тим започаткував передмузеологічну фазу. В США в 1923 р. цей інтерес на теоретичній базі задокументував твір Л. Колемана "Bibliography of Museums and Museology". У 1980 р. вийшов у світ перший номер міжнародного теоретичного періодичного видання "Museological working papers". У 1985 р. видало свій перший збірник товариство "Нова музеологія". Є деякі європейські країни, в яких музеологія вивчається як університетська дисципліна з отриманням відповідного диплому – це Великобританія, Голландія, Чехія, Словаччина, Польща і Хорватія.

Основні засади і методи управління фондами від реєстрації, інвентаризації до каталогізації, як і питання консервації і реставрації, належать до сфери взаємовпливів теорії (сфера теоретичної музеології) і практики (сфера прикладної музеології, або музеєзнавства). Насамкінець, різноманітною є область музейної комунікації, особливо, як кажуть, її "королівська дисципліна" – презентація оригінальних і автентичних об’єктів. Музеологія пропонує знання про специфічну особливість всіх тих об’єктів, які як музеалії утворюють фонд, обґрунтовує підходи до пізнавального і оцінювального відбору потенційних музеалій. На противагу поширеній хибній думці вона давно довела, що музеалії не є носіями знаків ("семіофорами") – таким є кожний дорожній знак, а самі несуть значення. Вони є "ноуфорами", з грецької *ноус* (дух, значення) і *фереїн* (нести) [17]. Ці об’єкти з моменту їх музеєзації стають чимось цілком новим, вони вже не є більше щоденною дійсністю, а репрезентують зміст, ідеї, факти, стани, почуття, концепції, в залежності від того яким символічним потенціалом вони наповнені.

Методи музеології за своєю суттю міждисциплінарні, бо вивчення людини і природи залежить від низки різноманітних галузей науки. При цьому ніколи не треба забувати, що пізнавальна мета профільних наукових дисциплін не охоплює всього музеального явища і тому є лише необхідною, та в жодному випадку не достатньою умовою для виконання музейних завдань. Тому функції щодо розпізнавання та виявлення автентичності під час спеціального дослідження у музеї певною науковою дисципліною не можуть бути достатнім приводом, аби наукову базу цієї дисципліни одночасно розглядати як теоретичну основу діяльності музею. Музеї у такому

випадку були б лише допоміжним апаратом спеціальних наукових дисциплін, а працівники музею не відрізнялися б від своїх колег за фахом з інших інституцій.

Можна стверджувати, що традиційно в музеях застосовують багато наукових дисциплін, які безпосередньо пов'язані з музейними зібраннями. Проте ці дисципліни застосовуються тут не само собою, а з увагою на їх вклад у музейну діяльність. Відсутність музейної орієнтації цих дисциплін часто призводить до того, що вони просуваються до своїх власних цілей, не враховуючи цілей музею. Саме це уже багато років тому мав на увазі директор "Історичного товариства Колорадо" В. Маршал, коли казав, що ми маємо в музеях поважних науковців, але як музеєзнавці вони аматори. Це не провина науковців, зайнятих в музеях, а відсутність достатньо розвинутої теорії. Довший час музейники були не в стані створити музеологічної противаги саме цим застосовуваним в музеях дисциплінам. Якщо ні ці наукові дисципліни, ні сучасні технології не можуть вирішити проблем існування музеїв, тоді необхідно розвивати власну теорію. Тільки розвиваючи її зможемо досягти пізнання феномена музею як такого і на цьому шляху вирішувати не тільки сучасну проблематику, але й забезпечити музеям майбутнє.

Саме тому питання освіти та підвищення кваліфікації займає у музейній професії особливе значення. З огляду на постійні зміни в усіх сферах музейної справи – від нових теоретичних знань, методів та результатів досліджень і технологій аж до питань оформлення, комунікації та безпеки, а також змінних вимог громадськості – регулярне підвищення кваліфікації є обов'язковим. В музеї все ще беруть на роботу працівників з єдиною кваліфікацією, яка не відповідає повною мірою музейним вимогам. Відтак вони намагаються займатися лише своєю специфічною профільною дисципліною та часто зловживають цим у власних цілях, які не співпадають із цілями музею. Для виконання музейних завдань потрібні представники професій різних спрямувань, які крім їх основної кваліфікації з одного фаху чи ремесла повинні набувати і музеологічної освіти.

Варіанти виходу з цієї ситуації на сьогодні – це опрацювання літератури, Інтернет, професійні контакти, творчі відрядження, курси, конференції, семінари, членство в національних і міжнародних професійних спілках і т.д., що дає необхідну фахову інформацію.

Природнича музеологія та природничомузейна діяльність

Якщо загальна музеологія, яка досліджує явища світу, що тісно пов'язані з духовним світом людини, з культурою, належить до гуманітарних наук, то природнича музеологія, яка досліджує стосунки людини з природою і безпосередньо об'єкти природи, без сумніву, належить до природничих наук. Природничу музеологію можна вважати однією із так званих "спеціальних музеологій", або інтердисциплін, що входять до складу загальної музеології.

Природнича музеологія, яка має слугувати теоретичною базою діяльності музеїв природничого профілю, визначається нами як ***наука про специфічне музеальне (пізнавальне і оцінювальне) ставлення людини до природи, що виявляється у збиранні, збереженні, вивченні та використанні інформації про природні процеси, об'єкти і явища за допомогою натуралій, інших носіїв пам'яті та об'єктивується в історії у різних формах*** [7].

На сьогодні такою формою є природничі музеї різних типів, які документують процеси, що відбуваються в природі, містять об'єкти, які створила природа без участі людини, та показують наслідки впливу людської діяльності на довкілля. При цьому вони також відіграють важливу роль для розвитку естетичної відповідальності за навколишнє природне середовище та місце людини в ньому. Зібрання природничих музеїв є науково організованою сукупністю натуралій, представлених у науково-природничих фондах і експозиціях, архівного і бібліотечного фондів, науково-допоміжних матеріалів, електронних баз даних та інших засобів науково-інформаційного забезпечення діяльності музею. У своїй діяльності природничі музеї використовують різнорідні першоджерела, серед яких біологічні, геологічні, палеонтологічні та інші природничі колекції, а також природничу інформацію, яка збирається музейними працівниками в процесі наукових досліджень.

Природничомузейну діяльність можна визначити, як таку, що спрямована на виявлення, збереження, вивчення і використання пам'яток природи. Система природничомузейної діяльності передбачає поєднання і взаємодію методів профільних наукових дисциплін, наукових і художніх засобів побудови експозиції та засобів музейної комунікації. На організаційному рівні природничомузейна діяльність складається з декількох сфер, серед яких основними можна вважати науково-фондову, інформаційно-аналітичну, експозиційну і науково-освітню. Результатом природничомузейної діяльності є: науково-природничі фонди, що становлять частину єдиного Музейного фонду України; природнича інформація, відображена в експозиції, електронних базах даних музейних фондів і музейному сайті; нові знання, зафіксовані в музейній документації, музейній експозиції, музейних і профільних наукових та науково-популярних виданнях; формування наукового світогляду і підвищення культурного рівня суспільства.

Система природничомузейної діяльності передбачає поєднання і взаємодію методів природничої музеології та інших профільних наукових дисциплін, а також застосування міждисциплінарних комплексних досліджень. Разом із тим, серед найважливіших завдань природничих музеїв є формування екологічного світогляду і підвищення культурного рівня суспільства.

Соціальні функції природничих музеїв

Цілі та завдання музею повинні відповідати вимогам суспільства, якому вони служить. В той час як визначення мети в адміністративних, виробничих чи комерційних організаціях відносно просте, у музеях воно завдає певних труднощів. Причина цього лежить у надзвичайно великому розмаїтті типів музеїв та у різних суспільних трактуваннях їх функцій та завдань. Ці відмінності виклав свого часу французький музеолог Л. Бенуа [16], узагальнено окреслюючи європейський тип музею як музейний салон, американський як музейний клуб та радянський тип як музейну школу, останній успадкували і багато природничих музеїв України.

Роль музеїв по відношенню до суспільства, завдання музейної діяльності, що пов'язані із зміною суспільних потреб, становлять їхні соціальні функції [4]. На сьогодні до таких основних вимог, що відображають суспільне призначення і визначають характер діяльності більшості природничих музеїв в конкретній

соціокультурній ситуації, належать функції документування, зберігання, науково-дослідна, інформаційно-аналітична й освітньо-виховна.

Функція документування передбачає цілеспрямоване відображення в науково-природничих фондах за допомогою натуралій та колекцій науково-природничої інформації (***інформалій***) тих природних процесів і явищ, які вивчає музей відповідно до свого профілю і місця в музейній мережі**.** Натуралії стають повноцінними лише завдяки документальному обліку. Він містить лише ті безпосередні оригінальні та автентичні носії інформації, які внаслідок селекції стали документами. Слід зазначити, що автентичність музеалії, на противагу її оригінальності, мусить бути доведена науково. В природничих музеях автентичними натураліями є справжні зразки таксона, використані для складання протологу цього таксона (голотипи, лектотипи, неотипи або синтипи).

Формування природничих музейних колекцій відбувається переважно за рахунок матеріалів, що збираються працівниками музею під час проведення польових досліджень. На жаль, для такого поповнення характерна значна хаотичність і прив'язка до конкретних досліджень. Слабка теоретична обґрунтованість принципів і методів комплектування природничих колекцій, відсутність чітких критеріїв відбору об'єктів природи для музейних цілей, недостатнє виявлення інформаційного потенціалу природних музейних предметів значно знижують коефіцієнт корисної дії природничих музеїв. "Неясна програма збирання веде до давнього типу кунсткамери, яку вибагливі музеологи і музеофіли називають смітником – румпелькамерою" [12, цит.: с. 54]. Тому в науковій концепції комплектування музейного зібрання слід закладати форми продуманої системи збору, орієнтовані не лише на біжучі дослідження, але й на перспективу. Одна з таких форм – виявлення мало вивчених груп, регіонів і організація по ним спеціальних зборів колекційних матеріалів, які би проводили кваліфіковані спеціалісти.

Без планомірного збирання матеріалів музей не може успішно розвиватися, розширювати, доповнювати і оновлювати експозицію, поглиблювати свою науково-дослідну і освітньо-виховну роботу. Перед тим як збирати нові музейні матеріали, кожен музей повинен привести до порядку свої фонди, вивчити їх і точно встановити, що є в його розпорядженні та чого він потребує першочергово. Це допоможе музею зосередити свою увагу, наукові сили і матеріальні засоби на комплектування саме тих колекцій, які йому необхідні. Слід мати на увазі, що фондосховища не безрозмірні й рано чи пізно їхній ресурс вичерпується, тому у першу чергу потрібно прагнути якомога повнішої репрезентативності саме регіональних колекцій, а також створення еталонних колекцій по окремих групах біоти, які виходять за регіональні межі.

З природи слід відбирати лише необхідний мінімум об'єктів, забезпечувати їм сприятливі умови зберігання для максимально тривалого музейного життя і якнайоптимальніше використовувати всі ті природничі фонди, які вже є у наявності. У цьому власне і полягає етика музейника-природничника по відношенню до природи. Якщо шлях до повного збереження культурної спадщини у вигляді пам'яток матеріальної і духовної культури полягає в їх накопиченні в музеях, то у випадку з природними об'єктами все якраз навпаки. Специфіка їх у більшості випадків така, що чим більше природних об'єктів буде перенесено до музею, тим менше їх залишиться в природі. У зв'язку з цим на сьогодні надзвичайної

актуальності набуває розробка науково обґрунтованих принципів комплектування, створення раціональної моделі музейного зібрання, визначення чітких критеріїв для об’єктів природи під час їх віднесення до основного чи науково-допоміжного фонду. Виходячи з цього, будь-який природний об’єкт, що має повну первинну документацію, безумовно повинен належати до основного фонду.

Не можна також забувати про цілеспрямоване поповнення експозиційного фонду. Він повинен бути достатньо атрактивним і різноманітним, щоби, крім оновлення постійної експозиції, мати можливість влаштовувати різноманітні тимчасові експозиції (стаціонарні та пересувні тематичні виставки), а також брати участь у міжнародному співробітництві.

Функція зберігання полягає у створенні умов, які забезпечують повне збереження науково-природничих фондів, тобто утворюють раціональну систему і режими зберігання.

Система зберігання повинна відповідати трьом завданням: гарантувати фізичне збереження всіх матеріалів, забезпечити можливість використання кожного з них для наукової роботи, запобігти їх руйнуванню, псуванню і крадіжкам. Така система передбачає певний порядок розміщення музеалій у фондосховищах та експозиції. Організація системи зберігання в музеї не обмежується лише зберіганням у вузькому сенсі цього слова, а включає порядок розміщення музейних фондів у сховищах, експозиційних залах, комплекс обладнання для їхнього зберігання та вимоги до консервації окремих видів музейних матеріалів. Система зберігання визначається як можливостями музею (кількість одиниць зберігання, розміри і обладнання фондосховищ та експозиційних приміщень), так і місцевими кліматичними умовами.

Правильна організація системи зберігання в природничому музеї передбачає також дотримання науково обґрунтованих спеціальних режимів вологості, температури, освітлення, очистки, дезинфекції та дезинсекції музеалій, регулярне й ретельне прибирання фондосховищ та експозиції.

Науково-дослідна функція передбачає виконання науково-дослідних розробок у галузі природничої музеології та профільних наукових дисциплін музею. Дуже важливим при цьому є правильний вибір науково-дослідної тематики, яка повинна враховувати музейну специфіку, а не дублювати дослідження близькопрофільних науково-дослідних інститутів, виходити з визначених напрямів діяльності музею та обов'язково завершуватись музейним продуктом. Лише у такий спосіб можна нівелювати одвічне протиставлення так званих "музейників-науковців" – "музейникам-фондовикам" або "музейникам-експозиціонерам". На захист останніх варто також зазначити, що, оскільки природничий музей за своєю суттю, а часто і за формою, є науково-дослідною установою, то практично всі напрями його діяльності мають в тій чи іншій мірі характер наукового дослідження. Саме тому мова йде про власне наукове комплектування і вивчення музейних фондів, наукову організацію обліку, зберігання, консервації й реставрації колекцій, науково-інформаційну роботу, наукове проектування експозицій та проведення на науковій основі всіх видів масової роботи.

Різновидом наукової діяльності музею є підготовка й видання статей та монографій, збірників наукових праць, методичних розробок і наукових рекомендацій, каталогів, альбомів, путівників, буклетів тощо. Метою їх, крім наукових досліджень, є популяризація музею, його різноманітних і цінних колекцій. Результати науково-дослідної роботи впроваджуються й шляхом проектування та побудови експозицій.

Інформаційно-аналітична функція, завдяки використанню в практиці музейної роботи новітніх інформаційних технологій, має на меті створення банку даних музейної науково-природничої інформації й вихід у світовий інформаційний простір. Реалізація цієї функції в діяльності природничого музею дозволяє йому оперувати не лише інформацією, яка міститься в природничих колекціях, але й тією, що втрачається внаслідок механічних пошкоджень, руйнування шкідниками тощо, а також тією, що отримується під час наукових досліджень, проте не підлягає музеєзації традиційними засобами.

Використання банку даних наукової природничої інформації значно підвищує ефективність її опрацювання та оперативність доступу до неї, надає принципово нові можливості додаткової характеристики природних об'єктів (зображення в графічному, фото- чи навіть відеоформаті, координатна просторова прив'язка тощо), дозволяє встановлювати репрезентативність природничих колекцій і на підставі цього вести цілеспрямоване подальше їх комплектування, а також, не переміщуючи зразки у фондосховищах, виокремлювати віртуальні спеціалізовані колекції, наприклад, еталонних чи типових екземплярів, ендемічних, реліктових або червонокнижних видів тощо.

Освітньо-виховна функція в природничих музеях виявляється у формуванні знань, екологічному, природоохоронному й естетичному вихованні населення в процесі експонування натуралій, а також використання інших внутрішньо- і позамузейних форм освітньо-виховної роботи. Як засвідчують факти, значна частина населення, особливо у великих містах, практично втратила зв'язок з навколишнім природним середовищем, і зовсім не відчуває потреби у збереженні природної спадщини, цінності якої не може зрозуміти. Для цих людей абсолютно далекими є проблеми зникнення якогось виду рослин чи тварин або згубної дії техногенних чинників на природні екосистеми, бо вони їх безпосередньо не зачіпають, а різноманітні заходи, пов'язані з охороною і дослідженням довкілля, залишають їх байдужими. Причиною такого стану є, на наш погляд, усе ще недостатньо розвинута система екологічної освіти й виховання, яка повинна формувати у кожної людини усвідомлення її безпосереднього зв'язку з природою і залежності самого існування людства від збереження довкілля. Музеї природничого профілю можуть значною мірою долучатися до розв'язання цих проблем.

Освітньо-виховна функція природничого музею докорінно відрізняється від усіх інших форм освіти, бо випливає із безпосереднього та наочного контактування відвідувача з натуралією. До основних завдань музейної освіти належить стимулювання сили уяви відвідувача та розвиток його чуттєвої свідомості. Музей не місце здобуття знань, а місце розуміння. Істотною ознакою такої освітньої функції є те, що вона дає освіту не пріоритетно, а лише уможливлює її. Музейна освітня робота тому суттєво відрізняється від традиційних шкільних занять. Це добровільна, неформальна освіта, якій невідомі навчальні плани та іспити. Відвідувач за власним бажанням може прийти до музею й полишити його на свій розсуд, він може вивчати виставку у власному темпі та відповідно до своїх зацікавлень. Позаяк музейна освіта в музеї добровільна, то, аби відвідувач завжди був її учасником, вона має бути до певної міри і приємною розвагою. Втім, якщо освіта випливає з того, що відвідувачі аналізують зміст експозиції, то ці розваги треба організовувати таким чином, щоб вони такому аналізові сприяли.

Форми і системи природничомузейної комунікації

Реалізація освітньо-виховної функції тісно пов’язана з комунікативною діяльністю природничих музеїв, яка має свою специфіку, що пов’язана з використанням у цьому процесі природних об’єктів і природничої інформації. Основними завданнями ***природничомузейної комунікації***, вираженій переважно у музейному експонуванні та інтерпретації, є поширення знань про природно-історичну спадщину, формування екологічного світогляду населення та надання інформаційних послуг спеціалізованій аудиторії.

Поняття "музейна комунікація" започаткував у 1968 р. канадський музеолог Д.Ф. Камерон, який розглядав музей як комунікативну систему, а музейну комунікацію як процес спілкування відвідувача з музейними експонатами, що виявляється у здатності відвідувача осягати значення, носієм якого є окремі музеалії, або невербальне просторове повідомлення, носієм якого є експозиція. Згодом музейну комунікацію стали трактувати як процес інтерпретації музейних колекцій для так званих "зовнішніх форм споживання". До них зараховували різні групи відвідувачів (одноосібні, організовані, спеціалізовані навчальні), різні категорії спеціалістів, які в той чи інший спосіб використовують музейну інформацію під час своєї наукової, навчальної або творчої діяльності, та представників громадських організацій. Крім споживачів, в комунікації беруть участь і партнери музею, кооперація з якими заради досягнення спільних цілей може стати джерелом нових проектів і додаткових фінансових надходжень. Серед таких партнерів є інші музеї і заклади культури; школи, ліцеї, гімназії та вищі навчальні заклади; державні та місцеві органи влади; заклади туризму; громадські природоохоронні організації; наукові товариства; еколого-просвітницькі центри; об’єкти природно-заповідного фонду тощо.

Внаслідок активного розвитку теорії музейної комунікації, що спостерігається, починаючи з 1980-х років, у взаєминах між музеями і суспільством поступово сформувався новий підхід, за яким музейний відвідувач стає центральним об’єктом уваги і розглядається в якості повноправного учасника процесу комунікації, а не лише пасивного реципієнта знань і вражень, як це було в рамках традиційного підходу.

В сучасній музеології розвинулись методології, в яких вирізняються різні напрями. Один з них передбачає в основі музейної діяльності орієнтацію на об'єкт, тобто на зберігання, дослідження й використання тієї частини нашого матеріального оточення, яку прийнято називати природною спадщиною. Ця спадщина розглядається як сукупність відповідних об'єктів, або музеалій. В іншому напрямі методології музеології основна увага приділяється комунікативній функції, а зберігання (як узагальнююче поняття збирання, консервації, реставрації, реєстрації і документування) розглядається як вторинне завдання. Музейна діяльність розуміється як інструмент формування соціальної свідомості, особливо стосовно умов навколишнього середовища, праці й життя та цінностей і норм, що при цьому виявляються. Згідно з цим, музейна діяльність має бути співвіднесеною з суспільством, вона повинна стимулювати активну і критичну участь населення у формуванні суспільства. В літературі ця точка зору має назви: "нова музеологія", "соціальна музеологія", або "*екомузеологія*" [11].

Очевидно, слід погодитись з тими дослідниками, які вважають, як зазначає голландський музеолог П. ван Менш [17], що на музеї лягає подвійна відповідальність: по-перше, за збереження природної спадщини і, по-друге, за подальший розвиток суспільства. Стосовно природничих музеїв це означає поєднання в їхній діяльності як усталеного систематичного підходу, так і тематичного, з наголосом на висвітленні екологічних проблем.

Сучасне соціальне замовлення природничомузейній експозиції полягає у створенні специфічної інформаційної системи, наукової та оригінально-предметної за змістом, необхідної для формування екологічних й етичних орієнтацій по відношенню до навколишнього природного середовища. Семантичні та прагматичні аспекти інформації, яку містить природнича експозиція, повинні відповідати потребам і можливостям її сприйняття різними соціально-демографічними групами музейних відвідувачів. Серед прикладів звернення до екологічної проблематики на теренах України можна зазначити проект нової експозиції "Природна різноманітність і цивілізація" у Державному природознавчому музеї НАН України, експозиції "Охорона природи" Ботанічного музею Національного науково-природничого музею НАН України, "Охорона рослинного світу" Нетішинського міського краєзнавчого музею, "Природа Карпат" Музею екології Карпат Карпатського біосферного заповідника, музею "Природа Землі Галицької" Галицького національного природного парку та ін.

Система науково-природничого моніторингу

Проблема охорони та відновлення біорізноманіття, як визначального елементу навколишнього природного середовища, вийшла на перший план природничих досліджень після прийняття стратегії сталого розвитку на Конференції ООН у Ріо-де-Жанейро та Всесвітній зустрічі зі сталого розвитку в Йоганнесбурзі. У цих документах наголошується на потребі збору моніторингової інформації та обміну нею в контексті сталого розвитку на різних рівнях – міжнародному, національному, регіональному і місцевому. Очевидно, що вирішення глобальних екологічних та соціально-економічних проблем малоймовірне без реальних дій в кожній країні та в конкретному регіоні. При цьому будь-яка регіональна моніторингова інформація щодо стану навколишнього природного середовища, яка отримується поза межами загальнодержавних екологічних програм, є важливим, а часом і вагомим додатком до реалізації проблем сталого розвитку.

Саме така унікальна моніторингова інформація міститься в колекціях природничих музеїв. Оскільки процес колекціонування відбувається у природничих музеях постійно і, як правило, з певної території, то інформація, яка накопичується в їхніх фондах, має всі ознаки моніторингової. Довготривалий ***музейний науково-природничий моніторинг***, який визначається нами як система постійних спостережень за перебігом певних процесів у навколишньому природному середовищі чи за станом конкретних біотичних (біологічних), біокосних і абіотичних (фізичних) об’єктів шляхом колекціонування натуралій і природничої інформації. Цей моніторинг можна розглядати, поряд із біологічним, екологічним та геолого-географічним, одним із основних типів комплексного моніторингу стану навколишнього природного середовища.

Виходячи з цього, значення репрезентативних музейних колекцій натуралій неухильно зростає, оскільки вони є однією з небагатьох форм науково задокументованого речового підтвердження природного різноманіття, які можуть бути піддані критичній ревізії, виходячи із сучасного стану систематики. Крім того, колекції натуралій містять фіксовані об'єкти, більшість з яких є малодоступними до виявлення або взагалі зникли зі складу біоти, а інформація закладена у колекціях минулої біоти дозволяє вести моніторинг історичних змін фонового стану середовища і різноманіття біоти навіть ще до початку впливу людини на довкілля.

Науково-природничий моніторинг частково поєднує функції екологічного, біологічного, геолого-географічного і навіть історичного типів моніторингів, проте має свою специфіку, що полягає у можливості стеження, залежно від мети і завдань, за різними природними процесами і об'єктами – біотичними, біокосними і абіотичними а також у застосуванні в організації системи моніторингових спостережень ***музеально-інформаційного методу*** природничої музеології [8]. За цим методом на першому етапі моніторингу передбачається збирання натуралій та природничої інформації. На другому етапі відбувається процес музеєзації цих матеріалів – створюються колекції і формуються бази даних науково-природничої інформації. На заключних етапах отримана інформація піддається аналізу – проводиться оцінка досліджуваних природних процесів або стану середовища чи природних об'єктів і робиться прогноз їх природних та антропогенних змін.

Використовуючи бази даних природничої інформації, музеї природничого профілю можуть оперувати фактичним матеріалом для наукових досліджень, визначати повноту і репрезентативність колекцій, а також надавати зовнішнім споживачам моніторингову інформацію про стан і зміни навколишнього природного середовища.

Висновки

В основі сучасного розуміння предмету природничої музеології лежить специфічне, а саме музеальне ставлення людини до природи, яке протягом історії призвело до тенденції збереження, дослідження і показу вибраних натуралій. Музей як частина соціокультурної системи не єдиний в історії спосіб вираження музеальності, він змінювався в процесі свого розвитку і очевидно буде змінюватися й надалі відповідно до суспільної оптимізації. Завданнями природничої музеології є виявлення специфічних закономірностей діяльності минулих і сучасних природничих музейних інституцій, створення можливостей планування майбутнього таких музейних установ відповідно до тенденцій розвитку суспільства і науково-технічного прогресу та стеження за їхнім розвитком.

На нашу думку, однією з ймовірних майбутніх музейних форм природничого профілю можуть бути науково-інформаційні природничомузейні центри, які б об'єднували тою чи іншою мірою власне музей (експозиції та фондосховища), лабораторії (науково-дослідні, обслуговування стаціонарної та тимчасових експозицій, видавничої діяльності, позамузейної роботи з населенням і т.д.), майстерні, бібліотеку, архів, конференц-зал, відеозал, музейне кафе, осередки профільних наукових товариств, кімнати для приїжджих науковців тощо.

1. Вайдахер Ф. Загальна музеологія / [пер. з нім. В. Лозинський, О. Лянг, Х. Назаркевич]. – Львів: Літопис, 2005. – 632 с. – (Посібник).
2. Галкина П.И., Гарданов В.К., Иваницкий И.П. и др. Основы советского музееведения. – М.: Изд-во культурно-просветительной литературы, 1955. – 375 с.
3. Квебекская декларация: основные принципы новой музеологии // Museum. – 1985. – № 148. – С. 21.
4. Климишин О.С. Наукові основи природничої музейної діяльності // Наук. зап. Держ. природозн. музею НАН України. – Львів, 2000. – Т. 15. – С. 11-21.
5. Климишин О.С. Природнича музейна термінологія: словник-довідник. – Львів, 2003. – 244 с.
6. Климишин О.С. Зміст і завдання комунікаційної діяльності природничих музеїв // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2005. – Вип. 21. – С. 5-10.
7. Климишин А.С. Новые подходы к проблеме музейного документирования природной среды // Наука, искусство и новые технологии в современном музее: VI Всерос. научн.-практ. конф. Ассоц. естественноистор. музеев России, Москва, 24–25 апр. 2006 г.: тезисы докл. – М., 2006. – С. 62-63.
8. Климишин О.С. Методологічні та методичні засади науково-природничого моніторингу // Праці наук. т-ва ім. Шевченка. Екологічний збірник-4. – Т. 23. – Львів, 2008. – С. 329-335.
9. Мезенцева Г.Г. Музеєзнавство (На матеріалах музеїв Української РСР): Курс лекцій. – К.: Вища школа. – 1980. – 120 с.
10. Пищулин Ю.П. и др. Музейные термины // Терминологические проблемы музееведения. – М., 1986. – С. 36-135
11. Ривьер Ж.А. Эволюционное определение экомузея // Museum. – 1985. – № 148. – С. 8-12.
12. Свєнціцкий Іларіон. Про музеї та музейництво. – Львів, 1920. – 80 с.
13. Соломонова Т. До питання про розвиток професійної термінології в музейній галузі України // Інформаційний бюлетень "Український музей". – 2007. – № 3(17). – С. 4.
14. Шрайнер К. Предмет исследования музееведения и происхождение дисциплины // Музееведение. Музеи мира: Сб. науч. тр. / НИИ культуры. – М., 1991. – С. 5-10.
15. Юренева Т.Ю. Музееведение: [учеб. для высш. школы]. – М.: Академ. Проект, 2003. – 560 с.
16. Benoist L. Musées et muséologie. – Paris, 1960.
17. Mensch P. van. Museology and its use for museums // Papers in museology: report from two symposia at the Department of museology. Umeå University / Ed. Råbeberg p. – Umeå, 1992. – P. 78-91. – (Acta Univ. Umenis. Umeå studies in the humanities; V. 108).
18. Šola T. A contribution to a possible definition of museology // Informatica museologica. – 1984. – 1/3. – S. 8-10.
19. Šola T. The concept and nature of museology // Museum. – 1987. – № 153. – P. 45-49.
20. Šola T. What is museology? // Papers in museology: report from two symposia at the Department of museology. Umeå University / Ed. P. Råbeberg. – Umeå, 1992. – P. 10-19. – (Acta Univ. Umenis. Umeå studies in the humanities; V. 108).
21. Stránský Z.Z. Der Begriff der Museologie // Einführung in die Museologie. / Muzeologické sešity. – Brno, 1971. – Supplementum, 1. – S. 36.
22. Stránský Z.Z. Museologische Terminologie // Neue Museumskunde. – 1988. – 31. – S. 12-17.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: museologia@museum.lviv.net

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 15-24

УДК 594.3+594.1

Р.І. Гураль

ПРІСНОВОДНІ МОЛЮСКИ БАСЕЙНУ ЗАХІДНОГО БУГУ В МАЛАКОЛОГІЧНИХ КОЛЕКЦІЯХ ЛЬВОВА

Гураль Р.И. **Пресноводные моллюски бассейна Западного Буга в малакологических коллекциях Львова** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 15-24.

В статье обсуждаются результаты научной ревизии конхологических материалов коллекций Государственного природоведческого музея и Зоологического музея Львовского национального университета имени Ивана Франко, собранных в разные периоды времени в бассейне Западного Буга. Установлено, что в проанализированных коллекциях хранятся раковины 50 видов пресноводных моллюсков из трёх подклассов и 9 семейств. Это составляет 78% от общего количества видов, выявленных на западе Украины.

Gural R.I. **Freshwater molluscs of basin Western Bug in malacological collections Lviv city** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 15-24.

The results of scientific revision of the conchological collections materials in the State Natural History Museum NAS of Ukraine and in the Zoological Museum of the National University by Ivan Franko come into question in the article, collected in different periods of time in the pool of Western Bug. It was rotined as a result of the conducted researches, that a 50 species of freshwater molluscs from three subclasses and 9 families is saved in analyzed collections, that is 78% from the species of snails exposed before western Ukraine.

Антропогенний вплив на водні малакокомплекси у більшості випадків призводить до зниження їх якісних і кількісних характеристик [5, 8]. Тривала дія цих чинників може спричиняти зникнення із складу угруповань певних видів молюсків. Одним із основних шляхів виявлення та дослідження цих змін є наукове опрацювання малакологічних колекцій, в яких зберігаються більш ранні збори прісноводних молюсків з гідротопів досліджуваної території. Раніше цей процес передбачав скрупульозний перегляд інвентаризаційних карток чи книг, що займало досить багато часу і сам процес був надзвичайно рутинним. Повсякчасне впровадження в сучасне життя новітніх технологій віднайшло своє відображення також у музейній роботі. Це виявляється в першу чергу в створенні веб-проектів, присвячених музейній справі, та специфічних інструментів, що допомагають музейним працівникам в їх повсякденній праці. Прикладом цього може бути створення специфічних баз даних, спрямованих у першу чергу на зберігання і подальше опрацювання інформації щодо колекційних матеріалів. Гнучка схема запитів, яка може бути без значних труднощів змінена і адаптована під конкретні потреби користувача, значно полегшує роботу з матеріалами колекцій. Детально технічні питання щодо створення і функціонування музейних баз даних було розглянуто в попередніх статтях [3, 4, 14].

Ця стаття присвячена аналізу представленості видової різноманітності прісноводних молюсків у малакологічних колекціях м. Львова, зібраних у різні періоди часу (від кінця XIX до початку XXI ст.) у гідротопах басейну Західного Бугу на території Львівської області.

Матеріал і методика досліджень

Матеріалом для написання цієї статті послужили результати наукового опрацювання, із залученням спеціалізованих баз даних, колекції прісноводних молюсків основного фонду Державного природознавчого музею (ДПМ) і колекції прісноводних молюсків В.І. Здуна [13], яка зберігається в Зоологічному музеї (ЗМ) Львівського національного університету ім. І. Франка. Фондові матеріали ДПМ мають інвентарні номери, які починаються з латинської літери "G" або "B". Це відповідає двом підрозділам малакологічного фонду музею: "Черевоногі водні (Gastropoda)" та "Двостулкові (Bivalvia)". Малакологічні матеріали ЗМ мають номери, які починаються шифром "ЗБ-М".

Визначення прісноводних молюсків проводили за допомогою визначників [15-17]. При визначенні використовували традиційні погляди на систематику прісноводних молюсків, які є прийнятими в західних країнах проте не визнаються або лише частково визнаються на теренах колишнього СРСР. Опрацювання матеріалів обох колекцій проводили за допомогою власноруч створених баз даних на основі MsAcces (у випадку фондових матеріалів ДПМ) [3, 14] та PHP/MySQL (при опрацюванні колекції молюсків В.І. Здуна в ЗМ). З метою покращення опрацювання інформації, представленої в обох базах даних, використовували складні запити (по 10 полях), побудовані на основі SQL оператора Like з введенням параметра користувачем.

У роботі не враховані колекційні матеріали з Шацьких озер, оскільки ця група озер пов’язана не лише з басейном Західного Бугу, але й з басейном Прип’яті.

Результати досліджень

У проаналізованих колекціях зберігаються черепашки 50 видів прісноводних молюсків, зібраних у басейні Західного Бугу, які належать до трьох підкласів та 9 родин. Серед черевоногих молюсків найбільшою кількістю видів представлена родина Planorbidae (11), а найменшою – родини Neritidae і Acroloxidae (таблиця).

Родина Neritidae представлена в фауні заходу України єдиним видом – *Theodoxus fluviatilis* [1]. У колекції ДПМ є черепашки цього виду з басейну Західного Бугу, зібрані наприкінці XIX ст. в околицях наступних населених пунктів Сокальського р-ну: с. Скоморохи (інв. №№ G816, G841) та с. Поториця (інв. № G844).

Родина Viviparidae в гідротопах заходу України представлена двома видами молюсків. Черепашки обох видів, зібрані у водоймах дослідженої території за період з кінця XIX до початку XXI ст., зберігаються лише в колекції ДПМ. У колекції наявні конхологічні збори *Viviparus contectus* із Золочівського р-ну: смт Глиняни (інв. № G668); Буського р-ну: с. Старий Милятин (інв. № G1218); Сокальського р-ну: м. Сокаль (інв. № G670), с. Руда (інв. № G647, G648), с. Скоморохи (інв. № G1221) та м. Соснівка (G1115). Черепашки *Viviparus viviparus* були зібрані у Золочівському р-ні: смт Глиняни (інв. № G684); Сокальському р-ні: м. Сокаль (інв. № G673), с. Скоморохи (інв. № G1222). Збори в околицях Скоморох і Соснівки були зроблені відповідно у 2002 і 2007 рр.

Таблиця

Видовий склад колекційних матеріалів прісноводних молюсків з басейну Західного Бугу

Види молюсків	Малакологічні колекції			
	ДПМ			ЗМ
	I	II	III	
1	2	3	4	5
Клас Gastropoda, підклас Prosobranchia, родина Neritidae				
Theodoxus fluviatilis (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
Родина Viviparidae				
Viviparus contectus (Millet, 1813)	+	–	+	–
V. viviparus (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–
Родина Bithyniidae				
Bithynia tentaculata (Linnaeus, 1758)	+	–	–	+
Bithynia leachii (Sheppard, 1823)	+	–	–	–
Родина Valvatidae				
Borystenia naticina (Menke., 1845)	+	–	–	–
Valvata pulchella (Studer., 1820)	+	–	–	–
V. cristata O.F. Müller., 1774	+	–	–	–
V. piscinalis (O.F. Müller., 1774)	+	–	–	–
V. macrostoma (Mörch., 1864)	+	–	–	–
Підклас Pulmonata, родина Acroloxidae				
Acroloxus lacutris (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
Родина Lymnaeidae				
Lymnaea stagnalis (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–
L. peregra (O.F. Müller, 1774)	–	–	+	–
L. ovata(Draparnaud, 1805)	+	–	–	–
L. auricularia (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
L. palustris (O.F. Müller, 1774)	–	–	–	–
L. corvus (Gmellin., 1791)	+	–	–	+
L. truncatula (O.F. Müller, 1774)	+	–	–	+
Родина Planorbidae				
Planorbis planorbis (Linnaeus, 1758)	+	–	–	+
Anisus vortex (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
A. septemgyratus (Rossmaessler, 1835)	+	–	–	–
A. leucostoma (Millet, 1813)	+	–	–	–
Anisus spirorbis (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
Bathyomphalus contortus (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–
Gyraulus albus (O.F. Müller, 1774)	+	–	–	–
G. crista (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
Hippeutis complanatus (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
Segmentina nitida (O.F. Müller, 1774)	+	–	+	–
Planorbarius corneus (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–

Закінчення таблиці

1	2	3	4	5
Родина Physidae				
Physa fontinalis (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
Aplexa hypnorum (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
Клас Bivalvia, підклас Eulamellibranchiata, родина Unionidae				
Unio pictorum (Linnaeus, 1758)	–	–	+	–
U. tumidus Philipsson, 1788	+	–	–	–
Batavusiana crassa Philipsson., 1788	+	–	–	–
Anodonta cygnea (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
A. cygnea cellensis (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–
A. anatina (Linnaeus 1758)	+	–	–	–
Pseudoanodonta complanata (Rossmaessler, 1835)	+	–	–	–
Родина Sphaeriidae				
Sphaerium corneum (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
S. rivicola (Lamarck, 1818)	+	–	+	–
S. ovale (Fйrrusac, 1807)	+	–	–	–
Musculium lacustre (O.F. Mьller, 1774)	+	–	–	–
Pisidium amnicum (O.F. Mьller, 1774)	+	–	–	–
P. personatum Malm., 1855	+	–	–	–
P. casertanum (Poli, 1791)	+	–	–	–
P. obtusale (Lamarck, 1818)	+	–	–	–
P. milium Held., 1836	+	–	–	–
P. hensolvanum (Sheppard, 1823)	+	–	–	–
P. subtruncatum Malm., 1855	+	–	–	–
P. supinum A. Schmidt, 1850	+	–	–	–
Загальна кількість видів:	46	4	9	3

Примітки: ДПМ – малакологічна колекція Державного природознавчого музею НАН України, ЗМ – колекція молюсків проф. В.І. Здуна, яка зберігається в Зоологічному музеї Львівського національного університету імені Івана Франка; I – кінець XIX – початок XX ст., II – середина XX ст., III – кінець XX – початок XXI ст.

У фауні заходу України виявлено два види з родини Bithyniidae. Один з них (*Bithynia tentaculata*) рівномірно розповсюджений по всій території, інший (*B. leachii*) трапляється значно рідше [1]. Збори *B. tentaculata* зберігаються в обох опрацьованих колекціях, а *B. leachii* – лише в колекції ДПМ. Черепашки *B. tenataculata* були зібрані в басейні Західного Бугу в Золочівському р-ні: смт Глиняни (інв. № G728); Сокальському р-ні: с. Поториця (інв. № G712, G727), с. Острів (інв. № G713), с. Скоморохи (інв. № G711), м. Сокаль (інв. № ЗБ-М 270); Жовківському р-ні: ок. м. Жовква (інв. № G1173); Кам'янко-Бузькому р-ні: с. Руда (інв. № G1029). Усі перелічені матеріали з основного фонду ДПМ були зібрані наприкінці XIX ст. – на початку XX ст., а збори з колекції В.І. Здуна датовані серединою XX ст. Черепашки *B. leachii* були зібрані наприкінці XIX ст. Й. Бонковським в Кам'янко-Бузькому р-ні: с. Руда (інв. № G1030). Первинно вони були визначені, як *B. tentaculata*.

У колекції ДПМ зберігаються черепашки усіх 5 видів родини Valvatidae, зафіксованих на території заходу України. Черепашки *Borystenia naticina* були зібрані наприкінці XIX ст. в околицях населених пунктів Сокальського р-ну: м. Сокаль (інв. № G780) та с. Скоморохи (інв. № G781). Фондові збори решти видів цієї родини походять з гідротопів басейну Західного Бугу, розташованих у адміністративних межах Кам'янко-Бузького р-ну: с. Руда (*Valvata pulchella* – інв. № G784; *V. cristata* – інв. № G751; *V. piscinalis* – інв. № G763) і м. Кам'янка-Бузька (*V. piscinalis* – інв. № G777; *V. pulchella* – інв. № G788).

Отже, серед передньозябрових молюсків (підклас Prosobranchia) в обох опрацьованих колекціях найбільшим видовим різноманіттям характеризувалася родина Valvatidae (5 видів), найменшим – родина Neritidae (1 вид). За кількістю представлених у колекціях локалітетів перше місце посідає *B. tentaculata* (6 місць збору в басейні Західного Бугу). Відсутні у проаналізованих колекціях молюски з родин Melanopsidae і Hydrobiidae, кожна з яких представлена на заході України двома видами.

Серед легеневих молюсків (підклас Pulmonata) найменшою кількістю видів представлена на заході України родина Acroloxidae (1 вид). В основному фонді ДПМ зберігаються черепашки *Acroloxus lacustris*, зібрані наприкінці XIX ст. Й. Бонковським в околицях с. Руда і м. Кам'янка-Бузька Кам'янко-Бузького р-ну (інв. №№ G622 і 1141).

Для заходу України було вказано загалом 11 видів з родини Lymnaeidae, видовий статус яких на теперішній час є загальновизнаним [7], проте присутність в Україні справжнього *Lymnaea turricula* вимагає підтвердження (усне повідомлення к.б.н. О.В. Гарбара, Житомирський державний університет). У проаналізованих колекціях було виявлено загалом 7 широко розповсюджених видів родини (див. таблицю). Відсутні *Lymnaea glutinosa* (O.F. Müller, 1774), *Lymnaea glabra* (O.F. Müller, 1774), *Lymnaea occulta* Jackiewicz, 1959. Для двох останніх видів відомі окремі знахідки у басейні Західного Бугу [11]. *L. glutinosa*, очевидно, можна віднести до рідкісних видів прісноводних молюсків на території Львівської області [2]. Отже, родина Lymnaeidae представлена в опрацьованих колекціях найбільш розповсюдженими в Україні та її західному регіоні видами. Відсутні 3 більш або менш рідкісні представники родини.

Серед молюсків з родини Lymnaeidae найбільшою кількістю представлених в колекціях локалітетів відзначаються *Lymnaea stagnalis*, *L. palustris* і *L. truncatula*. Перші два види були зібрані у період з кінця XIX до початку XXI ст. в Сокальському р-ні: с. Поториця (інв. №№ G45, G70, G78, G264), с. Скоморохи (інв. №№ G336, G807); Кам'янко-Бузькому р-ні: с. Руда (інв. №№ G53, G57, G58, G60, G64, G67, G75, G81, G84¸ G87, G360, G878), м. Кам'янка-Бузька (інв. № G1169); Золочівському р-ні: смт Глиняни (інв. № G1163).

Черепашки *Lymnaea truncatula* зберігаються в обох опрацьованих колекціях. Вони були зібрані в околицях наступних населених пунктів – Сокальський р-н: с. Скоморохи (інв. № G337), с. Острів (інв. № G367), м. Сокаль (інв. № ЗБ-М 207); Кам'янко-Бузький р-н: с. Руда (інв. №№ G284, G362); Жовківський р-н, смт Куликів (інв. №№ ЗБ-М 205, ЗБ-М 312). Усі матеріали з основного фонду ДПМ датовані кінцем XIX або початком XX ст., а з колекції В.І. Здуна – серединою XX ст.

Наступні три види (*Lymnaea auricularia*, *L. ovata* і *L. corvus*) представлені в колекції ДПМ матеріалами, які об'єднують однакові місця і часовий проміжок їх збору (кінець XIX ст. – початок XX ст.) – Кам'янко-Бузький р-н: с. Руда (інв. №№ G112, G139, G173, G201), м. Кам'янка-Бузька (інв. № G1129); Сокальський р-н: с. Поториця (інв. №№ G141, G164, G167, G172, G228). У колекції В.І. Здуна є також черепашки *L. corvus*, зібрані в першому з перерахованих вище локалітетів у 1948 р. (інв. № ЗБ-М 154).

Черепашки *Lymnaea peregra*, зібрані в 2002 р. в околицях м. Кам'янка-Бузька у заплаві Західного Бугу, зберігаються лише в колекції ДПМ (інв. № G804).

Родина Planorbidae відзначається найбільшою кількістю видів (11) і одиниць зберігання (од. зб.) у порівнянні з іншими родинами черевоногих прісноводних молюсків (див. таблицю). Згідно літературних даних і досліджень останніх років, на заході України виявлено загалом 17, а у гідротопах дослідженої території – 13 загальновизнаних видів прісноводних молюсків з родини Planorbidae [10, 12]. В опрацьованих колекціях представлено 11 видів котушкових. Відсутні у колекційних зборах два види з роду *Gyraulus*: *Gyraulus laevis* (Alder, 1838) і *G. rossmaessleri* (Auerswald, 1852), які були раніше знайдені у басейні Західного Бугу [11].

Найбільшою кількістю одиниць зберігання в опрацьованих колекціях відзначаються два види, широко розповсюджені у водоймах заходу України: *Planorbis planorbis* і *Planorbarius corneus* (відповідно 8 та 6 од. зб.). Ці матеріали були зібрані у період з кінця XIX ст. до початку XXI ст. у наступних локалітетах – Золочівський р-н: смт Глиняни (інв. №№ G289, G511); Сокальський р-н: с. Поториця (інв. №№ G442, G468), с. Острів (інв. №№ G407, G421); Кам'янко-Бузький р-н: с. Руда (інв. №№ G407, G422, G465), м. Кам'янка-Бузька (інв. № G390), с. Жовтанці (інв. № G1217); Жовківський р-н: м. Дубляни (інв. №№ G426, G484), смт Куликів (інв. № ЗБ-М 220).

На другому місці за представленістю в опрацьованих музейних колекціях знаходяться наступні види з родини Planorbidae: *Anisus septemgyratus*, *A. spirorbis* та *Segmentina nitida* (по 4 од. зб.). Усі матеріали зберігаються в ДПМ. Збори двох перших видів датовані виключно кінцем XIX – початком XX ст., для *S. nitida* є також черепашки, зібрані в 2002 р. (інв. № G1063). Збори *A. septemgyratus* походять із Золочівського р-ну: смт Глиняни (інв. № G572); Сокальського р-ну: с. Поториця (інв. № G555); Кам'янко-Бузького р-ну: с. Руда (інв. № G528) і м. Кам'янка-Бузька (інв. № G560). Черепашки *A. spirorbis* були зібрані в Сокальському р-ні: с. Поториця (інв. № G455); Кам'янко-Бузькому р-ні: с. Руда, (інв. № G500); Жовківському р-ні: м. Рава-Руська (інв. № G385), с. Подзимир (інв. № G457). Конхологічні матеріали, які належать до *S. nitida*, були зібрані в Сокальському р-ні: м. Соснівка (інв. № G1063); Кам'янко-Бузькому р-ні: с. Руда (інв. №№ G550, 559), м. Кам'янка-Бузька (інв. № G185); Жовківському р-ні: м. Дубляни (інв. № G599).

На третьому місці за кількістю представлених у колекціях локалітетів знаходяться *Anisus vortex* і *Bathyomphalus contortus*. Відповідні матеріали зібрані переважно наприкінці XIX ст. або на початку XX ст. Лише одна вибірка *B. contortus* (інв. № G1064) була зібрана у 2007 р. В основному фонді ДПМ є збори *A. vortex* з Радехівського р-ну: с. Подзимир (інв. № G395); Сокальського р-ну: с. Острів (інв. № G412); Кам'янко-Бузького р-ну: с. Руда (інв. № G433). Черепашки *B. contortus* були

зібрані в Сокальському р-ні: м. Соснівка (інв. № G1064), с. Острів (інв. № G482); Кам'янко-Бузькому р-ні: с. Руда (інв. № G581).

Решта видів з родини Planorbidae були зібрані в адміністративних межах Кам'янко-Бузького р-ну в околицях наступних населених пунктів: с. Руда (*Anisus leucostoma* – інв. № G503; *Gyraulus albus* – інв. № G518; *Hippeutis complanatus* – інв. № G585), м. Кам'янка-Бузька (*Gyraulus crista* – інв. № G478).

Достовірно на заході України виявлено три загальновизнаних види молюсків з родини Physidae, а у гідротопах, розташованих у басейні Західного Бугу, – *Physa fontinalis* та *Aplexa hypnorum* [10]. Обидва вони зберігаються у колекційних матеріалах ДПМ. Відсутня у зборах *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) – рідкісний вид-вселенець для України загалом і для її західного регіону зокрема. На заході України він був виявлений у водоймах, розташованих в околицях Ужгорода і Львова [9]. Черепашки двох інших видів були зібрані наприкінці XIX ст. – на початку XX ст. в Сокальському р-ні: с. Скоморохи (інв. № G306); Кам'янко-Бузькому р-ні: м. Кам'янка-Бузька (інв. № G635), с. Руда (інв. №№ G335, G286).

Згідно літературних даних, на заході України достовірно зареєстровано загалом 25 видів двостулкових молюсків з двох родин – Unionidae та Sphaeriidae (6 і 19 видів відповідно), а у гідротопах, розташованих у басейні Західного Бугу, – лише 8 видів із класу Bivalvia [6, 9].

Серед представників родини Unionidae найбільш рівномірним поширенням у постійних гідротопах західного регіону України відзначається *Unio pictorum*. Черепашки цього виду з басейну Західного Бугу, які зберігаються в проаналізованих колекціях, були зібрані в Сокальському р-ні: с. Скоморохи (інв. № B579), с. Поториця (інв. № B85); Кам'янко-Бузькому р-ні: с. Руда (інв. № B95), с. Старий Яричів (інв. № B623), м. Кам'янка-Бузька (інв. № B598); Золочівському р-ні: с. Трудовач (інв. №№ B584, B596); Жовківському р-ні: с. Зашків (інв. № B608). Перелічені матеріали були зібрані у період від кінця XIX ст. до початку XXI ст.

Мушлі *Batavusiana crassa* були зібрані наприкінці XIX – на початку XX ст. в Сокальському р-ні: с. Поториця (інв. №№ B146, B170. B171), м. Сокаль (інв. №№ B156, B611); Жовківському р-ні: с. Кулява (інв. № B179); Кам'янко-Бузькому р-ні: с. Руда (інв. №№ B96, B120, B139), с. Старий Яричів (інв. № B631). Збори *Unio tumidus* походять із Сокальського р-ну: с. Поториця (інв. № B118); Кам'янко-Бузького р-ну: с. Руда (інв. №№ B96, B120).

Найменшою кількістю одиниць зберігання серед молюсків з родини Unionidae представлена *Pseudanodonta companata*. В основному фонді ДПМ зберігаються мушлі цього виду, зібрані наприкінці XIX ст. в околицях с. Руда Кам'янко-Бузького р-ну (інв. № B201).

Рід *Anodonta* представлений у фауні України [6] та колекційних матеріалах двома видами. Ці види досить рівномірно трапляються в постійних гідротопах по всій території заходу України [6, 9]. Музейні матеріали зібрані у період від кінця XIX до початку XXI ст. Мушлі *Anodonta cygnea* походять з водойм Сокальского р-ну: м. Скоморохи (інв. № B568); Жовківського р-ну: с. Кулява (інв. № B237); м. Жовква (інв. № B263). Перша зі згаданих вибірок була зібрана в 2002 р. Мушлі *A. anatina* були зібрані в Сокальському р-ні: с. Поториця (інв. № B221, B684); Жовківському р-ні: с. Кулява (інв. № B210), м. Жовква (інв. № B226); Кам'янко-Бузькому р-ні: с. Старий Яричів (інв. № №B275–291, B636), с. Руда (інв. №№ B218, B230, B688).

Отже, у проаналізованих музейних колекціях представлені усі 6 видів з родини Unionidae, зареєстрованих на заході України та, зокрема, у басейні Західного Бугу. Усі наявні матеріали зібрані у водоймах Сокальського, Жовківського та Кам'янко-Бузького районів.

Загалом на заході України достовірно зареєстровано 19 загальновизнаних видів двостулкових молюсків з родини Sphaeriidae [6]. Згідно останніх літературних даних, у басейні Західного Бугу зареєстровано лише 6 видів з цієї родини [6, 9]. А у матеріалах проаналізованих малакологічних колекцій зберігається загалом 13 видів Sphaeriidae, зібраних у різних типах гідротопів у басейні Західного Бугу.

На заході України зареєстровані 4 види роду *Sphaerium* [6, 9]. У музейній колекції представлено 3 з них (див таблицю). Мушлі *S. corneum* були зібрані у Сокальскому р-ні: с. Поториця (інв. № В353), с. Острів (інв. №№ В358, В359). Частина матеріалів, визначених раніше як *S. corneum* або *S. corneum var. nucleus*, при перевірці виявилися мушлями *S. ovale*. Це збори з Кам'янко-Бузького р-ну: с. Руда (інв. № В364); Жовківського р-ну: м. Рава-Руська (інв. № В361) і м. Жовква (інв. №№ В378, В652). Отримані дані розширюють літературні відомості щодо розповсюдження *S. ovale* на заході України [6, 9]. Мушлі *S. rivicola* походять з водойм, розташованих у Кам'янко-Бузькому р-ні: с. Руда (інв. № В333, В340); Сокальському р-ні: с. Скоморохи (інв. № В581). Більшість згаданих вище матеріалів були зібрані наприкінці XIX або на початку XX ст. Винятком є мушлі *S. rivicola* з околиць с. Скоморохи, зібрані у 2002 р.

Молюски родів *Musculium* і *Pisidium* з басейну Західного Бугу представлені в основному фонді ДПМ зборами кінця XIX – початку XX ст. Переважна більшість зборів зроблена в адміністративних межах Кам'янко-Бузького р-ну, в околицях с. Руда (*Musculium lacustre* – інв. № В401; *Pisidium personatum* – інв. № В301; *P. casertanum* – інв. № В305; *P. subtruncatum* – інв. № В477; *P. henslowanum* – інв. № В458; *P. obtusale* – інв. № В455) і м. Кам'янка-Бузька (*Pisidium milium* – інв. № В670; *P. henslowanum* – інв. № В672; *P. subtruncatum* – інв. № В669; *P. obtusale* – інв. № В671). Є також мушлі *P. supinum* з околиць м. Великі Мости Сокальського р-ну (інв. № В464)

Отже, наукове опрацювання колекційних матеріалів, які стосуються двостулкових молюсків з басейну Західного Бугу, доповнюють наявні літературні дані щодо розповсюдження окремих представників класу Bivalvia в гідротопах цієї території. Особливо це стосується родини Sphaeriidae.

Загалом в опрацьованих малакологічних колекціях зберігаються черепашки та мушлі 50 видів прісноводних молюсків. Це становить близько 78% від загальної кількості видів, які трапляються в постійних і тимчасових гідротопах заходу України. Це свідчить про високий рівень репрезентативності проаналізованих колекцій, особливо фондової колекції ДПМ. Найменша кількість конхологічного матеріалу була зібрана в водоймах, розташованих в околицях м. Рава-Руська і смт Куликів (по одній одиниці зберігання відповідно для кожного з перелічених вище населених пунктів), а найбільша стосується зборів із с. Руда, Кам'янко-Бузького р-ну (20 од. зб.). Аналогічна ситуація спостерігається і при аналізі кількості видів прісноводних молюсків, зібраних у водоймах певних населених пунктів. Так, найбільше видове різноманіття (37 видів) характерне для матеріалів, зібраних в водоймах розташованих в околицях с. Руда, а найменше – для гідротопів з околиць смт Рава-Руська (1 вид).

У часовому відношенні основна частина музейних матеріалів зібрана наприкінці XIX – на початку XX ст. Для 29 видів загалом відсутні пізніші збори. Проте це свідчить не стільки про збіднення видового різноманіття протягом XX ст., скільки про відсутність планомірних зборів прісноводних молюсків у басейні Західного Бугу. Ця обставина буде врахована при плануванні заходів щодо подальшого комплектування малакологічного фонду ДПМ.

У систематичному відношенні в обох опрацьованих колекціях найбільша кількість видів характерна для прісноводних молюсків з класу Gastropoda.

Висновки

Аналіз конхологічних матеріалів з басейну Західного Бугу, які зберігаються у малакологічних колекціях м. Львова, показав, з одного боку, високий рівень їх репрезентативності стосовно видового складу прісноводних молюсків цієї території та західного регіону України загалом. З іншого боку, проведений аналіз виявив значну нерівномірність у часовому розподілі наявних у колекціях зборів, яка буде врахована при подальшому поповненні малакологічного фонду ДПМ. Колекційні матеріали доповнюють наявні літературні відомості щодо розповсюдження окремих видів прісноводних молюсків на заході України. Під час роботи було перевірено ефективність використання спеціалізованих баз даних із залученням до пошуку складних запитів.

1. Анистратенко В.В. Определитель гребнежаберных моллюсков (Gastropoda, Pectibranchia) фауны Украины // Вестник зоол. – 1998. – № 8. –С.67-117.
2. Гураль Р.І., Сверлова Н.В. Клас: Черевоногі – Gastropoda // Башта А.-Т. В., Канарський Ю.В., Решетило О.С. та ін. Рідкісні види тварин Львівської області. – Львів, 2006. – С. 101-104.
3. Гураль Р.І. База даних малакологічного фонду Державного природознавчого музею НАН України // Изв. Музейн. фонда им. А.А. Браунера. – Одесса, 2007. – Т.4, № 2-3. – С.61-62.
4. Гураль Р.І. Особливості створення та функціонування музейних баз даних // "ІТОНТ 2008": матеріали IV Всеукр. конф. молодих уч., Черкаси, 5-7 трав. 2007. – Черкаси, 2008. – С. 8.
5. Іванчик Г.С. Вплив антропічних факторів на якісну і кількісну характеристику зообентосу верхньої течії рік Серет, Прут і Дністер // Матеріали міжвуз. конф., присвяченої 25-річчю возз'єднання Північної Буковини з УРСР, Чернівці, 16-19 вер. 1965. – Чернівці, 1965. – С. 217-219.
6. Корнюшин А.В. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Вестник зоол. – 2002. – № 1. – С. 9-23.
7. Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Видова різноманітність легеневих молюсків (Gastropoda, Pulmonata) України у фондах Державного природознавчого музею НАН України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2002. – Т. 17. – С. 27-31.
8. Стадниченко А.П. О влиянии антропических факторов на динамику ареалов пресноводных брюхоногих моллюсков западных областей Украины // Влияние антропогенных факторов на формирование зоогеографических комплексов: материалы V межвуз. зоогеогр. конф., Казань, февраль 1970. – Казань, 1970. – С. 25-27.
9. Стадниченко А.П. Перлівницеві. Кулькові. (*Unionidae*, *Cycladidae*). – К.: Наук. думка, 1984. – 373 с. (Фауна України. Т. 29. Молюски. Вип. 9).
10. Стадниченко А.П. Прудовиковообразные (пузырчиковые, витушковые, катушковые). – К.: Наук. думка, 1990. – 292 с. – (Фауна Украины. Т. 29. Моллюски. Вып. 4).

11. Стадниченко А.П. Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Acroloxidae) Украины. – К.: Центр учебной литературы, 2004. – 327 с.
12. Уваева А.И., Гураль Р.И. Особенности распространения и экология моллюсков семейства Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata) Украины // Ruthenica. – 2008. – Т. 18, № 2. – С. 25-38.
13. Царик Й., Гураль Р., Шидловський І., Яворський І., Федик У. Колекція прісноводних молюсків В.І. Здуна у Зоологічному музеї Львівського національного університету імені Івана Франка // Вісник Львів. ун-ту. – 2005. – Вип. 40. – Серія Біол. – С. 111-119.
14. Чорнобай Ю.М., Гураль Р.І. Особливості використання уніфікованих програм у створенні бази даних колекції молюсків // Матеріали міжвуз. наук.-техн. конф. наук.-пед. працівн., Львів, 21-22 бер. 2006. – Львів, 2006. – С.181-182.
15. Glöer P., Meier-Brook C. Süsswassermollusken. 12.Aufl. – Hamburg: DJN, 1998. – 136 S.
16. Glöer P. Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas. Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. – Hackenheim: ConchBooks, 2002. – 327 S. – (Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. T. 73).
17. Piechocki A. Sphaeriidae of Poland (Bivalvia, Eulamellibranchiata) // Ann. zool. – 1989. – 42, № 12. – S. 249-319.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: gural@museum.lviv.net

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 25-38

Екологія

УДК 57.01.+ 581.52.55

В.М. Білонога [1], А.К. Малиновський [2]

МОДУЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ БІОСИСТЕМ

Билонога В.М., Малиновский А.К. **Модульная организация биосистем** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 25-38.

Рассмотрена возможность использования модулярного подхода при изучении биологических систем разных уровней – биогеоценоза, консорции, парцеллы и популяции. При исследовании процессов, происходящих в биосистемах, важно определится в отношении их системной организации. Принадлежность систем к модулярным предполагает рассматривать их подсистемные элементы как модульные объекты. Концепция модулярной организации биосистем может служить методологической базой исследований структурной и функциональной организации биосистем на разных уровнях иерархии.

Bilonoha V.M., Malynovsky A.K. **Module organization of biosystems** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 25-38.

The possibility of modular approach application in studying biological systems of different levels – biogeocenosis, consortiums, parcellas, and populations has been considered. To investigate the processes occurring in biosystems, it is important to define their system organization. The fact that these systems belong to the modular ones supposes to examine their subsystem elements as module objects. The conception of modular organization of biosystems can serve as the methodological foundation of researches of structural and functional organization of biosystems on the different levels of their hierarchy.

Мета цієї роботи – обґрунтувати правомірність і можливість розглядати біологічні системи як модульні об’єкти.

Моделювання сценаріїв розвитку у ієрархічно складних біологічних системах потребує розуміння загальних принципів їхньої організації, внутрішньо- і міжрівневих каузальних взаємозв’язків, розвитку як окремих частин, так і системи загалом. Для цього необхідно визначитись із структурою об’єкта та параметрами, які можуть бути використані для вирішення тих чи інших теоретичних і практичних завдань, оскільки для оцінки біологічних об’єктів з відмінною системною організацією придатними до застосування можуть бути різні показники.

У рамках системної ідеології виділяють принаймні два типи біологічних систем: унітарні – утворені унікальними, незамінними елементами із сильними і жорсткими взаємозв’язками, та модульні – які складаються з однакових, рівноцінних, взаємозамінних і достатньо автономних модулів, пов’язаних відносно слабкими зв’язками. Відмінність модульної та унітарної системи виявляється в інтегральних системних властивостях і стосується структурних, динамічних, регуляторних, а також еволюційних аспектів організації. Відтак унітарні і модульні об’єкти потребують різних підходів у аналізі, оцінці процесів, які відбуваються в них, застосування відмінних засобів і методів у прогнозуванні та моделюванні.

До біологічних систем відносять системи різного рівня організації: біологічні макромолекули, субклітинні органели, клітини, органи, організми, популяції, угруповання тощо. Частини біологічних систем можуть мати самостійні означення – фізіологічна система, біохімічна система і т.д. Ієрархію живого можна представити у вигляді організмового ряду – від макромолекули до клітини і організму, котрий,

своєю чергою, переходить у філогенетичний ряд – від популяції до виду і надвидових таксонів, які підпорядковані системам біогеоценотичного рівня.

Системними одиницями рослинності вважається фітоценоз, популяція, парцела, синузія та окрема рослина. У поняття "середовище" входять як незалежне від рослинності мікросередовище – елементи клімату, рельєф, літологія, так і сформоване або змінене рослинним угрупованням фітогенне середовище – ґрунт, температурний режим ценозу, жива речовина, відмерла фіто- і зоомаса тощо. Кожен елемент (організм, консорція, популяція, фітоценоз), своєю чергою, є складною, здатною до саморегуляції системою. За своїми властивостями такі елементи непостійні, змінність їхніх властивостей може мати циклічний або спрямований характер. Елементи пристосовані або спеціалізовані до певного діапазону умов, тобто формують реалізовану екологічну нішу. Зміни середовища, навіть незначні, можуть призвести до заміни одних елементів іншими.

У дослідженні біосистем, як і у системних дослідженнях загалом, вирішується низка конкретних завдань, що й є особливістю і специфікою саме системних досліджень: опис, пояснення та прогноз поведінки системи, управління поведінкою та створення систем з заданою або прогнозованою поведінкою. Головними завданнями системних досліджень є розкриття та пояснення сутності численних зв’язків та залежностей у системі та стосунки з іншими системами. Перший принцип теорії систем стверджує, що будь-яка система гетерогенна, складається з різних підсистем, блоків, їхніх комбінацій, і, у підсумку, з елементів. Згідно другому принципу – у системі формуються композиції з усіх або частини первинних елементів одним або багатьма способами, згідно одного або множини законів композиції [30]. На передній план виступає розуміння системи не тільки як певної цілісності, але й сукупності як різної жорсткості взаємопов’язаних елементів, так і певною мірою автономних модулів. Наявність у системі таких модульних об’єктів підтверджується базовими характеристиками систем – властивості системи не зводяться і не виводяться з властивостей елементів.

Концепція модульності. Модульний характер організації біологічних систем від макромолекули до організму має своє підтвердження у працях багатьох дослідників [24, 25, 39, 44, 48, 51]. Опираючись на просторову і функціональну дисоціацію модулів, яка формується у процесі розвитку за допомогою регуляторних механізмів, вказується на можливість застосування концепції модульності до біологічних систем усіх рівнів організації [42, 53].

Модуль – це достатньо автономний елемент системи, який має чітко визначені межі і функції. Система є модульною, якщо включає або використовує модулі, які можна замінити як елементи цілого без її руйнування. Саме властивість відносно легко бути інкорпорованими чи відокремленими від системи є визначальною для модулів, забезпечує незалежність поліваріантності функцій, оскільки розмежовує модулі і у такий спосіб дозволяє зменшити небажаний вплив субсистем одна на одну [43].

Важливим чинником формування модульності є ієрархічність організації систем, що виявляється в утворенні впорядкованого цілісного об’єднання – вкладеної множинності, укомплектованої багатьма окремими елементами. Це означає, що кожна характерна ознака об’єкта є декомпозитною мозаїкою напівавтономних, у їхніх регулятивності та функціях, елементів-частин [40]. При тому, будь-який модуль на кожному з ієрархічних рівнів у процесі розвитку може бути видалений, помножений або вставлений, але лише за умови врахування його взаємозв’язків з іншими елементами чи модулями. Таким чином, ієрархічна організація працює на формування структурованості системи, елементи якої мають здатність до

реорганізації незалежно один від одного у процесі розвитку та еволюції. У підсумку, модульні системи спроможні функціонувати навіть у випадку руйнування чи некомплектності їхніх окремих підсистем [52].

Модульність збільшує ступінь еволюційності системи, надаючи їй специфічні нові властивості і здатність підпорядковуватись змінам, не протиставляючи себе функціонуванню усієї системи. Іншими словами, кожний модуль може еволюціонувати самостійно доти, доки зв'язки чи взаємодія між модулями є неконфліктними. Відтак існує певний оптимальний рівень модульності для кожного об'єкта. Еволюційне збільшення модульності може сприяти збільшенню еластичності та мінливості складових елементів. Вкрай висока модульність веде до виникнення підвищеної незалежності у розвитку елементів і збільшення обсягів спеціалізації [53].

Більшість організмів можна розглядати як певний модульний об'єкт (систему) як з анатомічної точки зору, так і з огляду на процеси метаболізму [52]. При цьому, кількість взаємодій з іншими такими ж модулями є доволі обмеженою. Цей принцип залишається актуальним для об'єктів різних масштабів – завжди можна виокремити у великій мережі елементів самодостатні модулі. У такий спосіб модульність сприяє збільшенню пластичності чи буферності. Багатомодульна система є більш життєздатна, пластичніша, ніж унітарне утворення, оскільки кожен модуль може реагувати автономно, відповідно до локальних умов, згідно правила "спільного рішення" [53].

Уперше концепцію модульності у біології застосував Джозеф Нідгем для опису напівавтономності і дисоційованості у фізіологічних процесах і для оцінки особливостей розвитку організмів – зокрема, метаболізму, ферментативних реакцій, диференціації (включаючи метаморфоз) та росту [49]. Дисоційованість вважається одним із найважливіших наслідків функціонування модульної структури [53].

Модульній біологічній системі властива здатність до регенерації завдяки відтворюваності модулів, які її складають, тоді як регенераційні можливості унітарних об'єктів є обмеженими на тлі переважання компенсаторних реакцій. Модульний об'єкт складається з гомономних функціонально рівноцінних взаємозамінних частин. На відміну від жорсткої прив'язаності елементів унітарних систем, модулі є достатньо автономними з певними конкурентними стосунками між собою, мінливими межами і пасивним регулюванням у системі. Водночас, поряд з типовими унітарними і модульними біологічними об'єктами існує достатньо багато прикладів поєднання ознак модульної і унітарної організації як на одному, так і на суміжних організаційних рівнях об'єкта [20, 24, 35]. При цьому, ознаки модульної організації – модульна структура, відкритий ріст і циклічність розвитку у залежності від ієрархічності рівня можуть виявлятись у різний спосіб [37, 38]. Порівняння головних характеристик об'єктів "елемент" і "модуль" подано у таблиці.

Структура, стан і функції систем. Сукупність елементів формують систему, якщо елементи пов'язані між собою, а з навколишнім середовищем система взаємодіє як ціле. Властивість цілісності системи – наслідок взаємодії її елементів, стосунки між її елементами повинні бути сильнішими, ніж з елементами, що не входять до неї [6, 2, 30].

Структура будь-якої системи – основна її характеристика, вона визначає кількість формуючих систему елементів та їхні взаємовідношення. Структура системи визначається як сукупність взаємодіючих елементів, які утворюють єдиний об'єкт, і виявляється у зв'язках між елементами системи, зворотних зв'язках, складі і будові системи та інваріантності системи у часі. По суті властивість незмінності на певному проміжку часу і є основним поняттям структури. Структура системи формується у

процесі розвитку в якомусь ланцюгу змінних середовищ і відображає просторово-часові чинники дій цих середовищ.

Таблиця

Порівняння головних характеристик об’єктів "елемент" і "модуль"

Елемент	Модуль
Підпорядкованість, залежність та обмеженість варіантності функцій	Автономність – незалежність поліваріантності функціонування.
Абсолютна інкорпорованість	Самодостатність (в межах модуля вищого рівня)
Відсутність взаємодії з подібними структурними утвореннями	Взаємодія між подібними модулями
Сукупність однорідних елементів не утворює унітарну структуру	Сукупність модулів формує цілісний об’єкт, який є модулем вищого рівня організації
Вилучення елемента порушує функціонування системи	Вилучення модуля чи інкорпорація його не порушує функціонування системи
Жорсткість	Пластичність
Відсутність чіткої внутрішньої ієрархічності	Ієрархічність будови
Відсутність можливостей змінюватись	Розвиток

Стан системи – впорядкована сукупність значень внутрішніх і зовнішніх параметрів, які визначають перебіг процесів, що відбуваються у системі. Множина станів системи може бути конечною, континуальною або дискретною, проте реально для біосистем, з огляду на величезну кількість різноманітних за спрямованістю і інтенсивністю впливу чинників, є невизначеною. Окрім цього, існує низка понять, які використовують в описах стану і динаміки системи: процес – впорядкована в часі послідовність значень змінних, що характеризують систему; системотвірні і системоруйнівні чинники – викликають утворення або руйнацію системи, а також системозберігаючі та системорозвиваючі чинники; еволюція системи – зміни складу, структури, функцій і властивостей протягом часу її існування.

Функцію системи характеризує прояв її властивостей або засобів взаємодії з середовищем, тобто функція – це поведінка системи у якомусь середовищі. Визначається функція щонайменше двома чинниками: внутрішнім – структурою системи, та зовнішнім – середовищем. Середовище формують зовнішні стосовно до досліджуваної системи цілісні об'єкти (системи), а також речовинні та енергетичні ресурси середовища. Таким чином, в основу функції покладено існуючі властивості структури системи переробляти речовинні та енергетичні ресурси. Складність функції не визначається складністю структури системи: структура може бути відносно простою, тоді як складність і багатомірність зовнішнього середовища і формує складність функції (поведінки) системи у цьому середовищі.

У функціонуванні систем різної природи є багато спільного, вони підпорядковані системним закономірностям. Системні закономірності – це необхідні,

істотні, стійкі і такі що повторюють відношення між явищами та процесами. І.В. Прангішвілі [27] виділено 4 системоутворюючі чинники та 11 об'єктивних закономірностей. До системотвірних чинників належать:

- первинні елементи систем;
- відношення між елементами системи;
- закони композиції відношень системи;
- фон (тло) системи.

До фундаментальних системотвірних закономірностей належать:

- перехід системи з одного якісного стану в інший можливий за мінімальної дії (впливу, збурення) в околицях точки біфуркації;
- можливість (потенціал) системи істотно залежить від ступеня її організованості або від характеру взаємодії елементів;
- у складних системах яскраво виражений закон єдності та боротьби протилежностей;
- у стійких системах діють причинно-наслідкові механізми, а у нестійких системах "причина" і "наслідок" можуть мінятись місцями;
- система прагне зберегти стійкість за рахунок протидії зовнішньому збуренню;
- структурна стійкість системи визначається стійкістю найслабшої підсистеми;
- тривалість циклів розвитку системи, підсистеми та об'єктів, що входять до них, які включають у себе більш дрібні елементи, мають різні періоди та складним чином синхронізовані між собою;
- прояв нестабільності або криз системи спостерігається у зовнішньому середовищі;
- система підпорядкована законам еволюції;
- строк життя системи відповідає усім наявним у ній ресурсам;
- ККД будь-якої реальної системи не може досягати 100%, так як частина енергії розсіюється у довкілля.

За динамікою, незалежно від природи, виділяють два типи системи – статичні і структурні [15]. Статичні, наприклад популяція, формуються з однотипних взаємно замінних елементів – модулів, не пов'язаних між собою безпосередньо, об'єднаних лише спільним відношенням до середовища. Їхні елементи взаємодіють випадково, такі системи невиразно відрізняються від суми елементів і майже не мають нових властивостей. Поведінка таких систем визначається вірогіднісними категоріями, висока стійкість досягається за рахунок властивостей елементів взаємно замінюватись. Швидкодія системи, порівняно з реакцією окремих елементів, значно нижча.

Співвідношення біосистем вищих рівнів: екосистема, біогеоценоз і фітоценоз. Значна частина дослідників розрізняє поняття "екосистема" і "біогеоценоз", ґрунтуючись на тому, що екосистема виділяється за функціональним принципом, є більш широким, іноді розпливчастим поняттям, тоді як біогеоценоз – за хорологічним принципом, є поняттям цілком визначеним і конкретним [33]. Біогеоценоз розглядається як елементарна природна система, особливістю якої є і що відрізняє його від екосистеми – просторова однорідність біотопу, через який не проходить біоценотична, ґрунтово-хімічна, геоморфологічна або мікрокліматична межа. Таким чином, наземний біотоп – біогеоценоз у межах фітоценозу. Загальноприйнятим вважається розуміння біогеоценозу як екосистеми у межах фітоценозу [16]. На противагу цьому екосистема – частина іншої природної системи вищого ієрархічного рівня, дослідження якої проводиться у межах ландшафтознавства. Важливою особливістю екосистем є виразна ієрархічність

будови та виробленість структури, саме такі системи найрозповсюдженіші, що, ймовірно, вказує на давність їхнього походження.

В екосистемах елементарні одиниці виділяють окремо як для живого, так і неживого компонентів [34]. Такими одиницями неживого вважають чинники середовища – температуру, вологість, ґрунт, котрі загалом, або їхні комбінації, у кількісному виразі істотні у розрахунках і прогнозах. Елементарною одиницею системи вважається особина популяції певного виду [32]. Одиницями системи можуть бути функціональні (трофічні) угруповання, які більш важливі для розуміння цілісних властивостей системи, порівняно з популяцією, яка може бути достатньо гетерогенною [33]. Будь-яка особина може бути одночасно ланкою різних систем. Останнім часом спостерігається певне зближення, за визначенням, понять "екосистема" і "біогеоценоз" [26]. Структурні системи є високо інтегрованими і складаються з функціонально різних елементів. Поведінка таких систем визначається взаємодією елементів, стійкість досягається за рахунок зворотних зв’язків і різко понижується за умови випадання одного елемента. Статичні системи сформовані з однотипних структурних підсистем нижчого рівня, водночас як самі є елементами систем вищого рівня [4]. Зрозуміло, що у конкретних біосистемах статичні і структурні властивості поєднуються у різних співвідношеннях.

Фітоценоз, біогеоценоз, екосистема є складними структурованими системами для яких характерна поліваріантність розвитку, що пояснює складнощі у прогнозуванні. Для багатьох систем чинниками, які визначають напрям подальшого розвитку, є випадкові події як антропогенного, так і природного походження – вирубки, пожежі, паводки, інвазії шкідників тощо. Непрогнозованість розвитку біосистем ускладнюється також труднощами у виявленні прихованих коливальних і циклічних процесів, що зумовлено, насамперед, їхньою аперіодичністю – зміною фаз, амплітуди і періодів коливань у системі загалом, або у її підсистемах, тобто у тимчасовій організації функцій. Тимчасовість організації функцій належить до фундаментальних властивостей систем, основу якої складають комплекси стійких циклів, які відображають один з головних принципів організації живих систем, так званий принцип стійкої нерівноваги [30].

У вивченні біосистем будь-якого рівня найважливішим є встановлення їхніх складових частини – елементів і модулів. Ґрунтуючись на різних засадах і залежно від мети досліджень, виділяють такі елементи екосистем (біогеоценозів) та фітоценозів, як яруси, синузії, консорції, ценокомірки, ценокванти, таксоценози, ергоценози, номоценози, гільдії, кліки, лохоси і фаланги, асамблеї та ін. [6, 21, 5, 10, 41]. Для екосистем А.П. Левіч [12] виділяє такі типи структур: таксономічну, розмірну, вікову, статеву, генетичну, фенетичну, домінантну, часову, просторову, лімітаційну, інформаційну, трофічну, енергетичну, екологічну, етологічну, соціальну, кореляційну. Перелічені типи не є класифікаційною структурою, оскільки виділені за різними принципами, деякі з них можна розглядати як форми або прояви інших.

За Т.А. Работновим [28], під структурою фітоценозів слід розуміти особливості розміщення компонентів у просторі і часі. Структура характеризує обсяг середовища, що використовується фітоценозом, особливості контакту рослин його складу з середовищем. Вона визначається складом та кількісним співвідношенням компонентів угруповання, просторовим розташуванням, умовами місцевиростань, функціональною організацією, впливом зоокомпонентів, антропогенним впливом тощо. Таким чином, структуру фітоценозу (С.ф.) розглядають у різних аспектах, виділяючи:

- С.ф. морфологічну, або синморфологічну [19,22];

- С.ф. просторову – вертикальну, горизонтальну, геометричну [19,22];
- С.ф. хронологічну [19,22];
- С.ф. конституційну, у т.ч.:
  а) ценопопуляції, фітоценотипи, композиція флористична [28],
  б) еколого-біологічну – кількісний склад біо- та екоморф фітоценозу за індивідуальними ознаками [9].
- С.ф. процесуальну – розподіл в просторі і часі фізіологічних функцій фітоценозу [22];
- С.ф. функціональну – структура фітоценозу як частини екосистеми у процесах кругообігу речовини, потоків енергії та інформації. Елементами функціональної структури є ценоелементи, ценокомірки, синузії, ценопопуляції і т.д. [19].

Найрозробленішою є просторова структура фітоценозу, котра типізована за різними проявами мозаїчності [28]:

1. Едафотопічна мозаїчність – пов'язана з неоднорідністю едафотопа.
2. Епізодична мозаїчність – пов'язана із стохастичним характером взаємодій у фітоценозі, зокрема поширенням діаспор та приживленням сходів.
3. Морфологічна, або фітогенна мозаїчність, спричинена біоморфологічними особливостями розмноження та росту.
4. Фітоценотична (пов'язана з ефектами взаємовідносин популяцій в угрупованні), у т.ч.:
   а) фітоценотична мозаїчність енвіроментальна – одна рослина створює для інших специфічні умови;
   б) фітоценотична мозаїчність регенераційна – неоднорідність внаслідок відновлення угруповань після часткових порушень (іноді стійкі мікроугруповання властиві осередкам порушень – номади і дріади);
   в) фітоценотична мозаїчність фітоалелохімічна (гетерогенність породжується виділенням певних речовин).
5. Зоогенна мозаїчність – прямі або опосередковані зміни середовища внаслідок впливу життєдіяльності тварин.
6. Антропогенна мозаїчність – спричинена різними, прямими та опосередкованими, формами діяльності людини.

Окрім того, виділені також три модельні (ідеальні) типи горизонтальної структури фітоценозу [19]. До першого належить радіальна структура, з високим ступенем впорядкованості, види або мікроугруповання у фітоценозі розташовуються кільцеподібно навколо якогось центру, а градієнти чинників спрямовані вздовж радіусів, до смугастої структури – види або мікроугруповання розташовані окремими рядами, градієнти чинників середовища розташовані перпендикулярно смугам, та до коміркової структури – неорієнтоване розташування елементів у просторі.

Замкнутість фітоценозу, що й забезпечує його системні властивості, насамперед головну – цілісність, розглядається у двох аспектах – речовинно-енергетичному та еколого-фітоценотичному [28]. До першого належить кругообіг і акумуляція у фітоценозі елементів живлення та поглинання, пов'язане з енергією світла, до другого – створення такого фітоценотичного режиму, котрий допускає збільшення лише певного набору видів та лімітує їхнє розмноження. У виділенні типів структур застосовувались методи, підходи й параметри, що покликані вирішувати конкретні й специфічні завдання.

Серед фітоценотичних систем матеріальною (реальною) В.І. Василевич [6] визнавав тільки "ценокомірку Іпатова" [17], тобто групу рослин, між якими є безпосередні взаємостосунки – у межах "ценокомірки" кожна рослина впливає на решту. Виділене у фітоценології поняття "ценокомірки" пізніше [7] було поширене на

усі організми. З автотрофною "ценокоміркою" пов’язані численні гетеротрофи, що об’єднуються взаємостосунками у свої "ценокомірки". Така сукупність косних компонентів та безпосередньо взаємодіючих між собою "ценокомірок" автотрофів, консументів і редуцентів є елементарною біогеоценотичною системою, названою А.Ф Зубковим "геоценоконсорцією" [11], яка близька до "ценекулі" Б.А. Быкова [5] та "екоїду" Г. Негрі [21].

Консорція як модуль. У біогеоценозі виразна мозаїчність як рослинного покриву, так і тваринних угруповань. У ньому можна виділити багато підсистем різних за тривалістю існування, розмірами, проте наскільки така диференціація буде відповідати критерію цілісності системи за параметрами замкнутості кругообігу речовини, настільки вона й буде обмеженою. На сьогодні таких біоценотичних (біогеоценотичних) систем виділено дві: парцела Диліса та консорція Беклемішева. Фітоценотична консорція не володіє усією повнотою біоценотичних зв’язків, включаючи взаємодію між кожним з консортів з подібним з сусідньою консорцією, тобто не враховується внутрішньовидова конкуренція. Вважається, що така консорція не може бути основою для утворення елементарної одиниці екосистемної структури. Такою основою може бути тільки група безпосередньо взаємодіючих рослин-продуцентів.

Після публікації В.М. Беклемішева [3] поняття консорції істотно трансформувалось. Замість однієї особини-едифікатора в основу консорції покладена деревна порода, пізніше консорція набула взагалі узагальненої сутності – зв’язки популяції виду вищої рослини з іншими видами [18, 28]. Виділяючи консорцію, В.М. Беклемішев [3] застосовував топічний принцип, тоді як В.В. Мазинг [18] – трофічний. У якості центру чи ядра консорції визнається автотрофний організм [18, 28], детермінантами можуть бути не всі вищі рослини, а тільки великі за розмірами та складні за архітектонікою домінанти та едифікатори, що мають потужний середовищетвірний вплив на інші організми. До центрів (ядер) консорцій відносять не тільки вищі рослини, але й будь-які автотрофні рослини, наприклад, водорості і мохи. На думку деяких дослідників, ядром консорції можуть бути не тільки живі організми, але й мертві [29].

За сьогоднішніми уявленнями консорція є елементарною структурно-функціональною одиницею біогеоценотичних систем, частина єдиного біогеоценотичного комплексу. Консорція розглядається як еволюційна система різнорідних організмів (бактерій, грибів, тварин і рослин), пов’язаних між собою особливими стосунками – консортивними зв’язками [22]. Консортивний зв'язок розуміється як взаємодія двох організмів прямого безпосереднього стійкого характеру, за якого один (детермінант) виступає як джерело ресурсів, а другий (консорт) – як споживач. У такій консорції детермінант є центральним організмом, едифікатором системи.

За визначенням, консорція – мероценоз (син. ценоелемент), структурна частина фітоценозу, біогеоценозу чи екосистеми, основна одиниця трансформації енергії в екосистемі, що включає окрему особину або популяцію автотрофної рослини та популяції видів, пов’язаних з ними трофічно і топічно. Важливою особливістю консорції є не лише зв'язок консортів з центральним членом, але й їхнє взаємне пристосування у процесі еволюції (коадаптація). При тому розрізняють консорції індивідуальні, клональні, популяційні, регіональні, видові, а за трофічними рівнями-концентрами – концентри автотрофів, фітофагів, зоофагів різних порядків тощо [18, 21].

Консорція розглядається як історично сформована структурно-функціональна частина біогеоценозу, яка виникає і розвивається у процесі онтогенезу детермінанта і руйнується (зникає або трансформується) редуцентами після його загибелі.

Детермінант створює необхідні, насамперед, субстратні та середовищетвірні умови для існування пов’язаних з ним консортів. Саме детермінант забезпечує енергетичні та речовинні потреби пов’язаних з ним організмів-консортів, котрі у стосунках між детермінантом і консортом можуть мати як односторонній, так і двосторонній характер. Детермінант виступає як джерело специфічних ресурсів для пов’язаних з ним консортів, чим унікальніший ресурс – тим стійкіший зв'язок. Таким чином, утворюється стійка мережа зв’язків, тобто система, яка визначається характером стосунків між детермінантом і консортами. Сукупність консорцій і сапротрофного циклу представляє біогеоценоз.

Усі типи консорцій (фіто-, зоо-, мікоконсорції) у системі біогеоценозу перебувають у тісній безпосередній взаємодії, при тому детермінант консорції одного типу може одночасно бути консортом іншого типу консорції. Таким чином у біогеоценозі формується безперервна мережа взаємодіючих консорцій, заповнюючи його об’єм і формуючи вертикальний і горизонтальний консорційний континуум. Консорція фітоценотична не може визнаватись елементарною біогеоценотичною одиницею з цілком зрозумілих причин – відсутності абіотики. Спроби на її основі придумати екосистемні об’єкт-елементи, наприклад, ценекуля [5], консортон [16], ценакула [31], невдалі, оскільки вони не володіють повнотою біоценотичних зв’язків.

Геоценоконсорції Зубкова – відносно цілісні об’єкти біогеоценозу, з достатньо чіткими функціональними зв’язками між компонентами, що існують більше часу, ніж складаючі їх особини. Для них характерна певна замкнутість біоценотичних процесів з мінімальним біогеохімічним кругообігом. З ценоконсорцій формуються парцели – проміжні за ступенем цілісності субсистеми (підсистеми) біогеоценозу. На цьому ґрунті основним методологічним рівнем екосистемних досліджень А.Ф. Зубков [11] вважає не популяційний (ценопопуляційний), а геоценоконсорційний. Предметом досліджень виступає не популяція, а елементарні екосистемні утворення – геоконсорції, які складаються з безпосередньо взаємодіючих груп особин, у їхніх межах проходять продукційні, трофічні та деструктивні процеси, нагромадження та перерозподіл речовини, формуються численні біоценотичні зв’язки.

На думку М.І. Гладишева [8], неподільною одиницею біогеоценозу можуть бути групи організмів, що виконують "геохімічну роботу" як одне ціле. Такі групи означають терміном "екон" [46], який розглядається як елементарна екологічна одиниця та включає групу організмів, що однаково використовують одні й ті ж ресурси і відіграють однакову роль у екосистемі, тобто займають близькі або істотно перекриваючі екологічні ніші.

Основним рівнем біогеоценотичних досліджень може стати геоценоконсорційний, предметом вивчення якого є елементарне біогеоценотичне утворення – модуль, що складається з безпосередньо взаємодіючих "ценокомірок" рослин та гетеротрофів з компонентами неживого середовища – геоценоконсорція за А.Ф. Зубковим [19]. З таких геоценоконсорцій складається як біогеоценоз, так і його підсистема – парцела М.В. Диліса.

Парцела – найменша (елементарна) одиниця розчленування територій за ознаками рослинного покриву, ділянка або фрагмент фітоценозу, біологічно рівноцінна за відношенням до чинників як біотичного, так і абіотичного середовища. Біогеоценотична парцела – відповідно структурна частина розчленування біогеоценозу, яка відрізняється від інших частин складом і властивістю компонентів, специфікою зв’язків та матеріально-енергетичного обміну. Парцела – певною мірою "екологічний квант території", що виокремлюються самою рослинністю [13].

Парцели різні за розмірами, розмежовуються у просторі за провідним елементом – рослинністю, при тому межі характеризуються різним ступенем виразності, нерідко мають перехідний характер – так званий "крайовий ефект". Характерною особливістю парцел є динамічність, на площі парцели розпізнаються залишки попередньої стадії та ознаки наступної сукцесії. Присутність у парцелах "піонерних" та "реліктових" видів дозволяє легко об'єднувати динамічно пов'язані парцели і встановлювати демутаційний ряд.

Парцелярна структура може бути примітивною, що спостерігається, наприклад, у похідних угрупованнях – ценотично спрощених смерекових монокультурах, які виникли на значних площах після вирубки та реструктуризації лісів. У процесі розвитку структура фітоценозу (біогеоценозу) ускладнюється, що призводить до збільшення чисельності і різноманітності парцел. Парцели – зручний об'єкт для моніторингу, їхнє дослідження дає інтегральні характеристики окремих компонентів фітоценозів (біогеоценозів), мікроклімату, хімічних властивостей ґрунту, малорухливих тварин, пов'язаних з ґрунтом, прогнозування тенденцій змін тощо.

Популяція як модуль. Різні типи класифікацій екосистем, біогеоценозів, фітоценозів, виділення консорцій, парцел чи синузій передбачають використання методів, підходів та параметрів, які дозволяють вирішувати специфічні завдання у межах біологічних систем певного організаційного рівня. При цьому, універсальними елементами таких ієрархічно складних систем є популяції тих організмів, які власне їх і формують. Сума властивостей системи вищого рівня організації (наприклад, фітоценозу у порівнянні з популяцією), які трактуються як емерджентні у нередукціональному сенсі, базується на загальних властивостях композиційних рівнів [54.]. Питанням є як і якою мірою модульність структури популяційних субсистем визначатиме модульність систем вищого рівня у контексті структурно-функціональної організації останніх.

Популяція не є унітарним об'єктом, не керується з єдиного центру, а є своєрідним утворенням, яке складається з достатньо автономних елементів. Такі елементи можна розглядати як окремі модулі, оскільки взаємодіють вони насамперед між собою, а на вищому організаційному рівні виступають як єдине ціле [53]. Якщо ж популяція є насправді модульним об'єктом, тоді виникає низка питань, які стосуються основних засад організації, структури і особливостей функціонування модулів нижчих рівнів, визначення базового модульного рівня, який є певним "фундаментом" модульності популяції.

Популяції, як і модульні організми, мають властивість багаторазово протягом усього часу існування відтворювати елементи, з яких вони утворені. Для модульних об'єктів і популяцій під "розмноженням" розуміється ріст, який здійснюється у межах певної цілісності, хоч цілісність популяції незрівнянно низька порівняно з цілісністю організму. Постійне утворення елементів підтримує цілісність популяції і спрямоване на її розвиток.

Елементи модульних організмів і популяцій гомономні, фунціонально рівноцінні, взаємно заміняються, відносно автономні. Регуляція таких систем здійснюється шляхом зміни інтенсивності утворення нових елементів – відповідно зміни інтенсивності формоутворюючих процесів та інтенсивності розмноження. На відміну від унітарних організмів, де значні зв'язки між гетерономними, унікальними і незамінними елементами, розвиток, функціонування та регуляція модульних об'єктів та популяцій передбачають зміну їхньої структури – з'являються нові елементи, формуються нові зв'язки [23]. Запропонована А.А. Нотовим система оцінки функціональної організації модульних об'єктів це підтверджує за багатьма головними

критеріями – зокрема, засадами організації, взаємозв'язків між субелементами, особливістю функціонування. Власне модульна будова з відповідними її атрибутами ієрархічної організації забезпечує достатній рівень пластичності чи буферності популяцій, що, своєю чергою, уможливлює реалізацію базових функцій популяції.

Аналіз особливостей організації та функціонування популяцій різних типів життєвих форм дозволяє стверджувати, що вони можуть розглядатись як модульні підсистеми з точки зору екологічної структури будь-якого вищого ієрархічного рівня.

У цьому випадку модульність популяції для більшості видів рослин формується на рівні окремих особин. У вегетативно рухливих видів окремі пагони – як спеціалізовані, так і неспеціалізовані, а також клони можна розглядати як достатньо автономні підсистеми, структура і функції яких визначають життєздатність популяції загалом. Основні параметри таких елементів цілком відповідають характеристикам модульних об'єктів. В окремих випадках не виключається виокремлення функціональних модулів у межах генеративних пагонів і спеціалізованих органів вегетативного розмноження. Мова може йти про розчленування репродуктивної сфери на підсистеми, які включають генеративні органи, плоди, насіння, бруньки вегетативного поновлення. Розміри генеративних пагонів, кількість квітів і суцвіть, їхнє розташування на пагоні, темпи розвитку, насіннєва продуктивність, способи поширення можуть мати визначальне значення для збереження життєздатності популяції. Перерозподіл енергії та матеріальних ресурсів між модулями зазвичай свідчить про ефективність регуляторних механізмів на рівні індивідуумів, які утворюють популяцію. Водночас зрозуміло, що популяція не є об'єднанням цілковито автономних модулів.

Окремим є питання модульності популяцій з позицій еволюції та розвитку. У цьому випадку мова може йти про генетичну різноманітність популяцій і об'єктом аналізу повинні бути метапопуляційні утворення [47]. Мається на увазі феномен природної диференціації популяцій на окремі, із специфічною динамікою внутрішніх процесів і відтак просторово і в часі достатньо автономні фрагменти – локальні [50] або часткові [36] популяції. Іноді метапопуляція розглядається як сукупність субпопуляцій ізольованих географічно, але взаємопов'язаних частковим потоком генів, процесами відмирання і реколонізації [45]. У межах метапопуляції нерідко виділяють достатньо стабільні елементи – так звані, материкові (ядрові) популяції, і динамічні за багатьма параметрами острівні (сателітні) популяції [36].

Як модуль може розглядатись генетична (менделівська, або панміктична) популяція – група особин, що займають певну територію та характеризуються однаковими спадковими ознаками, тобто мають спільний генофонд. Панміксія визначає спосіб репродукції особин популяцій, обсяг та розміри зайнятої території. Генетична популяція є модулем структури виду та одиницею еволюції. Головна відмінність генетичної популяції – це володіння притаманним тільки їй набором генів, а тому вона принципово неповторна, індивідуальна й унікальна.

Показники, що можуть характеризувати модулі:

- ступінь автономності як включення в систему вищого рангу;
- ступінь автономності як індивідуальність, неповторність;
- ступінь організованості – впорядкованість, жорсткість, ступінь централізації, емерджентність тощо;
- показники самоорганізації і самовідновлення;
- показники змінності (чисельність, біомаса) та розрахункові (продуктивність);
- показники окремих компонентів модуля, що відображають властивість цілісності;

- показники структурні і функціональні;
- показники статичні і динамічні;
- показники швидкості і вектору змін, чутливість;
- показники наслідку якогось процесу;
- часові показники – періоди та амплітуда коливань, ступінь консервативності (сталості параметрів), циклічність коливань і замкнутість/незамкнутість циклів;
- неідентичність (при прогнозуванні за аналогією);
- насиченість (пов'язана з екологічною ємністю);
- різноманітність і варіабельність (порівняно з іншими модулями);
- складність;
- стабільність, стійкість, живучість (життєвість), надійність;
- ступінь речовинної та енергетичної відкритості;
- пластичність (лабільність) – співвідношення стійкості структури та змінності функцій;
- ступінь оптимальності (ефективності) функціонування, у т.ч. для конкретних видів;
- ступінь адаптації;
- показники, що характеризують ступені антропогенного навантаження і антропогенних змін;
- прогнозованість.

Висновки

Таким чином, можна стверджувати про можливість і доцільність виокремлення у структурі біологічних систем різного ієрархічного рівня – угрупованнях, консорціях, парцелах, популяціях підсистем з модульною організацією – об'єктів достатньо автономних, з достатньо чітко визначеними межами, які, взаємодіючи з подібними структурами, формують певний ієрархічний рівень. За збереження базових властивостей, модулі різних організаційних рівнів біосистеми відрізнятимуться обсягом і можуть набувати специфічних ознак. Це пояснює певну умовність універсального визначення "модуль", проте не знижує його ролі у пізнанні структурно-функціональної організації біологічних систем.

Попри існування певних проблемних моментів, розгляд популяцій рослин, як модульних субсистем угруповання, дозволить систематизувати вивчення їх як цілісних об'єктів, особливостей їхньої структурно-функціональної організації, краще зрозуміти особливості самопідтримання, збереження життєздатності та оцінити еволюційні перспективи.

Оцінка структури і функціонування популяції, фітоценозу, екосистеми, консорції чи парцели повинна проводитись на основі вивчення поведінки базових рівнів чи блоків і модулів на цих рівнях. Розуміння модульності організації угруповання, консорції, парцели чи популяції є важливим з позицій аналізу та інтерпретації внутрішніх процесів, можливостей передбачувати розвиток подій та моделювання різноманітних сценаріїв розвитку.

1. Абакумов В.А. О наблюдениях и сравнительных оценках состояния экологических систем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеоиздат, 1978. – Т. 1. – С. 64-69.
2. Баканов А.И. О некоторых методологических вопросах применения системного подхода для изучения структур водных экосистем // Биология внутренних вод. – 2000. – № 2. – С. 5-19.

3. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1951. – Т. 56, вып. 5. – С. 3-30.
4. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Схема усложнения биологической иерархии в случайной среде // Усп. соврем. биол. – 1997. – Т. 117, № 1. – С. 18-32.
5. Быков Б.А. Экологический словарь. – Алма-Ата: Наука, 1988. – 246 с.
6. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 248 с.
7. Василевич В.И., Ипатов В.С. Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн. общ. биол. –1969. – Т. 30, № 6. – С. 643-651.
8. Гладышев М.И. Концепция биогеоценоза с позиций общей теории систем // Экология. – 1990. – № 4. – С. 11-19.
9. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. – М.: Наука, 1965. – 287 с.
10. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
11. Зубков А.Ф. Биогеоценотические объект-элементы и подходы к их изучению // Экология. – 1996. – № 2. – С. 89-95.
12. Левич А.П. Структура экологических сообществ. – М.: МГУ, 1980. – 181 с.
13. Лесная энциклопедия: В 2-х т., т.2 / Гл.ред. Воробьев Г.И.; Ред. кол.: Анучин Н.А., Атрохин В.Г., Виноградов В.Н. и др. – М.: Сов. энциклопедия, 1986. – 631 с.
14. Лийв Э.Х. Инфодинамика. Обобщённая энтропия и негэнтропия.– Таллинн, 1998. – 200 с.
15. Ляпунов А.А. Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. – М.: Наука, 1980. – 335 с.
16. Ивашов А.В. Биоценологические системы и их атрибуты // Журн. общ. биол. – 1991. – Т. 52, № 1.– С. 115-128.
17. Ипатов В.В. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни // Вестн. Ленингр. ун-та, Сер. Биол. – 1966, Т. 3. – С. 56-62.
18. Мазинг В.В. Консорции как элементы структуры биоценозов // Тр. МОИП. – 1966. – Т. 27. – С. 117-127.
19. Мазинг В.В. Системы биоценотического уровня и их усложнение в эволюции // Развитие концепции структурных уровней в биологии. – М., 1972. – С. 349 – 356.
20. Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. – М.: Моск. ун-т, 1993. – 239 с.
21. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983. – 133 с.
22. Негробов В.В., Хмелев К.Ф. Современные концепуии консорциологии // Весник ВГУ. Серия биология, химия, 2000. – С. 118-121.
23. Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования: Сущность, свойства и методы выделения. – Л.: Наука, 1971. – 184 с.
24. Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. –1999. – Т. 69, № 1. – С. 60-79.
25. Нотов А.А. Концепция фракталов как средство выяснения специфики модульной организации высших растений // Ботаника и ботаническое образование: Традиции и перспективы: науч. конф., посвящ. 200-летию каф. высш. растений МГУ, Москва, 26-30 янв. 2004: тезисы докл. – М.: КМК, 2004. – С. 36-38.
26. Остроумов С.А. Новые варианты определений понятий и терминов "экосистема" и "биогеоценоз" // Докл. АН. – 2002. – Т. 383, № 4.– С. 571-573.
27. Прангишвили И.В. Системный поход и общесистемные закономерности. – М.: СИНТЕТ, 2000. – 528 с.
28. Работнов А.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
29. Селиванов И.А. Микосимбитрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. – М.: Наука, 1981. – 230 с.
30. Системные исследования. Методологические проблемы. Ежегодник 1998 / Под ред. Д.М. Гвишиани, В.Н. Садовского и др. – М.: Эдиториал УРСС, 1999. – Ч. 1 – 360 с.; 2000. – Ч. 2. – 400 с.; 2001. – 400 с.; 2002. – 400 с.; 2004. – 400 с.
31. Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф. Смоляков Б.С., Неделькина С.В. Общая биогеосистемная экология. – Новосибирск: Наука, 1993. – 288 с.

32. Федоров В.Д. Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности // Вестн. МГУ. Сер. биол. – 1977. – № 3. – С. 8-22.
33. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. – М.: МГУ, 1980. – 464 с.
34. Хайлов К.М. "Жизнь" и "жизнь на Земле": две научные парадигмы // Журн. общ. биол. – 1998. – Т. 59, № 2. – С. 137-151.
35. Хохряков А.П. Растения как модульные организмы // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. – СПб.: Диада, 1997. – С. 371-372.
36. Царик Й.В., Кияк В.Г. Метапопуляційна структура видів високогір'я Карпат // Екологія та ноосферологія. –2005. – 16, № 1-2. – С. 5-12.
37. Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма: (К вопросу о содержании понятия "растение") // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 1. – С. 72-88.
38. Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Усп. экологич. морфол. раст. и ее влияние на смеж. науки. – М., 1994. – С. 6-7.
39. Acock B., Reynolds J.F. Introduction: modularity in plant models // Ecological modeling. – 1997. – № 94. – P. 1-6.
40. Atchley W.R., Hall B.K. A Model for the development and evolution of complex morphological structures. – Biological Review. – 1991. – 66. – P. 101-157.
41. Daget J., Lecordier C., Leveque C. Notion de nomocénose: ses applications en écologie // Bull. Soc. écol. – 1972. – V. 3, № 4. – P. 448-462.
42. Dyke C. The Evolutionary Dynamics of Complex Systems: A Study in Biosocial Complexity. – New-York: Oxford University Press, 1988. – 174 p.
43. Gilbert S.F. Developmental biology, Eighth Edition, 2001, Sinauer Associates, Inc. Publishers. – 751 p.
44. Hagen E.H., Hammerstein P. Evolutionary Biology and the Strategic View of Ontogeny: Genetic Strategies Provide Robustness and Flexibility in the Life Course // Research in human development. – 2005. – 2 (1&2). – P. 87-101.
45. Hanski J. Metapopulation Ecologi. – Oxford Univ. Press, 1999. – 313 p.
46. Heatwole H. The concept of the econe, a fundamental ecological unit // Trop. Ecol. – 1989. – V. 30, № 1. – P. 13-19.
47. Levins R. Extinction / Gestenhaber M. Some mathematical problems in biology. –American Mathematical Society, 1970. – P. 77-107.
48. López F., Fungairiño S., de las Heras P., Serrano J., Acosta F. Age changes in the vegetative vs. reproductive allocation by module demographic strategies in a perennial plant // Plant Ecology. – 2001.– 157. – P. 13-21.
49. Needham J. On the dissociability of the fundamental processes in ontogenesis // Biological Review. – 1933. – 8. – P. 180-223.
50. Reich M. Grimm V. Das Metapopulationskonzept in Őkologie und Naturschuntz: Eine kritische Bestandsaufnahme // Zeitschrift fűr Őkologie und Naturschuntz. – 1996. – № 5. – S. 123-139.
51. Reynolds J.F., Acock B. Modularity and genericness in plant and ecosystem models // Ecological modeling. – 1997. – № 94. – P. 7-16.
52. Schlosser G., Wagner P. Modularity in Development and Evolution. – Chicago Univ. Press, 2004. – 600 p.
53. West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. – Oxford Univ. Press, US. – 2003. – 794 p.
54. Wimsatt W.C. The ontology of complex systems: levels of organization, perspectives, and causal thickets // Canadian Journal of Philosophy. –1994. – Vol. 20 – P. 207-274.

[1] Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів,
e-mail: v_bilonoha@ukr.net;
[2] Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: akm@museum.lviv.net

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 39-50

УДК 595.7+591.5

І.Я. Капрусь

ТАКСОНОМІЧНА СТРУКТУРА І ТИПОЛОГІЯ РЕГІОНАЛЬНИХ ФАУН НОГОХВІСТОК (COLLEMBOLA) ЄВРАЗІЇ

Капрусь И.Я. **Таксономическая структура и типология региональных фаун ногохвосток (Collembola) Евразии //** Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 39-50.

На основании критического изучения литературных данных и собственных исследований описана таксономическая структура региональной фауны коллембол Украины. Анализ таксономических спектров ведущих за видовым разнообразием семейств позволил впервые предложить классификационную схему региональных фаун этих микроартропод территории Евразии с выделением типов, подтипов и классов. С использованием показателя гетерохронности индивидуальных фаун коллембол подтверждена гипотеза о “вытеснении примитивных форм организмов на край адаптивной зоны таксона”.

Kaprus’ I.J. **Taxonomical structure and typology of regional Collembola faunae of Eurasia** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 39-50.

On the basis of critical study of literary information and own researches the taxonomical structure of Ukrainian regional fauna of Collembola is described. There are first selected types, subtypes and classes of regional faunae of springtails on the territory of Eurasia as result of analysis of taxonomical spectrums of prevail families after the species diversity. With the use of heterochronology index of individual springtails faunae is confirmed hypothesis about "supplanting of primitive forms of organisms on the edge of adaptive area of the taxon".

Серед основних напрямів дослідження біорізноманіття на сучасному етапі переважає вивчення просторових змін цього показника під впливом абіотичних факторів. Вивчення хорології біорізноманіття традиційно базується на двох підходах, зокрема зонально-типологічному, або екологічному, і регіонально-індивідуалістичному, або історичному [7]. Екологічний підхід, як правило, передбачає широтно-зональний аспект аналізу фауни. Тренди різноманіття сьогодні вивчають у різному просторовому масштабі: глобальному, регіональному, локальному і біоценотичному. Незважаючи на значний інтерес до вивчення глобальних трендів різноманіття біоти, мало уваги все-ще приділяється аналізу хорології біорізноманіття на регіональному та локальному рівнях [13]. Крім того, тренди різноманіття таксонів, навіть такого високого рангу як клас, у широтному кліматичному градієнті демонструють індивідуалістичний характер [10]. Пошук біологічних причин варіювання просторового різноманіття окремих таксонів живих організмів може бути ключем для розуміння механізмів еволюційних перетворень і генезису основних біомів Землі. Дослідження структури тваринного населення Землі і хорологія біорізноманіття відповідають спеціальному науковому напряму, який межує із синекологією та біогеографією, і який за пропозицією А.Н. Формозова [6] можна назвати ***геозоологією***. Основне завдання геозоології – кількісна характеристика структури тваринного населення і типологія угруповань у ландшафтно-зональному плані [7]. На думку Ю.І. Чернова [6], основою розвитку геозоології повинна слугувати ***ґрунтова зоологія***. Оскільки геозоологічні

дослідження базуються на принципі домінування, то для вивчення просторових змін структури тваринного населення доцільно обирати такі групи організмів, які переважають за показниками екологічного різноманіття, маси, чисельності тощо. Метою цієї роботи було дослідження просторових змін таксономічної структури регіональних фаун ***класу Collembola*** у макрогеографічному масштабі як біоценотично автономної та екологічно інформативної групи мікроартропод, що зберігають домінуючі позиції у складі ґрунтової фауни. В результаті проведених досліджень уперше запропонована схема типізації регіональних фаун ногохвісток території Євразії та проведено оцінку їх гетерохронності у широтно-зональному аспекті – від тропіків до Арктики.

Матеріал і методологія досліджень

Робота ґрунтується як на аналізі літературних даних стосовно вивчення регіональних фаун колембол Євразії, так і на власних польових дослідженнях цієї групи ґрунтових тварин на теренах України, Ізраїлю та південно-східного регіону Німеччини. Система класу Collembola та інформація про світове різноманіття окремих таксонів використані нами із спеціального веб-сайту [15]. Для аналізу таксономічної структури фауни ногохвісток України використано нещодавно опублікований нами каталог [4]. Для аналізу хорології різноманіття колембол застосовано методологічні підходи Ю.І. Чернова, що викладені ним у збірнику наукових праць "Екологія і біогеографія" [11]. При проведенні польових досліджень ногохвісток використано загальноприйняті методи ґрунтово-зоологічних досліджень [5]. Протягом 1986-2010 рр. нами відібрано близько 3,5 тис. ґрунтових проб та ідентифіковано понад 300 тис. особин колембол.

Результати досліджень

За матеріалами проведених досліджень та критичного аналізу літературних даних для території України нами встановлено 567 видів колембол, які належать до 139 родів і 20 родин (табл. 1). Це складає 7,4% від світового багатства групи, яка представлена близько 7,7 тис. рецентних видів [15]. Досліджена нами регіональна фауна на сьогодні є однією із найкраще вивчених не тільки в Європі, але й у світі [19] (рис. 1). За кількістю відомих видів українська фауна ногохвісток є співрозмірною із найкраще вивченими регіональними фаунами Іспанії, Франції і Чеської Республіки.

Причинами високого таксономічного багатства колембол на території України є значне різноманіття природних умов та активне вивчення цієї групи педобіонтів впродовж останніх десятиліть. Враховуючи площу і природні особливості території України, а також сучасний стан вивченості колембол, можна вважати, що досліджений об’єм цієї регіональної фауни близький до реального, який за приблизними оцінками може скласти до 700 видів.

Представленість вищих таксонів. В регіональній фауні України виявлено значну представленість вищих таксонів колембол. Проведений нами аналіз показав, що 20 із 33 родин (60,1%), 20 із 25 підродин (80%) і 139 із 670 родів (20,1%) світової фауни дослідженого класу ґрунтових тварин трапляються на цій території (табл. 1 і 2). Рівень представленості окремих родин колембол у дослідженій фауні далеко

непропорційний їхньому загальному видовому багатству у світі. При об'єднанні родин у групи за рівнем видового багатства у світі (малі родини – до 100 видів, середні родини – від 100 до 400 видів, великі родини – від 400 до 1000 видів і дуже великі родини – понад 1000 видів) нами виявлені цікаві співвідношення. Повністю у фауні України представлені середні (всього 10), великі (3) і дуже великі родини (3). Однак рівень видового багатства домінуючих за різноманіттям родин у дослідженому регіоні не є пропорційний до їх світового багатства (табл. 2). Серед малих родин у фауні України представлені 4 із 17, зокрема Poduridae, Oncopoduridae, Neelidae і Mackenziellidae.

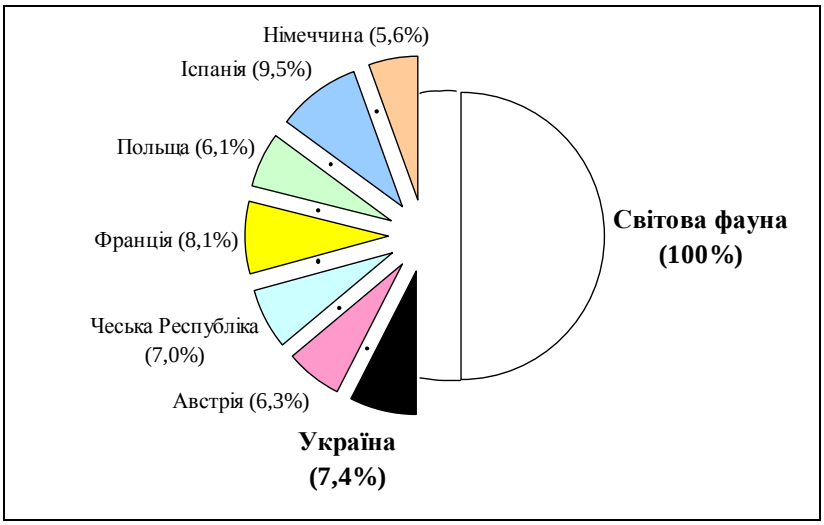


Рис. 1. Частка найбільше вивчених регіональних фаун Європи у світовій фауні Collembola (у % від загальної кількості видів).

На підставі отриманих результатів можна стверджувати, що помірний пояс Східної Європи заселили представники усіх середніх і великих світових родин ногохвісток, за виключенням 13 малих і часто спеціалізованих родин, що обмежені окремими районами південної півкулі Землі. Подібна картина відмічена і для фауни колембол арктичних широт, де, окрім згаданих малих родин, додатково відсутні представники великої родини Paronellidae і малої - Oncopoduridae [14], які преферують південніші райони Голарктики, але представлені в помірних широтах кількома родами і видами (табл. 2).

Найбільшим різноманіттям у фауні колембол України вирізняється родина Isotomidae, частка якої становить близько 22% видів і 24% родів (табл. 1). Домінування ізотомід у регіональних фаунах Голарктики давно встановлений факт. Рекордних значень відносного таксономічного багатства Isotomidae досягають в Арктиці – до 33% загального різноманіття видів і 30% родів [1]. Далі за рівнем різноманіття знаходяться чотири родини (> 10% видів кожна) – Entomobryidae, Onychiuridae, Hypogastruridae і Neanuridae, частка яких сумарно складає 50,3% видів та 40,2% родів регіональної фауни. Рубіж у 5% видового багатства долає ще одна

родина Tullbergiidae, яка досягає найвищого різноманіття в аридних районах Голарктики.

Таблиця 1

Систематична структура фауни Collembola території України (станом на 31 січня 2009 р.)

Ряд	Родина	Кількість підродин	Кількість родів	Кількість видів	% (G / S)
Poduromorpha	Poduridae (Po)	-	1	1	**0,7 / 0,2**
	Hypogastruridae (Hy)	-	12	63	**8,6 / 11,2**
	Odontellidae (Od)	-	6	17	**4,3 / 3,0**
	Brachystomellidae (Br)	-	1	2	**0,7 / 0,4**
	Neanuridae (Ne)	4	15	62	**10,8 / 10,9**
	Onychiuridae (On)	2	18	74	**12,9 / 13,1**
	Tullbergiidae (Tu)	-	9	31	**6,5 / 5,5**
Entomobry-omorpha	Isotomidae (Is)	4	33	127	**23,7 / 22,4**
	Oncopoduridae (On)	-	1	2	**0,7 / 0,4**
	Tomoceridae (To)	-	3	7	**2,2 / 1,2**
	Entomobryidae (En)	5	11	85	**7,9 / 15,0**
	Paronellidae (Pa)	1	2	6	**1,4 / 1,1**
Neeli-pleona	Neelidae (Nl)	-	3	4	**2,2 / 0,7**
Symphy-pleona	Mackenziellidae (Ma)		1	1	**0,7 / 0,2**
	Sminthurididae (Sd)		3	12	**2,2 / 2,1**
	Katiannidae (Ka)		2	13	**1,4 / 2,3**
	Arrhopalitidae (Ar)		2	22	**1,4 / 3,9**
	Sminthuridae (Sm)	2	7	13	**5,0 / 2,3**
	Bourletiellidae (Bo)		6	15	**4,3 / 2,6**
	Dicyrtomidae (Di)	2	3	10	**2,2 / 1,8**
Всього	**20**	**20**	**139**	**567**	**100**

Примітки: рамкою виділені плезіоморфні родини, решта апоморфні родини; % - частка багатства родів (G) і видів (S) у регіональній фауні.

Невідповідність кількісних пропорцій родин у дослідженій колемболофауні до їх загального різноманіття у світовій фауні пов’язана із зміною показників біологічного прогресу певних таксонів в широтно-зональному градієнті екологічних умов [8, 12]. Це відображається у різкому зниженні різноманіття або навіть повного виклинювання одних і зростання багатства і таксономічної складності інших родин. Процес формування фауни колембол помірних широт, як і арктичних, базується на різному еколого-адаптивному потенціалі не тільки окремих видів, але й таксонів вищого рангу.

Таблиця 2

Об'єм і рівень представленості великих і дуже великих за видовим різноманіттям родин колембол у фауні України (А) і світу (Б)

Родина	А		Б	
	Всього видів	%	Всього видів	%
Neanuridae Börner, 1901	62	0,81	1398	18,24
Isotomidae Schäffer, 1896	125	1,63	1303	17,00
Entomobryidae Schäffer, 1896	85	1,11	1342	17,51
Hypogastruridae Börner, 1906	63	0,82	663	8,65
Onychiuridae Börner, 1909	74	0,96	556	7,25
Paronellidae Börner, 1913	6	0,08	503	6,56

Примітка: % - частка видового багатства родини у світовому різноманітті таксону.

Важливою теоретичною проблемою історичної екології і біогеографії є значення біологічної специфіки таксонів у процесах освоєння різних типів середовища, яка обумовлена їх філогенетичним розташуванням і ступенем еволюційної просунутості. Колемболи можуть бути прикладом модельного таксону для виявлення факторів і закономірностей розвитку регіональних фаун, а також формування тваринного населення основних біомів Землі [8]. Незважаючи на те, що ногохвістки загалом є древньою і відносно примітивною групою членистоногих тварин, серед них можна виділити кілька філогенетичних груп, які відрізняються за набором плезіоморфних ознак і виникли в різний історичний період. Для встановлення еволюційної примітивності або просунутості Collembola нами було обрано десять морфологічних критеріїв і проаналізовано за ними усі роди із 20 родин.

Кожний критерій передбачав два або три стани ознаки, які були оцінені у балах від 1 до 3. В окремих випадках оцінку критерію проводили з точністю до десятих частин бала. Такими критеріями, зокрема, були розташування голови (1 - прогнатичне, 2 - гіпогнатичне), тип ротового апарату (1 - гризучий, 2 - інші), метамеризація тіла (1 - гомономна, 2 - гетерономна, 3 - злиття сегментів), наявність першого сегмента грудей (1 - присутній, 2 - редукований), розвиток фурки (1 - коротка; 2 - довга; 2 - редукована), тяжі вентральної трубки (1 - недорозвинуті, 2 - добре розвинуті), ступінь розвитку хетому тіла (1 - гомохетоз, 2 - гетерохетоз, 3 - неохетоз, 3 - паурохетоз), локалізація мускульного стрибального механізму (1 - у III сегменті черевця, 2 - у IV сегменті черевця), ступінь редукції очей (1 - повний набір фасеток, 2 - редукований набір фасеток) і, нарешті, ступінь редукції ПАО (1 - не редукований, 2 - редукований або постантенальна щетинка). Найбільшу сумарну кількість балів набрали апоморфні таксони, а найменшу - плезіоморфні. На основі проведеного аналізу усі родини були поділені на дві групи, які розділяв значний морфологічний хіатус у 2,2 бали. До першої групи увійшли 8 плезіоморфних родин із середньою сумою 11,7 - 15 балів на рід, до другої – 12 апоморфних родин із середньою сумою 17,2 – 21 балів. Тому розмежування родин на дві групи було проведено на рівні у 16 балів. У таблиці 1 позначені плезіоморфні й апоморфні родини колембол, що встановлені таким способом.

Гетерохронність фаун. Для оцінки часток плезіоморфних і апоморфних таксонів у складі регіональних чи локальних фаун нами запропоновано показник гетерохронності фауни GF. Його розрахунки для регіональних фаун колембол Голарктичної та Індо-Малайської зоогеографічних областей Землі представлені у таблиці 3.

Таблиця 3

Показник гетерохронності (GF) деяких регіональних фаун Collembola Євразії

Територія досліджень	Автор дослідження	GF
Європейська Арктика	Babenko, Fjellberg, 2006	4,95
Азіатська Арктика	Babenko, Fjellberg, 2006	4,32
Північна тайга (європейський сектор)	(Pomorski et Skarżynski, 1995; Babenko, 2008)	3,13
Фенноскандія і Данія	Fjellberg, 2007	2,70
Велика Британія і Ірландія	Hopkin, 2005	2,20
Польща загалом	Skarżyński et al., 2002	2,19
Україна загалом	Капрусь та ін. 2006	1,97
Німеччина	Schulz et al., 1996	1,92
*Латвія	Juceviča, 2003	1,68
Південна Польща (гори Пєніни)	Weiner, 1981	1,81
Чехія і Словаччина разом	Rusek, 1977	1,85
Молдова	Buşmachiu, 1996; Buşmachiu et al., 2000	1,75
Іспанія і Португалія разом	Jordana et al., 1990	1,75
Угорщина	Dányi, Traser, 2007	1,56
Південна Португалія	Gama et al., 1998	1,55
Південно-західний Сибір	Стебаева, 1991	1,6
Центральноєвразійська степова область	Старостенко, 2004	1,48
Японія	Furuno et al., 2000	1,45
О-ви Центральний Кріт і Родос	Ellis, 1974, 1976	1,34
Ізраїль	Broza et al., 2004; Власні оригінальні дані	1,31
*Азорські острови	Gama, 1992	1,23
Таїланд (гори Доі Інтанон)	Deharveng, Bedos, 1993	1,11
Індонезія	Yayuk, 1989	0,49

Примітки: стрілки відображають тенденцію до зростання гетерохронності фауни, * - регіони, які вимагають детальнішого вивчення фауни колембол.

Значення показника гетерохронності, що дорівнює одиниці, свідчить про однакову представленість як архаїчних, так і просунутих таксонів у складі досліджених фаун. Чим вищі його значення від одиниці, тим більша частка

плезіоморфних видів у досліджених колемболофаунах, чим нижчі від одиниці – тим більша частка апоморфних. Проведений аналіз показав, що в широтно-зональному градієнті екологічних умов від субтропіків до Арктики у складі регіональних фаун ногохвісток спостерігається зростання частки архаїчних таксонів і пропорційне зменшення частки еволюційно просунутих. Натомість від субтропічних широт до екватора – зростає частка апоморфних таксонів і пропорційно знижується частка плезіоморфних. Очевидно, що на межі субтропічного і тропічного поясів Землі гетерохронність фауни колембол є мінімальною (приблизно дорівнює 1) і зростає як у напрямку Арктики, так і екватора. Переважання за видовим різноманіттям еволюційно примітивних таксонів колембол над прогресивними у співвідношенні ≈ 2:1 – диференціальна риса не тільки дослідженої фауни, але й інших регіональних фаун помірного поясу Палеарктики (табл. 3).

В арктичних широтах у складі регіональних фаун частка архаїчних таксонів ногохвісток зростає в 1,3 рази порівняно із помірними, а просунутих знижується в 2 рази. В тропічних широтах навпаки – знижується в 2 рази частка архаїчних таксонів, порівняно із помірними, і зростає в 2 рази частка просунутих. Важливо підкреслити, що п’ять із шести домінуючих за різноманіттям родин ногохвісток (близько 66,3% видового розмаїття фауни) у дослідженому регіоні, за виключенням ентомобриїд, належать до еволюційно примітивних таксонів, які зберегли багато плезіоморфних рис організації. Відносно низьке видове різноманіття мають решта 14 родин (0,2-3,9% фауни), серед яких чотири представлені лише 1-2 видами. Крім того, в дослідженій регіональній фауні, порівняно із арктичними фаунами, відмічено вищі показники відносного таксономічного багатства еволюційно просунутих груп колембол, зокрема родини Entomobryidae і ряду Symphypleona, які разом із іншими "прогресивними" групами складають 33,7% видового різноманіття. Близькі пропорції таксономічного багатства родин ногохвісток виявлені у регіональних фаунах Польщі [18], Чеської Республіки [17, 19], Угорщини [16] та інших європейських країн.

Класифікація регіональних фаун Євразії. Співвідношення вищих таксонів рівня родини є досить репрезентативним для характеристики регіональних фаун. Нами детально вивчені таксономічні спектри шести найбагатших за видовим різноманіттям родин ногохвісток у 38 регіональних фаунах Євразії, які охоплюють сумарно від 70 до 90% видового багатства цього класу членистоногих тварин (табл. 4). Встановлено, що регіональні фауністичні комплекси колембол піддаються самостійній типології.

На основі проведеного аналізу виділено чотири типи, шість підтипів і шість класів фаун (рис. 2). Типи фаун виділені за першою або першою і другою родинами (якщо їх частки у фауні подібні), підтипи – за другою і третьою і навіть третьою – п’ятою родинами (у випадку ізотомоїдно-ентомобріоїдного типу), і класи – за четвертою - шостою родинами у цьому таксономічному спектрі. Можливе виділення і типологічних категорій нижчого порядку, однак для цього потрібно провести детальніші і масштабніші дослідження регіональних фаун колембол. Запропонована класифікаційна схема відображає лише загальні особливості регіональних фауністичних комплексів і в процесі вивчення цієї групи тварин буде уточнятися і вдосконалюватися. Окремі регіональні фауни колембол важко вписуються в існуючу схему типологічних категорій, що пов’язано із низьким рівнем вивчення таксономічного різноманіття ногохвісток. Тому на цьому етапі вивчення класу колембол доцільно використовувати лише типи і підтипи фаун Євразії, які

відображають макрогеографічні особливості формування та "упакування" біотаксономічних систем, а також їхні загальні генетичні зв'язки між собою. Запропонована класифікація фаун колембол за своєю суттю є типологічною монотетичною, оскільки базується на кількісній оцінці подібності-відмінності структурних типів фаун [2].

Таблиця 4

Таксономічні спектри шести найбагатших за видовим різноманіттям родин колембол у регіональних фаунах Євразії

Регіон	Автор	Спектр родин
1	2	3
Європейський сектор Арктики	Babenko, Fjellberg, 2006	**Is**(35)-**Hy**(16)-**On**(12)-**Ne**(11)-**Tu**(8)-**En**(8)
Азійський сектор Арктики	Babenko, Fjellberg, 2006	**Is**(35)-**Hy**(16)-**On**(15)-**Ne**(13)-**En**(5)-**Sd**(4)
*Європейська тайга	Кузнецова, 2005	**Is**(24)-**Hy**(13)-**En**(13)-**On**(8)-**Ne**(8)-**Tu**(7)
*Сибірська тайга (Туруханський край)	Бабенко, 2007	**Is**(30)-**On**(14)-**Ne**(14)-**En**(8)-**Hy**(6)-**Sd**(5)
Таймир (західний Путоран)	Бабенко, 2002	**Is**(34)-**Ne**(13)-**Hy**(13)-**On**(11)-**Sd**(6)-**En**(8)
Фенноскандія і Данія	Fjellberg, 2007	**Is**(32)-**Hy**(12)-**On**(10)-**En**(9)-**Ne**(9)-**Tu**(7)
*Латвія	Juceviča, 2003	**Is**(27)-**En**(15)-**Hy**(13)-**Ne**(9)-**Tu**(7)-**On**(4)
Великобританія і Ірландія	Hopkin, 2005	**Is**(28)-**En**(15)-**Hy**(14)-**On**(12)-**Ne**(8)-**Tu**(6)
Україна загалом	Капрусь і ін., 2006	**Is**(22)-**En**(15)-**On**(13)-**Hy**(11)-**Ne**(11)-**Tu**(6)
***зона мішаних лісів**	Капрусь і ін., 2006	**En**(24)-**Is**(20)-**Hy**(13)-**Ne**(8)-**On**(7)-**Tu**(5)
***зона широколистяних лісів**	Капрусь і ін., 2006	**Is**(18)-**En**(17)-**Hy**(12)-**Ne**(11)-**On**(10)-**Tu**(6)
лісостепова зона	Капрусь і ін., 2006	**En**(20)-**Is**(18)-**Hy**(11)-**Ne**(9)-**On**(9)-**Tu**(5)
степова зона	Капрусь і ін., 2006	**Is**(23)-**En**(19)-**Hy**(11)-**On**(9)-**Tu**(9)-**Ne**(7)
Українські Карпати	Капрусь і ін., 2006	**Is**(23)-**En**(15)-**Ne**(13)-**Hy**(13)-**On**(11)-**Ar**(4)
****Кримські гори***	Капрусь і ін., 2006	**Is**(20)-**En**(16)-**Hy**(11)-**Ne**(11)-**On**(9)-**Tu**(7)
Німеччина загалом	Schulz et al., 1996	**Is**(24)-**Hy**(13)-**En**(13)-**On**(11)-**Tu**(8)- **Ne**(7)
Південно-східна Німеччина	Власні оригінальні дані	**Is**(18)-**En**(15)-**Ne**(13)-**Hy**(12)-**On**(11)-**Tu**(8)
Польща загалом	Skarżyński et al., 2002	**Is**(22)-**En**(14)-**On**(13)-**Hy**(13)-**Ne**(11)-**Tu**(7)
Південна Польща (гори Пєніни)	Weiner, 1981	**Is**(20)-**Hy**(14)-**Ne**(12)-**En**(8)-**On**(8)-**Tu**(6)
Чехія і Словаччина разом	Rusek, 1977	**Is**(22)-**En**(15)-**Hy**(12)-**Ne**(12)-**On**(11)-**Tu**(6)
Чехія (Низькі Татри)	Rusek, 1969	**Is**(22)-**En**(16)-**Ne**(13)-**Hy**(12)-**On**(8)-**Tu**(7)
Молдова	Buşmachiu, 1996; Buşmachiu et al., 2000	**En**(25)-**Is**(18)-**On**(12)-**Hy**(9)-**Ne**(8)-**Tu**(4)
Угорщина	Dányi, Traser, 2007	**En**(19)-**Is**(18)-**On**(13)-**Ne**(11)-**Hy**(11)-**Tu**(6)
*Болгарія	Thibaud, 1995; Pomorski et al., 1999	**En**(23)-**Is**(19)-**Hy**(12)-**Ne**(12)-**On**(9)-**Tu**(8)
Хорватія	Bogojevič, 1968	**En**(29)-**Is**(14)-**Ne**(12)-**Hy**(12)-**On**(6)-**Tu**(6)
Італія	Stoch (ed.), 2003	**Is**(18)-**En**(17)-**On**(15)-**Ne**(14)-**Hy**(13)-**Tu**(4)
*Кавказ (Теберда)	Добролюбова, 1984а,б, 1988	**Is**(26)-**En**(21)-**On**(14)-**Ne**(12)-**Hy**(10)-**Tu**(10)
Центральноєвразійська степова область	Старостенко, 2004	**Is**(25)-**En**(18)-**Hy**(11)-**On**(9)-**Ne**(7)-**Bo**(6)
Південно-західний Сибір	Стебаева, 1991	**Is**(27)-**En**(13)-**Hy**(10)-**On**(8)-**Bo**(7)-**Ne**(6)
Іберійський півострів	Selga, 1971	**Is**(25)-**En**(19)-**Hy**(13)-**Ne**(11)-**On**(7)-**Tu**(5)
Центральний Кріт і Родос	Ellis, 1974, 1976	**Is**(21)-**En**(20)-**Ne**(13)-**Hy**(11)-**Tu**(6)-**On**(5)
Іспанія і Португалія	Jordana et al., 1990	**Is**(21)-**En**(19)-**Ne**(16)-**Hy**(12)-**On**(8)-**Tu**(4)
Південна Португалія	Gama et al., 1998	**Is**(22)-**En**(16)-**Tu**(13)-**Ne**(11)-**Hy**(9)-**On**(5)
*Азорські острови	Gama, 1992	**Is**(26)-**En**(16)-**Hy**(11)-**On**(8)-**Sd**(6)-**Ne**(5)

1	2	3
*Ізраїль	Broza et al., 2004; Власні оригінальні дані	**Is**(16)-**En**(16)-**Ne**(12)-**Hy**(11)-**On**(7)-**Tu**(5)
Японія	Furuno et al., 2000	**Ne**(20)-**Is**(18)-**En**(13)-**Hy**(11)-**To**(8)-**On**(7)
Таїланд (гори Доі Інтанон)	Deharveng, Bedos, 1993	**Ne**(21)-**En**(18)-**Is**(17)-**Sm**(9)-**Od**(6)-**Di**(5)
Індонезія	Yayuk, 1989	**Pa**(28)-**En**(23)-**Ne**(19)-**Cy**(7)-**Hy**(6)-**Is**(25)

Примітки: скорочення назв родин як у таблиці 1, у дужках третього стовпця таблиці наведено частку видового багатства родини у загальному видовому різноманітті колембол регіональної фауни, * - регіональні фауни, що недостатньо вивчені.

"Ізотомоїдний" тип фауни характерний переважно для арктичних і бореальних широт. Частка домінуючої родини Isotomidae складає від 24 до 35% регіонального видового різноманіття. Цей тип фауни можна поділити на два підтипи за родинами, які займають друге і третє місця у таксономічних спектрах, зокрема "онихіуроїдно-гіпогаструроїдний" (21-31% видового різноманіття фауни), який властивий Арктиці та європейському меридіональному сектору тайги, "неануроїдно-онихіуроїдний" (28%) – очевидно сибірській тайзі, однак він потребує детальнішого вивчення. "Онихіуроїдно-гіпогаструроїдний" підтип можна розділити відповідно на два класи за родинами, які посідають п’яте або шосте місце у спектрах: "тульбергіоїдний", що характерніший для регіональних фаун європейських секторів Арктики і тайги, і "смінтуроїдний" – азійського сектора Арктики.

Змішаний "ізотомоїдно-ентомобріоїдний" тип фауни характерний для помірного і більшості районів субтропічного поясів. У широтно-зональних рядах від Арктики до субтропіків частка домінуючої родини Entomobryidae різко зростає від 8% до 29% видового багатства регіональної фауни і вона переміщається із 4-6 місця у таксономічних спектрах на 1-2. Натомість інша домінуюча родина Isotomidae у цьому напрямку втрачає свої позиції щодо представленості у регіональних фаунах, але продовжує утримувати 1 або 2 місця. В межах цього змішаного типу на цьому етапі досліджень можна виділити лише два підтипи фауни, зокрема "гіпогаструроїдно-неануроїдний" і "гіпогаструроїдно-онихіуроїдний". "Гіпогаструроїдно-неануроїдний" підтип діагностується 3-4 місцями відповідних родин у таксономічних спектрах (20-28% видового різноманіття фауни) і переважно 5-6 місцями для Onychiuridae (всього 4-10%) і є характернішим для лісових зон помірного поясу і гірських регіонів. "Гіпогаструроїдно-онихіуроїдний" підтип можна виділити за 3 місцем онихіурід (12-14%) у таксономічних спектрах і 4 місцем гіпогаструрід (10-13%) і він характерніший для аридних регіонів помірного і субтропічного поясів. Родина неанурід у такому підтипі фауни, як правило, посідає 5-6 місця (5-11%). Обидва підтипи утворюють лише один "тульбергіоїдний" клас фауни, який ми визначаємо за 5-6 місцями родини Tullbergiidae у таксономічних спектрах.

До "ізотомоїдно-ентомобріоїдного" типу можна віднести більшість досліджених на сьогодні регіональних фаун Палеарктики. В Європі цей тип фаун характерний для помірного і субтропічного поясів. Фауна ногохвісток території України представлена лише "ізотомоїдно-ентомобріоїдним" типом, "гіпогаструроїдно-неануроїдним" і "гіпогаструроїдно-онихіуроїдним" підтипами, а також "тульбергіоїдним" класом (рис. 2, табл. 4).

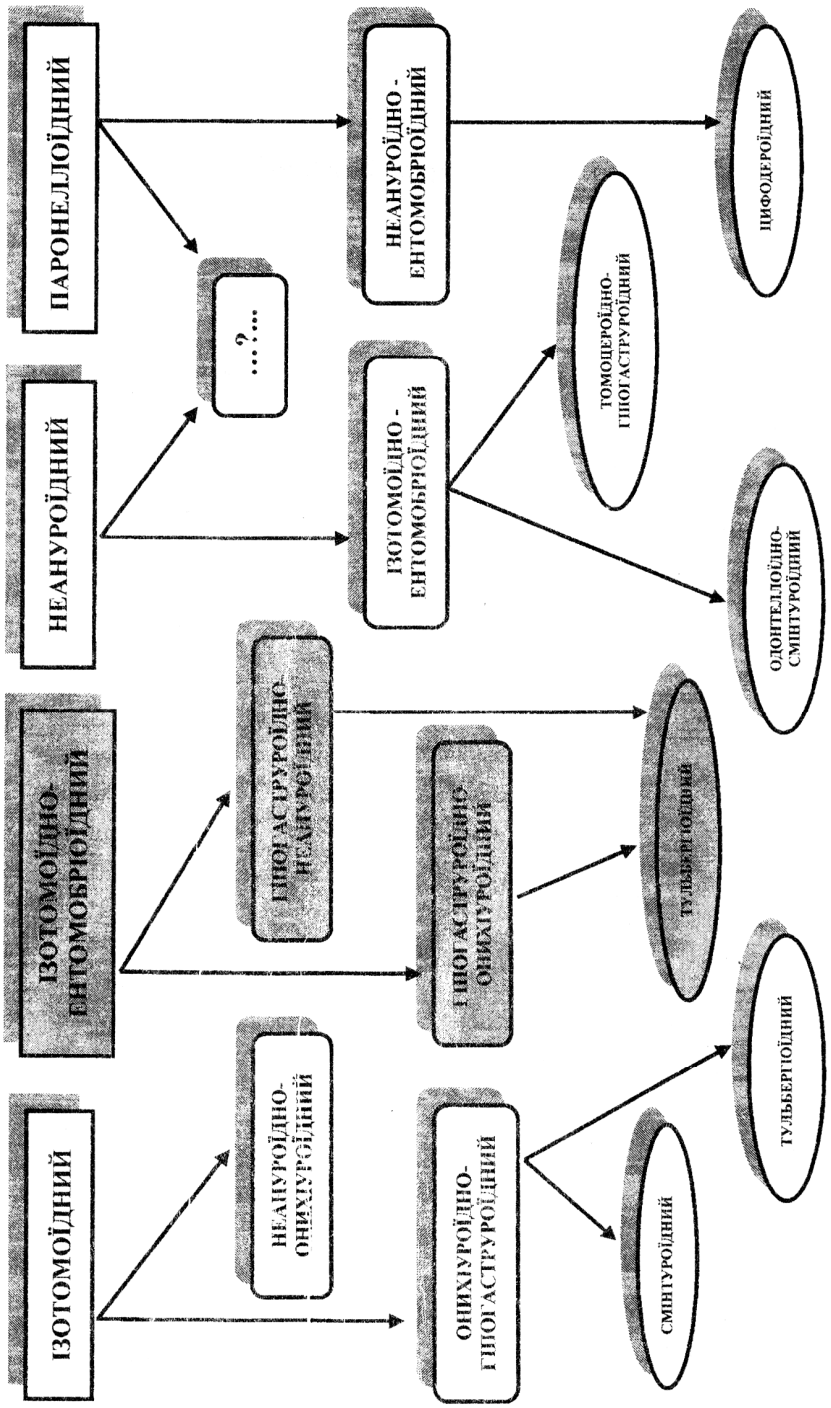


Рис. 2. Класифікація регіональних фаун Collembola Євразії: типологічні категорії фауни: ☐ – типи, ☐ – підтипи, ◯ – класи, сірим кольором позначені категорії фауни, що трапляються на території України.

"Гіпогаструроїдно-онихіуроїдний" підтип фауни загалом характерний для усієї території України і найчастіше трапляється в її аридних районах (окремі локальні фауни степової зони), тоді як "гіпогаструроїдно-неануроїдний" - гумідним районам (лісова зона, Карпати і Кримські гори). Типологія фауни колембол Українського Полісся поки що є проблематичною у зв'язку із порівняно низьким рівнем вивченості. Однак вже тепер на основі аналізу локальної фауни ногохвісток Шацького національного парку її можна віднести до "гіпогаструроїдно-неануроїдного" підтипу у рамках "ізотомоїдно-ентомобріоїдного" типу. Отже варто підкреслити, що типізацію індивідуальних фаун на рівні підтипів і класів у деяких випадках легше провести на основі аналізу локальних фаун, а не регіональних, що можна пояснити кращим їх вивченням.

"Неануроїдний" тип фауни характерний переважно для субтропічних і тропічних районів південно-східної Азії, а "паронеллоїдний" – для тропічного поясу. Розроблення детальної типології цих двох категорій фауни колембол вимагає подальших серйозних досліджень. Однак вже тепер серед цих маловивчених південних типів фаун можна виділити два підтипи і три класи (рис. 2).

Висновки

Таким чином, для колембол не характерні кардинальні перебудови таксономічної структури фауни на рівні рядів, родин чи підродин при переході від субтропічного поясу до арктичних широт не тільки європейського континенту, але й Палеарктики загалом. Незважаючи на це, різні родини колембол демонструють прогнозовані пропорції таксонів нижчого рівня, а також відмінні адаптивні можливості в освоєнні певних природних зон та гірських регіонів помірного поясу. Більшість родин представлені на дослідженій території не пропорційно до їх загального різноманіття у світовій фауні.

Встановлено, що гетерохронність регіональних фаун колембол є мінімальною на межі тропічного і субтропічного поясів Євразії і має тенденцію до зростання як у напрямку арктичних, так і екваторіальних широт. На підставі аналізу фауни колембол у природних зонах Євразії нами підтверджено гіпотезу про "відтиснення примітивних форм на край адаптивної зони таксону" [3]. Одним із проявів цього процесу в широтно-зональних рядах є збільшення питомої частки відносно примітивних таксонів і пропорційне зменшення прогресивних у фауні колембол від низьких до високих широт. Диференціальною рисою регіональних фаун колембол помірного поясу Палеарктики є майже двохразове переважання за видовим різноманіттям еволюційно архаїчних груп над просунутими. Одним із пояснень цього феномену може бути відмінність адаптивних стратегій в архаїчних і прогресивних таксонів організмів. При наростанні екстремальності абіотичного середовища і зниження напруженості біотичних взаємодій більше значення мають стратегії толерантного, "пасивного" типу, які характерніші для відносно примітивних форм, тоді як в оптимальних умовах середовища із добре розвинутими біотичними зв'язками – стратегії "активного" типу, що характерніші для просунутих апоморфних таксонів, які займають найвищий рівень філогенетичної ієрархії певної групи організмів [8, 9].

На підставі вивчення таксономічних спектрів шести найбагатших за видовим різноманіттям родин ногохвісток уперше класифіковано регіональні фауни цих

мікроартропод у Євразії. В результаті проведеного аналізу виділено чотири типи, шість підтипів і шість класів фаун. За спектром родин і родів досліджену фауну колембол території України можна віднести до палеарктичного "ізотомоїдно-ентомобріоїдного" типу, із двома підтипами ("гіпогаструроїдно-неануроїдним" і "гіпогаструроїдно-онихіуроїдним"), що включає характерні таксономічні елементи як арктичних, так і середземноморських регіональних фаун. Встановлено, що для типізації індивідуальних фаун доцільно використовувати не лише дані про таксономічну структуру крупних регіональних чи зональних фаун колембол, але й краще вивчених локальних (конкретних) фаун.

1. Бабенко А.Б. Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. – М., 2005. – 48 с.
2. Дідух Я.П. Етюди фітоекології. – К.: Арістей, 2008. - 268 с.
3. Еськов К.Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез (ред. Ю.И. Чернов). – М.: Наука, 1984. – С. 24-92.
4. Капрусь І.Я., Шрубович Ю.Ю., Таращук М.В. Каталог колембол (Collembola) і протур (Protura) України. – Львів, 2006. – 164 с.
5. Методы почвенно-зоологических исследований / Под общ. ред. М.С. Гилярова. – М.: Наука, 1975. – 277с.
6. Чернов Ю.И. Понятие животное население и принципы геозоологических исследований // Журн. общ. биол. – 1971. – Т. 32, № 4. – С. 425-438.
7. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. – М. : Мысль, 1975. – 222 с.
8. Чернов Ю.И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов / Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 154-174.
9. Чернов Ю.И. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. –1988. – Т. 67, № 10. – С. 1445-1457.
10. Чернов Ю.И. Биота Арктики: таксономическое разнообразие // Зоол. журн. –2002. – Т. 81, № 2. – С. 1411-1431.
11. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. – М.: КМК, 2008. – 580 с.
12. Чернов Ю.И. Экологическая целостность надвидовых таксонов и биота Арктики // Зоол. журн. – 2008. – Т. 87, № 10. – С. 1155-1167.
13. Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. Биологическое разнообразие и климат // Успехи соврем. биол. – 1993. – Т. 113, № 5. – С. 78-92.
14. Babenko A., Fjellberg A. Collembola septentrionale. A catalogue of springtails of the Arctic regions. - M.: KMK Scientific Press Ltd, 2006. – 190 p.
15. Bellinger P.F., Christiansen K.A., Janssens F. 1996-2008. Checklist of the Collembola of the World / http://www.collembola.org.
16. Dányi L., Traser G. An annotated checklist of the fauna of Hungary (Hexapoda: Collembola) // Opusc. Zool. Budapest. – 2008. – V. 38. – P. 3-82.
17. Rusek J. Collembola. Enumeratio Insectorum Bohemoslovakiae // Acta faun. Ent. Mus. Nation. – 1977. – V. 15, № 4.- P. 11-17.
18. Skarzynski D., Pomorski R.J., Smolis A., Weiner W.M., Szeptycki A., Slawska M., Sterzynska M. A checklist of the Polish springtails (Insecta: Collembola) // Polish journal of entomology. – 2002. – V. 71. – P. 23-42.
19. Werner U., Fiera C. Environmental correlates of species richness of European springtails (Hexapoda: Collembola) // Acta oecologica. – 2009. – V. 35. – P. 45-52.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: i-kaprus@mail.ru

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 51-60

УДК 595.7+591.5

Ю.В. Цалан

ТАКСОНОМІЧНА І ТИПОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ФАУНИ COLLEMBOLA ЗАПЛАВНИХ ЛІСІВ ТА ЇЇ ПРИРОДООХОРОННЕ ЗНАЧЕННЯ

Цалан Ю.В. **Таксономическая и типологическая структура фауны Collembola пойменных лесов и ее природоохранное значение //** Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 51-60.

На протяжении 2005-07 гг. изучали фауну ногохвосток пойменных лесов Закарпатской низменности. Фауна коллембол представлена 125 видами, принадлежащими к 61 роду и 15 семействам. Ареалогический анализ исследованной фауны выявил доминирование видов ногохвосток с европейским ареалом и незначительной долей палеарктических и космополитных видов. Присутствие в фауне пойменных лесов Закарпатья горных видов коллембол, в т.ч. эндемических для Карпат, и видов с южноевропейским ареалом распространения, а также большой группы редко встречающихся видов, обуславливает уникальность фауны этих раритетных экосистем и необходимость ее сохранения.

Tsalan Yu.V. **Taxonomical and typological structure of collembolanfauna of the flood plain forests and its nature protection significance** // Proc. of the State Nat. Hist Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 51-60.

The fauna of springtails was investigated in flood plain forests of the Transcarpathian Lowland during 2005-07 years. The list of Collembola includes 125 species belonging to 61 genera and 15 families. Zoogeographical analysis of fauna investigated showed of predominate Collembola species with the European area of distribution and insignificant share of palearctic and cosmopolitan forms. The uniqueness of collembolanfauna of these rare ecosystems and preserve necessity are conditioned being in the fauna studied of mountain species, including endemic for Carpathians, and species with the south-european area of distribution, and also large group of rarely meetings forms.

Існуюча концепція охорони природи передбачає вивчення та збереження різноманіття фауни і флори, насамперед, у природних біотопах. Заплавні лісові екосистеми Закарпатської низовини належать до дуже рідкісних та унікальних природних об’єктів у Центральній Європі, що потребують детального вивчення та охорони згідно Директиви "Біотопи" [5].

Ґрунтові тварини є однією з найчисленніших та найрізноманітніших груп в наземних екосистемах. На їхню частку припадає близько 95% видового різноманіття і маси тварин, які населяють ландшафт [7]. Однак, через свої дрібні розміри педобіонти все ще ігноруються в природоохоронній практиці. Дослідження спеціалістів показують, що серед ґрунтових тварин є ціла низка видів, які мають вузькі ареали і потребують охорони [2]. Деякі види грунтових безхребетних, що виявлені на території України, відомі у світі з одного або кількох місцезнаходжень. Тому спеціалістам необхідно активізувати дослідження рідкісних видів ґрунтових тварин і розробляти заходи щодо їхньої охорони шляхом збереження типових оселищ та еталонних біотопів.

Ногохвістки – клас ґрунтових членистоногих, які поширені в усіх географічних зонах земної кулі. На сучасному етапі досліджень в Україні відмічено 467 видів ногохвісток [4]. Серед них на території Закарпаття виявлено 249 видів, причому лише 74 види вказані для її рівнинної частини [1]. На території України спеціальні

дослідження колембол у заплавних лісах проведені лише у басейні Верхнього Дністра [6] та на Донецькому кряжі [16]. Проведені нами дослідження ногохвісток заплавних лісів у басейні ріки Латориці на Закарпатті узагальнені в кількох публікаціях [11, 13]. Пріоритетність дослідження тварин у рідкісних заплавних лісових екосистемах загалом та важливість оцінки созологічного значення педофауни зокрема визначили актуальність проведеної роботи. Тому основна мета досліджень – оцінити природоохоронне значення фауни колембол у заплавних лісах долини Латориці на основі аналізу таксономічної і хорологічної структури угруповань.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження таксоцену ногохвісток у заплавних дубових (*Quercus robur*) і тополевих (*Populus alba*) лісах басейну Латориці на території Притисянської низовини проведені нами у весняно-осінній період 2005-07 рр. Загалом було відібрано 1200 ґрунтових проб об'ємом 250 см^3 (5×5×10 см). Екстракцію колембол із субстрату та виготовлення мікропрепаратів проводили відповідно до стандартних методик ґрунтово-зоологічних досліджень [9]. Видову та родову належність особин визначали за допомогою сучасних визначників та окремих таксономічних праць. Система класу Collembola, належність видів до екологічних груп та типу ареалу прийняті згідно "Каталогу…" [4].

Результати досліджень

За весь період досліджень в заплавних лісових біотопах зареєстровано 125 видів ногохвісток, які належать до 15 родин і 61 роду (табл. 1), що складає 27% від видового розмаїття фауни колембол території України. У цій локальній фауні виявлено значну представленість вищих таксонів колембол. Проведений аналіз показав, що на дослідженій території присутні 15 з 19 родин (79%) та 61 зі 129 родів (47%) ногохвісток, виявлених для території України. Фауна колембол заплавних лісів Закарпаття містить чотири види, що вперше вказані для території України. Це - *Talassaphorura zschokkei*, *Onychiuroides pseudogranulosus*, *Mesaphorura rudolfi* та *Stenaphorurella lubbocki*. Два види у складі дослідженої фауни, *Spinonychiurus epaphius* та *Tetracantella pericarpatica*, були описані нами як нові для науки і їхній “locus typicus” знаходиться у заплавних лісах Латориці (див табл. 1) [16]. Такі види, як *Anurida* sp., *Archaphorura* sp., *Agraphorura* sp., *Subisotoma* sp. та *Appendisotoma* sp., також претендують на статус нових для науки і будуть описані в майбутньому. Отже, багатство та рівень новизни локальної фауни колембол заплавних лісів долини Латориці є достатньо високими.

У районі досліджень за видовим складом найбагатшими є родини Isotomidae (23 види та 18% від загального видового багатства), Entomobryidae (19 видів та 15%) і Onychiuridae (16 видів і 13% відповідно). Високе видове різноманіття відмічено і в родинах Hypogastruridae (13 видів та 10%), Tullbergiidae (13 видів та 10%) і Neanuridae (10 видів та 8% відповідно). Частка інших родин порівняно невелика і загалом складає 25% від сумарної видового різноманіття. Домінування видів з родини Isotomidae зареєстровано у багатьох локальних фаунах лісових екосистем Східної Європи [8, 10].

Таблиця 1

Таксономічна і типологічна структура фауни ногохвісток заплавних дубових і тополевих лісів долини ріки Латориці

Родина, рід, вид	Екологічна група	Тип або підтип ареалу
1	2	3
Hypogastruridae		
Hypogastrura sp.	невизначений	невизначений
Ceratophysella denticulata (Bagnall, 1941)	лісовий	космополітний
Ceratophysella granulata Stach, 1949	лісовий	європейський
Ceratophysella silvatica Rusek, 1964	лісовий	центральноєвропейський
Ceratophysella succinea Gisin, 1949	лучно-степовий	голарктичний
Schoettella ununguiculata (Tullberg, 1869)	лісовий	голарктичний
Xenylla boerneri Axelson, 1905	лісовий	європейський
Xenylla brevisimilis brevisimilis Stach, 1949	лучно-степовий	палеарктичний
Xenylla corticalis Börner, 1901	лісовий	європейський
Xenylla sp.	невизначена	невизначений
Willemia denisi Mills, 1932	лісовий	голарктичний
Willemia intermedia Mills, 1934	лучно-степовий	голарктичний
Willemia scandinavica Stach, 1949	лучний	голарктичний
Odontellidae		
Superodontella lamellifera Axelson, 1903	лісовий	космополітний
Superodontella ruta Kaprus, Weiner, 2007	лісовий	карпатський ендемік
Stachiomella populosa (Selga, 1963)	лучно-степовий	європейський
Neanuridae		
Friesea truncata Cassagnau, 1958	лісовий	палеарктичний
Pseudachorutella assigilata (Börner, 1901)	лісовий	європейський
Pseudachorutes parvulus Börner, 1901	лісовий	європейський
Pseudachorutes subcrassus Tullberg, 1871	лісовий	європейський
Anurida ellipsoides Stach, 1949	гігрофільний	європейський
Anurida sp.	гігрофільний	невизначений
Neanura muscorum (Templeton, 1835)	еврибіонтний	космополітний
Deutonura albella (Stach, 1920)	лісовий	центральноєвропейський гірський
Deutonura stachi Gisin, 1952	лісовий	центральноєвропейський гірський
Thaumanura carolii (Stach, 1920)	лісовий	центральноєвропейський
Onychiuridae		
Kalaphorura carpenteri (Stach, 1919)	лісовий	центральноєвропейський гірський
Kalaphorura paradoxa (Schäffer, 1900)	лісовий	європейський

Продовження таблиці

1	2	3
Archaphorura sp.	невизначений	невизначений
Micraphorura absoloni (Börner, 1901)	еврибіонтний	голарктичний
Protaphorura armata (Tullberg, 1869)	еврибіонтний	космополітний
Protaphorura aurantiaca (Ridley, 1880)	лісовий	центрально-європейський
Protaphorura subarmata (Gisin, 1957)	еврибіонтний	європейський
Talassaphorura zschokkei (Handschin, 1919)	невизначений	південноєвропейський
Tantulonychiurus volinensis (Szeptycki, 1964)	лучно-степовий	європейський
Agraphorura sp.	невизначений	невизначений
Spinonychiurus epaphius Kaprus, Tsalan, 2009	невизначений	невизначений
Onychiurus sp.	невизначений	невизначений
Deuteraphorura sp.	невизначений	невизначений
Orthonuchiurus rectopapillatus (Stach, 1933)	лісовий	східнокарпатський субендемічний
Onychiuroides bureschi (Handschin, 1928)	лісовий	південноєвропейський
Onychiuroides pseudogranulosus (Gisin, 1951)	лісовий	південноєвропейський
Tullbergiidae		
Doutnacia xerophila Rusek, 1974	лучно-степовий	європейський
Mesaphorura critica Ellis, 1976	лучно-степовий	палеарктичний
Mesaphorura florae Simon et all, 1994	лучно-степовий	південноєвропейський
Mesaphorura hygrophila (Rusek, 1971)	гігрофільний	європейський
Mesaphorura hylophila Rusek, 1982	еврибіонтний	європейський
Mesaphorura macrochaeta Rusek, 1976	еврибіонтний	космополітний
Mesaphorura rudolfi Rusek, 1987	невизначений	європейський
Mesaphorura sylvatica Rusek, 1971	лісовий	голарктичний
Mesaphorura tenuisensillata Rusek, 1974	еврибіонтний	палеарктичний
Mesaphorura yosii (Rusek, 1967)	еврибіонтний	космополітний
Metaphorura affinis (Börner, 1902)	лучно-степовий	європейський
Stenaphorurella quadrispina (Börner, 1901)	лучно-степовий	центрально-європейський
Stenaphorurella lubbocki (Bagnall, 1935)	лучно-степовий	центрально-європейський
Isotomidae		
Tetracantella pericarpatica Kaprus, Tsalan, 2009	лісовий	невизначений
Subisotoma sp.	невизначений	невизначений
Folsomia candida Willem, 1902	еврибіонтний	космополітний
Folsomia fimetaria (Linnaeus, 1758)	еврибіонтний	голарктичний
Folsomia manolachei Bagnall, 1939	еврибіонтний	голарктичний
Folsomia penicula Bagnall, 1939	лісовий	палеарктичний
Folsomia quadrioculata (Tullberg, 1871)	лісовий	голарктичний
Isotomiella minor (Schäffer, 1895)	лісовий	космополітний

Продовження таблиці

1	2	3
Parisotoma notabilis (Schäffer, 1896)	еврибіонтний	космополітний
Isotoma anglicana Lubbock, 1873	лучний	палеарктичний
Isotoma riparia (Nicolet, 1842)	гігрофільний	європейський
Isotoma viridis Bourlet, 1895	лучний	голарктичний
Desoria divergens (Axelson, 1900)	лісовий	південно центрально-європейський
Desoria ruseki (Fjellberg, 1978)	гігрофільний	південноцентрально-європейський
Desoria tigrina Nicolet, 1842	еврибіонтний	космополітний
Desoria violacea (Tullberg, 1876)	лісовий	європейський
Desoria sp.	невизначений	невизначений
Proisotoma minima Absolon, 1901	еврибіонтний	голарктичний
Proisotoma minuta (Tullberg, 1871)	еврибіонтний	космополітний
Appendisotoma sp.	невизначений	невизначений
Cryptopygus bipunctatus (Axelson, 1903)	лучний	європейський
Isotomurus palustris (Müller, 1776)	гігрофільний	космополітний
Isotomurus sp.	гігрофільний	невизначений
Tomoceridae		
Tomocerus minutus (Tullberg, 1876)	лісовий	європейський бореомонтанний
Tomocerus minor (Lubbock, 1862)	лісовий	голарктичний
Tomocerus vulgaris (Tullberg, 1871)	еврибіонтний	голарктичний
Pogonognathelus flavescens (Tullberg, 1871)	лісовий	голарктичний
Entomobryidae		
Orchesella cincta (Linnaeus, 1758)	лісовий	європейський
Orchesella flavescens (Bourlet, 1839)	лісовий	голарктичний
Orchesella multifasciata Stscherbakow, 1898	лучно-степовий	центральносхідно-європейський
Orchesella pseudobifasciata Stach, 1960	лісовий	центрально-європейський
Heteromurus nitidus (Templeton, 1835)	еврибіонтний	європейський
Entomobrya corticalis (Nicolet, 1841)	лісовий	південноцентрально-європейський
Entomobrya marginata (Tullberg, 1871)	лісовий	голарктичний
Entomobrya muscorum (Nicolet, 1841)	лісовий	голарктичний
Entomobrya puncteola Usel, 1891	лучно-степовий	центральносхідно-європейський
Willowsia nigromaculata (Lubbock, 1873)	лісовий	голарктичний
Lepidocyrtus cyaneus Tullberg, 1871	еврибіонтний	космополітний
Lepidocyrtus lanuginosus (Gmelin, 1788)	еврибіонтний	голарктичний
Lepidocyrtus lignorum (Fabricius, 1775)	еврибіонтний	голарктичний

Закінчення таблиці

1	2	3
Lepidocyrtus nigrescens Szeptycki, 1967	лучний	центральносхідно-європейський
Lepidocyrtus paradoxus Usel, 1890	лучний	голарктичний
Lepidocyrtus ruber Schött, 1902	гігрофільний	європейський
Lepidocyrtus violaceus (Geoffroy, 1762)	еврибіонтний	голарктичний
Pseudosinella horaki Rusek, 1985	лісовий	європейський
Pseudosinella sp.	невизначений	невизначений
Neelidae		
Megalothorax minimus Willem, 1900	еврибіонтний	космополітний
Sminthurididae		
Sminthurides aquaticus (Bourlet, 1843)	гігрофільний	голарктичний
Sminthurides malmgreni (Tullberg, 1876)	гігрофільний	голарктичний
Sminthurides schoetti (Axelson, 1903)	гігрофільний	палеарктичний
Sphaeridia pumilis (Krausbauer, 1898)	лучний	голарктичний
Arrhopalitidae		
Arrhopalites caecus (Tullberg, 1871)	еврибіонтний	палеарктичний
Arrhopalites secundarius Gisin, 1958	лісовий	палеарктичний
Arrhopalites sericus Gisin, 1947	еврибіонтний	європейський
Arrhopalites terricola Gisin, 1958	еврибіонтний	європейський
Arrhopalites sp.	невизначений	невизначений
Katiannidae		
Sminthurinus aureus (Lubbock, 1862)	лучний	палеарктичний
Sminthurinus elegans (Fitch, 1863)	лучний	палеарктичний
Sminthurinus sp.	невизначений	невизначений
Dicyrtomidae		
Dicyrtoma fusca (Lubbock, 1873)	лісовий	палеарктичний
Dicyrtomina minuta (Fabricius, 1783)	лісовий	голарктичний
Dicyrtomina ornata (Nicolet, 1841)	лісовий	палеарктичний
Ptenothrix atra (Linnaeus, 1758)	лісовий	палеарктичний
Ptenothrix setosa (Krausbauer, 1898)	лісовий	палеарктичний
Sminthuridae		
Caprainea marginata (Schött, 1893)	лісовий	європейський
Lipothrix lubbocki (Tullberg, 1872)	лісовий	європейський
Sminthurus sp.	невизначений	невизначений
Spatulosminthurus flaviceps Tullberg, 1871	лучно-степовий	європейський
Bourletiellidae		
Deuterosminthurus bicinctus (Koch, 1840)	лучний	палеарктичний
Deuterosminthurus pallipes (Bourlet, 1842)	лучний	голарктичний

В зональному аспекті від лісотундри до широколистяних лісів систематична структура локальних фаун ногохвісток змінюється у напрямку зниження частки видів із родин Isotomidae та Onychiuridae. Натомість, відмічено зростання частки видів з родини Entomobryidae за цим широтним вектором [8]. Встановлені вище закономірності в представленості надвидових таксонів у локальних фаунах ногохвісток підтвердились також при дослідженні таксономічної структури колембол заходу України [15]. Найбагатшими за кількістю видів та родів на цій території були родини Isotomidae (22%), Onychiuridae (15%) та Neanuridae (13%). Для порівняння зазначимо, що у локальних колемболофаунах центральних провінцій лісостепової зони України найчисленнішими є представники родини Isotomidae (22%), Entomobryidae (21%) та Sminthuridae (19%) [13]. Отже, екологічно пластичні види із домінуючих родин складають основу різноманіття локальної фауни ногохвісток у заплавних лісах Закарпаття, що характерно не тільки для колемболофаун більшості регіонів України, але й Східної Європи. Натомість, високе видове багатство родини Entomobryidae більше зближує досліджену фауну ногохвісток із колемболофауною Лісостепу України, ніж із локальними фаунами лісових зон.

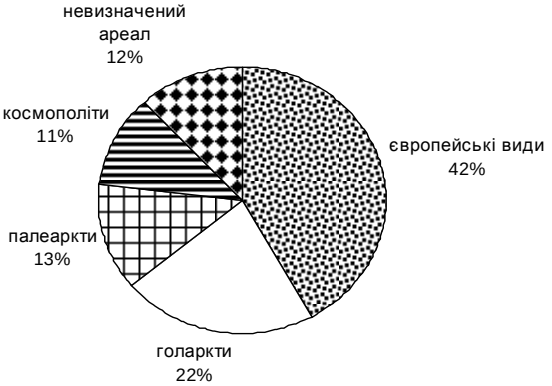


Рис. Ареалогічна структура фауни ногохвісток заплавних лісів долини ріки Латориці (у % від загального видового багатства).

Ареалогічний аналіз дослідженої фауни ногохвісток заплавних лісових біотопів виявив найбільшу кількість видів з європейським ареалом поширення (всього 51 таксон) (рисунок). Голарктичних форм у дослідженій фауні зареєстровано майже вдвічі менше (28). Ще нижча представленість видів з палеарктичним і космополітним типами ареалів (16 та 15 відповідно). Окрему групу утворюють таксони із невизначеним ареалом, більшість з яких можуть бути новими для науки і мати вузьке поширення. Значне переважання європейських видів ногохвісток і досить незначна кількість широкопоширених видів колембол (космополітів, голарктів, палеарктів), що сумарно складають менше половини видового складу дослідженої фауни, вказує

на високу видову специфічність локальної фауни заплавних лісів Закарпаття в зоогеографічному аспекті.

Як видно з таблиці 1, ядро фауни колембол заплавних лісів Закарпаття формують лісові та екологічно пластичні полізональні види, до яких належать *Folsomia manolachei, F. penicula, F. quadrioculata, Isotomiella minor, Parisotoma notabilis, Pseudosinella horaki, Mesaphorura hylophila, Lepidocyrtus cyaneus, L. lignorum, L. lanuginosus, Megalothorax minimus* та ін. Вказані види загалом є характерними для лісових екосистем Центральної Європи і підтверджують спорідненість локальної фауни ногохвісток заплавних лісів з іншими лісовими екосистемами.

Таблиця 2

Список цінних із созологічної точки зору видів Collembola заплавних лісів Закарпаття

Види	1	2	3	4
Superodontella ruta Kaprus, Weiner, 2007	+			
Stachiomella populosa (Selga, 1963)			+	
Anurida sp.			+	
Deutonura stachi Gisin, 1952	+			
Kalaphorura carpenteri (Stach, 1919)		+		
Kalaphorura paradoxa (Schäffer, 1900)		+		
Archaphorura sp.			+	
Tantulonychiurus volinensis (Szeptycki, 1964)			+	
Agraphorura sp.			+	
Spinonychiurus epaphius Kaprus, Tsalan, 2009				+
Orthonychiurus rectopapillatus (Stach, 1933)	+			
Onychiuroides bureschi (Handschin, 1928)		+		
Onychiuroides pseudogranulosus (Gisin, 1951)		+		
Mesaphorura rudolfi Rusek, 1987			+	
Stenaphorurella lubbocki (Bagnall, 1935)			+	
Tetracantella pericarpatica Kaprus, Tsalan, 2009				+
Subisotoma sp.			+	
Appendisotoma sp.			+	
Tomocerus minutus (Tullberg, 1876)		+		

Примітки: 1 – карпатські ендеміки, 2 – гірські види, 3 – унікальні види (такі, що претендують на статус нових для науки, або відомі у світі лише з кількох оселищ), 4 – види, "locus typicus" яких знаходиться у заплавних лісах ріки Латориці.

Близьке сусідство гірсько-лісових екосистем Українських Карпат зумовлює присутність у фауні ногохвісток заплавних лісів Закарпатської низовини монтанних центральноєвропейських видів – *Deutonura albella, Deutonura stachi, Thaumanura carolii, Kalaphorura carpenteri, Orthonychiurus rectopapillatus* та *Superodontella ruta*, три з яких є карпатськими ендеміками (табл. 2). Більшість видів ногохвісток з бореомонтанними та монтанними ареалами, які переважно трапляються в Карпатах, а

саме, *Friesea handschini, F. albida, F. denisi, Anurida carpatica, Morulina verrucosa, Deutonura stachi, D. weinerae, Deharvengiurus denisi, Onychiuroides cf. pseudogranulosus, Kalaphorura paradoxa, Superodontella pseudolamellifera, Micraphorura forsslundi, M. granulata, Tetracantella montana, Folsomia sensibilis, F. albens, Plutomurus carpaticus, Arropalites carpaticus* та ін., обмежені у своєму просуванні на рівнини. Лише окремі з них відмічені на території Розточчя, Західного Поділля та Полісся, проникаючи туди в наш час, ймовірно, завдяки міграції вздовж русел великих рік [3, 14].

Ще однією особливістю фауни ногохвісток заплавних лісових біотопів Закарпаття є проникнення видів з південно-європейськими ареалами поширення (*Onychiuroides bureschi, O. pseudogranulosus, Thalassaphorura zschokkei* та ін.). Як відомо з літературних даних, південно-європейські види ногохвісток у центральних та східних районах Європи не так далеко заходять на північ, порівняно з західними районами [3]. На території заходу України колемболи південно-європейської генези у своєму просуванні на північний схід, як правило, обмежені Поділлям. Окремі види цього ареалогічного комплексу зареєстровані на Розточчі, Вороняках, Гологорах та Кременецьких горах [3].

Специфіка типологічної структури дослідженої фауни полягає у наявності великої групи гігрофільних видів ногохвісток, а саме: *Isotomurus palustris, Desoria ruseki, Isotoma riparia, Lepidocyrtus ruber, Mesaphorura hygrophila,* видів із родів *Anurida* та *Sminthurides.* Внаслідок різкого скорочення площ, зайнятих вологими біотопами, зокрема заплавними екосистемами, у Європі гігрофільні види ногохвісток різко знижують свою чисельність або зникають взагалі. Тому вкрай актуальним залишається питання охорони таких специфічних оселищ для збереження біорізноманіття різних груп організмів.

У результаті господарської діяльності (меліорація, будівництво дамб, вирубування лісу, лісонасадження) змінюється гідротермічний режим в заплавних лісових фітоценозах. Це призводить до проникнення ксерорезистентних видів, які тяжіють до відкритих і добре прогрітих оселищ. У дослідженій локальній фауні заплавних лісів Закарпаття виявлені такі види, як, *Ceratophysella succinea, Stachiomella populosa, Willemia intermedia, Thalassaphorura zschokkei, Tantulonychiurus volinensis, Metaphorura affinis, Lepidocyrtus paradoxus* та *L. nigrescens,* що практично не трапляються у гірських лісових фітоценозах Карпат. Цей факт перебудови типологічної структури угруповань ногохвісток заплавних екосистем у бік насичення її нетиповими для заплавних біотопів ксерорезистентними видами та скорочення чисельності типових гігрофільних видів колембол у результаті антропогенних трансформацій середовища ще раз наголошує на необхідності природоохоронних заходів у заплавних лісових екосистемах регіону досліджень.

Висновки

Таким чином, фауна ногохвісток заплавних лісів Закарпатської низовини, що на сучасному етапі досліджень представлена 125 видами з 15 родин і 61 роду, складена переважно європейськими та голарктичними елементами. Вона включає чотири нових для території України та сім нових для науки видів. Поєднання у дослідженій фауні гірських видів колембол, у т.ч. ендемічних для Карпат, видів з південно-

європейськими ареалами поширення, а також великої групи рідкісних гігрофільних форм зумовлюють її унікальність і необхідність збереження заплавних біотопів.

Значна кількість цінних з созологічної точки зору видів ногохвісток у фауні заплавних лісів Закарпаття дозволяє використовувати колембол як об'єкт-індикатор стану порушеності заплавних екосистем, які є складовою екологічної мережі України. Група ногохвісток, як на рівні окремих таксонів фауни, так і на рівні типологічних параметрів угруповань, може бути інформативною для ведення регіонального моніторингу лісових екосистем та оптимізації природоохоронної мережі у дослідженому регіоні і, зокрема, у долинах рік.

1. Гоблик К.М., Капрусь І.Я. Історія і перспективи досліджень ногохвісток (Collembola) Закарпаття // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2008. – Вип. 24. – С. 167-176.
2. Загороднюк І.В., Чумак В.О., Зерова М.Д. та ін. Тваринний світ // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – К.: Інтерекоцентр, 1997. – С. 239-334.
3. Капрусь И.Я. Ногохвостки (Collembola) Волыно-Подолия // Экология и фауна почвенных беспозвоночных Западного Волыно-Подолия. – К.: Наук. думка, 2003. – С. 100-172.
4. Капрусь І.Я., Шрубович Ю.Ю., Таращук М.В. Каталог колембол (Collembola) і протур (Protura) України. – Львів, 2006. – 164 с.
5. Кіш Р., Мандрик Є., Мірутенко В. Біотопи Natura 2000 на Закарпатській низовині. – Ужгород: Мистецька Лінія, 2006. – 64 с.
6. Козловський М., Капрусь І., Рот М. Антропогенні зміни ґрунтових безхребетних у заплавних екосистемах басейну Верхнього Дністра // Дослідження басейнової екосистеми Верхнього Дністра: зб. наук. праць. – Львів, 2000. – С. 123-138.
7. Криволуцкий Д.А., Покажевский А.Д., Сизова М.Г. Почвенная фауна в кадастре животного мира. – Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1985. – 96 с.
8. Кузнецова Н.А. Фауна и население коллембол хвойных лесов европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1985. – 17 с.
9. Методы почвенно-зоологических исследований / Под ред. М.С. Гилярова. – М.: Наука, 1975. – 280 с.
10. Солнцева Е.Л. Распределение ногохвосток в разных типах леса в условиях Московской области // Зоол. журн. – 1962. – 41, № 5. – С. 688-692.
11. Цалан Ю.В. Вплив гідромеліорації на угруповання ногохвісток (Collembola) заплавних дібров Закарпаття // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Серія біол. – 2008. – 23. – С. 254-258.
12. Таращук М.В. Таксономическая структура фауны ногохвасток (Collembola, Entognatha) в провинциях лесостепи Евразии // Изв. РАН. Серия биол. – 1995. – 5. – С. 566-578.
13. Цалан Ю.В., Шрубович Ю.Ю. Колемболи (Collembola) заплавних лісів долини ріки Латориці // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2008. – Вип. 24. – С. 177-184.
14. Шрубович Ю.Ю. Порівняльний аналіз угруповань ногохвісток (Collembola) природних та урбанізованих букових лісів Розточчя // Природа Розточчя. – Івано-Франкове, 1999. – Вип. 1. – С. 157-162.
15. Шрубович Ю.Ю. Таксономічна структура фауни колембол заходу України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2004. – Т. 19. – С. 57-64.
16. Bondarenko-Borisova I.V., Sandul N.G. The fauna of springtails (Collembola) from the forest ecosystems of south-east Ukraine // Vestnik zoologii. – 2002. – 36, 2. – P. 11-21.
17. Kaprus' I.J., Tsalan J.V. New Collembola species from the floodplain forests of the Transcarpathian Lowland (Ukraine) // Vestnik zoologii. – 2009. – 43, 2. – P. 99-104.

Закарпатське обласне управління лісового та мисливського господарства, м. Ужгород
e-mail: zoulq@uzh.ukrtel.net

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 61-78

УДК 594.38

Н.В. Гураль-Сверлова

МОЖЛИВОСТІ ФОРМАЛІЗОВАНОГО СТАТИСТИЧНОГО АНАЛІЗУ ФЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ НАЗЕМНИХ МОЛЮСКІВ НА ПРИКЛАДІ РОДУ *CEPAEA*

Гураль-Сверлова Н.В. **Возможности формализированного статистического анализа фенетической структуры популяций наземных моллюсков на примере рода *Cepaea*** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 6178.

На примере собственных, литературных и архивных данных апробирована разработанная автором методика формализированного статистического анализа фенетической структуры популяций. Показана зависимость фенетической структуры от эволюционной истории видов и особенностей их экологии.

Gural-Sverlova N.V. **Possibilities of formalized statistical analysis of polymorphism structure of land mollusc populations on example of genus *Cepaea*** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 61-78.

Elaborated by author the methodic of the formalized statistical analysis of the polymorphism structure of populations are approved on example of the one's own, literary and archives data. The dependence of the polymorphism structure from the evolutionary history of the species and the peculiarities of their ecology are shown.

Представники роду *Cepaea* є одними з найвідоміших наземних молюсків. Поліморфізму забарвлення черепашок лісової цепеї *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) і садової цепеї *Cepaea hortensis* (O.F. Müller, 1774) присвячено сотні публікацій. Оцінити кількість проведених у різних країнах робіт дозволяють публікації оглядового характеру [9, 11, 12, 14, 25]. Показовими є також монографічні праці відомих німецьких дослідників цепей Ф.А. Шильдера і М. Шильдер [22, 24]. У забарвленні черепашок цепей можна виділити значну кількість альтернативних якісних ознак (фенів), більшість з яких має спадковий характер. Це дозволяє вивчати генетико-популяційні процеси методами фенетики, без значних матеріальних затрат, на великому статистичному матеріалі, без обов'язкового вилучення тварин з популяцій.

Кількісне співвідношення фенів або їх комбінацій, які називають фенотипами або морфами, може суттєво відрізнятися не лише в різних частинах видового ареалу, в різних типах заселених молюсками біотопів, але й навіть у межах однієї популяції або великої колонії цепей. На сьогодні можна вважати доведеним, що на фенетичну структуру популяцій молюсків з роду *Cepaea* впливає сукупність селективних чинників (передусім кліматична селекція і візуальна селекція хижаками) і стохастичних популяційно-генетичних процесів [7, 9, 11, 12, 14, 22, 24, 25 та ін.].

Внаслідок присутності в досліджуваних популяціях *Cepaea* і, особливо, у *C. nemoralis* значної кількості фенотипів, часто рідкісних, дослідники бувають змушені розглядати частоти не окремих фенотипів, а їх груп. Проте при цьому до однієї групи часто потрапляють черепашки з різною інтенсивністю забарвлення, з різним співвідношенням інтенсивності забарвлення верхньої та нижньої частини черепашки, що має суттєве значення для кліматичної селекції [25]. Наприклад, до

групи "ефективно несмугастих" (effectively unbanded) потрапляють фенотипи 00000 (повна відсутність смуг), 00300 (одна центральна смуга), 00345, 003(45), 00(345) (три нижні смуги, дискретні або злиті в одну широку темну стрічку) тощо. Такий характерний для відкритих біотопів з високим рівнем інсоляції процес, як освітлення верхньої частини черепашки порівняно з нижньою [25], може відбуватися різними шляхами: 1) збільшенням сумарної частки фенотипів 00345, 003(45), 00(345); 2) збільшенням відносної частоти трапляння серед черепашок з 5 смугами морфи 123(45); 3) звуженням двох верхніх смуг тощо.

Тому для адекватної оцінки особливостей фенетичної структури популяцій цепей з точки зору кліматичної селекції, на нашу думку, необхідно розробити систему формалізованих показників для визначення усередненої інтенсивності забарвлення черепашки та її окремих частин у популяціях. До цього часу єдиною спробою введення такого формального показника був запропонований Ф.А. Шильдером [21] "ступінь темноти" (Dunkelheitsgrad). Зовсім не врахованим статистично залишився рівень гомогенності забарвлення черепашки. Проте черепашки з відносно гомогенним забарвленням, до яких можна віднести фенотипи 00000, 00300, (123)(45), (12345) тощо, і черепашки з відносно великою кількістю дискретних смуг, зокрема фенотип 12345, можуть мати різні адаптивні властивості не лише з точки зору візуальної селекції хижаками [9, 11, 12 та ін.], але й з точки зору кліматичної селекції [25].

Метою цієї роботи стала розробка приблизної методики формалізованого статистичного аналізу фенетичної структури популяцій наземних молюсків з роду *Cepaea*, яка дозволяла би оцінювати та порівнювати інтенсивність і гомогенність забарвлення черепашок у популяціях, інтенсивність забарвлення різних ділянок черепашки, а також апробація розробленої методики на конкретних матеріалах. Крім згаданих вище *C. nemoralis* і *C. hortensis*, до аналізу залучені також дані щодо фенетичної структури популяцій менш поліморфного і гірше дослідженого виду – австрійської цепеї *Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821). Цей вид є єдиним автохтонним представником роду *Cepaea* на території України [4]. Останнім часом він став об’єктом фенетичних досліджень у різних регіонах країни [1-5]. Це зумовлює необхідність порівняння та екологічної інтерпретації отриманих даних [4], зокрема, шляхом їх формалізованого статистичного аналізу.

Матеріал і методика досліджень

У роботі проаналізовані дані щодо фенетичної структури популяцій молюсків роду *Cepaea* у Німеччині (континентальна частина, о-ви Рюген і Хідензее), Ісландії, Чехії (Богемія), Україні. Крім власних матеріалів, використані літературні відомості [2, 15, 19, 22], а також модифіковані дані з архіву проф. Ф.А. Шильдера у Природознавчому музеї Берлінського університету [26], який був опрацьований автором статті в 2001-02 рр. завдяки стипендії Німецької служби академічного обміну (DAAD). Аналогічно до попередньої роботи [26], в якості контролю для *C. hortensis* і *C. nemoralis* були використані дані з континентальної частини Німеччини: Східного Мекленбургу, Марка, Борде ("контроль-1" у *C. nemoralis*); Саксонії, Тюрінгії ("контроль-2"). В узагальнюючій монографії Ф.А. Шильдера і

М. Шильдер [24] згадані території позначені як "внутрішнє коло, низовина" і "внутрішнє коло, височина".

Загалом до проведеного формалізованого статистичного аналізу залучено матеріали, які репрезентують особливості фенетичної структури популяцій 3 видів роду *Cepaea*, зібрані на 443 ділянках у 4 європейських країнах: Ісландії, Німеччині, Чехії, Україні (табл. 1). Загальна кількість зібраних (зареєстрованих) молюсків або їх порожніх черепашок перевищує 165 тис. Зібрано або опрацьовано особисто автором статті понад 20 тис. екземплярів.

Таблиця 1

Матеріали, залучені до формалізованого статистичного аналізу

Країна, регіон	Джерело інформації	Кількість	
		ділянок	екземплярів
Cepaea nemoralis			
Німеччина (контроль-1)	дані з архіву Ф.А. Шильдера, опрацьовані автором статті [26]	23	8.438
Німеччина (контроль-2)	дані з архіву Ф.А. Шильдера, опрацьовані автором статті [26]	37	14.255
Німеччина (о-в Рюген)	дані з архіву Ф.А. Шильдера, опрацьовані автором статті [26]	31	9.799
Німеччина (о-в Хідензее)	літературні дані [22]	52	26.379
Чехія (Богемія)	літературні дані [15]	56	8.109
Cepaea hortensis			
Німеччина (контроль)	дані з архіву Ф.А. Шильдера, опрацьовані автором статті [26]	66	35.569
Німеччина (о-в Рюген)	дані з архіву Ф.А. Шильдера, опрацьовані автором статті [26]	25	6.016
Німеччина (о-в Хідензее)	літературні дані [22]	51	27.816
Ісландія	літературні дані [19]	11	2.427
Чехія (Богемія)	літературні дані [15]	28	4.027
Україна (Львів)	власні дослідження 1999-2003 рр.	22	15.148
Cepaea vindobonensis			
Україна, захід*	власні дані [3, 5]	9	3.486
Україна, південний захід**	літературні дані [2]	20	2.766
Україна, південний схід***	власні дані [1]	12	1.445

Примітки: *Львівська і частково Івано-Франківська обл.; **Миколаївська обл.; ***Донецька обл.

Якщо протягом декількох років (до 4 років для опрацьованих автором даних з архіву Ф.А. Шильдера [26] і до 5 років для матеріалів зі Львова) на одній чітко зафіксованій ділянці було зібрано декілька вибірок одного виду, дані щодо фенетичного складу таких вибірок були підсумовані. Аналогічно були підсумовані дані для різних частин однієї ділянки [3, 5]. Це було особливо важливим для коректного статистичного аналізу фенетичної структури у львівських колоніях *C. hortensis*, який є зазвичай ускладненим нетипово великою часткою молюсків з черепашкою без смуг [4, 26]. Мінімальний обсяг залучених для аналізу вибірок становив 150 екз. для матеріалів з Німеччини [26], 100 екз. для літературних даних з

Ісландії [19] та Чехії [15], а також для досліджених автором львівських колоній *C. hortensis*. Для *C. vindobonensis* внаслідок обмеженості наявних власних і літературних даних мінімальний обсяг врахованих вибірок був знижений до 40 екз. Для Миколаївської області кількісний розподіл морф проаналізований лише для черепашок *C. vindobonensis* з нормально пігментованими смугами [2].

Для кожної ділянки були вирахувані наступні формальні показники, які характеризують середню інтенсивність забарвлення цілої черепашки, окремих її ділянок, а також ступінь гомогенності забарвлення черепашки:

DG – інтенсивність забарвлення черепашки;

DGo – інтенсивність забарвлення верхньої частини черепашки;

DGu– інтенсивність забарвлення нижньої частини черепашки;

DG12 – інтенсивність забарвлення підшовної ділянки;

DG23 – інтенсивність забарвлення надпериферійної ділянки;

DG34 – інтенсивність забарвлення підпериферійної ділянки;

DG45 – інтенсивність забарвлення надпупкової ділянки;

Hom – гомогенність забарвлення черепашки.

Індекс DG є аналогічним "ступеню темноти" (Dunkelheitsgrad), запропонованому Ф.А. Шильдером [21]. При цьому наявність кожної смуги на черепашці або злиття між собою кожної пари смуг оцінюється 1 балом, потім отримані бали сумуються. Значення цього показника для окремих черепашок коливається від 0 для фенотипу 00000 (черепашка без смуг) до 9 для фенотипу (12345) (п’ять злитих між собою смуг).

При вирахуванні DGo враховується наявність двох верхніх смуг, злиття 1-ої та 2-ої, 2-ої та 3-ої смуг; а при вирахуванні DGu – наявність двох нижніх смуг, злиття 3-ої та 4-ої, 4-ої та 5-ої смуг. Значення даних показників коливаються від 0 до 4. При вирахуванні DG12, DG23, DG34, DG45 враховується наявність двох відповідних смуг та їх злиття між собою, а отримані значення коливаються від 0 до 3.

У молюсків роду *Cepaea* забарвлення черепашок може ставати більш гомогенним (менш смугастим) двома шляхами: завдяки зникненню окремих або усіх смуг або завдяки злиттю окремих смуг між собою. Тому при формальній оцінці ступеня гомогенності забарвлення черепашки (Hom) 1 балом оцінюється відсутність будь-якої смуги або злиття будь-якої пари смуг. Значення цього показника коливається від 0 до 5. Деякі приклади вирахування запропонованих індексів для конкретних черепашок *Cepaea* показано у таблиці 2.

Таблиця 2

Значення використаних у роботі формальних показників для деяких фенотипів

Показники	Фенотипи					
	00000	003(45)	12345	(12)0(45)	(123)(45)	(12345)
DG	0	4	5	6	8	9
DGo	0	0	2	3	4	4
DGu	0	3	2	3	3	4
DG12	0	0	2	3	3	3
DG23	0	1	2	1	3	3
DG34	0	2	2	1	2	3
DG45	0	3	2	3	3	3
Hom	5	3	0	3	3	4

Крім того, при обговоренні результатів проведеного формалізованого аналізу мінливості забарвлення черепашок у популяціях молюсків з роду *Cepaea* та побудові графіків, зображених на рисунках 1 і 2, були використані дані щодо кількісного розподілу фенотипів серед черепашок *C. nemoralis* і *C. hortensis* з 5 смугами (табл. 3). Загалом до цього додаткового аналізу було залучено власні та літературні дані щодо майже 69 тис. черепашок, зібраних на території 5 європейських країн, а також США (інтродуковані популяції *C. nemoralis*). На рисунках 1 і 2 зображено не середні частоти морф у вибірках [26], а їхню частку від загальної кількості черепашок з 5 смугами, зібраних на певній території.

Таблиця 3

Матеріали, залучені до аналізу кількісного розподілу фенотипів серед черепашок з 5 смугами

Країна, регіон	Джерело інформації	Кількість екземплярів
Cepaea nemoralis		
Німеччина (контроль-1)	дані з архіву Ф.А. Шильдера [26]	1.987
Німеччина (контроль-2)	дані з архіву Ф.А. Шильдера [26]	3.461
Німеччина (о-в Рюген)	дані з архіву Ф.А. Шильдера [26]	3.646
Німеччина (о-в Хідензее)	літературні дані [22]	8.641
Чехія (Богемія)	літературні дані [15]	3.277
Росія (Нахабіно, Московська обл.)	власні збори, червень 2006 р. [6]	28
США (Нью-Йорк)	літературні дані [18]	452
США (Маріон, шт. Масачусетс)	літературні дані [13, 16]	305
Cepaea hortensis		
Німеччина (контроль)	дані з архіву Ф.А. Шильдера [26]	16.647
Німеччина (о-в Рюген)	дані з архіву Ф.А. Шильдера [26]	3.369
Німеччина (о-в Хідензее)	літературні дані [22]	19.119
Ісландія	літературні дані [19]	2.085
Чехія (Богемія)	літературні дані [15]	2.125
Україна (Львів)	власні збори, 1999-2003 рр.	3.722

Фенотипи (морфи) позначені згідно загальноприйнятої методики [4]. Спіральні темні смуги на черепашці пронумеровані арабськими цифрами в напрямку від шва між передостаннім і останнім обертом до пупка. Відсутність кожної смуги позначена "0" замість відповідної цифри, злиття двох або більшої кількості смуг – круглими дужками.

Аналогічно до попередніх робіт [1, 3-5], до форми *pallescens* відносили черепашки *C. vindobonensis* з відносно світлими (іноді – не зовсім чіткими) смугами на відносно темному (жовтуватому, коричнюватому) тлі, які зазвичай досить чітко відрізняються від черепашок з нормально-пігментованими (темно-коричневими або майже чорними) смугами на білуватому тлі.

Результати досліджень

Результати проведеного формалізованого статистичного аналізу фенетичної структури популяцій (табл. 4, 5) не можна розглядати відокремлено від еволюційної

Таблиця 4

Основні формалізовані показники мінливості забарвлення черепашок у популяціях *Cepaea*

Регіон	Інтенсивність забарвлення									Гомогенність забарвлення (Hom)		
	черепашки (DG)			верхньої частини(DGo)			нижньої частини (DGu)					
	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %
Cepaea nemoralis												
Хідензее	**2,60**	0,190	52,6	**1,16**	0,086	53,4	**1,03**	0,076	53,3	**4,07**	0,071	12,6
Рюген	**3,37**	0,357	59,0	**1,27**	0,167	73,1	**1,30**	0,170	72,3	**3,30**	0,122	20,6
Контроль-1	**2,72**	0,220	38,8	**0,63**	0,095	71,9	**1,28**	0,143	53,7	**3,00**	0,157	25,2
Контроль-2	**2,70**	0,234	52,8	**0,68**	0,096	85,7	**1,21**	0,135	67,5	**2,95**	0,172	35,6
Богемія	**3,16**	0,206	48,9	**1,06**	0,107	75,3	**1,20**	0,098	61,0	**2,74**	0,133	36,3
Між регіонами												
	2,91	0,150	11,5	**0,96**	0,129	30,0	**1,20**	0,048	8,8	**3,21**	0,232	16,2
Cepaea hortensis												
Ісландія	**5,35**	0,421	26,1	**2,43**	0,217	29,6	**2,04**	0,165	26,7	**1,65**	0,209	42,2
Хідензее	**3,42**	0,156	32,5	**1,39**	0,062	32,0	**1,36**	0,062	32,6	**1,75**	0,151	61,6
Рюген	**2,99**	0,360	60,2	**1,21**	0,146	60,4	**1,19**	0,146	61,4	**2,27**	0,320	70,5
Контроль	**2,79**	0,207	60,3	**1,21**	0,092	61,9	**1,09**	0,081	60,5	**2,92**	0,158	43,9
Богемія	**2,99**	0,382	67,7	**1,24**	0,159	68,1	**1,19**	0,153	67,8	**2,38**	0,352	78,3
Львів	**1,07**	0,201	88,0	**0,46**	0,088	90,8	**0,41**	0,076	86,4	**4,06**	0,171	19,7
Між регіонами												
	3,10	0,560	44,2	**1,32**	0,260	48,1	**1,21**	0,213	43,0	**2,50**	0,363	35,5
Cepaea vindobonensis												
Україна-З	**5,18**	0,081	4,7	**2,19**	0,081	11,1	**2,00**	0,001	0,1	**0,33**	0,068	60,9
Україна-ПЗ	**4,95**	0,031	2,8	**1,95**	0,031	7,2	**2,00**	0,001	0,2	**0,14**	0,019	61,2
Україна-ПС	**4,75**	0,084	6,1	**1,75**	0,084	16,6	**2,00**	0,001	0,1	**0,29**	0,077	90,8
Між регіонами												
	4,96	0,124	4,3	**1,96**	0,127	11,2	**2,00**	0	0	**0,25**	0,058	39,5

Примітки: З – захід; ПЗ – південний захід; ПС – південний схід; M – середнє арифметичне; m – похибка середнього арифметичного; Cv – коефіцієнт варіації.

Таблиця 5

Мінливість забарвлення окремих ділянок черепашки в популяціях *Cepaea*

Регіон	Інтенсивність забарвлення ділянок											
	підшовної (DG12)			надпериферійної (DG23)			підпериферійної (DG34)			надпупочної (DG45)		
	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %
Cepaea nemoralis												
Хідензее	**0,98**	0,073	53,3	**0,92**	0,067	52,2	**0,80**	0,058	52,2	**0,98**	0,073	53,3
Рюген	**1,10**	0,143	72,0	**1,39**	0,100	39,8	**1,32**	0,090	37,9	**1,24**	0,159	71,4
Контроль-1	**0,59**	0,086	70,6	**1,09**	0,064	28,2	**1,35**	0,095	33,9	**1,26**	0,142	54,0
Контроль-2	**0,64**	0,089	84,8	**1,13**	0,066	35,5	**1,34**	0,087	39,5	**1,20**	0,133	67,4
Богемія	**1,00**	0,100	74,6	**1,38**	0,056	30,4	**1,39**	0,047	25,2	**1,19**	0,097	61,2
Між регіонами												
	0,86	0,104	27,1	**1,18**	0,091	17,1	**1,24**	0,111	20,0	**1,17**	0,049	9,4
Cepaea hortensis												
Ісландія	**1,94**	0,128	21,9	**2,23**	0,180	26,9	**1,95**	0,152	25,9	**1,84**	0,106	19,2
Хідензее	**1,38**	0,062	32,0	**1,33**	0,061	32,6	**1,34**	0,061	32,6	**1,36**	0,062	32,6
Рюген	**1,18**	0,143	60,7	**1,15**	0,137	59,7	**1,15**	0,137	59,5	**1,19**	0,146	61,4
Контроль	**1,12**	0,084	60,8	**1,06**	0,077	59,0	**1,01**	0,073	58,5	**1,06**	0,079	60,3
Богемія	**1,16**	0,149	67,6	**1,19**	0,154	68,4	**1,13**	0,145	67,9	**1,18**	0,152	68,2
Львів	**0,44**	0,084	90,3	**0,42**	0,078	87,1	**0,40**	0,074	86,0	**0,41**	0,076	86,5
Між регіонами												
	1,20	0,198	40,3	**1,23**	0,238	47,4	**1,16**	0,204	42,8	**1,17**	0,189	39,4
Cepaea vindobonensis												
Україна-З	**1,95**	0,023	3,5	**2,16**	0,073	10,1	**2,00**	0,001	0,2	**2,00**	0,001	0,1
Україна-ПЗ	**1,92**	0,025	5,9	**1,93**	0,027	6,3	**2,00**	<0,001	0,1	**2,00**	0,001	0,2
Україна-ПС	**1,73**	0,080	16,1	**1,75**	0,082	16,3	**2,00**	0,001	0,1	**2,00**	0,001	0,1
Між регіонами												
	1,87	0,069	6,4	**1,95**	0,119	10,6	**2,00**	0	0	**2,00**	0	0

Примітки: аналогічно до таблиці 4.

історії та особливостей екології окремих видів роду *Cepaea* [25]. Хоча сучасні ареали *C. nemoralis* і *C. hortensis* значною мірою співпадають, теплолюбніший вид *C. nemoralis* має, очевидно, західно-європейське, а *C. hortensis* – середньо-європейське походження [8, 23, 27]. Відповідно до цього *C. hortensis* може просуватися далі на північ, його маргінальні популяції зареєстровані в Ісландії [7, 19], Фінляндії [28], Норвегії [20]. Крім того, *C. hortensis*, очевидно, можна вважати краще пристосованим до континентального клімату: не враховуючи відокремлених інтродукованих популяцій [6], його сучасний ареал простягається далі на схід, ніж у *C. nemoralis* [17].

Аналогічно, хоча обидва види можуть заселяти широкий спектр біотопів (від букових лісів до піщаних дюн), *C. nemoralis* надає перевагу відкритим (лучним, пасовищним) біотопам, а *C. hortensis* – чагарниковим заростям [10]. Відповідно в популяціях *C. hortensis* значну частку становлять черепашки з незлитими між собою смугами (фенотип 12345), а у *C. nemoralis* досить часто трапляються черепашки, верхня частина яких забарвлена значно світліше, ніж нижня: морфа 00345 та похідні від неї фенотипи – 003(45), 00(345) тощо.

Найчіткіше тенденція до освітлення верхньої частини черепашки виявляється у контрольних німецьких популяціях *C. nemoralis*: відношення DGu/DGo становить у середньому 1,8-2,0 (табл. 4). З просуненням на північ (о-ви Рюген і Хідензее) і на південний схід (Богемія) забарвлення нижньої частини черепашки (DGu) майже не змінюється, проте забарвлення її верхньої частини (DGo) стає темнішим у 1,5-2,0 рази. При цьому найсильніше змінюється середня інтенсивність забарвлення підшовної ділянки (табл. 5). Наслідком таких змін стає формування відносно рівномірно забарвленої черепашки, більш властивої для *C. hortensis* (табл. 4, 5). На о-ві Хідензее середнє значення DGo навіть дещо перевищує DGu, що є характерним також для популяцій *C. hortensis* з усіх досліджених регіонів (табл. 4).

Раніше при порівнянні фенетичної структури популяцій *C. nemoralis* і *C. hortensis* з Середньої (Німеччина) і Західної (Франція) Європи було відмічено, що просування середньо-європейського виду *C. hortensis* на захід призвело до збільшення подібності кількісної структури його поліморфізму з первинно західно-європейським видом *C. nemoralis* [25]. Це знайшло своє відображення у збільшенні відносної кількості черепашок з темнішим (рожевим, коричневим) фоновим забарвленням, черепашок з відсутністю окремих смуг, особливо 1-ої, 4-ої та 5-ої. У цьому випадку спостерігається аналогічна тенденція: *C. nemoralis*, краще пристосований до відносно м’якого і теплого клімату Західної Європи, з просуненням у прохолодніші частини свого сучасного ареалу або в регіони з більшою континентальністю клімату демонструє деякі особливості поліморфізму, більш властиві *C. hortensis*.

Серед основних формалізованих показників, розрахованих для аналізу мінливості забарвлення черепашки в популяціях *C. nemoralis* (табл. 4), лише один демонструє чітку залежність від ступеня континентальності клімату. Це гомогенність забарвлення черепашки (Hom), середнє значення якої не лише зменшується в напрямку від північного заходу (о-ви Хідензее і Рюген) до південного сходу (Богемія), але й досягає максимального значення на невеликому острові Хідензее, де вплив Балтійського моря на мікрокліматичні особливості заселених цепеями біотопів повинен бути більшим, ніж на великому о-ві Рюген.

Характерно, що збільшення у порівнянні з контролем гомогенності забарвлення черепашок на о-ві Хідензее супроводжується зниженням середньої інтенсивності їх забарвлення (DG), а на о-ві Рюген – зростанням того самого показника (табл. 4). У першому випадку це пояснюється не типово високою для *C. nemoralis* часткою морфи 00000 – у середньому близько 59% [26]. У другому випадку при практично незмінній порівняно з контролем частоті трапляння фенотипу 00000 суттєво зростає кількість черепашок з 5 смугами, а серед останніх – кількість черепашок зі злитими між собою смугами, особливо фенотипів (12)3(45), (123)(45) і (12345) [26]. Як було показано у попередній роботі [26], остання тенденція характерна загалом для популяцій *C. nemoralis*, розташованих вздовж узбережжя Балтійського моря, та пов'язана, очевидно, саме з кліматичними особливостями морського узбережжя. Відомо, що відносно темні морфи різних видів роду *Cepaea*, а також інших поліморфних видів наземних молюсків набувають селективної переваги в тих частинах свого ареалу, де клімат є помірно прохолодним, зі згладженими температурними коливаннями. Це стосується також окремих типів біотопів з відповідним мікрокліматом – лісів, ярів, північних схилів тощо [25].

Відсутність смуг на черепашці *C. nemoralis* і *C. hortensis* – домінантна ознака, отже, на черепашках морфи 00000 не виявляється фенотипічно більшість інших поліморфних спадкових ознак: відсутність окремих смуг, їх колір, злиття тощо. Тому висока (близько 50% та вище) частка морфи 00000 ускладнює аналіз реального кількісного розподілу цих ознак у популяціях. У таких випадках часто буває доцільним аналізувати кількісний розподіл окремих морф або груп морф не серед усіх особин, а лише серед особин із смугастими черепашками [26]. При такому методичному підході згадана вище тенденція до збільшення частоти трапляння відносно темних фенотипів для о-ва Хідензее є вираженою навіть сильніше, ніж для Рюгена. Так, сумарна частка фенотипів (12)3(45), (123)(45) і (12345) серед смугастих черепашок становить 28% для Рюгена, 39 і 51% для розташованих на узбережжі Балтійського моря міст Вісмар і Штральзунд, а на о-ві Хідензее досягає 70% [26].

Отже, на о-ві Хідензее спостерігаються 2 чітко виражені тенденції, одна з яких сприяє відбору особин з відносно світлими черепашками (фенотип 00000), друга – збільшенню кількості найтемніших фенотипів серед молюсків із смугастими черепашками. Якщо розглядати ці тенденції з точку зори їх впливу на інтенсивність забарвлення черепашок у популяціях, виражену в таблиці 4 середніми значеннями показників DG, DGo і DGu, вони є протилежно спрямованими. Проте обидва процеси сприяють зменшенню кількості відокремлених (дискретних) смуг на черепашці, максимальної у вихідного для роду *Cepaea* фенотипу 12345 [27]. Отже, забарвлення черепашок стає більш гомогенним або, іншими словами, "менш смугастим". Для о-ва Рюгена перша тенденція (збільшення кількості відносно світлих і гомогенно забарвлених черепашок) виражена досить слабко і виявляється не у збільшенні частки морфи 00000, як на о-ві Хідензее (див. вище), а в деякому зростанні відносної частоти трапляння морфи 00300. Так, у контрольних популяціях частка морфи 00300 серед молюсків із смугастими черепашками становить у середньому 36-39%, а на о-ві Рюген досягає 47% [26]. Таким чином, кліматичні особливості острівних біотопів можуть впливати не лише на середню інтенсивність забарвлення черепашок у популяціях, але й на середній рівень гомогенності їх забарвлення.

Додатково сприяє збільшенню гомогенності забарвлення черепашок у проаналізованих острівних популяціях *C. nemoralis* зростання частки особин з темнішим фоновим забарвленням черепашки (рожевим і особливо коричневим), що призводить до зменшення контрасту між фоном черепашки та кольором смуг. Так, в контрольних популяціях *C. nemoralis* частка жовтих черепашок становить у середньому 50-58%, на о-ві Рюген знижується до 30%, а на о-ві Хідензее – до 3%.

У богемських популяціях *C. nemoralis* спостерігається збільшення середньої інтенсивності забарвлення черепашок у вибірках порівняно з контролем і одночасно зниження гомогенності забарвлення (табл. 4). Якщо ці зміни мають адаптивний характер, збільшення континентальності клімату сприяє відбору тих особин *C. nemoralis*, черепашка яких має більшу кількість не злитих між собою смуг. Якщо розглянути кількісний розподіл морф лише серед молюсків з 5 смугами на черепашці (рис. 1), на о-вах Рюген і Хідензее переважають найтемніші фенотипи зі злиттям 3-5 смуг. Їх частка у 1,6-8,0 разів перевищує сумарну частку світліших і одночасно "більш смугастих" (тобто з більшою кількістю дискретних смуг) морф. А частка фенотипу 12345 коливається від 4% (Хідензее) до 18% (Рюген). У контрольних німецьких і богемських популяціях *C. nemoralis* частка морфи 12345 зростає до 46-51%, а сумарна частка найтемніших фенотипів знижується до 29-34%. Ще чіткіше ця тенденція виявляється в досліджених інтродукованих популяціях *C. nemoralis* з Північної Америки [13, 16, 18] та з околиць Москви [6], які змогли адаптуватися до значно більшої континентальності клімату порівняно з природним ареалом цього виду [6].

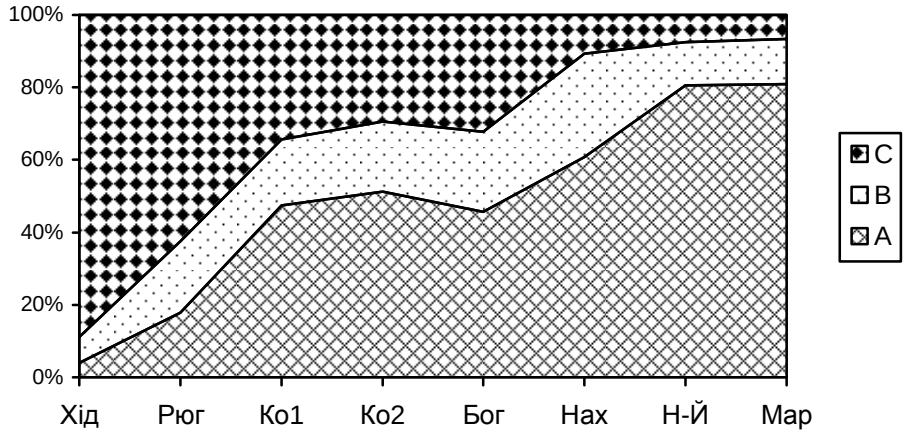


Рис. 1. Розподіл груп фенотипів серед черепашок *C. nemoralis* з 5 смугами: А – усі смуги не злиті між собою (фенотип 12345); В – одна пара злитих між собою смуг; С – більша кількість злитих смуг; Бог – Богемія, Ко – контроль, Мар – Маріон, Нах – Нахабіно, Н-Й – Нью-Йорк, Рюг – Рюген, Хід – Хідензее.

Таким чином, кліматичні особливості регіону, заселеного популяціями *C. nemoralis*, можуть впливати не лише на середню інтенсивність забарвлення черепашок, але й на гомогенність їх забарвлення. Загалом за ступенем

пристосованості до континентального клімату представників роду *Cepaea* можна розташувати наступним чином: найменш пристосований західно-європейський вид *C. nemoralis* – середньо-європейський *C. hortensis* – південно-східно-європейський степовий вид *C. vindobonensis*. У цьому ж напрямку зростає й середня частота трапляння в популяціях фенотипу 12345 [4, 15, 24, 26 та ін.].

Характерно, що у популяціях *C. vindobonensis* загалом рідко трапляються черепашки з відсутністю більше, ніж однієї смуги, або зі злиттям більше, ніж однієї пари смуг [1-4, 24 та ін.]. Це позначається на значно нижчому рівні гомогенності забарвлення черепашок (Hom) порівняно з двома іншими видами роду *Cepaea* (табл. 4). Повна відсутність смуг на черепашці, досить характерна для *C. nemoralis* і особливо для *C. hortensis* [24, 26 та ін.], загалом не є властивою для *C. vindobonensis*. Винятком є крайні варіанти форми *pallescens*, коли відносно світлі смуги майже повністю зливаються з темнішим, ніж звичайно, фоновим забарвленням черепашки [4], що може навіть ускладнювати точне визначення її фенотипу [2].

Наявність чітко виражених темних смуг на загальному світлому тлі черепашки часто спостерігається в тих представників надродини Helicoidea, які заселяють відкриті та (або) ксеротермні біотопи. Крім *C. vindobonensis*, серед представників наземної малакофауни України можна згадати степові види з родів *Helicella*, *Helicopsis*, *Xeropicta*; занесений до Криму вид середземноморського походження *Eobania vermiculata* (O.F. Müller, 1774). Серед видів роду *Helix* чіткі темні смуги на світлому тлі характерні для *Helix albescens* Rossmässler, 1839 – циркумпонтичного виду, ареал якого охоплює південну частину України з Кримським півостровом. У розповсюдженого на заході та менше на південному заході країни *Helix lutescens* Rossmässler, 1837 черепашка переважно світла без смуг або лише з їх невиразними слідами. Проте у південніших (тепліших) частинах ареалу можуть спостерігатися особини з чітко вираженими темними смугами. Наприклад, у деяких досліджених популяціях *H. lutescens* з Чернівецької області частка таких особин сягала 20-50% [4]. У малакологічному фонді Державного природознавчого музею НАН України зберігаються окремі черепашки *H. lutescens* з чіткими темними смугами, зібрані в Чортківському р-ні Тернопільської обл. (інв. № 603), в Новоселицькому р-ні Чернівецької обл. (інв. № 1945). Також автор статті спостерігав подібні особини в 1999 р. у дельті Дністра на території Одеської області.

Слід згадати, що до надродини Helicoidae належать наземні молюски відносно великого розміру, які часто відкрито мешкають на поверхні ґрунту або на рослинах (на відміну від дрібніших форм, часто пов’язаних з підстилкою, верхніми шарами ґрунту або гнилою деревиною). Отже, для таких видів теоретично можна було б очікувати освітлення забарвлення черепашки в умовах більшої інсоляції, кінцевою стадією якого мало б бути формування білуватої черепашки без смуг. До цього часу наявність смуг на черепашці, зокрема у степових видів, розглядалася майже виключно як приклад криптичного забарвлення. А потенційна роль темних смуг у терморегуляції наземних молюсків зводилася лише до збільшення інтенсивності забарвлення черепашки та, як наслідок цього – до збільшення кількості поглинутого черепашкою сонячного випромінювання [9, 12 та ін.]. Але формування темніших черепашок у цепей і деяких інших поліморфних видів наземних молюсків може відбуватися двома шляхами: збільшенням інтенсивності фонового забарвлення черепашки або появою на ній темних смуг, збільшенням їх кількості, ширини,

злиттям окремих смуг між собою тощо. Аналіз накопиченого різними дослідниками фактичного матеріалу дозволяє припустити, що ці шляхи не є рівнозначними з екологічної точки зору, зокрема, в онтогенезі [25]. Тому не виключено, що темні смуги на світлому тлі можуть мати особливе терморегуляційне значення, механізм якого до цього часу майже не досліджений і теоретично не обґрунтований.

У проаналізованих популяціях *C. vindobonensis* середня інтенсивність забарвлення черепашки (DG) знижується в напрямку від західного регіону України до її південно-східної частини (табл. 4). При цьому відповідно знижується частка черепашок зі злитими між собою смугами (переважно фенотип 1(23)45) і зростає відносна кількість черепашок з відсутністю окремих смуг (майже виключно фенотип 10345) [1-5]. Проте навіть на південному сході України фенотип 12345 залишається домінуючим у популяціях *C. vindobonensis*, а його частка коливається в середньому від 83% на півдні Донецької області до 59% на її півночі [1].

Вирахувана середня гомогенність забарвлення черепашок (Hom) виявилася нижчою для південного заходу, а не для південного сходу України: відповідно 0,14 і 0,29 (табл. 4). Проте для південного заходу є характерною досить висока частка у популяціях *C. vindobonensis* форми *pallescens* [2, 4], що також можна розглядати як один із шляхів збільшення гомогенності забарвлення черепашок. Характерно, що частка форми *pallescens* у проаналізованих вибірках з Миколаївської області [2] позитивно скорельована з середньою гомогенністю забарвлення (Hom) черепашок з нормально пігментованими смугами: коефіцієнт лінійної кореляції Пірсона дорівнює 0,516 ($\alpha<0,05$). Зв'язок частоти трапляння форми *pallescens* з середньою інтенсивністю забарвлення (DG) черепашок з нормально пігментованими смугами є значно слабшим (-0,309) і не досягає статистично значущого рівня ($\alpha>0,18$). Отже, збільшення частки форми *pallescens* у популяціях *C. vindobonensis* є більш пов'язаним не із загальним освітленням черепашок [4], а із збільшенням гомогенності їх забарвлення.

На південному сході форма *pallescens* майже повністю відсутня: серед 12 досліджених популяцій вона була присутня лише в одному біотопі зі специфічним мікрокліматом, а саме в очеретяних заростях на березі озера [1]. На заході України форма *pallescens* трапляється досить регулярно, проте вона була повністю відсутня або представлена невеликою кількістю особин на досліджених відкритих схилах з вапняковими відслоненнями [3, 4], тобто знову в біотопах зі специфічними мікрокліматичними умовами. На нашу думку, виявлені закономірності підтверджують потенційну роль смугастого забарвлення черепашок у терморегуляції наземних молюсків.

Обидва розглянуті вище види роду *Cepaea* еволюціонували в умовах відносно теплого клімату Західної (*C. nemoralis*) або Південно-Східної (*C. vindobonensis*) Європи, при досить високому рівні інсоляції. Для обох видів можна вважати нехарактерним утворення світлих (білих або майже білих) черепашок без смуг. У популяціях *C. nemoralis* фенотип 00000 представлений переважно черепашками з рожевим або коричневим фоновим забарвленням [6, 25 та ін.]. На черепашках *C. vindobonensis* відсутньою буває переважно одна смуга [1-5, 24]; часто освітлення верхньої частини черепашки відбувається не шляхом зникнення двох верхніх смуг, а шляхом їх звуження [1, 2, 4]. А у випадку крайніх проявів форми *pallescens*, які можуть призводити до утворення відносно однорідно забарвлених черепашок (див.

вище), загальне тло черепашки стає відносно темним (жовтуватим або навіть коричнюватим).

На відміну від згаданих вище видів, типовим біотопом *C. hortensis* можна вважати чагарникові зарості. З усіх видів роду *C. hortensis* найкраще пристосований до холодного клімату; його сучасний ареал простягається значно далі на північ порівняно з *C. nemoralis* і особливо зі степовим видом *C. vindobonensis*. Відповідно у популяціях *C. hortensis* одним з домінуючих фенотипів є жовті черепашки без смуг. Очевидно, такі фенотипи є стійкішими не лише до екстремально високих або низьких температур, але й до різких змін зовнішньої температури [7, 25].

Якщо розглянути зміни забарвлення черепашок у проаналізованих популяціях *C. hortensis* у напрямку від Ісландії, де мешкають маргінальні північні популяції цього виду, до заходу України (інтродуковані львівські колонії, адаптовані до більш континентального клімату порівняно з природним ареалом виду), можна виявити декілька загальних тенденцій, пов'язаних між собою: 1) зростання частки черепашок без смуг (морфа 00000) – в середньому від 13% в Ісландії до 80% у Львові; 2) зниження середньої інтенсивності забарвлення черепашок (DG) – від 5,35 до 1,07 (табл. 4); 3) зростання середнього рівня гомогенності забарвлення черепашок (Hom) – від 1,65 до 4,06. При цьому частка фенотипу 12345 серед черепашок з 5 смугами (рис. 2) завжди залишається високою, сягаючи мінімального значення (49%) в Ісландії та максимального значення (89%) на о-ві Хідензее. Таким чином, для *C. hortensis* не вдалося виявити тенденції до зростання відносної частоти трапляння морфи 12345 зі збільшенням континентальності клімату, характерної для *C. nemoralis* (див. вище).

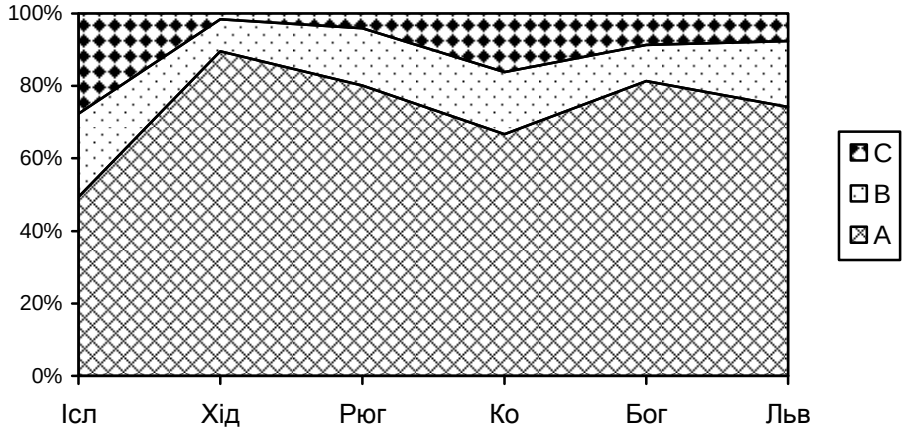


Рис. 2. Розподіл груп фенотипів серед черепашок *C. hortensis* з 5 смугами: A – усі смуги не злиті між собою (фенотип 12345); B – одна пара злитих між собою смуг; C – більша кількість злитих смуг; Бог – Богемія, Ісл – Ісландія, Ко – контроль, Льв – Львів, Рюг – Рюген, Хід – Хідензее.

Розглянемо скорельованість окремих показників у популяціях різних видів *Cepaea* та в різних регіонах (табл. 6). Середня інтенсивність забарвлення верхньої

Таблиця 6

Скорельованість вирахуваних показників у популяціях *Cepaea*

Регіон	Значення коефіцієнту Пірсона для пари показників							
	DGo/DGu	DG12/DG23	DG12/DG34	DG12/DG45	DG23/DG34	DG23/DG45	DG34/DG45	DG-Hom
Cepaea nemoralis								
Хідензее	0,998**	**0,980****	**0,977****	**0,999****	**0,997****	**0,982****	**0,979****	-0,920**
Рюген	0,978**	0,963**	0,944**	0,987**	0,981**	0,946**	0,954**	-0,874**
Контроль-1	0,269	0,796**	0,227	0,262	0,681**	0,576*	0,941**	-0,854**
Контроль-2	0,655**	0,879**	0,614**	0,659**	0,858**	0,796**	0,951**	-0,924**
Богемія	0,964**	0,921**	0,884**	0,968**	0,965**	0,884**	0,898**	-0,897**
Cepaea hortensis								
Ісландія	0,982**	0,981**	0,993**	0,972**	0,985**	0,960**	0,969**	-0,127
Хідензее	0,995**	**0,997****	0,994**	0,996**	**0,999****	0,998**	0,999**	-0,994**
Рюген	0,984**	0,993**	0,992**	0,988**	0,995**	0,990**	0,997**	-0,997**
Контроль	0,989**	0,995**	0,990**	0,994**	0,994**	0,996**	0,995**	-0,875**
Богемія	0,991**	0,991**	0,997**	**0,998****	0,989**	0,992**	0,995**	-0,956**
Львів	0,998**	**0,997****	**0,998****	**0,998****	**0,999****	**>0,999****	**>0,999****	-0,996**
Cepaea vindobonensis								
Україна-З	0,127	0,818*	**0,266**	0,150	**0,661**	0,144	0,121	0,871*
Україна-ПЗ	0,365	0,965**	-0,287	**0,413**	-0,217	**0,311**	-0,305	-0,402
Україна-ПС	0,013	**0,994****	0,262	0,005	0,263	0,010	**0,924****	-0,968**

Примітки: З – захід; ПЗ – південний захід; ПС – південний схід; * – достовірно при α<0,01; ** – достовірно при α<0,001; решту умовних позначень див. у методиці. Жирним шрифтом виділено максимальні значення для кожної пари ділянок; підкреслено максимальні значення для кожного регіону.

(DGo) та нижньої (DGu) частини черепашки є найбільш скорельованою у *C. hortensis*. У всіх проаналізованих регіонах коефіцієнт лінійної кореляції Пірсона для цієї пари ознак є дуже високим і перевищує 0,98 (табл. 6). У контрольних німецьких популяціях *C. nemoralis* коефіцієнт кореляції знижується до 0,27-0,65; у решти проаналізованих регіонів є не меншим 0,96, отже, наближається, а для Хідензее навіть перевищує аналогічні показники у *C. hortensis* (табл. 6). У *C. vindobonensis* середня інтенсивність забарвлення нижньої частини черепашки (DGu) залишається майже незмінною в межах окремих популяцій, регіонів і навіть між регіонами (табл. 4). Тому відсутня статистично достовірна залежність між інтенсивністю забарвлення верхньої (відносно мало змінною у порівнянні з іншими видами роду *Cepaea*) та нижньої (практично незмінної) частини черепашки. У *C. nemoralis* середня інтенсивність забарвлення черепашки (табл. 4) або її окремих фрагментів (табл. 4, 5) у популяціях є значно мінливішою ознакою, ніж у *C. vindobonensis*. Проте мінливість забарвлення верхньої частини черепашки в більшості випадків дещо перевищує мінливість забарвлення її нижньої частини. Це також можна вважати пристосуванням до існування у відкритих біотопах з високим рівнем інсоляції, де адаптація до конкретних мікрокліматичних умов відбувається переважно за рахунок інтенсивності забарвлення верхньої частини черепашки.

Якщо розглядати інтенсивність забарвлення кожної з 4 виділених ділянок черепашки (табл. 5), у контрольних німецьких популяціях *C. nemoralis* найтісніше скорельованим є забарвлення підпериферійної (DG34) та надпупкової (DG45) ділянок, коефіцієнт лінійної кореляції Пірсона для яких становить 0,94-0,95 (табл. 6). Дещо нижчою є скорельованість забарвлення двох верхніх ділянок черепашки (DG12 і DG23), коефіцієнт Пірсона для яких дорівнює 0,80-0,88. Між верхніми (DG12, DG23) та нижніми (DG34, DG45) ділянками черепашки рівень кореляції значно нижчий та не завжди сягає статистично значущого рівня (табл. 6). Так, на першій контрольній ділянці інтенсивність забарвлення підшовної ділянки черепашки (DG12) змінюється майже незалежно від інтенсивності забарвлення її нижньої частини. Це призводить до збільшення контрасту між забарвленням верхньої та нижньої частини черепашки в частині популяцій (рис. 3), що можна розглядати як адаптацію до існування у відкритих біотопах з високим рівнем інсоляції [25].

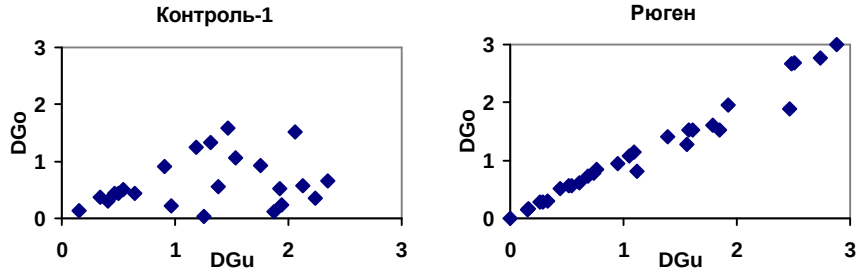


Рис. 3. Співвідношення середньої інтенсивності забарвлення верхньої (DGo) та нижньої (DGu) частини черепашки в популяціях *C. nemoralis* з різних регіонів. У правій нижній частині графіків – популяції з відносно світлим верхом і темним низом черепашок.

Як вже згадувалося вище, з просуненням на північ (о-ви Рюген і Хідензее) та південний схід (Богемія) середня інтенсивність забарвлення верхньої частини черепашки в популяціях *C. nemoralis* зростає (табл. 4). При цьому найбільш скорельованою стає інтенсивність забарвлення підшовної та надпупкової, над- і підпериферійної ділянок. У першому випадку коефіцієнт кореляції Пірсона є не меншим 0,97, у другому – 0,96 (табл. 6). Зростає порівняно з контролем й рівень кореляції для інших пар ділянок, за винятком DG34 і DG45. Скорельованість середньої інтенсивності забарвлення цієї пари ділянок, по-перше, змінюється не так сильно, по-друге, рівень кореляції дещо знижується в напрямку від північного заходу до південного сходу, тобто, зі зростанням континентальності клімату.

Загалом скорельованість інтенсивності забарвлення різних ділянок черепашки є найвищою для острівних популяцій *C. nemoralis*, особливо для популяцій з невеликого о-ва Хідензее. Для *C. hortensis* скорельованість середньої інтенсивності забарвлення різних ділянок черепашки в популяціях є загалом вищою, ніж у *C. nemoralis* (табл. 6). При цьому вона досягає максимального рівня в інтродукованих львівських колоніях *C. hortensis* (не нижче 0,997 для усіх пар ділянок), дещо меншою є на о-ві Хідензее (не нижче 0,994). В усіх випадках йдеться про відносно невеликі та ізольовані території, заселені цепеями [26].

У проаналізованих популяціях *C. vindobonensis* скорельовано змінюється переважно лише забарвлення верхньої частини черепашки (табл. 6). При цьому рівень кореляції між середньою інтенсивністю забарвлення підшовної та надпериферійної ділянок дещо зростає у напрямку від заходу (0,82) до південного сходу (0,99) України.

Якщо порівняти мінливість середньопопуляційних значень вирахуваних формальних показників (табл. 4, 5) у кожному з проаналізованих регіонів і мінливість їх середньорегіональних значень, можна зробити наступні висновки:

1) у *C. nemoralis* пристосування до макрокліматичних особливостей окремих регіонів відбувається переважно за рахунок середньої інтенсивності забарвлення верхньої частини черепашки (особливо її підшовної ділянки), а до мезо- і мікрокліматичних особливостей заселених молюсками біотопів у межах одного регіону – за рахунок середньої інтенсивності забарвлення і верхньої, і нижньої частини;

2) у *C. hortensis* в обох випадках майже однаково змінюється середня інтенсивність забарвлення усіх ділянок черепашки;

3) у *C. vindobonensis* середня інтенсивність забарвлення нижньої частини черепашки залишається майже незмінною в межах окремих регіонів і між регіонами; отже, пристосування до макро- і мікрокліматичних особливостей заселених молюсками біотопів відбувається виключно за рахунок верхньої частини черепашки.

Таким чином, чим тісніший зв'язок виду з відкритими, а особливо з відкритими ксеротермними біотопами (див. вище), тим більшого адаптивного значення набуває забарвлення верхньої частини черепашки, тим слабшою є залежність середньої інтенсивності забарвлення верхньої та нижньої частини черепашки в популяціях. І, навпаки, для типово чагарникового виду *C. hortensis* характерною є висока скорельованість інтенсивності забарвлення різних ділянок черепашки (табл. 6). Це можна пояснити тим, що при пересуванні по гілках і листю чагарників нижня частина черепашки досить часто виявляється зорієнтованою догори. Отже, різні

ділянки черепашки можуть майже однаково освітлюватися сонцем. За таких умов формування черепашки з відносно світлим верхом і темним низом може виявитися селективно невигідним.

Висновки

Проведена робота показала перспективність використання формалізованого статистичного аналізу для екологічної інтерпретації результатів фенетичних досліджень поліморфних видів наземних молюсків, зокрема представників роду *Cepaea*. Запропонована методика може бути у подальшому використана для видів, вихідним типом забарвлення яких є відносно світла черепашка з 5 темними смугами, наприклад, для розповсюдженого на півдні України *Helix albescens* [4].

Результати формалізованого статистичного аналізу не лише підтверджують деякі закономірності, отримані шляхом аналізу частот окремих фенотипів або їхніх груп [26], але й доповнюють їх, дозволяють отримати цілісніщу картину змін забарвлення черепашок у популяціях під впливом кліматичних факторів.

Результати проведеного аналізу підтвердили деякі зроблені раніше теоретичні припущення [25], зокрема, щодо зв'язку видоспецифічних особливостей фенетичної структури з еволюційною історією та екологією молюсків роду *Cepaea*.

Встановлено, що у видів, добре пристосованих до існування у відкритих біотопах з високим рівнем інсоляції, гомогенність забарвлення черепашок у популяціях зменшується зі зростанням континентальності клімату. Чітко відокремлені дискретні смуги на черепашці, можливо, виконують терморегуляційну функцію, не обмежену зростанням середньої інтенсивності забарвлення черепашки.

1. Гураль-Сверлова Н.В., Мартынов В.В. Конхологические особенности популяций *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на территории Донецкой области // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона: Межвед. сб. науч. работ / Отв. ред. С.В. Беспалова. – Донецк: ДонНУ, 2007. – Вып. 7. – С. 85-92.
2. Крамаренко С.С., Хохуткин И.М., Гребенников М.Е. Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Cepaea vindobonensis* (Pulmonata; Helicidae) в урбанизированных и природных популяциях // Экология. – 2007. – № 1. – С. 42-48.
3. Сверлова Н.В., Кирпан С.П. Фенетична структура популяцій *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на заході України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2004. – Т. 19. – С. 107-114.
4. Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. – Львов, 2006. – 226 с.
5. Сверлова Н.В. Вплив урбанізації на конхологічні параметри *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на заході України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2007. – Вип. 23. – С. 85-94.
6. Сверлова Н.В. Особенности фенетической структуры интродуцированных популяций *Cepaea nemoralis* // Фальцфейнівські читання: Зб. наук. праць. – Херсон: ПП Вишемирський, 2007. – С. 287-292.
7. Arnason E., Grant P.R. Climatic selection in *Cepaea hortensis* at the northern limit of its range in Iceland // Evolution. – 1976. – Vol. 30. – P. 499-508.
8. Boettger C.R. Die Verbreitung der Landschneckengattung *Cepaea* Held in Deutschland // Arch. Moll. – 1926. – B. 58. – S. 11-24.
9. Cain A.J. Ecology and ecogenetics of terrestrial molluscan populations // The Mollusca Ecology / Ed. W.D.Russel-Hunter. – London: Academ. Press, 1983. – Vol. 6. – P. 597-647.

10. Cameron R.A.D., Carter M.A., Palles-Clark M.A. *Cepaea* on Salisbury Plain: patterns of variation, landscape history and habitat stability // Biol. J. Linn. Soc. – 1980. – Vol. 14, № 3-4. – P. 335-358.
11. Cameron R.A.D. *Cepaea* research 1900-1950; to many problems for a solution? // Arch. Nat. Hist. – 1997. – Vol. 25, № 3. – P. 401-412.
12. Clarke B.C., Arthur W., Horsley D.T., Parkin D.T. Genetic variation and natural selection in pulmonate molluscs // Pulmonates / Eds. V.Fretter, J.F.Peake. – New York: Academ. Press, 1978. – Vol. 2A. – P. 219-270.
13. Clench W.J. Additional notes on the colony of *Helix nemoralis* at Marion, Mass. // Nautilus. – 1930. – Vol. 44. – P. 13-14.
14. Goodhart C.B. Why are some snails visibly polymorphic, and others not? // Biol. J. Linn. Soc. – 1987. – Vol. 31. – P. 35-58.
15. Honěk A. Distribution and shell colour and banding polymorphism of the *Cepaea* species in Bohemia // Acta Soc. Zool. Bohem. – 1995. – Vol. 59. – P. 63-77.
16. Johnson C.W. Further notes on the colony of *Helix nemoralis* in Massachusetts // Nautilus. – 1927. – Vol. 41. – P. 47-49.
17. Kerney M.P., Cameron R.A.D., Jungbluth J.H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. – Hamburg; Berlin: Parey, 1983. – 384 s.
18. Landman M.A. Statistics on a colony of *Cepaea nemoralis* // Nautilus. – 1956. – Vol. 69, № 3. – P. 104-106.
19. Owen D.F., Bengtson S.A. Polymorphism in the land snail *Cepaea hortensis* in Iceland // Oikos. – 1972. – Vol. 23. – P. 218-225.
20. Rost H. Studies on *Cepaea hortensis* (Müll.) in Northern Norway // Astarte. – 1952. – Vol. 2. – P. 1-10.
21. Schilder F.A. Über die Bändervariationen unserer *Cepaea*-Arten // Archiv für Molluskenkunde. – 1923. – B. 55. – S. 63-72.
22. Schilder F.A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. – Jena: G.Fischer-Verlag, 1953. – 92 S.
23. Schilder F.A., Schilder M. Zum Problem des Zusammenlebens nahe verwandter Tierarten // Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. – 1955. – B. 4, H. 5. – S. 941-976.
24. Schilder F.A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas. – Jena: G.Fischer-Verlag, 1957. – S. 93-206.
25. Sverlova N. Landschnecken-Farbpolymorphismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malak. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2004. – B. 22. – S. 131-145.
26. Sverlova N. Zur Auswertung der Diversität und Struktur des Polymorphismus bei den Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Muller, 1774) und *C.nemoralis* (Linné 1758) am Beispiel isolierter Populationen // Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe. – 2004. – B. 80, H. 2. – S. 159-180.
27. Taylor J.W. Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. – Vol. 3. – Leeds, 1914. – 522 p.
28. Valovirta I., Halkka O. Colour polymorphism in northern peripheral populations of *Cepaea hortensis* // Hereditas. – 1976. – Vol. 83. – P. 123-126.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: sverlova@museum.lviv.net

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 79-84

УДК 631.4

О.Л. Орлов

СТВОРЕННЯ СИСТЕМИ ҐРУНТОВИХ ЕТАЛОНІВ ДЛЯ ПОТРЕБ МОНІТОРИНГУ ҐРУНТІВ

Орлов О.Л. **Создание системы почвенных эталонов для потребностей мониторинга почв //** Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 79-84.

На основании исследований природных и антропогенных почв запада Украины разработана система, а также методика выделения и документирования почвенных эталонов. Исходя из необходимости адекватной оценки состояния почв всех объектов земельного фонда, почвенные эталоны разделены на 3 категории: эталоны природных почв, эталоны окультуренных почв и эталоны антропогенных почв. Эталоны природных почв включают типичные региональные почвы, которые не подвергались антропогенному влиянию. Эталоны окультуренных почв включают высокоплодородные сельскохозяйственные почвы. Эталоны антропогенных почв включают разнообразные урбаноземы и техноземы.

Orlov O.L. **The soils etalons in a soil monitoring system** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 79-84.

Based of researching of natural and anthropogenic soils of the Western Ukraine a systematization and documentation methodology of soil etalons have been proposed. All soil etalons have been divided into three categories: etalons of natural soils, etalons of cultivated soils and etalons of anthropogenic soils. The etalons of natural soils include typical regional soils, which were not suffered anthropogenic transformation. The etalons of cultivated soils include high-fertile agricultural soils, which are sampled of rational cultivated lands. The etalons of anthropogenic soils include various technosoils and urbanosoils.

Антропогенний вплив на природні екосистеми в останні десятиріччя зріс настільки, що призвів до значної деградації їхнього найбільш консервативного компоненту – ґрунту. Особливо актуальною ця проблема є в Україні, де площі сільськогосподарських угідь займають понад 70% території і 80% з яких розорані, що значно перевищує екологічні норми [4]. Це викликало необхідність створення системи контролю за станом ґрунтового покриву, діагностики його змін, розробки заходів щодо істотного підвищення родючості ґрунтів та запобігання розвитку негативних процесів ґрунтоутворення.

З метою реалізації положень Земельного кодексу України, Законів України "Про охорону земель" і "Про державний контроль за використанням та охороною земель" Кабінет Міністрів прийняв ряд постанов направлених на здійснення моніторингу ґрунтів. На жаль, всі ці документи спрямовані передусім на розробку системи заходів раціонального використання та відновлення господарського потенціалу ґрунтів на землях сільськогосподарського призначення. Проте будь-яка ґрунтово-охоронна діяльність не можлива без єдиної системи ґрунтових еталонів, сукупність яких утворює каркас ґрунтового та ландшафтного різноманіття регіону. Система ґрунтових еталонів повинна стати основою для оцінки впливу господарської діяльності на ґрунтові процеси, розробки механізмів науково-обґрунтованого ведення

господарської діяльності, створення оптимальних систем землеробства, раціонального використання та створення умов поновлення родючості ґрунтів.

Список ґрунтових еталонів поряд з виконанням вищезгаданих завдань є і основою для створення Червоної книги ґрунтів. Роботи щодо формування регіональних списків еталонних ґрунтів протягом кількох десятиліть проводяться на теренах Росії, Молдови, Польщі та України. Вчені Молдови першими на пострадянському просторі звернули увагу на необхідність створення Червоної книги ґрунтів [3]. Ними було виділено 5 категорій ґрунтів державного фонду, які потребують охорони. В Росії цю ідею підтримав та розвинув Є.Д. Нікітін [5], з подання якого була створена робоча група по Червоній книзі і особливій охороні ґрунтів Докучаєвського товариства ґрунтознавців при РАН [8]. Ця група розробила підходи щодо створення списків "ценных почвенных объектов", і на даний час займається збором інформації та координацією роботи із створення регіональних Червоних книг ґрунтів. На сьогодні вже вийшли з друку Червоні книги ґрунтів деяких регіонів Росії, зокрема Калмикії [8], Чорноземної зони [9], Південного Уралу [1]. На теренах Польщі ще в 1983 р. було виділено 139 об’єктів – "еталонних ґрунтових територій" (glebowych powierzchni wzorcowich), які охоплюють всю країну і фактично створюють мережу ґрунтоохоронних територій [10]. В Україні дослідження цього напрямку започаткував О.В.Клімов [2], який на основі узагальнення зарубіжного досвіду та вивчення особливостей ґрунтового покриву України розробив критерії виділення категорій ґрунтів, що потребують охорони, і склав переліки ґрунтів, що входять до їхнього складу. На жаль, незважаючи на значні досягнення у розв’язанні концептуальних питань щодо охорони ґрунтів, практичний аспект цього завдання в нашій державі залишається невирішеним, оскільки створення списку еталонних ґрунтів само по собі не в змозі забезпечити захист їх від деградації та знищення. Для реальної охорони ареалів еталонних ґрунтів необхідна розробка ландшафтно-екологічної мережі заповідних об’єктів, яка б охоплювала весь спектр таких ґрунтів. Тому першочерговим кроком в цьому напрямку, на нашу думку, має стати облік ґрунтових еталонів та виділення у місцях їхньої локалізації територій, що підлягають охороні. В подальшому такі ділянки будуть основою для створення державної ґрунтоохоронної мережі.

На сьогодні в Україні існує значна кількість установ, які контролюють ті чи інші параметри стану ґрунтів. Це обласні проектно-дослідницькі станції хімізації, обласні філіали Українського науково-дослідного і проектно-розвідувального інституту "Укрземпроект", мережа пунктів спостережень інституту "Укргеологія", обласні сільськогосподарські дослідні станції тощо. Проте, на жаль, напрями роботи цих організацій ніхто не координує, що призводить до розпорошеності даних щодо стану ґрунтів. З метою запровадження загальнодержавної системи моніторингу ґрунтів співробітниками Українського науково-дослідного інституту ґрунтознавства і агрохімії ім. О.Н. Соколовського під керівництвом В.В. Медведєва розроблено наукові та організаційні засади створення ґрунтового моніторингу. В них передбачено створення 2696 постійних пунктів контролю на території як природних об’єктів (ліси, заповідники), так і еталонних об’єктів високого рівня використання ґрунтів (держсортодільниці, варіанти стаціонарних дослідів, поля господарств, де впроваджено контурно-меліоративну систему землеробства). Діагностика стану ґрунтів передбачає оцінку змін структури ґрунтового покриву, трансформації земельних угідь, темпів трансформації основних властивостей ґрунтів (вмісту

гумусу, pH, ємкості вбирання, фізичного, водного, повітряного і поживного режимів, біологічної активності ґрунтів, забруднення), інтенсивності прояву процесів ерозії, показників меліоративного стану та оцінки ефективної родючості [7].

Таким чином, критерії виділення та перелік даних щодо властивостей ґрунтів дозволяють на основі запропонованих постійних пунктів контролю створити загальнодержавну базу даних ґрунтових еталонів, за умови долучення до неї деяких відмін урбаногенних та техногенних ґрунтів.

Тривалі та різнопланові дослідження природних і антропізованих ґрунтів, здійснених працівниками лабораторії "Екології та антропогенезу ґрунтів" ДПМ НАНУ на заході України, дозволили розробити систему і методику виділення та документування ґрунтових еталонів при проведенні моніторингових досліджень. Виділено 3 категорії таких еталонів, а саме: еталони природних ґрунтів, еталони окультурених ґрунтів та еталони антропогенних ґрунтів.

До категорії еталонів природних ґрунтів необхідно включити ґрунти, які є невід'ємною частиною цінних ґрунтово-рослинних комплексів та приурочені до типових для регіону природних біогеоценозів, які не зазнали антропогенної трансформації. За даними О.В. Клімова [2], на території України поширені 255 видів природних ґрунтів, які потребують охорони. З них 112 видів знаходяться на межі зникнення. Ареали поширення ґрунтів цієї категорії необхідно виділити і охороняти на теренах вже існуючих природоохоронних об'єктів. Дані щодо властивостей ґрунтів цієї категорії доцільно використовувати для оцінки змін, які відбуваються під впливом лісогосподарського та рекреаційного навантаження.

Еталони окультурених ґрунтів ідентифікуються як дуже окультурені ґрунти різноманітних господарств, як моделей високої родючості. Ґрунти цієї категорії повинні виділятись на території еталонних об'єктів високого рівня використання ґрунтів, таких як держсортодільниці, варіанти стаціонарних дослідів, поля господарств, де впроваджено контурно-меліоративну систему землеробства. Ґрунти цієї категорії повинні слугувати взірцями збалансованого землеробства для земель сільськогосподарського призначення.

До еталонів антропогенних ґрунтів повинні бути включені деякі відміни урбаногенних (урбаноземи) та техногенних (техноземи) ґрунтів з метою збереження інформації про найбільш вдалі варіанти конструювання людиною ґрунтового профілю. Тривалі моніторингові дослідження таких еталонів дозволять отримати абсолютно нові та цінні наукові дані щодо перебігу подальших процесів ґрунтоутворення, функціонування антропогенних ґрунтів та забезпечення ними оптимальних умов життєдіяльності всіх компонентів біоценозу. Отримана інформація дозволить відшукати ощадливі шляхи рекультивації ґрунтових белендів та відновити санітарні функції антропогенно утворених ґрунтів.

При створенні ґрунтоохоронної мережі найбільші проблеми виникають з виділенням еталонів природних ґрунтів, оскільки, незважаючи на значну кількість природоохоронних об'єктів, в переважної більшості з них ґрунтовий покрив залишається малодослідженим. Окремі дані щодо ґрунтового різноманіття охоронної території наводяться лише для природних та біосферних заповідників та, частково, національних і ландшафтних парків, тоді як дані про ґрунти інших заповідних об'єктів фактично відсутні. Окрім цього, в жодному з об'єктів ПЗФ не проводяться дослідження направлені на створення ґрунтоохоронної інфраструктури.

Код та порядковий номер еталона **ЕПГ № 1**
Назва ґрунту
алювіальний лучний буроземний сильноглейовий
Координати об’єкта (за даними JPS) Висота н.р.м. (за даними JPS)
N 48°13’889” E 22°48’790” **128**
Країна Область
Україна **Закарпатська**
Район Населений пункт
Берегівський **с. Великі Береги**
Місце відбору
заказник "Атак", центральна заплава на правому березі р. Боржава
Фізико-географічна область (район)
Закарпатська низовина
Рельєф
понижена ділянка
Рослинне угруповання
дубово-ясенево-грабовий ліс
Ґрунтотворна порода
алювіальні відклади
Опис ґрунтового розрізу:

Індекс горизонту	Потужність горизонту	Морфологічний опис горизонту
Hoal	0-0,5 см	Відпад трав’яної рослинності з домішками опаду деревних порід, вологий, слаборозкладений;
Hd (gl)	0,5-10,5см	Бурий з прожилками вохристого кольору, свіжий, пухкий, важкосуглинковий, дрібногрудкуватий, густо пронизаний корінням, перехід рівний, різкий;
HPgl	10,5-24,5см	Бурувато-палевий з прожилками та включеннями вохристо-червонуватих та сизих кольорів, свіжий, ущільнений, грудкуватий, глинистий, пронизаний дрібним корінням, перехід поступовий;
Phgl	24,5-50см	Сизувато-бурий неоднорідний з вохристими плямами і включеннями, свіжий, щільний, глинистий, пластинчастий, розбитий вертикальними тріщинами, поодиноке коріння, рідко ортштейни темно-вишневого до чорного кольору, перехід поступовий;
PGl	50-80см	Сизий пронизаний вохристими прожилками, вологий, щільний, безструктурний, в’язкий, глинистий, темно-вишневі ортштейни.

Підстава для виділення
збереження природних ґрунтів, ареали поширення яких значно скоротились внаслідок діяльності людини
Дата опису Автори опису
15.09.2003 р. **Вовк О.Б., Орлов О.Л.**

Рис. Приклад заповнення паспорта ґрунтового еталона.

Ще однією проблемою виділення еталонів природних ґрунтів є слабке відображення природного ґрунтового різноманіття на території об'єктів ПЗФ. Лише у західній частині України, де частка природоохоронних територій досягає 10-12% від загальної площі, можна говорити про доволі широке представлення ґрунтового різноманіття. В інших регіонах, природних ґрунтів, які б протягом свого розвитку не зазнавали антропогенних трансформацій, практично не залишилося. Особливо це стосується Дніпропетровської, Запорізької, Кіровоградської, Миколаївської та Одеської областей, де частка сільськогосподарських угідь перевищує 80% [6]. В областях з високим рівнем господарського освоєння поряд із виділенням ґрунтових еталонів в межах природоохоронних об'єктів необхідно проводити пошук слаботрансформованих рідкісних ґрунтів у межах сільськогосподарських угідь та створення у місцях їх локалізації ґрунтових мікрозаказників.

Для створення єдиної бази даних ґрунтових еталонів нами розроблено макет паспорта ґрунтового еталона, який дозволить уніфікувати дані щодо характеристики властивостей ґрунтів, які виділяються в якості еталонів.

Паспорт ґрунтового еталона повинен містити такі дані: код еталона (ЕПГ – еталони природних ґрунтів, ЕОГ – еталони окультурених ґрунтів, ЕАГ – еталони антропогенних ґрунтів), порядковий номер еталона (згідно загальнодержавної бази даних), назва ґрунту, координати об'єкта (довгота і широта), висота над рівнем моря, місцезнаходження (країна, область, район, населений пункт, місце відбору (назва урочища чи місцевості), фізико-географічна область, район), рельєф, рослинність, ґрунтоутворююча порода, морфологічна характеристика ґрунту, підстави для виділення еталона, дата опису та автор опису (малюнок).

Виділення еталонних ґрунтів і складання паспортів цих ґрунтів є першим рівнем ґрунтово-екологічних моніторингових досліджень. Наступним вагомим етапом є всебічне вивчення основних морфологічних, водно-фізичних, фізико-хімічних та біотичних властивостей модальних ґрунтів з метою оцінки їхньої спроможності щодо виконання ними своїх екологічних функцій. Отримана інформація започаткує банк даних еталонних ґрунтів і може ввійти складовою частиною до державної інформаційної системи ґрунтових еталонів. Список модальних ґрунтів має стати не тільки базою для науково-обґрунтованої охорони і збереження природного та антропогенного різноманіття ґрунтів, а й основою для створення Червоної книги ґрунтів України.

Висновки

Зважаючи на історично тривалий період агрокультурної експлуатації земель України, інтенсивність якої надалі зростає, виникає загроза незворотної втрати інформації про різноманіття едафокомплексів, яка вкрай необхідна для адекватної оцінки сучасного стану ґрунтового покриву. Отже, виникає потреба пошуку та охорони таких ґрунтових об'єктів, які б за сукупністю основних властивостей могли вважатись еталонними.

На підставі досліджень природних і антропізованих ґрунтів заходу України розроблено систему і методику виділення та документування ґрунтових еталонів. Виходячи з необхідності адекватної оцінки стану ґрунтів всіх об'єктів земельного фонду, ґрунтові еталони розділені на 3 категорії: еталони природних ґрунтів, еталони

окультурених ґрунтів та еталони антропогенних ґрунтів. Еталони природних ґрунтів використовуються для оцінки змін, які відбуваються під впливом лісогосподарського та рекреаційного навантаження, еталони окультурених ґрунтів виступають в ролі взірців для земель сільськогосподарського призначення, еталони антропогенних ґрунтів необхідні для визначення стану земель урбо- та технокомплексів.

Прикладний аспект створення списку еталонних ґрунтів полягає у виділенні еталонних ґрунтових ділянок з метою забезпечення збереження ґрунтових еталонів від деградації та знищення in situ. Вирішення цієї задачі передбачає проведення паспортизації ґрунтових еталонів та створення єдиної бази даних.

1. Климентьев А.И., Чибилев А.А., Блохин Е.В., Грошев И.В. Красная книга почв и система особо охраняемых почвенных ареалов степи Южного Урала // Почвоведение. – 1998. – № 3. – С.347-358.
2. Климов А.В. Сохранение природного разнообразия почв Украины // Тр. межгос. науч. конф. Ч.1. – Киев, 1997. – С. 118-119.
3. Крупенников И.А., Родина А. Красная книга почв // Сельское хозяйство Молдавии. – 1986. – № 4. – С. 14-15.
4. Медведєв В.В, Подоба І.М., Климов О.В. Типові, рідкісні та зникаючі види ґрунтів України // Агрохімія і ґрунтознавство. – 1998. – Вип. 59. – С. 13-27.
5. Никитин Е.Д. О создании Красной книги почв // Почвоведение. – 1989. – № 2. – С. 113-120.
6. Панас Р., Маланчук М. Сучасні еколого-економічні та нормативно-правові проблеми використання та охорони земель в Україні // Геодезія, картографія і аерофотознімання. – 2007. – № 69. – С. 173-180.
7. Родючість ґрунтів: моніторинг та управління / В.В. Медведєв, Г.Я. Чесняк, Т.М. Лактіонова та ін.; за ред. В.В. Медведєва. – К.: Урожай, 1992. – 248 с.
8. Ташнинова Л.Н. Красная книга почв и экосистем Калмыкии. – Элиста: АПП "Джангар", 2000. – 216 с.
9. Чернова О.В. Проект Красной книги почв черноземной зоны Европейской территории России // Тез. докл. 3 съезда Докучаевск. об-ва почвоведов. Кн. 3. – М., 2000. – С. 255.
10. Prusinkiewicz Z., Kowalkowski A., Krolikowski L. Ochrona I rekultywacja gleb lesnych // Rocz. Glebozn. – 1983. – № 34 (3). – P. 185-201.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: orlov_oleg@mail.ru

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 85-94

УДК 581.526:581:524.444

Г.Г. Жиляєв

ВПЛИВ ОСВІТЛЕНОСТІ НА ПРОСТОРОВЕ РОЗМІЩЕННЯ ТА СКЛАД СУБПОПУЛЯЦІЙНИХ ЛОКУСІВ *SOLDANELLA HUNGARICA* SIMONK. (PRIMULACEAE) В КАРПАТАХ

Жиляев Г.Г. **Влияние освещенности на пространственное размещение и состав субпопуляционных локусов *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в Карпатах** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 85-94.

В горнососновом криволесье Карпат, осуществлен многолетний мониторинг и исследованы закономерности субпопуляционной структуры *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae). Установлено, что пространственная локализация скоплений и виталитетная гетерогенность их состава является основой гомеостаза и предпосылкой сохранения жизнеспособности естественноисторических популяций травяных растений.

Zhiljaev G.G. **Influence of light exposure on spatial distribution and structure of subpopulation loci of *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) in the Carpathians** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 85-94.

In the Carpathians, using the method of long-term monitoring on Mountain pine dwarf woodland the patterns of subpopulation organization of *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) were studied. It was established, that spatial localization of aggregations results from heterogeneity in vitality of individuals and makes the basis for homeostasis and conservation of viability in natural-historical plant populations.

Одними із значущих функціональних елементів популяцій дослідники визнають субпопуляційні локуси (скупчення, кластери, камери) – дискретні групи відносно ізольованих особин, які існують в межах загального популяційного поля [7, 13, 17]. Нерівномірність розподілу екологічних факторів спричинює формування відповідної мозаїки в розміщенні субпопуляційних локусів, гетерогенність їхнього складу, специфічність динаміки, алгоритмів розвитку, меж критичної чисельності, просторових розмірів і геометричних контурів [4]. Власне, це ті ознаки, які декларуються як чинники стійкості і стабільності популяційних позицій в екосистемах [2, 6, 21]. Незважаючи на безумовну практичну перспективу і надзвичайний науковий інтерес до цих проблем, поки що існує мало фактів, які дозволяють уявити цілісну картину функціонування природних популяційних систем, а відомі теоретичні обґрунтування, не завжди можна співвіднести з емпіричними даними.

Об’єкти і методи досліджень

Дослідження виконували на території Карпатського біологічного стаціонару Інституту екології Карпат НАН України в гірськососновому криволіссі *Pinus mugo* Turra на східному схилі г. Пожижевська (1550 м). Відомо [12], що популяція *P. mugo* кардинально впливає на температурний режим, освітленість, вологість повітря і ґрунту в гірськососновому криволіссі. Саме тут, починаючи з 1974 року, нами

вивчався вплив освітленості на закономірності формування і функціонування субпопуляційних локусів *Soldanella hungarica* Simonk. Діапазон освітленості на різних ділянках пробної площі дуже великий і становить від 1-5 klx (під кронами *P. mugo*) до 60 klx (у "вікнах", без затінення). Це зумовлює світлову мозаїку, яка неоднаково сприймається особинами різної життєвості [4].

У дослідженнях були застосовані традиційні методи популяційного аналізу рослин [1, 10, 11, 14, 15, 18, 19, 25 та ін.]. На трансекті загальною площею 50 м^2 здійснювали щорічне картування та облік параметрів у локальних скупченнях особин (субпопуляційних локусах) *S. hungarica.*

В обґрунтуванні віталітетного типу локусів у стані особин враховували два аспекти: життєвість, як дискретну і незворотну ознаку потенціалу особин до виживання й розвитку, та життєвій стан, як континуум частково зворотної мінливості індивідуальних кількісних габітуальних і ритмологічних ознак [4, 5]. Розділяли особини високої – **Ж-1**, середньої – **Ж-2** і низької – **Ж-3** життєвості. Депресивні, рівноважні і процвітаючі віталітетні типи локусів визначали за індексом якості **"Q"** [9]. А їх формальні і демографічні ознаки – за показниками локальної щільності "$\mathbf{M_C}$" (кількість особин на одиницю площини скупчень), довжини "$\mathbf{L_C}$" (середній діаметр скупчень відповідного типу), дискретності (ізольованості) "$\mathbf{D_M}$", де $\mathbf{D_M = M_C – M_N / M_C}$, а $\mathbf{M_N}$ – щільність особин в проміжках між скупченнями і віддаленості **"$\mathbf{D_L}$"**, де $\mathbf{D_L = L_N / L_N + L_C}$, а $\mathbf{L_N}$ – дистанція між локальними скупченнями [1].

Результати досліджень

Явище віталітетної гетерогенності особин добре відоме. Останнім часом з'явилися факти, які засвідчують, що в постембріональному онтогенезі (життєвому циклі) життєвість особин залишається сталою, дискретною ознакою [4, 23]. Доведено, що особини різної життєвості чітко відрізняються не так за своїми розмірними і якісними ознаками, як за алгоритмами розвитку (онтогенезом), екологічними оптимумами, толерантністю до екологічних факторів тощо. Власне ці властивості обумовлюють ефективне використання екологічних лімітів і розвиток життєвого простору популяцій. Це велике коло питань, кожне з яких заслуговує на спеціальне вивчення і обговорення. В рамках окремих досліджень проблематично охопити навіть всю варіантність формування та динаміки ознак в субпопуляційних локусах. Увагу зосередили лише на трьох найтиповіших випадках:

- перший, спостерігається в місцях, де рівень освітленості не перевищує 1,5-5 klx. Ці ділянки знаходяться під впливом затінення двох і більше крон *P. mugo*;
- протилежна ситуація у "вікнах", де затінення відсутнє, а денна динаміка освітленості зберігається в діапазоні 21-60 klx;
- третій – за суттю, проміжний варіант з освітленістю 6-20 klx. Такі ділянки знаходяться в зонах проекції поодиноких крон *P. mugo.*

На дослідженій території переважають (70%) ділянки першого типу – з низькою освітленістю. Натомість "вікна" займають близько 10% території.

Результати, що були отримані, свідчать про беззаперечну обумовленість віталітетного складу локусів рівнем їх освітленості (рис. 1).

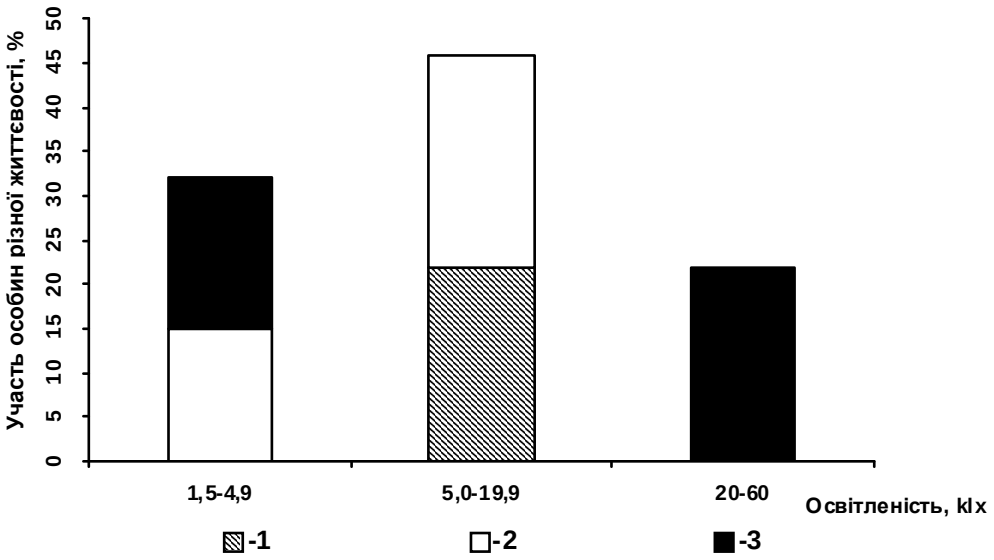


Рис. 1. Домінування віталітетних груп *Soldanella hungarica* в залежності від освітленості в субпопуляційних локусах: 1 – домінування групи високої життєвості; 2 – домінування групи середньої життєвості; 3 – домінування групи низької життєвості.

Важливо, що у більшості випадків йдеться саме про системні трансформації, а не про повну деградацію окремих віталітетних груп. Хоча спостерігалися і такі, крайні випадки віталітетної неповночленності, але всі вони становлять менше 2% від загальної чисельності локусів. Зазвичай, йдеться лише про чисельне переважання особин тої або іншої життєвості, що, власне, є критерієм диференціації локусів на процвітаючі, рівноважні і депресивні віталітетні типи [9].

За аналогією з базовими онтогенетичними спектрами [8], віталітетна структура кожного з цих типів узагальнена нами у вигляді базових віталітетних спектрів (рис. 2). Виявилося, що незважаючи на досить вузький діапазон індивідуальної мінливості (життєвого стану), притаманній особинам середньої життєвості, саме їх вміст у складі локусів залишається найбільш сталим (див. рис. 2). Це свідчить про більший діапазон толерантності, а відтак і універсальності особин середньої життєвості по відношенню до рівня освітленості, і пояснює їхню присутність у складі більшості досліджених популяцій *S. hungarica* в Карпатах [3, 4].

Відтак саме пул особин середньої життєвості відіграє роль консервативного центру стабільності, навколо якого флуктуюють динамічніші (вразливі) групи високої і низької життєвості. Це доводить (рис. 2, 3), що адекватний популяційний аналіз повинен враховувати інтегральний ефект групи, а не базуватися на традиційній сумі елементарних реакцій індивідуумів [20].

Отже, неоднакове відношення особин високої, середньої і низької життєвості до інтенсивності екологічних чинників (у цьому випадку освітленості) сприяє ефективному використанню просторових ресурсів, формуванню популяційного поля і стабільності популяції *S. hungarica* в гірськососновому криволіссі.

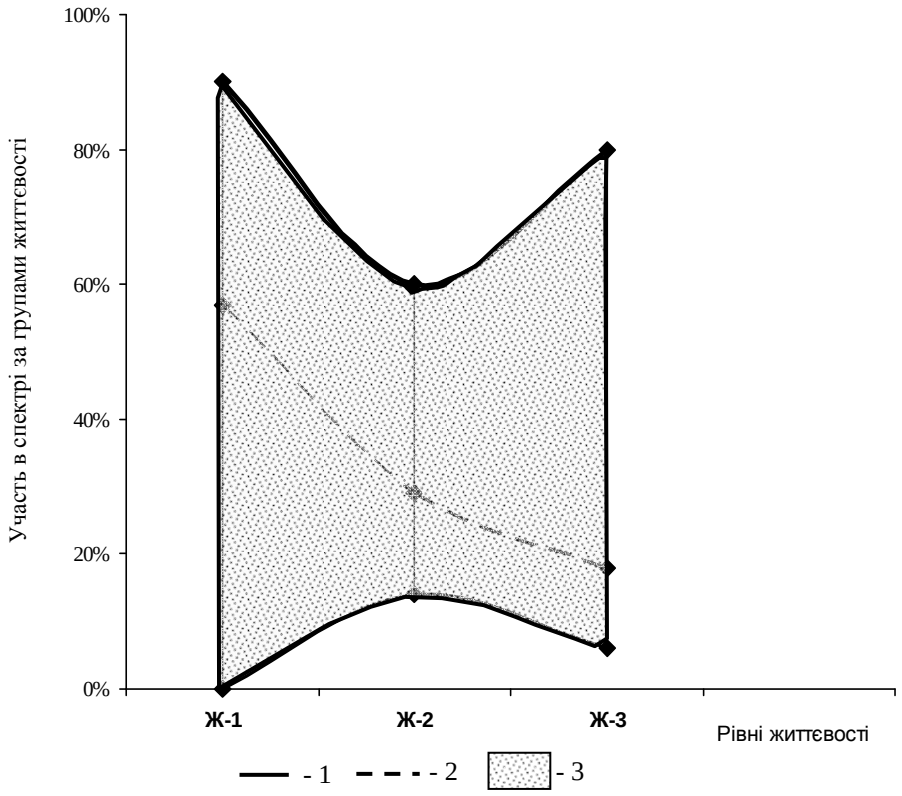


Рис. 2. Базовий віталітетний спектр субпопуляційних локусів і зона базового спектра *Soldanella hungarica* в гірськососновому криволіссі: 1 – межа зони базового спектра; 2 – базовий спектр; 3 – зона базового спектра.

Безумовно, субпопуляційні локуси є адаптивною реакцією популяцій до усього комплексу екологічних чинників, але в гірськососновому криволіссі диференційна елімінація особин *S. hungarica* і мозаїка їх локальних скупчень імперативно регламентується саме через освітленість (табл.). Хоча мозаїчний (конгрегаційний) розподіл і просторова відокремленість субпопуляційних локусів притаманна багатьом популяціям *S. hungarica* [3, 4], але в гірськососновому криволіссі вони помітніше відрізняються за локальною щільністю, дискретністю, віддаленістю та іншими ознаками.

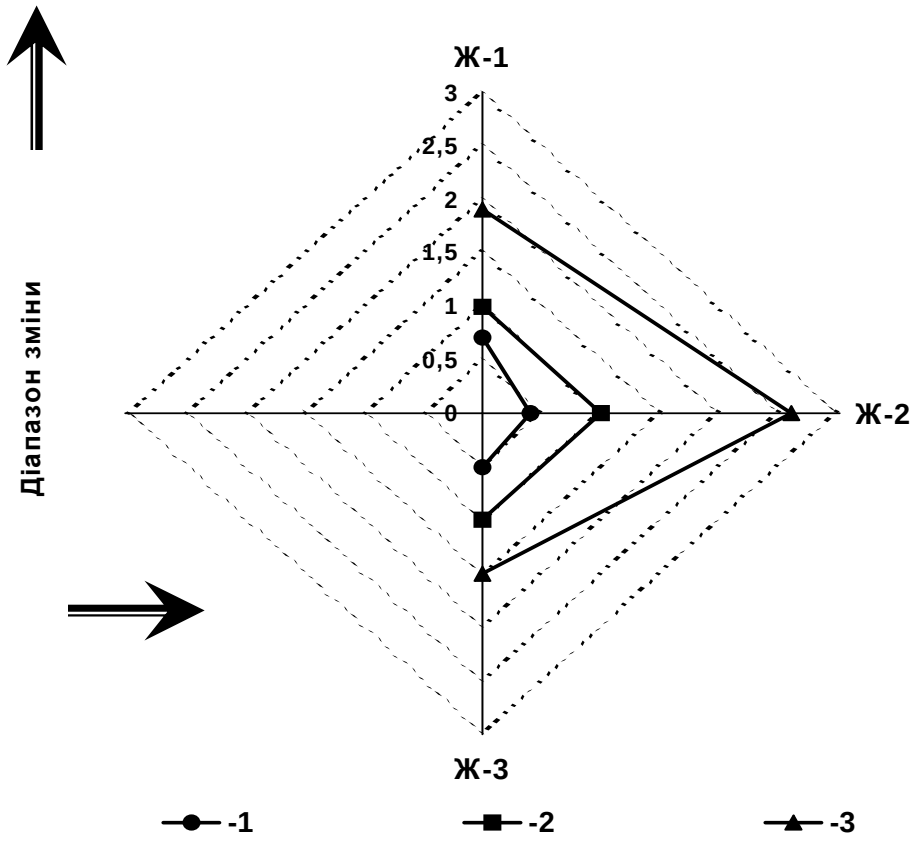


Рис. 3. Відносні діапазони розмірних змін життєвого стану зрілих генеративних особин *Soldanella hungarica* високої (**Ж–1**), середньої (**Ж--2**) і низької життєвості (**Ж–3**) в гірськососновому криволіссі: 1 – нижня межа у зміні розмірних показників; 2 – середній (нормальний) рівень показників; 3 – верхня межа у зміні розмірних показників.

Примітка: Діапазони розраховано від бази середнього кожного рівня життєвості окремо.

Внаслідок відмінностей між особинами різної життєвості за інтенсивністю вегетативного розмноження, глибиною омолодження рамет, темпами онтогенезу і тривалістю вікових станів [4], локальні скупчення, в яких переважають особини високої життєвості, відрізняються більшими розмірами ($\mathbf{L_C}$ = 1,2 м). При цьому, таким локусам притаманні менша віддаленість ($\mathbf{L_N}$ = 5,8 м) і локальна щільність особин ($\mathbf{M_C}$ = 31 екз/м^2). В локусах, де домінують особині **Ж-2** і **Ж-3**, аналогічні показники становлять 0,7 м, 7,4 м, 55 екз/м^2 і 0,3 м, 8,1 м, 109 екз/м^2 відповідно. Відтак локуси, в яких переважать особини високої життєвості, є менш дискретними ($\mathbf{D_M}$ = 0,93), але, натомість, більш інтегрованими в популяційне поле ($\mathbf{D_L}$ = 0,82), ніж скупчення, де переважають особини середньої ($\mathbf{D_M}$ = 0,96; $\mathbf{D_L}$ = 0,91), або низької життєвості ($\mathbf{D_M}$ = 0,98; $\mathbf{D_L}$ = 0,96). Хоча в цілому обмежена (порівняно з

явнополіцентричними рослинами) вегетативна рухливість і короткі дистанції міграції насіння сприяють формуванню чітких просторових меж у локусах *S. hungarica.*

Таблиця

Віковий стан субпопуляційних локусів *Soldanella hungarica* за рівнями життєвості на площі 100 м^2 в гірськососновому криволіссі

№ локусу	Рівень життєвості	Співвідношення особин за віковими групами, %								
		сходи*	ювенільні	іматурні	віргінільні	генеративні			субсенільні	сенільні
						молоді	зрілі	старі		
1	**Ж-1**	+	29	21	15	24	9	0	0	2
	Ж-2	+	6	42	34	9	5	2	1	1
	Ж-3	+	-	34	24	3	30	4	2	3
2	**Ж-1**	+	0	0	13	29	44	10	4	0
	Ж-2	–	0	27	4	17	35	0	0	17
	Ж-3	+	8	11	5	9	29	30	7	1
3	**Ж-1**	+	8	31	11	35	15	0	0	0
	Ж-2	+	15	29	43	4	9	0	0	0
	Ж-3	–	36	29	16	6	10	2	1	0
4	**Ж-1**	–	0	31	9	24	29	7	0	0
	Ж-2	-	14	11	23	8	16	22	2	4
	Ж-3	+	0	0	29	31	33	0	0	7
5	**Ж-1**	+	14	8	40	0	0	16	10	12
	Ж-2	–	0	41	25	23	7	0	0	0
	Ж-3	–	0	0	49	32	11	4	4	0
6	**Ж-1**	+	12	28	21	28	7	3	-	1
	Ж-2	+	20	44	25	1	8	0	2	0
	Ж-3	–	0	8	29	44	8	5	5	1
7	**Ж-1**	+	16	7	12	19	32	10	3	1
	Ж-2	+	7	2	0	0	64	19	8	0
	Ж-3	+	10	16	23	0	0	39	10	2
8	**Ж-1**	+	0	0	24	31	39	5	1	0
	Ж-2	+	8	7	12	21	45	0	4	3
	Ж-3	+	2	1	0	0	71	16	3	7
9	**Ж-1**	+	11	4	11	23	29	21	1	0
	Ж-2	–	0	0	0	8	8	77	6	1
	Ж-3	–	3	1	24	35	0	31	5	1
10	**Ж-1**	+	10	9	24	27	30	0	0	0
	Ж-2	–	0	12	14	0	45	10	10	9
	Ж-3	+	23	62	15	0	0	0	0	0

Примітка: *позначено лише факт наявності (+) або відсутності (–) сходів на момент обліку.

Оскільки під впливом освітленості в гірськососновому криволіссі здійснюється диференційна елімінація підросту за життєвістю, формування відповідних локальних віталітетних типів починається вже на ранніх етапах постембріонального онтогенезу *S. hungarica*. Це відбувається незважаючи, що стартові співвідношення і схожість насіння різної життєвості в загальному урожаї є цілком співрозмірними. Оскільки шлях вегетативного розмноження призводить до практично пропорційного поповненням особинами всіх рівнів життєвості, а смертність серед рамет є незначною, оптимізації віталітетного складу локусів через елімінацію дорослих особин не відбувається.

Звісно, що цей алгоритм локального розвитку стає неефективним в разі перенаселення в локусах *S. hungarica*. Внаслідок обмеженості дистанцій розселення при насіннєвому і вегетативному розмноженні така ситуація є неминучою і виводить локуси *S. hungarica* зі стану рівноваги, а механізми оптимізації локальної конкуренції стають пріоритетними. За нашими спостереженнями, вони реалізуються в декілька етапів і супроводжуються характерними змінами диференційних (індивідуальних) та інтегральних (групових) ознак *S. hungarica* в локальних скупченнях.

На першому етапі динамічно зменшуються показники життєвого стану в особин всіх рівнів життєвості. В першу чергу йдеться про розмірні (габітуальні) ознаки (див. рис. 3). Це підвищує гетерогенність особин в усіх віталітетних групах. Дослідження американського еколога Дж. Хатчинсона [26] свідчать, що диференціація особин за їх масою в 2 рази, а за лінійними розмірами в 1,2 рази, призводить до радикального зменшення внутрішньопопуляційної конкуренції.

На другому етапі, одночасно з ростом гетерогенності індивідуальних ознак, в локусах *S. hungarica* відбувається активний перерозподіл їх віталітетного складу внаслідок змін диференційованої смертності в особин високої, середньої і низької життєвості, переходу частини з них до вимушеного спокою або тимчасового неквітуючого стану. Такі періодичні процеси внутрішньої саморегуляції обґрунтовані в термінах локальної [24] або нелінійної динаміки обмеженої міграції [16].

Але в разі, коли ці механізми просторово-розмірної диференціації не забезпечують ефективної регуляції локальної щільності *S. hungarica*, спостерігається її вибухове зростання понад 200 екз/м^2 (рис. 4). В такій критичній ситуації врегулювання внутрішньовидових відносин відбувається через ефекти локального розмірного самопроріджения. Звичайним, візуальним наслідком цього стає тимчасова дезінтеграція локусів на окремі фрагменти з незакономірними демографічними, віталітетними і просторовими ознаками. Оскільки в них не залишається або залишається вкрай мало особин, які є ідентичними за своєю життєвістю і життєвим станом, це пом’якшує конкурентну напруженість, яка виникла внаслідок локального перенаселення.

На всіх згаданих етапах, підвищення чисельності і локальної конкуренції до верхньої критичної межі супроводжується пригнобленням і відставанням розвитку в частини особин (зазвичай молодих або депресивних). В такі моменти їхня смертність стає майже на порядок вищою від середньої смертності в популяції. Оскільки в цій ситуації продовжують збільшуватися розмірні інтервали між віталітетними групами, відповідним чином змінюються розбіжності між ними за відношенням до дефіциту екологічних ресурсів. Слід наголосити на тому, що такі зміни не синхронізовані між локусами, нівелюються на рівні популяцій, а відтак не впливають на її структурну стабільність і функціонування (див. рис. 4).

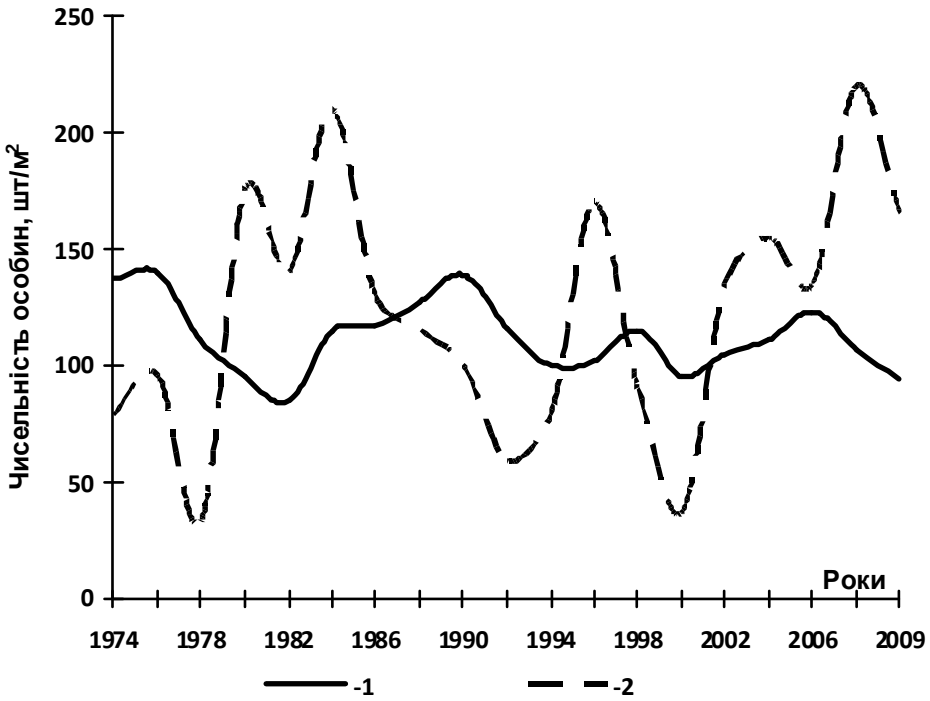


Рис. 4. Багаторічна динаміка популяційної (**1**) і локальної (**2**) чисельності особин *Soldanella hungarica* в гірськососновому криволіссі.

На тлі базової незмінності структури і позицій самих популяцій, природна динаміка локусів не виключає можливості їх повного зникнення або виникнення нових локусів усередині популяційного поля. Але той факт, що за більш як тридцять років нами не було відмічено жодного випадку, коли таке "карусельне" заміщення в мозаїці локальних елементів спричинювало би подальшу масштабну фрагментацію популяційного поля, можна думати, що саме принцип мікропросторового розподілу локальних скупчень є невід'ємною умовою для ефективної саморегуляції природно-історичних популяцій [22].

Досліджену природно-історичну популяцію *S. hungarica* в гірськососновому криволіссі можна уявляти як системну матрицю у вигляді нерегулярної просторової решітки, вузлами якої є елементарні природні осередки особин (локуси, камери, скупчення), здатні до самовідновлення і періодичного повторення. Можна припустити, що саме через них здійснюється трансляція інформації і координація функціональних процесів в популяційному полі. Відтак руйнування природної субпопуляційної структури, яке супроводжує деякі господарські ініціативи, завжди становить реальну загрозу для життєздатності природних популяцій, їх масового, катастрофічного і, вірогідно, незворотного розпаду.

Висновки

Природно-історичним популяціям притаманні оптимальні співвідношення функціональних процесів, організації просторової структури і віталітетного складу. Шляхом тривалих адаптивних трансформацій в них сформувалася унікальна система субпопуляційних локусів, яка є запорукою збереження життєздатності популяцій.

Віталітетна диференціація особин за їх екологічною толерантністю пом'якшує рівень конкурентної напруженості між ними, спричинює гетерогенність складу і асинхронність розвитку субпопуляційних локусів, і її слід вважати одним із найбільш ефективних механізмів популяційної саморегуляції.

Природна просторова структурованість субпопуляційних елементів (локусів) є "морфологічною" основою загального популяційного гомеостазу. Її порушення цілком реально загрожує незворотною деградацією рослинних популяцій. Це слід враховувати при плануванні та проведенні будь-яких господарських заходів на території Карпат.

1. Григорьева Н.М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: МГПИ, 1986. – С. 48-58.
2. Домбовский Ю.А., Тютюнов Ю.В. Структура ареала, подвижность особей и состав популяций // Журн. общ. биол. – 1987. – 48, № 4. – С. 493-498.
3. Жиляєв Г.Г. Ценопопуляції *Soldanella hungarica* Simonk. Чорногірського хребта // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 4. – С. 27-30.
4. Жиляев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов: ЛПМ НАНУ, 2005. – 304 с.
5. Жиляєв Г.Г. Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників // Укр. бот. журн. – 2005. – Т. 62, № 5. – С. 687-698.
6. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. – 223 с.
7. Заугольнова Л.Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 9. – С. 1303-1310.
8. Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 81-92.
9. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. – 1989.– Т. 74, № 6. – С. 769-784.
10. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. – Казань: КЗУ, 1989. – 146 с.
11. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений. Современное состояние, точки роста. – Сумы: "Университетская книга", 2009. – 264 с.
12. Коваленко А.П., Мельничук В.М. До характеристики радіаційного режиму криволісся з сосни гірської в Карпатах // Укр. бот. журн. – 1969. – Т. 26, № 6. – С. 63-68.
13. Куркин К.А Системные исследования динамики лугов. – М.: Наука, 1976. –284 с.
14. Малиновский К.А., Работнов Т.А. Изучение луговых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – С. 318-331.
15. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботаники. – М.: Наука, 1950.– Вып. 1.– С. 465-483.
16. Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. – М.: Наука, 1987. – 368 с.
17. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 208 с.
18. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976.– 216 с.
19. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения

возрастных состояний и особенности онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 14-43.
20. Титов Ю.В. Эффект группы у растений. – Л.: Наука, 1978. – 151с.
21. Уилкокс Б.А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. – М.: Мир, 1983. – С. 117-142.
22. Царик И.В., Жиляев Г.Г., Малиновский К.А. Некоторые аспекты пространственной организации сообществ и популяций растений // Экология и ноосферология. – 1995. – Т. 1, № 1. – С. 91-95.
23. Царик И.В., Жиляєв Г.Г., Кияк В.Г. та ін. Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. – Львів: "Меркатор", 2009. – 172 с.
24. Allee W.C. Cooperation among animals with human implications. – N.-Y.: Shuman, 1951. – 233 p.
25. Faliňska K. Przewodnik do badań biologii i populacji rošlin. – Warszawa: PWN, 2002. – 588 s.
26. Hutchinson G.E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // Amer. Natur. – 1959. – V. 93. – P. 145-159.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: ggz.lviv@gmail.com

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 95-112

Ботаніка

УДК 581.9 (234.421.1)

Л.О. Тасєнкевич

АРКТО-ТРЕТИННИЙ ЕЛЕМЕНТ ФЛОРИ КАРПАТ

Тасенкевич Л.А. **Аркто-третичный элемент флоры Карпат** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 95-112.

На основании морфологического сходства и различий, а также биогеографического анализа родственных таксонов произведена попытка выделения представителей аркто-третичного флорогенетического элемента во флоре Карпатской флористической подпровинции. В составе аркто-третичного элемента вычленены представители пяти флорогенетических групп: восточноазиатской, гималайско-алтайской, центральноазиатской, среднеевропейской, североамериканской и арктической.

Tasenkevich L.O. **Arctic-Tertiary element in the Carpathians' flora** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 95-112.

An attempt to trace the Arctic-Tertiary roots among the members of the Carpathians' flora on the base of morphological affinity or differences occurred as well as on biogeographic analyses of the related taxa was made. The main five florogenetic groups in the Arctic-Tertiary element of Carpathian flora are to be distinguished: East-Asian, Himalayan-Altaic, Central-Asian, Middle-European, North-American and Arctic.

Питання становлення певної флори, визначення часу з якого входять до її складу ті чи інші елементи, що свідчать про її спорідненість з іншими флорами, або навпаки – про її відмінність і своєрідність, виявлення шляхів міграції елементів на різних етапах і в різні періоди формування флори, є одним із центральних питань флористики й історичної фітогеографії.

Розвиток гірської системи Карпат відбувався протягом третинного і четвертинного періодів. При піднятті гірської системи, ділянки її поверхні піднімались разом з усією рослинністю, що в той час мала тропічний і субтропічний, переважно, лісовий характер [17, 28, 29]. Центри виникнення багатьох родів дерев, що формували ці ліси – *Abies* Mill., *Acer*L., *Carpinus* L., *Corylus* L., *Fagus* L., *Fraxinus* L., *Juglans* L., *Larix* Mill., *Picea* A.Dietr., *Pinus* L., *Populus* L., *Prunus* L., *Quercus* L., *Ulmus* L. тощо, знаходяться у Східній Азії. Такого ж походження мали бути й чагарники і трави, що входили до складу цих рослинних угруповань і супроводжували їх при просуванні на захід. Для цілої низки родів чагарників – *Clematis* L., *Daphne* L., *Euonymus* L., *Linnaea* L., *Rhododendron* L., *Ribes* L., *Salix* L., *Sambucus* L., *Syringa* L., *Vaccinium* L., східноазійське походження було доведене ще A.Engler [50], а належність трав'яних представників родів *Aconitum* L., *Androsace* L., *Anemone* L., *Aquilegia* L., *Caltha* L., *Chimaphila* Pursh, *Chrysosplenium* L., *Clematis* L., *Corallorhiza* Chatel., *Delphinium* L., *Gentiana* L., *Goodyera* R.Br., *Hepatica* Mill., *Isopyrum* L., *Listera* R.Br., *Monotropa* L., *Pedicularis* L., *Primula* L., *Pulsatilla* Mill., *Pyrola* L., *Saxifraga* L., *Swertia* L., *Thalictrum* L., *Trientalis* L., *Trollius* L. до цього ж східноазійського генетичного елемента стверджували різні дослідники [23, 44, 50, 56, 71].

R. Scharfetter висловив думку про те, що види, які мігрували в гори Європи, були гірсько-лісовими, а не високогірними за характером [98]. Очевидно, що вони не

могли вижити в умовах все суворішого клімату гір, що піднімались, а слугували вихідними формами для виникнення характерних для високогір'їв ореофітів. Самі ж вони, залишившись в нижніх гірських поясах з настанням гляціального періоду, вимерли, чим пояснюється відсутність коренів сучасної ореофітної флори Карпат й інших середньоєвропейських гір у складі флори Середньої Європи [93]. Подібної думки дотримувались О.І. Толмачов [23-25] і А.Л. Тахтаджян [19], стверджуючи, що елементи температних східно- і центральноазійських лісів проникали в гори одночасно з підняттям євразійських Альпід (Гіндукушу, Кавказу, гір Малої Азії, Балкан, Карпат, Альп і Піренеїв), і формування ореофітів могло відбуватись незалежно в кожній з гірських споруд. Підтвердженням цієї гіпотези є дані, що стосуються видоутворення в секції *Aconitum* роду *Aconitum* L. [81]. Як припускає J. Mitka, вихідною формою для цих видів міг бути диплоїдний або тетраплоїдний предок, що у складі температних лісів примандрував у Терціалі в Європу, зокрема, на Балкани, де трапляється тетраплоїдний *A. divergens* Pančič subsp. *divergens*, який в наш час не має близьких форм ні в Південно-Східній Азії, ні на Кавказі і, можливо, є вихідною формою, або безпосереднім нащадком вихідної форми, для секції *Aconitum* в Центральній Європі [81, 101]. Ймовірно, що цей вихідний таксон мігрував з Балкан на північ двома шляхами: першим, північно-західним – до Альп, другим – на північний схід в Карпати. Наслідком сепарації з наступною ізоляцією було виникнення від спільного предка сестринських таксонів: карпатського (*Aconitum firmum* Rchb.) і альпійських (*A. napellus* L. і *A. tauricum* Wulfen) ендемів, що є прикладом еволюційної міграції і поступової дивергенції [72, 81].

Засади флорогенетичного аналізу. Визначення вітчизни таксонів – виду, або цілої групи – серії, роду, секції, за відсутності, або недостатності палеоботанічних даних, що у випадку з трав'яними рослинами є правилом, здійснюється із використанням географо-морфологічного методу, що успішно застосовувався багатьма визначними ботаніками у систематичних, філогенетичних і фітоісторичних дослідженнях [5, 7, 13, 21, 22, 35-37, 42, 44, 56]. Власне, визначаючи шляхи формування флори Середньої Європи, спочатку A. Engler [49, 50] і, розвиваючи його ідеї для Альп – L. Diels [43, 44], сформулювали положення про існування центрів виникнення (генетичних центрів) та шляхи проникнення з них елементів у середньоєвропейську флору. Головними генетичними центрами, у яких слід шукати корені гірських флор Середньої Європи, є аркто-третинний (голаркто-третинний, за S. Pawłowska [88]) та древньосередземноморський [2, 23, 44]. Вплив ще одного генетичного центру – древньоафриканського, що як частина Гондвани, все частіше називається як ймовірний центр виникнення багатьох родин [12, 81], не був безпосереднім, оскільки нащадки вихідців з нього тією чи іншою мірою зазнавали трансформацій на своєму шляху в Європу в древньосередземноморському центрі.

Визначення центру походження таксонів – це виявлення регіону, в межах якого вони виникли, а групування їх за спільністю території походження – це виділення генетичних елементів флори. У флорі середньоєвропейських гір, серед них – і у флорі Карпат, виділяється кілька генетичних елементів: аркто-третинний, древньосередземноморський та древньоафриканський [44, 49, 50, 56, 88].

Пропонована стаття присвячена характеристиці аркто-третинного генетичного елемента у флорі Карпат, і є першою з робіт, у яких планується викласти результати флорогенетичного аналізу флори Карпатської гірської флористичної підпровінції.

Результати досліджень

Аркто-третинний флорогенетичний елемент охоплює рослини, що своїм походженням пов'язані з територією сучасного Голарктичного царства, або його частиною. Незалежно від того, в якій частині Голарктики знаходилась первинна батьківщина певної групи видів цього елемента, в багатьох випадках, за сучасним поширенням споріднених форм, можна встановити безпосередній центр виникнення видів, тобто визначити генетичну групу, до якої вони належать. Так само, як у флорах інших європейських гір [44, 49, 50, 56], у флорі Карпат можна виділити кілька таких генетичних груп.

Східноазійська генетична група. Види, які мають найбільше родичів у Східній Азії, очевидно, й свої корені мають власне там і належать до східноазійської генетичної групи. Одним із найяскравіших прикладів палеоендемів з цієї групи у флорі Карпат є *Syringa josikaea* Jacq. f. ex Rchb., найбільший осередок якого зберігся в Апусені в заростях і вологих лісах вздовж берегів річок і потоків в нижньому гірському поясі [46]. Другий осередок бузка східнокарпатського розташований на південних і північних мегасхилах Східних Бескид і налічує 20 локалітетів в межах висот 345-750 м [11]. *Syringa josikaea* є єдиним представником секції *Villosae* Scheidl. в Європі. Найближче споріднені з бузком східнокарпатським представники цієї секції зосереджені в Східній Азії (зокрема, найближчі родичі – *S. emodii* Wall. ex Royle, *S. wolfii* C.K. Schneid. та ще 14 видів), що свідчить про те, що *S. josikaea* є видом східноазійського походження і реліктом раннього терціалу, коли східноазійські види були широко представлені у флорі Середньої Європи [79, 88, 93]. Однак, можна з впевненістю стверджувати східноазійське походження цілого роду *Syringa* L., оскільки більшість представників другої секції роду – *Vulgares* C.K. Schneid., крім *S. vulgaris* L. (поширений в Малій Азії і на Балканах з реліктовими локалітетами в Карпатах – в Апусені і Трансільванії) та *S. afghanica* C.K. Schneid. (Афганістан, Пакистан) у своєму поширенні приурочені до Східної Азії [58].

Серед східнокарпатських ендемів аркто-третинні корені має також палеоендем *Saussurea porcii* Degen, відома лише з Покутсько-Мармароського округу Карпат і з Родни (з останнього округу вже зникла [45, 83]), найближчий родич якої, *S. serrata* DC., віддалена від цього локалітету на 2500 км [8, 90].

У Західних Татрах – це також *Delphinium oxysepalum* Borbás ex Pax, який разом з піренейським *D. montanum* DC. і альпійським *D. dubium* (Rouy et Fouc.) Pawł. утворюють секцію *Montana* Pawł., що в Європі не має форм, які б могли розглядатись як вихідні для цієї групи [87, 89, 90].

Рід *Aquilegia* L. виник у Східній Азії, де й досі збереглись морфологічно найбільш примітивні і найбільш древні його представники: без шпори – *A. ecalcarata* Maxim., з короткою шпорою – *A. glandulosa* Fisch. ex Link. та інші види з довгою прямою шпорою. В європейських горах виробились специфічні види – із прямою та із загнутою шпорою, як у *A. vulgaris* L., що вважається вихідною формою для всіх європейських *Aquilegia* [56], серед інших – й південно-східнокарпатських ендемів *A. transsilvanica* Schur та *A. nigricans* Baumg. subsp. *subscaposa* (Borbás) Soó (syn. *A. vulgaris* subsp. s*ubscaposa (*Borbás) Borza).

Молекулярно-філогенетичними даними підтверджено центрально-східноазійське походження роду *Aconitum* [68], зокрема – євразійської секції

Lycoctonum DC., представленої у флорі Карпат двома видами – *Aconitum moldavicum* Hacq. ex Rchb. та *A. lycoctonum* L., а неогеновий вік роду, що стверджувався рядом авторів [44, 49, 50], був підтверджений порівняльними морфолого-філогенетичними дослідженнями С.М. Зиман [4].

Рестантом тургайської лісової флори в Карпатах є *Hepatica nobilis* Schreber [6] – представник палеарктичного роду, диз'юнктивно поширеного в північній півкулі. Про древній, очевидно, міоценовий вік *H. nobilis* свідчить його європейсько-приалтайсько-східноманчжурсько-японський ареал [79]. Інший представник роду *Hepatica* Mill. – *H. transsilvanica* Fuss – палеоендем, що трапляється в Східних, Південних Карпатах і Апусені, є спорідненим із монтанними тибетським *H. henryi* (Oliv.) Stewart. та західногімалайсько-туркестанським *H. falconeri* (Thoms.) Stewart [79], що свідчить про те, що він, очевидно, утворився в ході міграції з азійського центру, радіаційної дивергенції та наступної ізоляції у периферійній частині ареалу їх спільного анцестрального виду.

Одним із дуже цікавих древніх третинних родів є *Streptopus* Michx., представлений у флорі Карпат диз'юнктивним гірським європейсько-східноазійсько-північноамериканським видом *S. amplexifolius* (L.) DC. Крім гір Європи, практично у кожному центрі, де трапляється *S. amplexifolius*, особливо по краю відповідної частини ареалу, виникли інші види: в південно-західному Китаї і Кореї – *S. simplex* Don, *S. parviflorus* Franch, *S. obtusatus* Fassett і *S. koreanus* (Komarov) Ohwi, в далекосхідному центрі – *S. streptopoides* (Ledeb.) Nels. et Macbr., в Північній Америці – *S. lanceolatus* (Aiton) Reveal.

Східноазійське походження родини *Linaceae* DC. ex Gray підтверджується тим, що найпримітивніші її представники – монотипний рід *Tirpitzia* Hallier f. і кілька видів близького до нього роду *Reinwardtia* Dumort., що мають життєву форму куща, поширені в Південно-Західному Китаї, на півночі Індії та В'єтнаму, де спостерігається найбільша родова різноманітність родини [20, 108]. В горах Середньої Європи усі представники родини – трав'яні рослини.

Древнім віком і східноазійським походженням *Lonicera caerulea* L. зумовлений її широкий ареал, який охоплює, крім європейських гір і Кавказу, ще й північноазійські гори, а також Японію і Північну Америку. Що первинним ареалом виду був гірський, свідчить диплоїдний набір хромосом (2n = 18), виявлений у європейських гірських популяціях [34, 76, 82], та похідний тетраплоїдний (2n = 36) – у популяціях з Арктики [14, 15].

Низка карпато-балканських видів також мають східноазійські корені. Зокрема, центр виникнення секції *Osmothamnus* (DC.) Pojark. роду *Rhododendron* L., розташований в тибетських високогір'ях, де є вихідні типи, що дали початок східносибірському *R. parviflorum* Adam та арктичному *R. lapponicum* (L.) Wahl. [10, 49]. З цього ж центру походять альпійські рододендрони *R. ferrugineum* L. і *R. hirsutum* L., а також карпатсько-балканський – *R. myrtifolium* Schott et Kotschy.

Родина *Saxifragaceae* Juss. також належить до аркто-третинного родового стовбура. У флорі Карпат вона представлена двома родами.

З роду *Chrysosplenium* L. 23 види поширені в Китаї, 14 – в Японії, 12 – в Гімалаях, 5 – в Північній Америці, 2 – в Південній Америці і 3 – в Європі [59], з них в Карпатах присутні голарктичний *Ch. alternifolium* L. та, виділений з субатлантичного європейського *Ch. oppositifolium* L. – ендемічний східно-південнокарпатський *Ch. alpinum* Schur (варто зазначити, що крайня східна точка поширення *Ch. oppositifolium* s.str., найближча до Карпат – це Дольний Шльонск на заході Польщі [85]. Східноазійське походження серії *Alternifolia* підтверджується цитологічними даними. Так,

Ch. lanuginosum Hook. f. et Thoms. зі Східних Гімалаїв має найнижче для роду хромосомне число (2n = 14), що свідчить, що власне там могли бути його вихідні форми.

Рід *Saxifraga* L., монографічно детально вивчений А. Енглером [51, 52], крім південносхідноазійського, сформував японський, північноамериканський, південносибірський, а також і європейський центри високогірних форм. Крім властивих лише цим вторинним центрам таксонів, у їх флорах присутні й вихідці з первинного східноазійського центру. Серед них у флорі Карпат можна назвати:

– із секції *Ciliatae* Haw. (*Hirculus* Tausch) – критично загрожений гляціальний релікт *Saxifraga hirculus* L., що в наш час інтенсивно зникає в європейській неарктичній частині ареалу; він згадувався для Татр [91] та району Харгіта в Східних Карпатах [32];

– із циркумполярно-аркто-альпійської секції *Boraphila* Engl. – південно-центральноєвропейський альтимонтанний вид, відомий з Південних, Східних Карпат і Бігору – *S. stellaris* L., що в європейських горах дивергував в окрему расу – subsp. *alpigena* Temesy (*S. stellaris* subsp. *stellaris* поширений в арктичній частині Європи і Північної Америки, subsp. *prolifera* (Sternb.) Temesy – в арктичній частині Східної Європи), циркумполярно-аркто-альпійський *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. ex. Willd., відомий з Татр, Низьких Татр, Хочу, Великої Фатри в Західних Карпатах, Родни і Чехлау – в Східних та Фагарашу – в Південних Карпатах;

– євразійська секція *Porophyllum* Gaud., найпримітивніші представники якої ростуть в вологих лісах Гімалаїв і Юнь-Наня; в горах Середньої Європи – від Піренеїв до Західних Карпат вона представлена альтимонтанним кальцефільним видом *S. caesia* L., карпатсько-балканським монтанним кальцифільним петрофітом *S. marginata* Sternb, поширеним в Східних Карпатах і Апусені та карпатсько-балканським субальпійським кальцифілом *S. corymbosa* Boiss. (*S. luteo-viridis* Schott et Kotschy).

Найстаріша секція роду *Pedicularis* L. – *Anodontae* (Bunge) Maxim., представники якої поширені в Євразії і притихоокеанській Північній Америці, в Карпатах має кількох членів: *P. sceptrum-carolinum* L., основний ареал якого охоплює північну частину Євразії, Далекий Схід, включно з Японією, що свідчить про його, щонайменше, доплейстоценовий вік, оскільки наприкінці пліоцену Японські острови остаточно втратили зв’язок з материком, а в Карпатах він вважається гляціальним реліктом; *P. hacquetii* Graf, поширений на гірських луках Південно-Східних Альп, центральних Апеннін та Карпат; карпатогенні *P. exaltata* Besser (в голоцені поширився аж до Білорусі) та *P. limnogena* A.Kern. , відомий з масивів Жілеу і Бігор в Апусені й гір Македонії; для ще двох видів цієї секції, що мають циркумполярно-аркто-євразійсько-альпійський ареал – *P. oederi* Vahli і *P. verticillata* L., одними дослідниками обґрунтовувалось північноазійське походження [74, 75, 88], іншими стверджувалось, що вони виникли в сибірських горах, звідки мігрували на північ і захід [44, 56].

У складі флори є цілий ряд видів, що пережили плейстоценові кліматичні зміни в Карпатах та інших європейських горах *in situ* і пов’язані своїм корінням з азійськими центрами:

– *Oxalis acetosella* L., *Prunella vulgaris* L., у яких дивергенція між євразійськими і північноамериканськими представниками відбулась на підвидовому рівні при збереженні однакових хромосомних чисел, в той час як у *Hepatica nobilis* утворилось кілька хромосомних рас, а у роді *Waldsteinia* Willr, спеціалізація призвела до виникнення цілої серії вікарних видів: на заході Північної Америки (*W. idahoënsis* Piper, *W. fragarioides* (Michx.) Tratt., *W. lobata* (Baldw.) Torr. et A.Gray), в Азії (*W. ternata*

subsp. *maximowicziana* Juz. ex Teppner, *W. ternata* (Stephan) Fritsch subsp. *ternata*), в Європі, з Карпатами включно – *W. triloba* Hornung і *W. geoides* Willd. [55, 72, 78, 79];

– *Conioselinum tataricum* Hoffm. – диз'юнктивний середньо-східноєвропейсько-сибірський вид [62], в Середній Європі очевидно зберігся в горах (Карпати, Східні Альпи) з третинного періоду і лише в голоцені поширився з сибірських і алтайських рефугіумів у Прибалтику і Північну Європу. Найближчий вид, що раніше трактувався як *C. tataricum* – *C. gmelinii* (Cham. et Schlecht.) C.et R., поширений на Алясці, в Сітці, Британській Колумбії, штатах Вашингтон і Орегон. Загалом, у Північній Америці відзначено 5 видів, причому чотири з них – у притихоокеанській частині, а один – *C. rubifolia* Kearney – в штаті Іллінойс, на західних відрогах Скелястих гір [80]. Кілька дрібних видів описані з Азії: *C. kamtschaticum* Rupr., *C. altaicum* Rupr., *C. longifolium* Turcz.;

– *Cimicifuga europaea* Schipcz., як частина диз'юнктивного євразійського виду C. *foetida* L. s. l., походить з Південно-Східної Азії [4] – вторинного центру диференціації роду *Cimicifuga* L., де за різними даними трапляється від 10 до 16 видів [4, 78]; другий центр різноманіття роду (на думку деяких дослідників – центр виникнення роду [4]) з сімома видами, котрі іноді трактуються як підвиди C. *foetida*, розташований в Північній Америці. Найближчі до C. *foetida* види – східноазійський *C. simplex* Wormsk. (Східний Сибір, Далекий Схід від Камчатки до Північного Китаю, Монголія, Японія), гімалайський – *C. frigida* Royle та поширений у тихоокеанській частині Північної Америки *C. elata* Nutt. [78];

– *Dendranthema zawadzkii* (Herbich) Tzvelev – єдиний в Карпатах реліктовий локалітет цього виду зберігся на вапнякових скелях П'єнін [60, 115]. Найближчі оселища його розташовані на Середньоруській височині, над Пінегою і на Уралі. Більшість із майже 50 видів роду *Dendranthema* (DC.) Des Moul. поширені в Китаї, Японії, Кореї, Монголії та азійських просторах Російської Федерації [26]. І *Conioselinum tataricum*, і *Cimicifuga europaea*, і *Dendranthema zawadzkii* збереглись в Карпатах у дуже специфічних екотопах, на вапнякових скелях, де вони могли пережити гляціал разом з іншими третинними реліктами [18, 70, 115].

– *Lysimachia nummularia* L. (*Primulaceae* Vent.), що є в Європі єдиним представником групи *Oppositifoliae* (sect. *Nummularia* (Hill) Klatt), багато представленої у флорі центрального Китаю, а також *Adoxa moschatellina* L., що належить до родини *Adoxaceae* Trautv., яка важалась монотипною аж до часу опису в Китаї двох монотипних близьких родів – *Tetradoxa* C.Y.Wu з єдиним видом *T. omeiensis* C.Y.Wu та *Sinadoxa* C.Y.Wu, Z.L.Wu et R.F.Huang з єдиним видом *S. corydalifolia* C.Y.Wu, Z.L.Wu et R.F.Huang [20, 108];

– *Cortusa matthiolii* L. (s.l.) – диз'юнктивний європейський вид, єдиний представник роду в Європі, що зберігся тут лише в горах [79] (в Карпатах він розпадається на вікарні екологічні раси [69]. В азійській частині ареалу описано окремі раси, що різними дослідниками трактуються в різних рангах, найчастіше – як підвиди C. *matthiolii* (subsp. *sibirica* (Andrz.) Nyár., subsp. *coreana* (Nakai) Nakai, subsp. *pekinensis* (V.Richt.) Kitag.), або сумнівного статусу дрібні види (*C. turkestanica* Losinsk., *C. altaica* Losinsk.), загалом – 10 таксонів;

– *Dryopteris villarii* (Bellardi) Woynar ex Schinz et Thell. subsp. *villarii* – виявлений в єдиному для всіх Карпат локалітеті в Татрах [95]. Основний осередок типового підвиду розташований в Альпах, не дуже численні локалітети розсіяні в горах Балканського півострова, один локалітет відомий в сусідстві – у північно-західній частині Малої Азії і ще один – в Апеннінах. Позаальпійські осередки можна вважати свідченням пульсацій ареалу, зумовлених кліматичними змінами в минулому, або ж, як у випадку з балканськими та

малоазійським локалітетами – як рестанти на міграційному шляху, що зв'язують європейську расу виду із центральноазійською – subsp. *midshelkensis* (Pavlov) Fraser-Jenk.

– Рід *Dracocephalum* L., представлений в Карпатах на найпівденніших відрогах степовими видами – європейсько-сибірськими *Dracocephalum ruyschiana* L., *D. thymiflorum* L. та центрально-східноєвропейсько-кавказьким *D. austriacum* L.

Окрім згаданих вище видів, A. Kozłowska [73] відносить до східноазійської генетичної групи ще цілий ряд таксонів:

– *Veratrum nigrum* L., що в Карпатах росте в термофільних угрупованнях передгір'їв Білих Карпат [47], в Трансільванії і Банаті [114] і має два споріднені види в Японії і Китаї;

– третинний релікт – *Staphylea pinnata* L. (2n = 24, 26), що має один споріднений вид в Закавказзі – *S. colchica* Stev., котрий є її поліплоїдною расою (2n = 52), та дев'ять (шість) інших – в помірно-теплій зоні північної півкулі [27];

– *Prunus fruticosa* Pall. (*Cerasus fruticosa* Pall.) – найбільше скупчення споріднених видів в Китаї, Японії і один вид – в Північній Америці;

– секція *Clematis* L. роду *Clematis* L. (*C. recta* L. і *C .vitalba* L.).

Твердження A. Engler про визначну роль аркто-третинного центру у становленні і розвитку судинних рослин в наступні роки було підтверджено цілою плеядою його послідовників. Прикладом такого типу робіт є фундаментальний еколого-географічний і порівняльно-морфологічний аналіз родини Ranunculaceae Juss. С.М. Зиман [4], завдяки чому автором доведено, що центром виникнення предка цієї родини є гірсько-тропічна міоценова флора Східної Азії, а подальша диференціація родини була пов'язана з міграціями, кліматичними та орографічними процесами, що ще раз підтверджує блискучу гіпотезу A. Engler.

Гімалайсько-алтайська генетична група. Група видів флори Карпат, що мають споріднені види в горах півдня Сибіру, на Алтаї аж до Гімалаїв – невелика. Серед таких видів можна назвати:

– *Anemone narcissifolia* L. з секції *Omalocarpus* DC., поширений в Євразії і на заході Північної Америки, що в Азії розпався на кілька географічних рас;

– *Callianthemum coriandrifolium* Rchb. – альтимонтанний вид, поширений в Центральних і Південних Альпах та в Карпатах (Західні, Високі, Низькі і Бєланські Татри, Родна, П'ятра Крайулуї, Фагараш, а недавно виявлений в Чорногорі [106]), з поодинокими локалітетами в горах Боснії і в Піренеях [78, 111]. Найближче споріднені чотири види ростуть в горах Центральної Азії (що підтверджує думку С.М. Зиман про формування роду в азійських високогір'ях [4]), а з іншими видами роду, зокрема й з тими, що трапляються в Альпах – *C. rutifolium* (L.) Rchb. і *C. kernerianum* Freyn, *C. coriandrifolium* перебуває лише у віддаленій спорідненості;

– *Juniperus sabina* L. – диз'юнктивний європейсько-західноазійський вид, поширення споріднених видів якого з секції *Sabina* Spach – *J. dahurica* Pall. (Далекий Схід, Східний Сибір, північна Монголія), *J. semiglobosa* Regel (Паміро-Алай, Західний і Центральний Тянь-Шань) і *J. jarkadensis* Kom. (Кунь-Лунь), свідчить про третинний вік секції. *Juniperus sabina* був значно поширенішим в Карпатах в пліоцені і плейстоцені [103, 105]; в наш час він зберігся в Західних Карпатах – в П'єнінах [102], в Східних Карпатах – на вапнякових скелях в масиві Красна [16,], в Бистрицьких горах, Вранчеї і Кепеціні, в Південних Карпатах – в масивах Козія, Парінг, Мехедінці, Чернеі та в Апусені – в масивах Мунтеле Маре і Траскеу [31]. Поза Карпатами, яловець козачий

трапляється в східній частині Піренеїв, в Альпах, на Балканах в горах Ріла, Стара Планіна, Шар-Планіна, в Криму, на Кавказі, в середній Росії та Південному Уралі [1, 9, 66, 78], тобто має ареал типовий для третинних реліктів азійського походження;

– секція *Scapiflora* Rchb. роду *Papaver* L. охоплює близько 30 видів, поширених в Арктиці і у високогір'ях помірної частини Голарктики. Менша кількість представників секції трапляється не в Арктиці і не у високогір'ях, а є рослинами південносибірських гірських степів. Систематичний аналіз секції привів до висновку, що власне гірсько-степові чи степово-лучні види (*P. nudicaule* L., *P. amurense* Hort. et Karrer) є найближчими до вихідного типу секції. При відмиранні лісової рослинності на півночі і при піднятті гір в помірних широтах, з вихідних форм виникали вторинні утвори – типові арктичні і типові альпійські рослини, що багато в чому більш подібні між собою, ніж до вихідних форм [23]. В Карпатах таким ореофітом є *Papaver alpinum* L. (який, на думку деяких авторів, походить від *P. nudicaule*), що в результаті географічної дивергенції тут розмежувався на дві раси – subsp. *tatricum* (Nyár) Ehrend.) в Татрах і Великій Фатрі і subsp. *corona-sancti-stephani* (Zapał.) Borza, що зберігся в Родні (в двох масивах Східних Карпат –Тіблеш і Чехлау вже зник) та в Південних Карпатах в масивах Бучеджі, Бірсеі, П'ятра Крайулуі, Фагараш і Ретезат. В останній обробці групи *P. alpinum* [67], підкреслюється, що еволюційна дивергенція в групі не зайшла достатньо глибоко і численні географічні раси, що описувались з Арктики – *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh., *P. dahlianum* Nordh., *P. radicatum* Rottb., *P. laestadianum* (Nordh.) Nordh. і з гір Середньої Європи – *P. suaveolens* Lapeyr., *P. rhaeticum* Leresche, *P. sendtneri* Kern., *P. burseri* Crantz, *P. kerneri* Hayek, серед них і карпатські subsp. *tatricum* і subsp. *corona-sancti-stephani*, мають розглядатись в межах широкого *P. alpinum*. Іншої крайньої точки зору дотримуються словацькі і деякі австрійські ботаніки, котрі західнокарпатську расу піднімають до рангу виду – *P. tatricum* (Nyár.) Ehrend., а в його межах розділяють популяції з Татр і Низьких Татр як окремі раси – subsp. *tatricum* і subsp. *fatraemagnae* Bernátová [107];

– *Saussurea pygmaea* (Jacq.) Spreng., облігатний кальцефіл, поширений в Альпах і в Татрах;

– *Leontopodium alpinum* Cass., єдиний представник роду в Європі, найближче споріднений з *L. ochroleucum* Beauv., поширеним в сибірських горах;

– аркто-альпійські види *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Rhodiola rosea* L., *Viola biflora* L., *Aster alpinus* L.*;*

– альпо-балкано-карпатський вид *Gentiana frigida* Haenke, поширений в горах Пірін і Ріла в Болгарії, в Східних Альпах (Штейєрмарк), Карпатах (Родна, Бучеджі, Фагараш, Ретезат), член космополітного роду *Gentiana*, який разом з двома азійськими родами *Crawfurdia* Wallich і *Tripterospermum* Blume належить до монофілетичної субтриби Gentianinae, найбільше видове різноманіття яких спостерігається у Євразії, а поширення в західній півкулі розглядається як вторинне [61, 104];

– балкано-карпатський вид *Viola dacica*, що споріднений з деякими видами з Алтаю.

Центральноазійська генетична група. Серед представників цієї групи переважають таксони, що мають найбільше скупчення споріднених видів в Центральній Азії – в Туркестані, Джунгарії, Тянь-Шані і Алтаї [73, 88].

Серед видів, що ростуть в Карпатах, до цієї групи належать *Oxytropis pilosa* (L.) DC. з секції *Ortholoma* Bunge (переважна більшість видів цієї секції росте в горах

Центральної і Східної Азії [73]); *Astragalus onobrychis* (L.), найближчі види якого поширені в південно-західній Азії; *Sisymbrium polymorphum* (Murray) Roth зі спорідненими видами в Туркестані; *Linum flavum* L., що трапляється на остепнених ділянках в усіх частинах Карпат, *Ferula sadlerana* Ledeb. – єдиний представник середньоазійського роду в Середній Європі [63] та з роду *Stipa* L. – секція *Pseudoptilagrostis* Tzvel. (в Карпатах – *S. capillata* L.) і секція *Stipa* (*S. pennata* L., *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *S. pulcherrima* C.Koch, *S. tirsa* Steven), *Adonis flammea* Jacq., *A. aestivalis* L. (середземноморсько-ірано-туранського походження).

Середньоєвропейська генетична група. Цю групу формують види, що мають споріднені таксони в межах Середньої Європи – від Піренеїв до Балканських гір, натомість не мають їх, або мають лише незначну кількість, у віддалених регіонах Центральної чи Східної Азії, або Північної Америки [88]. Такою групою є секція *Auriculastrum* Schott роду *Primula* L., до якої належать *Primula auricula* L., поширена в Альпах, Апеннінах, горах північної частини Балканського півострова, в Західних (Татри, Низькі Татри, Хоч, П'єніни) і Південних Карпатах (масиви Вілкан, Годеану, Мехедінці, Чернеі), *P. minima* L., що росте в Східних Альпах, Судетах, Шар-Планіні в Сербії, Центральному Балкані, масивах Ріла і Пірін, в Західних, Східних і Південних Карпатах [92, 94], та *P. wulfeniana* Schott subsp. *baumgarteniana* (Degen et Moesz) Ludi, що є вікарним підвидом до поширеного в Східних Альпах *P. wulfeniana* subsp. *wulfeniana*. Центром виникнення секції є, очевидно, Альпи, оскільки тут відзначено 18 видів, що належать до неї (серед них – 12 альпійських ендемів і субендемів). У Середземномор'я проникло лише чотири види. Розміщення інших секції роду *Primula*, так само як і споріднених родів, свідчить про їх походження з аркто-третинного генетичного центру [44, 56, 87, 92-94].

Подібним є походження роду *Soldanella* L., з якого чотири види і два підвиди входять до складу флори Карпат, серед них *S. carpatica* Vierh. – це західнокарпатський ендем, *S. pseudomontana* F.K.Mey. – ендем Західних і Східних Карпат, *S. hungarica* Simonk. subsp. *hungarica* – ендем Східних і Південних Карпат, *S. hungarica* subsp. *major* (Neilr.) S.Pawł. – альпійсько-карпатсько-балканський вид, *S. montana* Willd. – піренейсько-альпійсько-карпатсько-балканський, а *S. pusilla* Baumg. – апеннінсько-альпійсько-карпатсько-балканський вид (слід зазначити, що основний ареал *S. pusilla* охоплює Центральні і Східні Альпи та Південні Карпати, а на півночі Апеннін і в горах південно-західної Болгарії відомі лише ізольовані локалітети). Усі види цього роду поширені в горах Середньої Європи – від північної Іспанії і Піренеїв до Балкан. З 11 видів в Альпах трапляються сім, серед них один вид і один підвид для Альп – ендемічні [86-88].

Середньоєвропейським за генезою є *Saxifraga wahlenbergii* Ball – татранський палеоендем, споріднений з піренейським *S. praetermissa* Webb. Обидва види A. Engler об'єднував у одну групу (grex) *Axilliflorae* Engl. секції *Dactyloides* Tausch [51, 52], а S. Pawłowska виділила *S. wahlenbergii* у монотипну ендемічну секцію *Perdurantes* S. Pawł. [84].

Крім секції *Dactyloides*, у високогір'ях Середньої Європи рід *Saxifraga* L. утворив інші ендемічні європейські секції: *Gymnopera* D.Don (syn. sect. *Robertsonia* (Haw.) Engler), єдиний представник якої в Карпатах – *S. cuneifolia* L. subsp. *robusta* D.A.Webb, поширений на вологих скелях в монтанному і субальпійському поясі Східних, Південних Карпат і Апусені, а поза Карпатами – в древньому ядрі Альп –

Ургебіргсальпен, в Динарах, Астурійсько-Кантабрійських горах, Севеннах, Піренеях, та південносередньоєвропейська секція *Cotylea* Tausch (syn. *Miscopetalum* (Haw.) Sternb.), з якої *S. rotundifolia* L. представлений в Карпатах обома своїми підвидами – subsp. *rotundifolia*, розповсюдженим в усіх частинах високогір'я та балканськокарпатським subsp. *heucherifolia* (Griseb.) Engler, який поширений в Східних, Південних Карпатах і Апусені.

Цікавою є історія розвитку *Saxifraga mutata* L. з секції *Aizoonia* Tausch. Він вважався альпігенним видом, типовий підвид якого, альпо-карпатський subsp. *mutata* (2n = 28 [82]), в Карпатах був відомий з реліктового локалітету в Низьких Татрах [33, 64] та одного місцезнаходження в Південних Карпатах в масиві Бірсеі [32, 97], що вважалося реліктовим з часів гляціалу [46]. Інший підвид – *S. mutata* subsp. *demissa* (Schott et Kotschy) D.A.Webb, є південнокарпатським ендемом, що трапляється в Чіукас, Бірсеі та Бучеджі [32, 46]. Каріологічними дослідженнями встановлено, що subsp. *demissa* має диплоїдний хромосомний набір (2n = 16), а румунська популяція subsp. *mutata* – тетраплоїдний набір (2n = 32) [110]. Очевидно, що в такій ситуації subsp. *demissa* може розглядатись як окремий вид (номенклатурне питання – це предмет окремого дослідження, оскільки синоніміка цього виду є досить складною), при цьому можна припустити, що вид *Saxifraga demissa*, внаслідок подвоєння набору хромосом, дав початок тетраплоїдній расі, ставши анцестральним типом для *S. mutata*. Ймовірно, ця поліплоїдна раса мігрувала в Альпи, втративши в результаті анеуплоїдних перебудов деякі хромосоми, внаслідок чого в альпійських популяціях встановилось хромосомне число 2n = 28. А популяція *S. mutata* з Бірсеі (2n = 32) є не залишком альпійської популяції, а рестантом вихідної поліплоїдної раси, що, всупереч попереднім уявленням про генезис виду, дає можливість припускати, що центром виникнення *S. mutata* є не Альпи, а Південні Карпати.

Хромосомний ряд, який існує в межах ще одного виду – *Salix retusa* L. s.l., ще раз засвідчує більш визначну роль Карпат у флорогенезі європейських гір, ніж вважалось досі. Для альпійських популяцій цього виду визначено хромосомні числа 2n = 114, 152 [82]. Карпатські популяції, котрі відрізняються морфологічно і на цій підставі виділялись різними авторами у різних рангах – *S. retusa* var. *kitaibeliana* (Willd.) Rchb., *S. r.* subsp. *kitaibeliana* (Willd.) Jáv., *S. kitaibeliana* Willd., або їх самостійний статус заперечувався [39, 96], мають менше хромосомне число – 2n = 76 [65], що дає можливість припустити або їх первинність на території Карпат, звідки вони могли мігрувати в Альпи, або можливість зникнення популяцій з нижчим хромосомним числом в ході історичних кліматичних змін в Альпах.

Порівняння хромосомних чисел двох рас – аркто-альпійської *Arenaria ciliata* L. subsp. *ciliata*, що утворює поліплоїдний ряд з 2n = 80, 120, 180 і татранської *A. ciliata* subsp. *tenella* (Kit.) Br.-Bl., яка зберегла нижче хромосомне число 2n = 40 [54], дає підстави також припустити карпатське походження виду і те, що subsp. *tenella* є філогенетично старшою, географічно і генетично ізольована, дозволяє розглядати її як окремий вид – *Arenaria tenella* Kit., на думку J.Májovský і A.Uhríková [77] – древній аркто-третинний.

Голарктично-третинні корені має субсекція *Ferruginea* Tuckerm. роду *Carex* L. [49, 50, 56, 75], до якої серед карпатських осок належать центрально-південноєвропейська *Carex sempervirens* Vill. (росте у високогір'ях Західних, Східних і Південних Карпат), апенніно-альпо-карпато-балканська *C. firma* Host (Західні Карпати

– Татри, Східні Карпати – Родна, Чіукас, Південні Карпати – Парінг, Бучеджі), альпо-балкано-карпатська *C. ferruginea* Scop. (єдине місцезнаходження в Карпатах – Східні Карпати, вершина Пентелеу в Мунтенських горах [32]). Інші споріднені види – *C. macrolepis* DC. (Апенніни, західна і південна частини Балкан), *C. mingrelica* Kük. (Кавказ); в Азії немає жодного виду з цієї субсекції, спільного з Європою.

Середньоєвропейське походження має група видів секції *Dentaria* Cranz роду *Cardamine* L., серед яких в Карпатах поширені *C. bulbifera* (L.) Crantz, *C. enneaphyllos* (L.) Crantz, *C. glanduligera* O.Schwartz та *C. trifolia* L.; варто зауважити, що *C. glanduligera*, центром виникнення якого є Карпати, найближчих своїх родичів має в Центральній Азії [44, 78, 99].

Родина *Gentianaceae* походить зі Старого Світу, де спостерігається найбільше родове різноманіття, а одна із найстаріших секцій роду *Gentiana – Coelanthe* auct., представлена високорослими і широколистяними видами, найбільшого розвитку досягла в європейських горах. В Карпатах – це альпо-судето-балкано-карпатський вид *Gentiana punctata* L., присутній в Західних, Східних і Південних Карпатах, середньоєвропейський – *G. lutea* L., відомий з Апусені, Південних і Східних Карпат.

Крім того, до цієї групи належать:

– із секції *Megalanthe* Gaudin (*Thylacites* Griseb.) роду *Gentiana*: в Карпатах – південно-східноєвропейські альтимонтанні види *G. clusii* Perr. et Song. (усі високогірні райони) та *G. acaulis* L. (Східні, Південні Карпати, Апусені), із секції *Calathianae* Froelich (*Cyclostigma* Griseb.) – поширений в Західних, Східних і Південних Карпатах *G. verna* L.;

– секція *Thora* DC. роду *Ranunculus* L., до складу якої входять три види: піренейсько-західноальпо-балкано-карпатський альтимонтанний вид, що розсіяно трапляється у високогірних районах Західних, Східних і Південних Карпат – *Ranunculus thora* L., східно-південноальпо-карпатський *R. hybridus* Biria, поширений у Східних і Південносхідних Альпах, в Карпатах – виявлений F. Schur на вершині Коронгіс в Родні і в масиві Фагараш [100], а J.Ch.G. Baumgarten цитований з Бучеджі [30], та *R. brevifolius* Ten., поширений у високогір'ях центральної частини Апеннін, на Балканах та Кріті;

– секція *Aconitifolii* Tutin роду *Ranunculus* представлена в усіх частинах Карпат лише одним видом – центрально-південноєвропейським монтанно-субальпійським *R. platanifolius*, дуже близьким до центральноєвропейського *R. aconitifolius* L., центром поширення останнього є Альпи. Третій представник секції – *R. seguieri* Vill., котрий в Карпати не заходить, поширений в Альпах та в гірських системах на південь і захід від них;

– з секції *Leucoranunculus* Boiss. – високогірний середньоєвропейський *Ranunculus alpestris* L., що в Карпатах росте у високогір'ях Західних Карпат та в Родні (Східні Карпати), Бірсеі, Бучеджі, Фагараші (Південні Карпати), і *R. crenatus* Waldst. et Kit. – альпо-балкано-карпатський вид, що в Карпатах відомий з території Румунії у Східних і Південних Карпатах;

– високогірний альпо-карпатський *Cerastium latifolium* L., поширений в Татрах і у Фагараші, та альпо-карпато-балканський *C. uniflorum* Clairv. з серії *Latifolia* Borza, що росте в Альпах, Високих Татрах і в горах Словенії;

– з секції *Porphyrion* Tausch роду *Saxifraga* L. – *S. oppositifolia*, котрий у високогір'ях Європи утворив кілька географічних рас. Типовий підвид – subsp.

oppositifolia з європейських гір протягом плейстоцену поширився циркумполярно по всій Арктиці [56], а в Карпатах відомий із Татр, Низьких Татр і Малої Фатри [91,]; інший підвид – subsp. *rudolphiana* – східноальпо-балкано-карпатська раса, росте в альпійському поясі Східних Альп та Східних і Південних Карпат; ще один представник секції – піренейсько-альпо-карпато-балканський *S. retusa* Gouan – поширений у Високих Татрах, Родна, Чехлау, Фагараші і Кепеціні;

– єдиний представник секції *Xanthizoon* Griseb. – *Saxifraga aizoides* L., поширений в усіх високогірних частинах Карпат та в усіх гірських системах Європи, звідки він амфіатлантичним шляхом, через Ісландію і Гренландію потрапив в полярну Північну Америку і північно-західну частину Скелястих гір;

– *Astrantia major* L. s.l. – альпігенний європейсько-кавказький вид, малоазійські і кавказькі локалітети якого зв'язують європейський осередок роду (5 видів) із південно-західноазійським [57];

– з трьох видів ендемічного європейського роду *Homogyne* Cass., два – ростуть в Карпатах: *H. alpina* (L.) Cass., поширений в горах Західної, Центральної і Південної Європи, а в Карпатах – в усіх регіонах, та альпо-карпато-балканський *H. sylvestris* Cass., що згадується для Родни і Фагарашу, хоча його присутність там не підтверджена [32];

– ендемічний європейський монтанний рід *Adenostyles* Cass. в Карпатах представлений одним видом *A. alliaria* (Gouan) A.Kern. (з двома підвидами – subsp. *alliaria*, поширеним у всіх європейських горах і всіх карпатських регіонах, та subsp. *hybrida* (Vill.) Tutin, відомий від Піренеїв до Південних Карпат;

– альпо-балкано-карпатський вид *Omalotheca hoppeana* (Koch) Sch.Bip. et F.W.Schultz (в Карпатах трапляється лише в Татрах) і *O. supina* (L.) DC. (циркумполярно-аркто-євразійсько-альпійський), близькі види яких трапляються в горах Середньої і Південної Європи та на Кавказі [88];

– секція *Oreinos* Asch. et Graebn. роду *Poa* L., у якій прослідковується поліплоїдний ряд: диплоїдний балканський ендемічний вид *P. pirinica* Stoj. et Acht. (2n = 14), три-, тетраплоїдна альтимонтанна середньоєвропейська раса *P. laxa* Haenke subsp. *laxa* (2n = 21, 28), що трапляється у високогір'ях Західних, Східних, Південних Карпат і Апусені, гексаплоїд *P. flexuosa* Sm. (syn. *P. laxa* subsp. *flexuosa* (Hannf.) Hyl. (2n = 42), що росте в горах на північному заході Європи й у північно-східній частині Північної Америки, та ще одна раса – subsp. *fernaldiana* (Hannf.) Hyl., розповсюджена південніше від subsp. *flexuosa* в Північній Америці. Ендемічна південнокарпатська раса – *P. laxa* subsp. *pruinosa* Nyár. (syn. *P. tremula* Schur, *P. nyaradyana* Nannf.) [46, 48], очевидно, є екологічною (кальцифільною) расою виду.

Північноамериканська генетична група. До неї належать види, які мають найбільшу кількість споріднених видів у Північній Америці, особливо в його притихоокеанській частині. Ця група рослин в Карпатах – нечисленна. Типовим представником її є *Saxifraga hieracifolia* Waldst. et Kit., що належить до групи *Nivalivirginense* Engl. et Irmsch. секції *Boraphila* Engl. За A. Engler [51], до останньої належать 22 види, з яких 18 – поширені в припацифічній частині Північної Америки, на північ від 28^0 північної широти, тобто там, ймовірно, є їх первинна вітчизна. В Карпатах *S. hieracifolia* є звичайною рослиною в поясі криволісся, на вологих скелях в Татрах (від 1200 до 2499 м н.р.м.) [85, 91], в масивах Родна, Чехлау і Фагараш.

Північноамериканське походження мають єдиний представник роду *Solidago* L. в Європі *Solidago virgaurea* L. і цілий рід *Antennaria* Gaertn. Більшість представників останнього в європейській частині ареалу роду трапляються на півночі, зокрема в полярній зоні, куди вони потрапили через так званий Берінговий міст [40]. В Карпатах рід представлений двома видами – *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., поширеним у всій Голарктиці, хоча на півдні – лише локально в горах, й *A. carpatica* (Wahlenb.) R.Br. – піренейсько-альпо-карпатським видом, досить рідкісним в карпатських високогір'ях (в Татрах – від субальпійського до субнівального поясу, в Східних Карпатах – в Свидовецькому масиві, та, за непідтвердженими даними [32] – в масивах Гутин і Чехлау). *A. carpatica* s.l. вважався голарктичним аркто-альпійським видом, проте, як виявилось, в полярних областях він представлений хромосомними расами нижчої плоїдності: з Європи й Азії описано *A. villifera* Boriss. [13] (2n = 28, 42) [112], а з Північної Америки – *A. lanata* (Hooker) Greene (syn. *A. lanatula* Chrtek et Pouzar) [40]) (2n = 28) [112, 113], в той час як *A. carpatica* s.str. є октоплоїдом (2n = 56) [113], що може свідчити, що її анцестральна форма походить з Північної Америки.

Третинний вид з близькоспорідненого з *Cimicifuga* L. роду [4] – *Actaea spicata* L., поширений на більшій частині території Європи, реліктові осередки якого в Азії вважаються доплейстоценовими рестантами широколистяних лісів [3, 6]. Видове різноманіття, яке спостерігається в роді *Actaea* L. в Центральній і Північній Америці, де, окрім *A. rubra* Willd. та *A. alba* Mill. (що деякими дослідниками розглядались в межах виду *A. spicata* [116]), поширений *A. pachypoda* Elliot, який вважається найбільш древнім, ранньотретинним, представником роду, може свідчити про те, що американський континент є місцем морфологічної диференціації роду [4].

Арктична генетична група. Раніше вважалось, що до групи арктичного походження належать багато рослин, які в наш час мають аркто-альпійські ареали. Проте після докладного систематично-географічного аналізу виявилось, що більшість цих видів походить зі східноазійських гір. З певною правдоподібністю можна припускати арктичне походження для *Salix herbacea* L., яка в середньоєвропейських горах не диференційована на географічні раси [44], а кілька близькоспоріднених видів має в Арктиці і в горах Центральної Азії. Так само, *Dryas octopetala* L., котра в горах Середньої Європи не поділена на раси, а близькоспоріднені форми має в Арктиці, горах Азії і північно-західної Америки [2, 88].

Арктичне походження припускається також для *Ranunculus glacialis* L. – виду, що з усіх квіткових рослин Європи здатний рости на найбільших висотах: в Західних Альпах він піднімається до висоти 4270 м, у Східних – до 3780 м. В Карпатах цей вид трапляється у найвищих положеннях Татр, Родна і Фагарашу. Ареал його охоплює гори Середньої Європи – від Сьєрра-Невади і Піренеїв, до Карпат, а на півночі – Шпіцберген, полярну частину Скандинавії, Ісландію та східну частину Гренландії. *R. glacialis* subsp. *glacialis* відсутній в полярній частині Азії і Америки, натомість в полярній зоні північно-східної Азії і північно-західної Америки росте інший підвид *R. glacialis* subsp. *chamissonis* (Schldl.) Huld., що є ще одним аргументом на користь припущення про арктичне походження не лише виду, а й секції *Crymodes* (A. Gray) Tutin.

Висновки

За морфологічними рисами таксонів, особливостями їх ареалів, концентрацією споріднених таксономічних одиниць у певних частинах Голарктики, у флорі

Карпатської гірської флористичної підпровінції виділено представників аркто-третинного флорогенетичного елемента.

Переважаюча їх більшість належить до східноазійської та середньоєвропейської генетичних груп, що відображає потужний вплив південно-східноазійського центру на формування флори європейських гір та високий рівень автохтонності гірських флор Європи із самого початку альпійського орогенезу.

Значно слабше представлені гімалайсько-алтайська, центральноазійська, північноамериканська та арктична генетичні групи.

Результати флорогенетичного аналізу дозволяють стверджувати про значно істотніший вплив флори Карпат на формування флор сусідніх гірських територій, ніж вважалось раніше, що ілюструють *Saxifraga mutata*, *Salix retusa*тощо.

1. Бобров Е.Г. *Pinophyta* (*Gymnospermae*) – Голосеменные // Флора европейской части СССР. Т. 1. – Л.: Наука, 1974. – С. 100-116.
2. Вульф Е.Н. Историческая география растений. История флор земного шара. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1944. – 546 с.
3. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. – Свердловск, 1969. – 284 с.
4. Зиман С.Н. Морфология и филогения семейства лютиковых. – К.: Наук. думка, 1985. – 247 с.
5. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – Л.: Наука, 1973. – 354 с.
6. Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. – К.: Наук думка, 1990. – 351 с.
7. Комаров В.Л. Введение к флорам Китая и Монголии // Тр. СПб. ботан. сада. – 1908. – Т. 28, вып. 1. – С. 1–176; Т. 29, вып. 2. – С. 179-388.
8. Липшиц С.Ю. Род *Saussurea* DC. (Asteraceae). – Л.: Наука, 1979. – 282 с.
9. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. – М.-Л.: Гос. изд-во с.-х. л-ры, 1954. – 911 с.
10. Мазуренко М. Рододендроны Дальнего Востока. – М.: Наука, 1980. – 231 с.
11. Мілкіна Л.І. Нові місцезнаходження *Syringa josikaea* Jacq. в Українських Карпатах // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 1. – С. 77-78.
12. Мосякін С.Л. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent. // Автореф. дис. … докт. біол. наук. – К., 2003. – 32 с.
13. Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат. – М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. природы, 1949. – 302 с.
14. Ретина Т.А. О числах хромосом шести видов голубых жимолостей // Биол. науки. – 1969. – № 5. – С. 62-64.
15. Ретина Т.А. Изучение биологии голубых жимолостей (вопросы сезонного развития, биологии цветения, кариологии, гибридизации: Автореф. дис. … канд. биол. наук: – М., 1982. – 21 с.
16. Стойко С.М. Цікаве місцезнаходження нового для Українських Карпат виду – ялівцю козачого (*Juniperus sabina* L.) // Укр. бот. журн. – 1960. – Т. 17, № 3. – С. 72-78.
17. Сябряй С.В. Развитие флоры и растительности неогена Карпат (на примере Украинских Карпат): Автореф. дис. д-ра биол. наук. – К., 1986. – 54 с.
18. Тасенкевич Л.А. Высокогорный элемент во флоре Угольского заповедного массива в Закарпатье и его анализ // Флора и растительность высокогорий. Пробл. ботаники. Т.14 (1). – Новосибирск: Наука, 1979. – С. 76-81.
19. Тахтаджян А.Л. К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии // Ботан. журн. – 1957. – Т. 42, № 11. – С. 1635-1653.
20. Тахтаджян А. Система Магнолиофитов // Л.: Наука, 1987. – 439 с.

21. Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики // Материалы II раб. совещ. по сравнительной флористике, Неринга, 1983. – Л.: Наука, 1987. – 292 с.
22. Толмачев А.И. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике. // Журн. Рус. ботан. о-ва. – 1931. – Т. 16, № 1. – С. 111-124.
23. Толмачев А.И. Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорних флор земного шара // Пробл. ботаники. Т. 5. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 18-31.
24. Толмачев А.И. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Пробл. ботаники. Т. 6. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 55-65.
25. Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск : Наука, 1986. – 195 с.
26. Цвелев Н.Н. *Dendranthema* (DC.) Des Moul. // Флора СССР. Т. 26. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – С. 364-388.
27. Цвелев Н.Н. *Staphyleaceae* Lindl. – Клекачковые // Флора Восточной Европы. Т. 9. – С-Пб: Мир и семья-95, 1996. – С. 336-337.
28. Шварева Н.Я. Миоценовая флора Предкарпатья. – К.: Наук. думка, 1983. – 160 с.
29. Шварьова Н.Я., Мамчур А.П. Міоценова флора Великої Угольки (Закарпаття). – Львів: ДПМ НАН України, 2003. – 144 с.
30. Baumgarten J.Ch.G. Enumeratio stirpium mango Transilvaniae principatui praeprimis indigenarum in usum botanophilorum conscripta inque ordinem sexuali-naturalem concinnata. Tomus primus. Classes I–IX. phanerogamarum exhibens. – Vindobonae, 1816. – S. I–XXVII + 1–428.
31. Beldie Al. Familia Cupressaceae F.W.Neger // Flora Republicii Populare Române. V. 1 / Eds. T.Savulescu, E.I. Nyárády. – Bucureşti: Editio Academiae Popularis Romanicae, 1952. – P. 177-188.
32. Beldie Al. Flora Românei. Determinator ilustrat al plantelor vasculare. – Bucureşti: Editura Academiei R.S.R.– 1977. – Vol. I. – 412 p.
33. Bernátová D., Feráková V. *Saxifraga mutata* L. // Červená Kniha ohrozených a vzácnych druhov rastlín a živočíchov SR a ČR. Vyššie rastliny. – Bratislava: Príroda, 1999. – S. 328.
34. Bertová L. *Loniceraceae* Dostál. Syn. *Caprifoliaceae* Vent. // Flóra Slovenska. T. 4/2. – Bratislava: VEDA, Vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, 1985. – S. 69-97.
35. Briquet J. Recherches sur la flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse // Engl. Bot. Jahrb., Leipzig. – 1891. – Bd. 13. – S. 47-105.
36. Briquet J. Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origins // Annu. Cons. Jard. Bot. Genéve. – 1901. – Vol. 5, № 1-3. – P. 12-119.
37. Briquet J. Le développement des flores dans les Alpes occidentals. Avec apercu sur les Alpes en général // Rés. sci. du Congrès intern. de botanique de Vienne, 1905. – Jena: Gustav Fischer, 1906. – P. 130-173.
38. Chen Sh., Xia T., Wang Y., Liu J., Chen S. Molecular systematic and biogeography of Crawfurdia, Metagentiana and Tripterospermum (Gentianaceae) based on nuclear ribosomal and plastid DNA sequences //Annals of botany 2005, 96. – P. 413-424.
39. Chmelař J. Some comments on taxonomy and chorology of the willow species growing in Czechoslovak territory // Folia Dendrol., Bratislava. – 1985 – Vol. 12. – S. 15-29.
40. Chrtek J., Pouzar Z. Further comments on the problem of *Antennaria carpatica* // Preslia, Praha. – 1985. – Vol. 57, № 3. – S. 193-198.
41. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. – Bronx, New-York: New-York Botanical Garden, 1988. – VIII + 555p.
42. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. – New-York: Columbia University Press, 1981. – XVIII + 1262 p.
43. Diels L. Pflanzengeographie. – Berlin: G.I.Göcchen, 1908. – 163 p.
44. Diels L. Genetische Elemente in der Flora der Alpen // Engl. Bot. Jahrb., Leipzig. – 1910. –

Bd. 44, Beibl. 102. – S. 7-46.
45. Dihoru Gh., Dihoru A. Plante rare, periclitate şi endemice in flora Romaniei – Lista Roşie // Acta Botanica Horti Bucurestiensis 1993–1994. Bucureşti. –1994. – S. 173-197.
46. Dihoru G., Pârvu C. Plante endemice in flora României. – Bucureşti: Editura Ceres, 1987. – 179 p.
47. Dostál J. Nová Kvétena ČSSR. – Praha: Academia, 1989. – 1563 s.
48. Edmondson J.R. *Poa* L. // Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. – P. 159-167.
49. Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Bd. 1–2. – Leipzig, 1879–1882. – Bd. 1. – 202 S., Bd.2. – 386 S.
50. Engler A. Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit // Wiss. Erg. d. intern. Bot. Kongr. Wien, Jena, 1906. – S. 1-27.
51. Engler A. Beiträge zur Entwicklung der Hochgebirgsfloren. Erläutert an der Verbreitung der Gattung *Saxifraga* // Abhandl. Kgl. Preuss. Akad. Wiss., Phys.-math. Kl., Berlin, Verlag Akad. Wiss. – 1916. – № 1. – 114 S.
52. Engler A. *Saxifragaceae //* Engler A. und K.Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Aufl. 2. Bd. 18 a, 1931. – S. 74-226, 483-486.
53. Favarger C. Recherches cytotaxonomiques sur les populations alpines d'*Arenaria ciliata* L. (sens. lat.) // Ber. Schweiz. Bot. Ges., Wabern-Bern. – 1960. – Vol. 70. – P. 126-140.
54. Favarger C. Nouvelles recherches sur les populations alpines et carpatiques d'*Arenaria ciliata* L. sens. lat. // Ber. Schweiz. Bot. Ges., Wabern-Bern. – 1963. – Vol. 73. – P. 161-178.
55. Gajewski W. A cytogenetic study on the genus *Geum* L. // Monogr. Botan., Warszawa. – 1957. – Vol. 4. – P. 1-416.
56. Gams H. Der Tertiäre Grundstock der Alpenflora //Jahrb. Vereins Schutze Alpenpflanzen. – 1933. – Bd. 5. – S. 7-37.
57. Grintzesco J. Monographie du genre *Astrantia* // Ann. Conserv. Jard. Bot., Genève. – 1910. – Vol. 13-14. – P. 66-194.
58. F.Grohmann. Oleaceae // Flora of Pakistan. – eFloras. Published on the Internet http://www.efloras.org [accessed 19 January 2010] Missuri Botanical Garden, St.Louis, MO&Harvard University Herbaria, Cambridge, MA.
59. Hara H. Corresponding taxa in North America, Japan and the Himalayas // Taxonomy, phytogeography and evolution: Ed. D.H. Valentine. – London – New-York: Academic Press, 1972. – P. 61-72.
60. Herbich F. Botanischer Ausflug in die Galizisch-karpatischen Alpen des Sandezer Kreises // Flora oder Allg. bot. Ztg. – 1834. – S. 561-575, 577-587.
61. Ho T.N., Pringle J.S. Gentianaceae A. L. Jussieu // Flora of China – eFloras. Published on the Internet http://www.efloras.org [accessed 17 January 2010] Missuri Botanical Garden, St.Louis, MO&Harvard University Herbaria, Cambridge, MA
62. Holub J. *Conioselinum tataricum* Hoffm. // Červená Kniha ohrozených a vzácnych druhov rastlín a živočíchov SR a ČR. Vyššie rastliny. – Bratislava: Príroda, 1999. – S. 104-105.
63. Holub J. *Ferula sadleriana* Ledeb. // Červená Kniha ohrozených a vzácnych druhov rastlín a živočíchov SR a ČR. Vyššie rastliny. – Bratislava: Príroda. – 1999. – S. 156.
64. Jasičová M., Futák J. *Saxifraga* L. Lomikameň // Flóra Slovenska. T. 4/2. – Bratislava: VEDA, Vydavat. Slovenskej akadémie vied, 1985. – S. 233-275.
65. Izmaiłow R. Karyological studies in *Salix* L. 1. // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot., Kraków. – 1980. – Vol. 22. – P. 101-111.
66. Јовановић В. Род *Juniperus* L. // Флора СР Србије. Т. 1. – Београд: Академија, 1970. – С. 158-167.
67. Kadereit J.W. *Papaver* L. // Flora Europaea. Vol. 1 (2nd ed.). – Cambridge: Cambridge University Press, 1993. – P. 297-301.
68. Kita Y., Ueda K., Kadota Y. Molecular phylogeny and evolution of the Asian *Aconitum* subgen. *Aconitum* (Ranunculaceae) // J. Plant Res. – 1995. – Vol. 108. – P. 429-442.
69. Kobiv Yu. *Cortusa matthioli* (*Primulaceae*) in the Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians):

distribution, ecology, taxonomy and conservation // Fragm. Flor. Geobot. – 1999. – Vol. 44, № 2. – S. 355-374.
70. Kornaś J. Reliktowa kolonia roślin wysokogórskich w Małych Pieninach // Ochrona przyrody. – 1958. – Vol. 25. – S. 238-248.
71. Kornaś J. Corresponding taxa and their ecological background in the forests of temperate Eurasia and North America // Taxonomy, phytogeography and evolution; Ed. D.H. Valentine. – London – New-York: Academic Press, 1972. – P. 37-59.
72. Kornaś J., Medwecka-Kornaś A. Geografia roślin. – Warszawa: Wyd-wo Naukowe PWN, 2002. – 634 s.
73. Kozłowska A. Elementy genetyczne i pochodzenie flory stepowej Polski // Mém. Acad. Pol. Sc. L., Cl. Math.-Nat., Ser. B., Kraków, 1931. – S. 1-110.
74. Kulczyński S. Das boreale und arktisch-alpine Element in der mitteleuropäischen Flora // Bull. Intern. Acad. Polon. Sci. Lettr. Cl. Sci. math.-natur., 1923. – 1924. – S. 128-214.
75. Kükenthal G. *Cyperaceae-Caricoideae* // Engler A. Pflanzenreich. – 1909. – Bd. 38 (IV, 20). – S. 67-767.
76. Májovský J., Murín A., Feráková V. et al. Karyotaxonomický prehľad flóry Slovenska. – Bratislava: VEDA, Vydavat. Slovenskej akadémie vied, 1987. – 440 s.
77. Májovský J., Uhríková A. Kariotaxonomisches Studium einiger Arten der Flora der Slowakei // Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comen., Bot., Bratislava – 1982. – Vol. 29. – S. 97-102.
78. Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 1. // Jena: VEB Gustav Fischer, 1965. – 583 S.
79. Meusel H., Jäger E., Rauschert S., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 2. // Jena: VEB Gustav Fischer, 1978. – P. 259-421.
80. Miller T.R., Emmert S.Y., Johnson T., Robertson P.A. Status of *Cimicifuga rubifolia* Kearney in Illinois // Abstr. Illinois State Academy of Science . 92-nd Annual Meeting, Rock Island, Ill., Apr. 7-8, 2000. Trans. Ill. State Acad. Sci. – 2000. – Vol. 93, suppl. – P. 83.
81. Mitka J. The genus *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*) in Poland and adjacent countries. A phenetic-geographic study. – Kraków: Institute of botany of the Jagellonian University, 2003. – 204 p.
82. Moore D.M. Flora Europaea check-list and chromosome index – Cambridge, London, New-York, New Rochelle, Melbourne & Sydney: Cambridge University Press, 1982. – 423 p.
83. Oltean M., Negrean G., Popescu A. et al. Lista roşie a plantelor superioare din România // Studii, sinteze, documentatii de ecologie, 1. – Bucureşti: Institutul de Biologie. – 1994. – P. 6-50.
84. Pawłowska S. De nonnullis Saxifragis carpaticis et balcanicis // Acta Soc. Bot. Pol. – 1953. – Vol. 28, №1. – S. 225-245.
85. Pawłowska S. *Saxifragaceae*, Skalnicowate // Flora Polska. Rośliny naczyniowe Polski i ziem ościennych. T. 7. – Warszawa: PWN. – 1955. – S. 51-84.
86. Pawłowska S. De *Soldanellis*, quae in parte septentrionali Carpatorum crescunt // Fragm. Flor.Geobot. – 1963. – Vol. 9, № 1. – S. 3-30.
87. Pawłowska S. Endemity // Szata roślinna Polski. T.1. – Warszawa: PWN, 1972. – S. 178-184.
88. Pawłowska S. Charakterystyka statystyczna i elementy flory polskiej // Szata roślinna Polski. T. 1. – Warszawa: PWN, 1972. – S. 129-206.
89. Pawłowski B. Studien über mitteleuropäische *Delphinien* aus der sogenannten Sektion *Elatopsis*. I-V // Bull. Int. Acad. Polon. Sci.Math., Ser. B., Sci.Nat., Cracovie. – 1933. – S. 29-44, 67-81, 91-106, 149-181.
90. Pawłowski B. Ogólna charakterystyka geobotaniczna Gór Czywczyńskich // PAU, Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr., dz. B.6. Kraków. – 1948. – Vol. 72.–S.1-80.
91. Pawłowski B. Flora Tatr. Rośliny naczyniowe. T. 1. – Warszawa; PWN –1956. – 672 s.
92. Pax F. *Primulaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Vol. 4/1; Eds. A.Engler, K.Prantl. – Leipzig: Wilhelm Engelmann. – 1897. – S. 98-116.
93. Pax F. Gründzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. (Die Vegetation der Erde). – Leipzig, B. 1, 1898 – 270 S.; B. 2, 1908 – 322 S.
94. Pax F., Knuth R. *Primulaceae* // Das Pflanzenreich. Vol. 22 (IV, 237); Ed. A.Engler. –

Leipzig, 1905. – S. 1-386.
95. Piękoś-Mirkowa H., Mirek Z. *Dryopteris villarii* (Bellardi) Woynar ex Schinz. & Thell. – a new high-mountain species in the flora of Poland // Fragm. Flor. Geobot. – 1989. – Vol. 34, № 3-4. – P. 277-282.
96. Rechinger K.H., Akeroyd J.R. *Salix* L. // Flora Europaea. Vol.1 (2nd ed.). – Cambridge: Cambridge University Press, 1993. – P. 53-64.
97. Sanda V., Popescu A., Doltu M.I. Vegetația masivului Piatra Craiului // Stud. Comun. Muz. Brukenthal. Şti. Nat., Sibiu. – 1977. – Vol. 21. – P. 115-212.
98. Scharfetter R. Über die Entstehung der Alpenflora // Engl. Bot. Jahrb. – 1929. – Bd. 62, H. 5. – S. 524-544.
99. Schulz O.E. *Cruciferae* // Natürliche Pflanzenfamilien; Ed. A.Engler und K.A.E. Prantl. Bd. 17b. – Leipzig, 1936. – S. 1-401.
100. Schur F. Enumeratio plantarum Transsilvaniae, exhibens: stirpes phaneroganas sponte crescents atque frequentius cultas, cryptogamas vasculares, Characeas etiam muscos hepaticasque. – Vindobonae: Braumüller, 1866.– S. I–XVIII + 984.
101. Seitz W. Die Taxonomie der *Aconitum napellus*-Gruppe in Europa // Feddes Repert. –1969. – Vol. 80, № 1. – S. 1-76.
102. Smólski J. Jałowiec Sawina (*Juniperus sabina* L.) w Pieninach // Ochrona przyrody. – 1931. – Vol. 7. – S. 216-221.
103. Środoń A. Roślinność Polski w czwartorzędzie // Szata roślinna Polski. T. 1. / Eds. W.Szafer, K.Zarzycki. – Warszawa: PWN, 1972. – S. 527-569.
104. Struwe, L., V. A. Albert (eds.) Gentianaceae: Systematics and natural history. Cambridge: Cambridge University Press. – 652 pp.
105. Stuchlik L. Roślinność Podhala w Neogenie // Acta Palaeobot. – 1973. – Vol. 18, № 1. – S. 45-86.
106. Szucki P. New species of the Czarnohora Mts. flora // Plaj. – 1994. № 8. – S. 83-84.
107. Šípošová H., Kubat K., Bernatova D. *Papaver* L. Mak // Flora Slovenska. T. 5(4). – Bratislava: VEDA, Vydavat. Sloven. akad. vied, 2002. – S. 25-60.
108. Takhtajan A. Flowering plants. 2-nd ed. – Springer, 2009. – 906 p.
109. Tasenkevich L. Vascular plants // Carpathian list of endangered species. / Eds. Z.Witkowski, W. Król, W. Solarz. – Vienna–Kraków: WWF–CEI, 2003. – P. 6-19.
110. Tharnavschi I. Die Chromosomenzahlen der Arten *Saxifraga demissa* Schott et Kotschy und *Saxifraga mutata* L. aus Rumänien // Rev. Roum. biol. Ser. Biol. veg. – 1981. – Vol. 26, № 1. – S. 79-81.
111. Tutin T.G. *Callianthemum* C.A.Meyer // Flora Europaea. Vol. 1 (1st ed.). / Eds. Tutin T.G. et al. – Cambridge: Cambridge University Press, 1993. – P. 251.
112. Urbańska K. *Antennaria carpatica* (Wahlb.) Bl. et Fing. s.l. in North America. 1. Chromosome numbers, geographical distribution and ecology // Ber. Geobot. Inst. Rübel, Zürich. – 1983. – Vol. 50. – S. 33-66.
113. Urbańska K. Cyto-geographical differentiation in *Antennaria carpatica* s.l. // Bot. Helv., Basel. – 1983. – Vol. 93. – S. 123-131.
114. Zahariadi C. *Liliaceae* // Flora Republicae Socialisticae România. T. 11. – Bucureşti: Editio Academiae Republicae Socialisticae Romania, 1966. – 106-404.
115. Zarzycki K. Małe populacje pienińskich roślin reliktowych i endemicznych, ich zagrożenie i problemy ochrony // Ochrona przyrody, Kraków. – 1976. – Vol. 41. – S. 7-79.
116. Zolyomy B. Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Barje. Ungarn seit dem letzten Interglazial // Acta Biol. Acad. Hung. – 1953. – Vol. 4, № 4. – S. 367-409.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: tasenkevich@yahoo.com

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 113-122

УДК 582.32 (477)

О.Т. Кузярін

МОХОПОДІБНІ (MARCHANTIOPHYTA, BRYOPHYTA) ТЕРИТОРІЇ ТОРФОВИЩА "БІЛОГОРЩА" (РОЗТОЧЧЯ)

Кузярин А.Т. **Мохообразные (Marchantiophyta, Bryophyta) территории торфяника "Белогорща" (Расточье)** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26.– С. – 113-122.

Приведен список мохообразных для территории торфяника "Белогорща", относящегося к геоморфологическому району Расточья. На исследуемой территории выявлено 102 вида мохообразных, в т.ч. 8 печеночников (Marchantiophyta) и 94 вида мхов (Bryophyta). Они относятся к 58 родам, 30 семействам, 13 порядкам, 5 классам и 2 отделам. Изучена частота встречаемости, а также приуроченность видов к биотопам и субстратам. Проведен анализ распределения мохообразных по ведущим семействам и родам, эволюционно-географическим элементам, гидроморфам. Указан новый локалитет *Helodium blandowii* (F.Weber & D.Mohr) Warnst., гляциального реликта.

Kuzyarin O.T. **Bryobionta (Marchantiophyta, Bryophyta) for the territory of the peatbog "Bilohorshcha" (Roztochya)** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. – . 113-122.

The floristic list of the Bryobionta (Marchantiophyta, Bryophyta) for the peatbog "Bilohorshcha", belonging to Roztochya region, has been compiled. In total 102 species were recorded, including 8 species of the Marchantiophyta and 94 species of the Bryophyta. They belong to 58 genera, 30 families, 13 orders, 5 classes and 2 divisions. The frequency of the occurrence and the relation of the species with biotopes and substrates have been studied. The Bryobionta distribution to the leading families and genera, their evolutionary geographical elements and hydromorphs have been analyzed. The relict species *Helodium blandowii* (F.Weber & D.Mohr) Warnst. is registrated.

У зв’язку з всеєвропейською стратегією збереження біологічного та ландшафтного різноманіття, а також з ренатуралізацією порушених територій в напрямі покращення екологічної ситуації в регіоні важливе значення мають бріофлористичні дослідження колишніх торфокар’єрів.

До таких територій належить низове торфовище "Білогорща" в західній околиці м. Львова. Цей цікавий природний об’єкт до початку промислового видобування торфу (1950-ті рр.) відзначався локалітетами низки раритетних видів рослин (*Betula humilis* L., *Saxifraga hirculus* L., *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb., *Salvinia natans* (L.) All., *Swertia perennis* L., *Pedicularis sceptrum-carolinum* L. тощо), а також оригінальною фауною та зараховувався до однієї з найцінніших пам’яток природи. Фрагментарні дані щодо бріофлори цієї території наведено у публікації В. Тимракевича [16], що присвячена палінологічному аналізу торфовища "Білогорща". В ній, окрім 13 видів мохоподібних, зокрема *Aulacomnium palustre, Physcomitrium eurystomum, Philonotis marchica* тощо, згадано поширені та рідкісні види судинних рослин.

Тому метою нашого дослідження було визначити сучасний склад мохоподібних території торфовища "Білогорща", вивчити частоту трапляння та приуроченість видів до певних біотопів і субстратів, проаналізувати їхній розподіл за еволюційно-географічними елементами, гідроморфами.

Рис. 1 Великомасштабне космічне зображення території торфовища "Білогорща" в західній околиці м. Львова (крапчастою лінією позначено межі виділів району дослідження, опис яких наведено в розділі "Матеріал і методика досліджень"). Джерело інформації: Google Планета Земля: Бесплатная версия – www.earth.google.com

Матеріал і методика досліджень

Дослідження мохоподібних проводили впродовж 2008-09 рр. на території низового торфовища "Білогорща" в західній околиці м. Львова. Торфовище розміщене в північно-східній частині Білогорсько-Мальчицької прохідної долини водно-льодовикового походження. Зазначена територія відокремлює Розточчя (геоморфологічний район Горбистого пасма Розточчя підобласті Подільської височини області Волино-Поділля) від Львівського плато і з'єднує Львівську улоговину та долину р. Полтви з широтним відрізком долини р. Верещиці [13]. За районуванням боліт України [7] це торфовище належить до торфово-болотної області Малого Полісся з Розточчям. Його площа дорівнює близько 730 га. Максимальна глибина торфового покладу до початку промислових торфорозробок становила 7,25 м [16].

На сьогодні в межах території торфовища представлено широкий спектр вторинних біотопів. Для вивчення частоти трапляння та з'ясування еколого-фітоценотичної приуроченості видів, територію торфовища поділено на 10 виділів (сегментів) з урахуванням домінуючих біотопів, ступеня антропогенної трансформації рослинного і ґрунтового покриву, сучасного використання тощо (рис. 1): 1 – мезофільні наземнокуничникові та нітрофільні рудеральні луки, а також городи з фрагментами сміттєзвалищ та деревних насаджень; 2 – вологі та болотисті сінокісно-пасовищні луки з гігрофільними чагарниковими ценозами та поодинокими кар'єрами-смітниками; 3 – піонерні ліси з домінуванням *Betula pendula* L., трав'яні та трав'яно-мохові болота на місці торфокар'єру; 4 – молоді деревно-чагарникові ценози та болотисті луки на місці торфокар'єру; 5 – городи, перелоги та вторинні болотисті і вологі луки з фрагментами деревно-чагарникових ценозів; 6 – паркові деревні насадження з городами та фрагментами очеретяних боліт; 7 – деградовані пасовища та сінокісні (вологі, болотисті) луки з поодинокими кар'єрами-смітниками; 8 – болотисті сінокісні луки та пасовища; 9 – перелоги на піщаних еолових відкладах; 10 – вторинні антропогенні біотопи (рудеральні, лучні, чагарникові, болотні, водні угруповання) вздовж залізниці. Під час збору польового матеріалу (фітосозологічні описи, гербаризація) та камерального етапу (ідентифікація зразків мохоподібних та рослинних угруповань, розподіл бріобіонти за частотою (класами) трапляння, приуроченості до субстратів, екоморфами тощо) застосовано відомі визначники та класичні ботанічні, геоботанічні методики [1-4, 10-12]. Зведений список мохоподібних для досліджуваної території складено на підставі польових (оригінальних) та фрагментарних літературних [16] даних згідно з сучасною таксономією [6, 15]. У списку після видової назви наводяться в дужках номери виділів, у межах яких виявлено цей вид або в разі відсутності польових даних – посилання на літературне джерело.

Результати досліджень

На підставі опрацьованих польових матеріалів (всього зібрано та ідентифіковано 420 зразків мохоподібних, що передано до бріологічного гербарію Державного природознавчого музею НАН України) та аналізу літературних джерел складено список мохоподібних для території торфовища "Білогорща". Зазначений список

налічує 102 види, що входять до 58 родів, 30 родин, 13 порядків, 5 класів та 2 відділів. З них переважають представники відділу Bryophyta (94 види) і лише 8 видів належать до відділу Marchantiophyta.

Список мохоподібних території торфовища "Білогорща"

BRYOBIONTA
MARCHANTIOPHYTA
Marchantiopsida
Marchantiales
Marchantiaceae (Bisch.) Lindley
1. *Marchantia polymorpha* L. (1-8, 10)

Ricciaceae Reichenb.
2. *Riccia fluitans* L. emend. Lorbeer (10)

Jungermanniopsida
Fossombroniales
Pelliaceae Klinggr.
3. *Pellia epiphylla* (L.) Corda (3)

Metzgeriales
Aneuraceae Klinggr.
4. *Aneura pinguis* (L.) Dum. (3)

Lepicoleales
Ptilidiaceae Klinggr.
5. *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vainio (3)
Jungermanniales
Geocalycaceae Klinggr.
6. *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort. (3-6, 10)

Cephaloziaceae Migula
7. *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort.

Cephaloziellaceae Douin
8. *Cephaloziella rubella* (Nees) Warnst. (3)

BRYOPHYTA
Sphagnopsida
Sphagnales
Sphagnaceae Dumort.
9. *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. (3-5, 7)
10. *S. centrale* C.E.O.Jensen (3)
11. S. fallax (H.Klinggr.) H.Klinggr. (3, 5, 7)
12. *S. fimbriatum* Wilson (1, 3-5)
13. *S. flexuosum* Dozy & Molk. (2)
14. *S. magellanicum* Brid. (3)
15. *S. palustre* L. (1-5, 7)
16. *S. squarrosum* Crome (1-5)
17. *S. subsecundum* Nees (2, 3, 7)
18. *S. teres* (Schimp.) Ångstr. (3)

Polytrichopsida
Polytrichales
Polytrichaceae Schwägr.
19. *Atrichum undulatum* (Hedw.) P.Beauv. (1-10)
20. *Polytrichastrum longisetum* (Sw.ex Brid.) G.L.Sm. (1-5, 8)
21. *Polytrichum commune* Hedw. (1, 3-5, 7)
22. *P. juniperinum* Hedw. (3-7)
23. *P. piliferum* Hedw. (3, 7)
24. *P. strictum* Menzies ex Brid. (3-5)

Bryopsida
Funariales
Funariaceae Schwägr.
25. *Funaria hygrometrica* Hedw. (1-10)
26. *Physcomitrium eurystomum* Sendtn. (Tymrakiewicz,1928)

Grimmiales
Grimmiaceae Arn.
27. *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. (3)
28. Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. (3)
29. *Schistidium apocarpum* (Hedw.) Bruch & Schimp. (3, 10)

Dicranales
Ditrichaceae Limpr.

30. Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. (1-10)

Dicranaceae Schimp.
31. *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp. (1-8)
32. *D. heteromalla* (Hedw.) Schimp. (3)
33. *Dicranum bonjeanii* De Not. (3, 7)
34. *D. montanum* Hedw. (3, 6)
35. *D. polysetum* Sw. ex anon. (3)
36. *D. scoparium* Hedw. (3, 6)

Pottiales
Pottiaceae Schimp., nom. cons.
37. *Barbula convoluta* Hedw. (5, 6, 10)
38. *B. unguiculata* Hedw. (1-3, 7-10)
39. *Syntrichia ruralis* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr (3, 7)
40. *Tortula muralis* Hedw. (1-3, 6, 10)

Splachnales
Meesiaceae Schimp.
41. *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson (2-4)

Orthotrichales
Orthotrichaceae Arn.
42. *Orthotrichum affine* Schrad. ex Brid. (1, 6)
43. *O. diaphanum* Schrad. ex Brid. (1, 3, 6)
44. *O. speciosum* Nees (3, 6)
45. *Ulota crispa* (Hedw.) Brid. (6)

Bryales
Bartramiaceae Schwägr.
46. *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. (2)
47. *P. marchica* (Hedw.) Brid. (Tymrakiewicz,1928)

Bryaceae Schwägr.
48. *Bryum argenteum* Hedw. (1-10)
49. *B. caespiticium* Hedw. (1, 6, 8)
50. *B. capillare* Hedw. (3, 5)
51. *B. creberrimum* Taylor (1, 5-8, 10)
52. *B. dichotomum* Hedw. (7, 10)
53. *B. moravicum* Podp. (1, 6)
54. *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) P.Gaertn. et al. (2-8)
55. *B. turbinatum* (Hedw.) Turner (3)
56. *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. (2-7, 10)
57. *P. wahlenbergii* (F.Weber & D.Mohr) A.L.Andrews (2-4, 7)
Plagiomniaceae T.J.Kop.
58. *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck) T.J.Kop. (1, 3, 7)
59. *P. cuspidatum* (Hedw.) T.J.Kop. (1, 3, 6, 10)
60. *P. ellipticum* (Brid.) T.J.Kop. (1-3, 5-8, 10)
61. *P. undulatum* (Hedw.) T.J.Kop. (2)

Aulacomniaceae Schimp.
62. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. (2-5)

Hypnales
Climaciaceae Kindb.
63. *Climacium dendroides* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr (1-8, 10)

Amblystegiaceae Kindb.
64. *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. (1-10)
65. *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. (1-8, 10)
66. *D. polygamus* (Schimp.) Hedenäs (2, 5)
67. *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs (3)
68. *Hygroamblystegium humile* (P.Beauv.) Vanderp., Goffinet & Hedenäs (2-6)
69. *H. varium* (Hedw.) Mönk. (3, 5, 6, 10)
70. *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. (5, 6)
71. Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske (3, 6)
72. Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske (2)

Calliergonaceae (Kanda) Vanderp., Hedenäs, C.J.Cox & A.J.Shaw
73. *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. (2-6, 10)

Leskeaceae Schimp.
74. *Leskea polycarpa* Hedw. (1, 3, 6, 10)

Thuidiaceae Schimp.
75. *Abietinella abietina* (Hedw.) M.Fleisch. (7)
76. *Helodium blandowii* (F.Weber & D.Mohr) Warnst. (3-5)
77. *Thuidium assimile* (Mitt.) A.Jaeger (2, 3, 7)
78. *T. recognitum* (Hedw.) Lindb. (2)

Brachytheciaceae Schimp.
79. *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen (3-6, 10)
80. *Brachythecium albicans* (Hedw.) Schimp. (2, 3, 7, 9, 10)
81. *B. campestre* (Müll.Hal.) Schimp. (3, 5, 6, 9, 10)
82. *B. glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp. (8, 10)
83. B. mildeanum (Schimp.) Schimp. (3, 6, 8)
84. *B. rivulare* Schimp. (1-8)
85. *B. rutabulum* (Hedw.) Schimp. (1-10)
86. *B. salebrosum* (Hoffm. ex F.Weber & D.Mohr) Schimp. (1-10)
87. *Eurhynchium striatum* (Hedw.) Schimp. (5)
88. *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske (1-3, 6, 9, 10)
89. *Sciuro-hypnum oedipodium* (Mitt.) Ignatov & Huttunen (5, 6)
90. *S.-h. populeum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen (1, 6)
91. *S.-h. reflexum* (Starke) Ignatov & Huttunen (6)

Hypnaceae Schimp.
92. *Callicladium haldanianum* (Grev.) H.A.Crum (3, 6)
93. *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske (1-8, 10)
94. *Hypnum cupressiforme* Hedw. (1-6)
95. *H. pallescens* (Hedw.) P.Beauv. (1, 3, 6, 7, 10)
96. *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp. (1, 3, 6, 10)

Hylocomiaceae (Broth.) M.Fleisch.
97. *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. (7)
98. *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. (3, 4, 7)
99. *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. (3, 7)

Plagiotheciaceae (Broth.) M.Fleisch.
100. *Herzogiella seligeri* (Brid.) Z.Iwats. (3, 6)
101. *Plagiothecium laetum* Schimp. (3, 6)

Pylaisiadelphaceae Goffinet & W.R.Buck
102. *Platygyrium repens* (Brid.) Schimp. (1, 3, 6)

Провідні родини (табл. 1) охоплюють 75 видів, що дорівнює 73,5% від загальної кількості мохоподібних території торфовища. Вони є типовими для Голарктики політипними родинами [5]. За складом провідних родин досліджувана територія відповідає еколого-топологічній бріофлорі лісових рівнинних районів Палеарктики (сильвапалеарктичному типу) з панівною роллю бореальних та неморальних видів таких родин, як Sphagnaceae, Polytrichaceae, Dicranaceae, Hypnaceae, Plagiomniaceae, Thuidiaceae та Orthotrichaceae. Родина Amblystegiaceae, що посідає перші місця у бріофлорах перезволожених територій (гумідних областей Голарктики), за видовим різноманіттям поступається перед родинами Brachytheciaceae та Bryaceae. Наявність значної кількості видів цих родин можна пояснити істотною трансформацією первинних біотопів торфовища внаслідок осушувальної меліорації та дії інших

антропогенних чинників, що призвело певною мірою до збільшення спектра еколого-фітоценотичних умов та синантропізації рослинного покриву.

Таблиця 1

Провідні родини мохоподібних території торфовища "Білогорща"

Родини	Види			Роди		
	кількість	%	місце	кількість	%	місце
Brachytheciaceae	13	12,7	1	5	8,6	2
Sphagnaceae	10	9,8	2-3	1	1,7	10-11
Bryaceae	10	9,8	2-3	2	3,4	7-9
Amblystegiaceae	9	8,8	4	7	12,1	1
Polytrichaceae	6	5,9	5-6	3	5,2	4-6
Dicranaceae	6	5,9	5-6	2	3,4	7-9
Hypnaceae	5	4,9	7	4	6,9	3
Plagiomniaceae	4	3,9	8-11	1	1,7	10-11
Thuidiaceae	4	3,9	8-11	3	5,2	4-6
Orthotrichaceae	4	3,9	8-11	2	3,4	7-9
Pottiaceae	4	3,9	8-11	3	5,2	4-6
Разом:	75	73,5	-	33	56,9	-

До провідних родів мохоподібних, що в цілому вказують на синантропізований варіант бріофлори сильвапалеарктичного типу, належать: *Sphagnum* (10 видів, 9,8%), *Bryum* (8; 7,8), *Brachythecium* (7; 6,9), *Plagiomnium*, *Dicranum*, *Polytrichum* (по 4; 3,9), *Sciuro-hypnum* та *Orthotrichum* (по 3 види; 2,9%). Роди *Drepanocladus*, *Dicranella*, *Hypnum*, *Philonotis*, *Hygroamblystegium*, *Barbula*, *Thuidium* та *Pohlia* налічують по 2 (2,0%), решта родів – по одному виду.

Серед мохоподібних території торфовища переважають види бореального та неморального еволюційно-географічних елементів (рис. 2). Значна представленість видів космополітного елемента (11 видів; 10,8%) та наявність аридних видів (4 види; 3,9%) свідчить про істотні антропогенні зміни первинних біотопів, ценотичним реліктом яких виступає вид гіпоарктичного елемента – *Helodium blandowii*.

Згідно з існуючою диференціацією мохоподібних за приуроченістю до певних субстратів на досліджуваній території трапляються облігатні і факультативні представники всіх відомих груп (рис. 3): епігеї, з яких 50 таксонів відмічено на торфоґрунті, епіліти – на каменистому субстраті антропогенного походження, зокрема на бетоні, цеглі, щебені, асфальті тощо, епіфіти (у т. ч. 13 – епіризи), епіксили та інші (на сорочці водогону, паралоні та ін. штучних матеріалах).

Епіфіти виявлені на оголеному корінні, корі стовбурів та скелетних гілок 11 деревних видів, максимальний вік яких зазвичай не перевищує 30 (40) років. Найбільше епіфітних видів (24) відмічено на корі стовбурів та оголеному корінні *Betula pendula* L.

За зволоженістю субстрату переважають представники чотирьох екоморф: ксеромезофіти (26), мезофіти (23), гігрофіти (22) та гігромезофіти (20). Інші екоморфи представлені незначною кількістю видів, зокрема ксерофіти (7 видів),

гідрогігрофіти (3) та гідрофіти (1 вид). При цьому провідна роль у формуванні вторинного рослинного покриву торфовища належить гігрофітам та гігромезофітам.

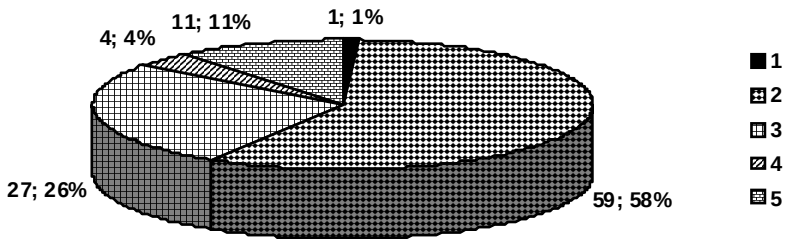


Рис. 2. Спектр еволюційно-географічних елементів у бріофлорі території торфовища. Елементи: 1 – гіпоарктичний; 2 – бореальний; 3 – неморальний; 4 – аридний; 5 – космополітний.

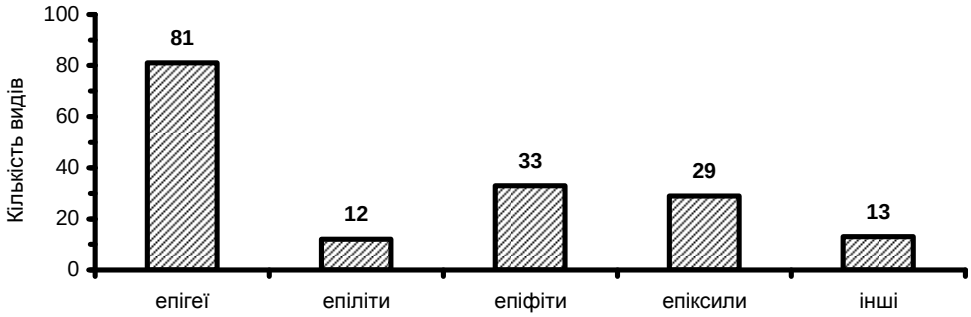


Рис. 3. Розподіл мохоподібних території торфовища за приуроченістю до субстратів.

Мохоподібні території дослідження беруть участь у складі різних біотопів: мілких водойм (4), трав'яних та трав'яно-мохових боліт (24), пасовищ (25), сінокосів (22), деревних насаджень (33), піонерних лісів (68), залізничних шляхів (17), узбіч ґрунтових (польових) доріг і стежок (12), перелогів (8), сміттєзвалищ (6 видів) тощо.

За частотою (класами) трапляння в межах досліджуваної території мохоподібні розподіляються на дуже рідкісні (I клас трапляння) – 45 видів, з них 6 печіночників (*Riccia fluitans, Ptilidium pulcherrimum, Pellia epiphylla* тощо), болотні, лісові та нехарактерні (випадкові) види (*Ulota crispa, Hamatocaulis vernicosus, Sphagnum magellanicum, Tomentypnum nitens, Sciuro-hypnum reflexum, Plagiomnium undulatum, Grimmia pulvinata* та ін.); відносно рідкісні (II) – 22 (*Helodium blandowii, Thuidium assimile, Sphagnum subsecundum* тощо); спорадичні (III) – 16; відносно звичайні (IV) – 6 та звичайні (V клас трапляння) – 11 видів. Серед мохоподібних з найбільшою частотою трапляння переважають космополітні та евритопні види (*Bryum argenteum,*

Funaria hygrometrica, Ceratodon purpureus, Amblystegium serpens, Brachythecium salebrosum та ін.). Місцевиростання 11 видів мохоподібних (*Aulacomnium palustre, Atrichum undulatum* (*Catharinea undulata*), *Calliergon cuspidatum, Tomentypnum nitens* (*Camptothecium trichodes*), *Ceratodon purpureus, Climacium dendroides, Dicranum bonjeanii, Hamatocaulis vernicosus* (*Drepanocladus vernicosus*), *Funaria hygrometrica, Pohlia wahlenbergii* (*Mniobryum albicans*), *Polytrichum strictum*), що зазначалися для досліджуваної території 80 років назад [16], підтверджені нашими зборами.

Висновки

Вперше для території торфовища "Білогорща" наведено зведений список мохоподібних, що налічує 102 види з 58 родів, 30 родин, 13 порядків, 5 класів та 2 відділів. З них 9 видів є новими для Українського Розточчя [9], а один вид (*Helodium blandowii*) згідно з "Чеклістом мохоподібних України" [6] є новим для Львівської області. За таксономічним складом мохоподібних, зокрема за спектром провідних родин та родів, досліджена територія відповідає синантропізованому варіанту еколого-топологічної бріофлори лісових рівнинних районів Палеарктики з панівною роллю бореальних та неморальних видів.

Созологічне значення серед мохоподібних дослідженої території має *Helodium blandowii*, гляціальний релікт (релікт дніпровського зледеніння), субарктично-бореальний зникаючий вид на південній межі поширення [8], що занесений до Червоної книги України [14]. Зазначений вид трапляється тут відносно рідко з покриттям переважно менше 5% на вторинно заболочених ділянках піонерних деревно-чагарникових угруповань, болотистих луках та трав'яно-мохових болотах.

1. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 1. – К.: Наук. думка, 1987. – 180 с.
2. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 2. – К.: Наук. думка, 1988. – 179 с.
3. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 3. – К.: Наук. думка, 1989. – 176 с.
4. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 4. – К.: Академперіодика, 2003. – 256 с.
5. Бойко М.Ф. Анализ бриофлоры степной зоны Европы. – К.: Фитосоциоцентр, 1999. – 180 с.
6. Бойко М.Ф. Чекліст мохоподібних України. – Херсон: Айлант, 2008. – 232 с.
7. Брадіс Є.М. Торфово-болотна область Малого Полісся // Торфово-болотний фонд УРСР, його районування та використання. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 102-123.
8. Вірченко В.М. Поширення і ценологія *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst. на Україні // Укр. ботан. журн. – 1985. – 42, № 4. – С. 47-49.
9. Данилків І.С., Лобачевська О.В., Мамчур З.І., Сорока М.І. Мохоподібні Українського Розточчя. – Львів, 2002. – 319 с.
10. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1.: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. – М.: КМК, 2003. – С. 1-608.
11. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 2.: Fontinaliaceae – Amblistegiaceae. – М.: КМК, 2004. – С. 609-944.
12. Лазаренко А.С. Определитель лиственных мхов Украины. – К.: Изд-во АН УССР. – 466 с.
13. Природа Львівської області / За ред. К.І. Геренчука. – Львів: Вища школа, 1972. – 151 с.

14. Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
15. Hill M.O. et al. Bryological Monograph. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macronesia // J. of Bryology. – 2006. – 28. – P. 198-267.
16. Tymrakiewicz W. Analiza pyłkowa torfowiska Biłohorszczy // Kosmos. – Ser. A. – 1928. – R. 53. – S. 656-668.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: kuzyarin@gmail.com

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 123-136

УДК 581.526.3 (477.83/.86)

Л.М. Борсукевич

СИНТАКСОНОМІЧНИЙ СКЛАД КЛАСУ POTAMETEA KLIKA IN KLIKA ET NOVAK 1941 ВОДОЙМ БАСЕЙНІВ ВЕРХІВ'ЇВ ДНІСТРА, ПРУТУ ТА ЗАХІДНОГО БУГУ

Борсукевич Л.М. **Синтаксономический состав класа Potametea Klika in Klika et Novak 1941 водоемов бассейнов верховий Днестра, Прута и Западного Буга** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 123-136.

Проведены геоботанические исследования, сделан синтаксономический анализ класса Potametea Klika in Klika et Novak 1941 водоемов бассейнов верховий Днестра, Прута и Западного Буга. Установлено, что класс Potametea представлен 24 ассоциациями, которые относятся к шести союзам и двум порядкам. Флористический состав синтаксонов богат и разнообразен (насчитывается 82 вида). Среди них четыре вида Красной книги Украины. Пять сообществ принадлежат к Красному списку сообществ водных макрофитов Украины.

Borsukewych L.M. **Syntaxonomical structure of a class Potametea Klika in Klika et Novak 1941 of reservoirs of upper parts of Dnister, Prut and Western Bug basins** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 123-136.

Geobotanical researches and syntaxonomical analysis of a class Potametea Klika in Klika et Novak 1941 of reservoirs of upper parts of Dnister, Prut and Western Bug basins are conducted. It is established that class Potametea it is presented by 24 associations, 6 alliances, 2 orders. Floristic composition of syntaxa is rich and various (82 species). Among them four species, including of the Red book of Ukraine. Five communities belong to the Red list of communities of aquatic macrophyts of Ukraine.

В умовах зростаючих масштабів антропогенної трансформації рослинного покриву та існуючої небезпеки збіднення фітоценофонду, особливо актуальними стають питання синтаксономії рослинного покриву та його созологічної оцінки. Для цього необхідний глибокий всебічний аналіз усіх типів рослинності на певній території. Хоча у флористичному відношенні західні регіони України досліджені відносно повно, вища водна флора та рослинність вивчені недостатньо, що пояснюється їх специфікою. Нестача фактичного матеріалу призвела до того, що більшість дослідників вважають її бідною та нерепрезентативною. Тому очевидною є необхідність створення єдиної класифікації вищої водної рослинності у регіоні, виявлення її синтаксономічного складу та проведення созологічної характеристики синтаксонів.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводились протягом 2005-2009 рр. маршрутним методом. Спостереженнями були охоплені усі типи водойм басейнів верхів'їв Дністра, Пруту та Західного Бугу [1]. Опрацювання фітоценотичних описів проводили з використанням методики Браун-Бланке. На основі 283 геоботанічних описів, виконаних автором, складена синтаксономічна схема рослинності класу Potametea. Отримані результати опрацьовувались за методом перетворення фітоценотичних таблиць [2-9, 11, 12]. Для визначення созологічного статусу фітоценозів використовували чотири категорії рідкісності, прийняті в Україні [2, 7].

Таблиця

Зведена синоптична таблиця класу Potametea

Кількість описів	**5**	**5**	**9**	**32**	**5**	**27**	**6**	**26**	**15**	**9**	**7**	**5**	**5**	**5**	**5**	**10**	**29**	**7**	**26**	**18**	**13**	**5**	**9**
Загальна кількість видів	**21**	**13**	**24**	**35**	**12**	**36**	**21**	**44**	**29**	**19**	**17**	**27**	**15**	**17**	**17**	**28**	**31**	**19**	**32**	**26**	**31**	**17**	**18**
Номер синтаксону	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**	**23**
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
D.s. ass. Ranunculetum aquatilis																							
Batrachium aquatile	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
D.s. ass. Batrachietum trichophylli – Callitrichetum cophocarpae																							
Batrachium trichophyllum	.	V	II	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Callitriche cophocarpa	III	V	II	I	I	.	.	.	.	.	.	I	.	I	.	I	.	.	II	.	.	.	.
D.s. ass. Batrachietum circinati																							
Batrachium circinatum	.	I	V	I	.	I	I	I	I	.	II	II	.	.	.	.	I	I	.	I	I	.	.
D.s. ass. Ceratophylletum demersi																							
Ceratophyllum demersum	.	.	III	V	II	IV	III	II	II	III	II	III	III	II	IV	III	IV	V	III	III	II	III	II
D.s. ass. Ceratophylletum submersi																							
Ceratophyllum submersum	.	.	.	.	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
D.s. ass. Nupharo lutei-Nynphaeetum albae																							
Nuphar lutea	.	.	.	I	.	V	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
Nymphaea alba	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
D.s. ass. Nymphaeetum candidae																							
Nymphaea candida	.	.	.	.	.	.	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.
D.s. ass. Potametum natantis																							
Potamogeton natans	.	.	.	I	.	II	I	V	II	I	.	I	I	.	.	.	II	.	I	.	I	.	II
D.s. ass. Polygonetum amphibii																							
Polygonum amphibium	III	.	.	I	I	I	I	I	V	.	.	.	I	.	.	I	II	.	I	II	II	.	I
D.s. ass. Trapetum natantis																							
Trapa natans	.	.	.	.	.	I	.	I	.	V	II	.	.	.	.	.	I	I	.	I	.	.	.
D.s. ass. Nymphoidetum peltatae																							
Nymphoides peltata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
D.s. ass. Potameto-Zannichellietum palustris																							
Potamogeton pusillus	.	I	I	I	I	.	.	I	I	.	I	I	II	V	II	II	I	.	II	I	I	II	.
Zannichelia palustris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.
D.s. ass. Potametum trichoidis																							
Potamogeton trichoides	I	.	I	I	.	.	.	.	I	I	II	V	.	.	.	II	I	.	I	I	I	I	.

Продовження таблиці

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
D.s. ass. Najadetum marinae																							
Najas marina	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	I	V	.	.	I	.	.	.	I	.
D.s. ass. Potametum pectinati																							
Potamogeton pectinatus	.	II	I	II	I	I	I	I	II	I	III	III	I	III	I	V	III	III	II	III	I	II	.
D.s. ass. Potametum lucentis																							
Potamogeton lucens	.	.	.	II	I	II	IV	I	II	II	I	I	.	.	II	I	V	II	I	I	I	.	I
D.s. ass. Potametum perfoliati																							
Potamogeton perfoliatus	.	.	I	I	.	I	.	.	I	II	.	.	.	.	II	I	I	V	I	I	.	I	.
D.s. ass. Elodeetum canadensis																							
Elodea canadensis	II	.	III	II	.	III	I	IV	I	II	.	II	II	.	I	II	II	II	V	II	I	II	.
D.s. ass. Myriophylletum spicati																							
Myriophyllum spicatum	.	.	II	I	.	I	.	I	I	.	.	II	II	.	.	I	I	I	II	V	.	I	.
D.s. ass. Myriophylletum verticillati																							
Myriophyllum verticillatum	.	.	II	I	.	II	I	II	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	I	.	V	.	II
D.s. ass. Potametum crispi																							
Potamogeton crispus	.	III	II	I	.	.	.	I	I	.	I	III	V	I	.	II	.	II	II	II	II	I	I
D.s. ass. Potametum nodosi																							
Potamogeton nodosus	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	I	II	.	.	.	V	.
D.s. ass. Lemno-Utricularietum vulgaris																							
Lemna minor	V	II	IV	V	V	IV	I	IV	II	V	V	IV	V	V	III	V	III	IV	IV	IV	II	IV	V
Utricularia vulgaris	.	I	.	I	I	I	II	I	I	III	II	.	.	.	II	I	II	.	I	I	I	I	V
D.s Cl. Potametea																							
Callitriche hamulata	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Callitriche verna	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.
Caulinia minor	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	I	.	.	.
Groenlandia densa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.
Hottonia palustris	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Potamogeton acutifolius	.	.	.	.	.	I	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Potamogeton alpinus	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Potamogeton berchtoldii	.	.	II	.	.	.	.	I	.	I	I	I	.	I	.	.	.	I	.	I	I	.	I
Potamogeton compressus	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Potamogeton friesii	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Potamogeton gramineus	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Potamogeton praelongus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.

Продовження таблиці

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
D.s Cl. Lemnetea																							
Hydrocharis morsus-ranae	.	.	.	II	.	II	I	I	I	I	.	.	.	.	.	.	I	I	I	I	I	I	III
Lemna gibba	.	.	.	I	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.
Lemna trisulca	V	I	II	II	III	III	II	II	.	III	.	I	.	I	.	I	I	.	I	II	II	.	IV
Riccia fluitans	.	.	.	I	.	I	.	I	I	I	.	I	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	II
Ricciocarpus natans	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
Salvinia natans	.	.	.	I	.	I	I	.	I	II	I	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	I
Spirodela polyrhiza	I	I	II	III	.	III	II	I	I	II	III	I	I	II	.	II	II	III	I	.	II	II	II
Stratiotes aloides	.	.	.	.	.	I	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Wolffia arrhiza	.	.	.	I	.	I	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.
D.s. Cl. Phragmiti-Magnocaricetea																							
Alisma plantago-aquatica	III	.	I	I	I	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	I	.	.	I	I	I	.	.
Berula erecta	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Bolboschoenus maritimus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	.
Butomus umbellatus	.	.	.	.	.	I	.	I	.	.	.	I	.	.	I	.	.	I	.	.	I	.	.
Calla palustris	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex riparia	.	.	.	.	.	I	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex rostrata	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Eleocharis palustris	II	.	.	I	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	I	.	.
Equisetum fluviatile	I	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	I	.	I	.	I	.	.	I	.	.	.	.
Glyceria fluitans	III	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.
Glyceria maxima	.	.	II	I	.	I	.	I	.	.	I	.	I	.	.	.	I	.	I	I	I	.	II
Glyceria plicata	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hippuris vulgaris	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Oenanthe aquatica	III	.	I	I	.	.	I	I	.	.	.	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	II
Naumburgia thyrsiflora	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.
Phragmites australis	.	I	.	.	.	I	I	I	I	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	I	I	.
Rorippa amphibia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
Sagittaria sagittifolia	.	I	.	I	.	II	.	I	I	I	.	.	I	.	I	.	I	III	I	I	.	.	.
Schoenoplectus lacustris	.	.	.	.	.	I	I	I	I	.	.	I	.	.	.	I	I	.	I	.	I	.	.
Sparganium emersum	.	II	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	I	.	.
Sparganium erectum	.	.	.	I	.	.	II	I	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	I	.	.	.	.
Typha angustifolia	.	.	.	I	I	I	.	.	.	.	I	I	.	I	.	I	I	.	.	.	.	I	I
Typha latifolia	.	.	.	I	.	.	.	I	I	.	I	I	I	I	I	I	I	.	II	.	II	.	II
Other species																							
Agrostis stolonifera	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.	.	I	.	I	.	I
Bidens cernua	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.

Закінчення таблиці

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Chara species	II	.	I	I	.	.	II	I	I	.	.	II	.	I	I	.	.	.	.	.	I	.	.
Drepanocladus aduncus	III	.	I	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Eleocharis acicularis	I	.	I	.	.	I	.	I	I	I	.	.	.	I	I	.	.	I	.	I	.	.	.
Fontinalis antipyretica	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Mentha aquatica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	.	.	I	.	.	.	.
Myosotis palustris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	I
Persicaria maculata	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
Utricularia minor	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
Veronica anagallis-aquatica	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
Veronica beccabunga	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.

Номерами позначено синтаксони: 1 – Ranunculetum aquatilis; 2 – Batrachietum trichophylli – Callitrichetum cophocarpae; 3 – Batrachietum circinati; 4 – Ceratophylletum demersi; 5 – Ceratophylletum submersi; 6 – Nupharo lutei-Nynphaeetum albae; 7 – Nymphaeetum candidae; 8 – Potametum natantis; 9 – Polygonetum amphibii; 10 – Trapetum natantis; 11 – Nymphoidetum peltatae; 12 – Potametum trichoidis; 13 – Potametum crispi; 14 – Potameto-Zannichellietum palustris; 15 – Najadetum marinae; 16 – Potametum pectinati; 17 – Potametum lucentis; 18 – Potametum perfoliati; 19 – Elodeetum canadensis; 20 – Myriophylletum spicati; 21 – Myriophylletum verticillati; 22 – Potametum nodosi; 23 – Lemno-Utricularietum vulgaris.

СИНТАКСОНОМІЧНА СХЕМА РОСЛИННОСТІ КЛАСУ POTAMETEA ВОДОЙМ БАСЕЙНІВ ВЕРХІВ'ЇВ ДНІСТРА, ПРУТУ ТА ЗАХІДНОГО БУГУ

Potametea Klika in Klika et Novak 1941
Callitricho-Batrachietalia Passarge 1978
Ranunculion aquatilis Passarge 1964
    Ranunculetum aquatilis Gehu 1964
    Batrachietum trichophylli – Callitrichetum cophocarpae Soó (1927) 1960
    Batrachietum circinati Segal 1965
Potametalia W. Koch 1926
Ceratophyllion demersi Den Hartog et Segal 1964
    Ceratophylletum demersi (Soó 1927) Egger 1933
    Ceratophylletum submersi Soó 1928
Nymphaeion W. Koch 1926
    Nupharo lutei-Nynphaeetum albae Nowiński 1930
    Nymphaeetum candidae Miljan 1958
    Potametum natantis Soó 1927
    Polygonetum amphibii Soó 1927
    Trapetum natantis Müller et Görs 1960
    Nymphoidetum peltatae (All. 1922) Oberd. et Müller 1960
Parvopotamion (Vollmar 1947) Den Hartog et Segal 1964
    Potametum trichoidis Freitag, Markus, Schwippl 1958
    Potametum crispi Soó 1927
    Potameto-Zannichellietum palustris (W. Koch 1926) Soó 1944
    Najadetum marinae (Oberdorfer 1957) Fukarek 1961
    Potametum pectinati Carstensen 1955
Magnopotamion (Vollmar 1947) Den Hartog et Segal 1964
    Potametum lucentis Hueck 1931
    Potametum perfoliati (W. Koch 1926) Passarge 1964
    Elodeetum canadensis Eggler 1933
    Myriophylletum spicati Soó 1927
    Myriophylletum verticillati Soó 1927
    Potametum nodosi (Soó 1960) Segal 1964
Utricularion vulgaris Passarge 1978
    Lemno-Utricularietum vulgaris Soó 1928

Характеристика синтаксонів

Клас Potametea Klika in Klika et Novak 1941
Клас об'єднує угруповання вкорінених або вільноплаваючих рослин, з вегетативними і генеративними органами, зануреними у товщу води або плаваючими на її поверхні. Ценози поширені переважно в мезотрофних та мезоевтрофних водоймах з повільною або відсутньою течією. Приурочені, здебільшого, до мулистих, рідше піщаних, чи торф'янистих субстратів. Представлені трьома ярусами, з яких найбільше розвинутий

підводний та наводний. Ценози класу переважно монодомінантні. Відзначаються широкою екологічною амплітудою, однак у регіоні поширені нерівномірно. На досліджуваній території клас представлений двома порядками (Callitricho-Batrachietalia, Potametalia).

Порядок Callitricho-Batrachietalia Passarge 1978
Порядок об'єднує ценози дрібнолистих укорінених занурених, і з плаваючими на поверхні води листками, водних рослин проточних водойм з підвищеним рівнем трофності. Порядок представлений одним союзом.

Союз Ranunculion aquatilis Passarge 1964
Характеристика союзу відповідає характеристиці порядку. Союз об'єднує 3 асоціації.

Асоціація Ranunculetum aquatilis Gehu 1964

Асоціація трапляється у регіоні дуже рідко. Займає незначні площі. Загальне проективне покриття становить 70-90%, *Batrachium aquatile* – 40-60%. *Batrachium aquatile* – ефемер, тому ценози, де він є діагностичним видом, виявляються лише в травні-червні. Загальна кількість видів налічує 21. Чисельно переважають та відзначаються високою постійністю види союзу Sparganio-Glycerion fluitantis – *Alisma plantago-aquatica*, *Glyceria fluitans*, *Oenanthe aquatica*, також *Callitriche cophocarpa*, *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Drepanocladus aduncus*. Ценози приурочені переважно до мілких (30-60 см) мезо- та евтрофних водойм, з різким зниженням рівня води протягом вегетаційного періоду (або тимчасово пересихаючих) та мулисто-глинистих субстратів. Внаслідок осушення екотопів, сприятливих для формування ценозів, асоціація є зникаючою у регіоні.

Асоціація Batrachietum trichophylli – Callitrichetum cophocarpae Soó (1927) 1960

Асоціація трапляється у регіоні рідко. Займає незначні площі. Загальне проективне покриття становить 70-80%, *Batrachium trichophyllum* – 40-60%, *Callitriche cophocarpa* – 20-50%. Флористичний склад небагатий. Нараховується 13 видів, переважно реофілів. Найвищим класом постійності характеризуються *Potamogeton crispus*, *Potamogeton pectinatus*, *Sparganium emersum*. Ценози приурочені здебільшого до неглибоких (20-70 см) проточних водойм (річок, меліоративних каналів) з швидкою течією та мулисто-пісковими чи мулисто-глинистими субстратами. Синтаксон є рідкісним та зникаючим, занесений до "Червоного списку угруповань водних макрофітів України" з категорією "4" (угруповання, площі яких швидко скорочуються, тому їм загрожує зникнення в майбутньому).

Асоціація Batrachietum circinati Segal 1965

Асоціація трапляється у регіоні спорадично. Займає незначні площі. Загальне проективне покриття становить 80-100%, *Batrachium circinatum* – 60-90%. Флористичний склад багатий, налічує 24 види, що пояснюється широкою екологічною амплітудою діагностичного виду. Високою постійністю в ценозах відзначається лише *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Lemna minor*. Трапляється переважно в евтрофних слабопроточних або стоячих водоймах, з незначною глибиною води (50-100 см), мулистим субстратом та високим вмістом

органічних речовин. У складі ценозів виявлено вид, занесений до Червоної книги України – *Salvinia natans.*

Порядок Potametalia W. Koch 1926
Порядок об'єднує угруповання укорінених видів із зануреними або плаваючими листками, а також вільноплаваючих рослин, занурених у товщу води. Порядок представлений п'ятьма союзами.

Союз Ceratophyllion demersi Hartog et Segal 1964
Союз об'єднує ценози, занурених у товщу води вільноплаваючих рослин, приурочених до непроточних або слабопроточних мезо- та евтрофних водойм з потужними мулистими донними відкладами. Союз представлений двома асоціаціями.

Асоціація Ceratophylletum demersi (Soó 1927) Egger 1933

Одна з найбільш поширених асоціацій у регіоні. Загальне проективне покриття становить 100%, *Ceratophyllum demersum* – 40-100%. Флористичний склад багатий, налічує 35 видів, що пояснюється широкою екологічною амплітудою *Ceratophyllum demersum*. Найвищим ступенем постійності відзначаються *Lemna minor* та *Spirodela polyrhiza*. Трапляється в усіх типах водойм. Однак, оптимальні екологічні умови для угруповань створюються в мілких, евтрофних водоймах, із значним вмістом органіки, на ділянках з повільною або відсутньою течією, в місцях посиленого антропогенного впливу. Приурочений до незначних глибин (30-100 см) з $pHн_2o$ 6-8,5. Щільні монодомінантні ценози відіграють значну роль в процесах заростання водойм, зокрема евтрофних (стариць, рукавів, мілких ставків). Вони уповільнюють течію, сприяють накопиченню мулу та перешкоджають розвитку інших видів. У складі ценозів виявлено вид, занесений до Червоної книги України – *Salvinia natans*.

Асоціація Ceratophylletum submersi Soó 1928

Асоціація трапляється у регіоні дуже рідко. Загальне проективне покриття становить 75-100%, *Ceratophyllum submersum* – 50-80%. Флористичний склад менш багатий, ніж у попередньої асоціації. Нами нараховано всього 12 видів, серед яких найбільш поширена *Lemna trisulca*. Усі інші види відзначаються низьким ступенем постійності. Асоціація трапляється переважно в мезотрофних водоймах з незначною швидкістю течії, мулистим та мулисто-піщаним субстратом. Характерна для ділянок зі значною товщею (80-150 см) та високою прозорістю води. Синтаксон є рідкісним та зникаючим, занесений до "Червоного списку угруповань водних макрофітів України" з категорією "4" (угруповання, площі яких швидко скорочуються, тому їм загрожує зникнення в майбутньому).

Союз Nymphaeion W. Koch 1926
Союз об'єднує угруповання укорінених рослин з листками і генеративними органами, плаваючими на поверхні води, приурочених до непроточних або слабопроточних мезо- та евтрофних водойм з потужними мулистими донними відкладами, що містять значну кількість органічних речовин. У угрупованнях союзу налічується найбільша кількість рідкісних видів. Союз включає шість асоціацій.

Асоціація Nupharo lutei-Nynphaeetum albae Nowiński 1930

Асоціація є поширеною у регіоні. Досліджено, що лише третина усіх описаних угруповань асоціації містить обидва діагностичні види. З решти – в 40% описів трапляється лише *Nuphar lutea*, а у 20% – лише *Nymphaea alba* [12]. На досліджуваній території траплялись лише монодомінантні угруповання (24 – з *Nuphar lutea* та 3 – з *Nymphaea alba*). Загальне проективне покриття становить 70-100%, діагностичного виду – 50-80%. Флористичний склад багатий і налічує 36 видів, що пояснюється широкою екологічною амплітудою *Nuphar lutea*. Високим ступенем постійності характеризується *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza*. Екологічний оптимум угруповань – мілкі евтрофні водойми (особливо стариці) з високим вмістом органіки та незначною течією, або замкнуті. Товщина води незначна 50-100 см (рідше до 250), pH 5-8,5. Субстрат мулистий, рідше торф'янистий. У складі ценозів виявлено види, занесені до Червоної книги України – *Salvinia natans* та *Trapa natans*. Синтаксон є рідкісним та зникаючим, занесений до "Червоного списку угруповань водних макрофітів України" з категорією "4" (угруповання, площі яких швидко скорочуються, тому їм загрожує зникнення в майбутньому).

Асоціація Nymphaeetum candidae Miljan 1958

Асоціація трапляється у регіоні рідко. Загальне проективне покриття становить 80-100%, діагностичного виду – 60-80%. Флористичний склад багатий (21 вид). З високим ступенем постійності в угрупованнях трапляються лише *Ceratophyllum demersum* та *Potamogeton lucens*. Угруповання приурочені до евтрофних водойм (штучні водойми, стариці) з високим вмістом органіки, глибиною води 80-150 (200) см, pH 7-8,5. Порівняно з попередньою, трапляється в водоймах, бідніших на поживні речовини. В Україні синтаксон є зникаючим. У складі ценозів виявлено вид, занесений до Червоної книги України – *Salvinia natans*.

Асоціація Potametum natantis Soó 1927

Асоціація є досить поширеною у регіоні. Загальне проективне покриття становить 70-100%, діагностичного виду – 70-90%. Флористичний склад найбагатший в межах класу і налічує 44 види, що пояснюється широкою екологічною амплітудою *Potamogeton natans*. Високою постійністю в ценозах відзначається лише *Elodea canadensis* та *Lemna minor*. Зважаючи на широку екологічну амплітуду, ценози трапляються в різних типах водойм. Однак найчастіше приурочені до евтрофних чи дистрофних водойм з глибиною води 50-100 см, pH 7-8,5 та мулистих чи торф'янистих субстратів з високим вмістом органічних речовин. Відіграють значну роль в процесах заростання торфокар'єрів, в яких складаються оптимальні екологічні умови для формування ценозів.

Асоціація Polygonetum amphibii Soó 1927

Асоціація трапляється у регіоні спорадично. Займає незначні площі. Загальне проективне покриття становить 60-90%, діагностичного виду – 50-80%. Флористичний склад налічує 29 видів, які характеризуються низьким ступенем постійності (I – II). Ценози приурочені до мезо-, рідше евтрофних стоячих водойм, з глибиною води 100-200 (300) см, pH 7,5-8,5 та мулисто-піщаних субстратів з високим

вмістом мінеральних речовин. Підводний ярус розвинений слабо. У складі ценозів виявлено вид, занесений до Червоної книги України – *Salvinia natans*.

Асоціація Trapetum natantis Müller et Görs 1960

Асоціація трапляється у регіоні дуже рідко. Загальне проективне покриття становить 90-100%, діагностичного виду – 80-100%. Флористичний склад багатий. Налічується 19 видів, з яких найпоширенішими є *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Lemna minor*, *Lemna trisulca*. Приурочена до евтрофних, переважно слабопроточних, водойм (стариці, стави) з глибиною води від 60 до 250 см, з нейтральною, або слаболужною реакцією води та мулистих відкладів з товстим шаром детриту. У складі ценозів виявлено два види, занесені до Червоної книги України, зокрема *Salvinia natans* та *Trapa natans*. Синтаксон є рідкісним та зникаючим, занесений до "Червоного списку угруповань водних макрофітів України" з категорією "3" (угруповання, що знаходяться під загрозою зникнення).

Асоціація Nymphoidetum peltatae (All. 1922) Oberd. et Müller 1960

Асоціація трапляється у регіоні дуже рідко. Загальне проективне покриття становить 90-100%. діагностичного виду – 80-100%. Загальна кількість видів в угрупованнях становить 17. Серед них найчастіше трапляються *Potamogeton pectinatus*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*. Угруповання приурочені переважно до евтрофних водойм з нейтральною чи слаболужною реакцією води, глибиною 50-160 см та до піщано-мулистих чи глинистих субстратів, багатих на органічні сполуки. У складі ценозів два види, занесені до Червоної книги України, зокрема *Salvinia natans* та *Trapa natans*. Синтаксон є рідкісним та зникаючим, занесений до "Червоного списку угруповань водних макрофітів України" з категорією "4" (угруповання, площі яких швидко скорочуються, тому їм загрожує зникнення в майбутньому).

Союз Parvopotamion (Vollmar 1947) Den Hartog et Segal 1964

Союз об’єднує угруповання укорінених дрібнолистих рослин з листками, зануреними у товщу води, приурочених до непроточних або слабопроточних мезо- та евтрофних водойм з потужними мулистими донними відкладами. Союз представлений п’ятьма асоціаціями.

Асоціація Potametum trichoidis Freitag, Markus, Schwippl 1958

Асоціація трапляється у регіоні рідко. Загальне проективне покриття становить 90-100%, діагностичного виду – 80-100%. Флористичний склад багатий. Налічується 27 видів, з яких найбільш поширеними є *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton pectinatus* та *Lemna minor*. Угруповання трапляються переважно в евтрофних водоймах в високою прозорістю та нейтральною реацією води, на значних глибинах (70-150 см) та мулисто-піщаних субстратах.

Асоціація Potametum crispi Soó 1927

Асоціація трапляється у регіоні рідко. Загальне проективне покриття становить 70-100%, діагностичного виду – 60-80%. Флористичний склад ценозів налічує 15 видів, з яких найбільш поширеними є *Ceratophyllum demersum* та *Lemna minor*. Найчастіше трапляється у мезо-, евтрофних слабопроточних водоймах на незначній глибині 20-50 (100) см. Приурочена до мулистих субстратів із значним домішком детриту, багатих на азотні сполуки.

Асоціація Potameto-Zannichellietum palustris (W. Koch 1926) Soó 1944

Асоціація трапляється у регіоні дуже рідко. Відома лише з кількох локалітетів, що пояснюється вузькою екологічною амплітудою одного з діагностичних видів, приуроченого до слабосолонуватоводних водойм. Загальне проективне покриття становить 90-100%, *Potamogeton pusillus* – 40-70%, *Zannichelia palustris* – 20-80%. Загальна кількість видів в угрупованнях незначна (17 видів). Високою постійністю в ценозах відзначається лише *Potamogeton pectinatus* та *Lemna minor*. Ценози приурочені до гіперевтрофних забруднених водойм, які добре прогріваються і захищені від вітру, незначних глибин (30-100 см) з pH 7-8,5, мулистих та мулисто-піскових субстратів з високим вмістом органіки.

Асоціація Najadetum marinae (Oberdorfer 1957) Fukarek 1961

Асоціація трапляється у регіоні дуже рідко. Деякі дослідники включають її до попередньої асоціації (як одну із стадій). Загальне проективне покриття становить 60-80%, діагностичного виду – 40-60%. Високим ступенем постійності відзначається лише *Ceratophyllum demersum* та *Lemna minor*. Загальна кількість видів в угрупованнях невелика (17 видів), що пояснюється приуроченістю угруповань до гіперевтрофних забруднених водойм із глибиною 50-80 (100) см та значною товщиною мулистих відкладів з домішком детриту.

Асоціація Potametum pectinati Carstensen 1955

Асоціація трапляється у регіоні спорадично. Загальне проективне покриття становить 60-100%, діагностичного виду – 50-80%. Флористичний склад багатий. Налічується 28 видів, що пояснюється широкою екологічною амплітудою виду. Високий клас постійності в ценозах мають лише *Ceratophyllum demersum* та *Lemna minor*. Ценози приурочені переважно до евтрофних забруднених слабопроточних чи замкнутих водойм, з дуже низькою прозорістю води, незначними глибинами (30-80 см), та піщаними чи мулисто-піщаними субстратами з високим вмістом мінеральних речовин. *Potamogeton pectinatus* є видом, що має низьку конкурентну здатність, тому ценози, в яких він є діагностичним видом, формуються лише в дуже забруднених водоймах на бідних субстратах, де відсутня конкуренція.

Союз Magnopotamion (Vollmar 1947) Den Hartog et Segal 1964

Союз об’єднує угруповання укорінених крупнолисткових рослин з листками, зануреними у товщі води, приурочених до непроточних або слабопроточних мезо- та евтрофних водойм з незначними мулистими та мулисто-піщаними донними відкладами. Союз представлений шістьма асоціаціями.

Асоціація Potametum lucentis Hueck 1931

Асоціація є досить поширеною у регіоні. Загальне проективне покриття становить 80-100%, діагностичного виду – 70-90%. Флористичний склад багатий. Налічується 31 вид, що пояснюється широкою екологічною амплітудою виду. Високим класом постійності характеризуються лише *Ceratophyllum demersum* та *Lemna minor*. Ценози приурочені переважно до евтрофних непроточних, рідше слабопроточних водойм з високою прозорістю води, значних глибин 80-150 (400) см та мулистих субстратів. Не переносять наявності потужного шару детриту. Найчастіше трапляються в великих та глибоких водоймах, де формуються на перших

стадіях їх заростання. У складі ценозів виявлено три види, занесені до Червоної книги України, зокрема *Salvinia natans*, *Trapa natans* та *Utricularia minor*.

Асоціація Potametum perfoliati (W. Koch 1926) Passarge 1964

Асоціація трапляється у регіоні спорадично. Займає незначні площі. Загальне проективне покриття становить 60-100%, діагностичного виду – 60-80%. Загальна кількість видів в ценозах 19, серед яких високий клас постійності мають *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton pectinatus*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza* та *Sagittaria sagittifolia*. Ценози трапляються переважно в мезо- та евтрофних водоймах з повільною течією, значною прозорістю води, на значних глибинах 60-150 (300) см. Приурочені до екотопів з високим вмістом мінеральних сполук (піщаних, глинистих, кам'янистих). Не формуються за наявності потужного шару детриту, через що займають ініціальні стадії формування водної рослинності. Угруповання має тенденції до скорочення площ у зв'язку з евтрофізацією водойм та замуленням. У складі ценозів виявлено вид, занесений до Червоної книги України – *Trapa natans*.

Асоціація Elodeetum canadensis Eggler 1933

Асоціація є однією з найпоширеніших у регіоні. Загальне проективне покриття становить 100%, діагностичного виду – 70-100%. Флористичний склад багатий і налічує 32 види, що пояснюється широкою екологічною амплітудою *Elodea canadensis*. Високим ступенем постійності відзначається лише *Ceratophyllum demersum* та *Lemna minor*. Ценози приурочені до різних типів водойм, відмінних за глибиною та за хімічним складом. Однак, найчастіше трапляються в евтрофних слабопроточних чи замкнутих водоймах на ділянках з глибиною води до 50 (100) см, pH 6-8,5, на мулистих ґрунтах з високим вмістом органічних речовин. *Elodea canadensis* чутлива до прозорості води, тому рідко трапляється в забруднених водоймах. Зважаючи на високу експансивність виду, ценози відіграють значну роль в заростанні водойм.

Асоціація Myriophylletum spicati Soó 1927

Асоціація є досить поширеною у регіоні. Загальне проективне покриття становить 70-100%, діагностичного виду – 70-90%. Флористичний склад ценозів багатий (26 видів). Високим класом постійності відзначається *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton pectinatus* та *Lemna minor*. Найчастіше трапляється в евтрофних слабопроточних чи замкнутих водоймах, на значних глибинах (80-150 (250) см). *Myriophyllum spicatum* чутливий до прозорості води, тому рідко трапляється в забруднених водоймах. Приурочений до субстратів, багатих на мінеральні сполуки та кальцій (мулисто-піщані, мулисто-глинисті). Піонерне угруповання, яке формується на початкових стадіях заростання водойм. У складі ценозів виявлено вид, занесений до Червоної книги України – *Trapa natans*.

Асоціація Myriophylletum verticillati Soó 1927

Асоціація є досить поширеною у регіоні. Загальне проективне покриття становить 80-100%, діагностичного виду – 60-90%. Флористичний склад багатий. Нараховується 31 вид, який характеризується низьким ступенем постійності (I – II). Ценози приурочені переважно до глибоких (50-100 (350) см) евтрофних замкнутих водойм із значною прозорістю води та pH 6-8,5. Трапляються на мулистих чи

мулисто-піщаних субстратах з високим вмістом органічних сполук. Угруповання формується на ініціальних стадіях заростання водойм, особливо глибоководних.

Асоціація Potametum nodosi (Soó 1960) Segal 1964

Асоціація трапляється у регіоні рідко. Загальне проективне покриття становить 60-90%, діагностичного виду – 50-80%. Флористичний склад ценозів бідний. Нараховується 17 видів, серед яких високим класом постійності характеризується лише *Ceratophyllum demersum* та *Lemna minor*. Ценози приурочені переважно до евтрофних проточних та замкнутих водойм, ділянок з товщею води 50-120 (200) см та піщано-мулистих субстратів. В Україні синтаксон є зникаючим.

Союз Utricularion vulgaris Passarge 1978

Союз об'єднує угруповання, занурених у товщу води вільноплаваючих комахоїдних рослин замкнутих та слабопроточних водойм з мулистими та мулисто-торф'янистими субстратами. Союз представлений однією асоціацією.

Асоціація Lemno-Utricularietum vulgaris Soó 1928

Асоціація трапляється у регіоні спорадично. Загальне проективне покриття становить 80-100%, *Utricularia vulgaris* – 60-80%, *Lemna minor* – 40-60%. Загальна кількість видів в угрупованнях становить 18. Найбільшою постійністю відзначаються лише *Hydrocharis morsus-ranae* та *Lemna trisulca.* Ценози приурочені переважно до мілководь евтрофних малопроточних водойм (риборозплідних ставів) з незначною глибиною води (50-100 см) та мулистих субстратів з високим вмістом органічних та азотистих сполук. У складі ценозів виявлено вид, занесений до Червоної книги України – *Salvinia natans.*

Висновки

В результаті проведених досліджень було виявлено, що на території басейнів верхів'їв Дністра, Пруту та Західного Бугу клас Potametea представлений 24 асоціаціями, які належать до двох порядків та шести союзів. Це становить 50% від загальної кількості асоціацій цього класу, що наводяться для території України, та 75% – для території Польщі [2, 10]. За частотою трапляння лише ценози двох синтаксонів виявляються на дослідженій території дуже часто і мають експансивні тенденції. Ще дев'ять – трапляються спорадично. Половина ж усіх угруповань є рідкісними і дуже рідкісними, що пояснюється негативними тенденціями, які виявляються в уніфікації та антропогенній трансформації екотопів, надмірному осушенні водно-болотних угідь тощо. П'ять угруповань належать до Червоного списку угруповань водних макрофітів України (категорії "3" і "4"). Виділені синтаксони відзначаються флористичною різноманітністю (82 види). Серед них чотири види, занесені до Червоної книги України (*Trapa natans* L., *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) O. Kuntze, *Salvinia natans* (L.) All., *Utricularia minor* L.) та 20 регіонально-рідкісних видів [9]. Отримані результати свідчать про флористичне та ценотичне багатство водної рослинності дослідженого регіону та необхідність її охорони.

1. Борсукевич Л.М. Етапи і напрямки дослідження вищої водної флори і рослинності Східної Галичини // Наук. записки Держ. природозн. музею НАН України. – 2007. – Вип. 23. – С. 157-170.
2. Дубина Д.В. Вища водна рослинність / Відп. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко // Рослинність України. – К.: Фітосоціоцентр, 2006. – 412 с.
3. Кузярін О.Т. Раритетні рослини та фітоценози заплав Західного Бугу // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2001. – Т. 16. – С. 87-102.
4. Кузярін О.Т. Синтаксономічний склад азональної рослинності класу Phragmitetea R. Tx.& Prsg. 1942 басейну Західного Бугу // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2003. – Т. 18. – С. 53-76.
5. Кузярін О.Т. Водна рослинність басейну Західного Бугу: синтаксономія, еколого-ценотична структура, созологічна оцінка // Наук. основи збереження біотичної різноманітності: Темат. збірник Ін-ту екології Карпат НАН України. – Вип. 5. – 2003. – Львів: Ліга-Прес, 2004. – С. 87-102.
6. Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України // Укр. фітоцен. зб. Сер. А. – 1996. – № 4 (5). – С. 119 с.
7. Стойко С.М., Мілкіна Л.І., Ященко П.Т., Кагало О.О., Тасєнкевич Л.О. Раритетні фітоценози західних регіонів України. – Львів: Поллі, 1998. – 190 с.
8. Ткачик В.П. Рослинність заповідника "Розточчя": класифікація методом Браун-Бланке. – Львів: НТШ, 1999. – 198 с.
9. Червона книга України. Рослинний світ / Під ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.
10. Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. – Warszawa: Wyd-wo PWN, 1981. – 298 s.
11. Moravec J. Rostlinná společenstva České republiky a jejich ohrožení. – Příloha, 1995. – 206 s.
12. Swies F., Soroka M. Aquatic plants and rush-plants of the upper Vereshitsa river valley in the region of Lvov Roztocze // Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. – 2000. – Sect. C. – Vol. 55. – P. 73-104.
13. Tomaszewicz H. Roslinność wodna i szuwarowa Polski // Rozpr. Un-tu Warszawskiego. – 1980. – 160. – 324 p.

Ботанічний сад Львівського національного університету імені Івана Франка
e-mail: lubov@LITech.lviv.ua

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 137-164

УДК 581.84:582.675.1

А.В. Новіков

МОРФОЛОГІЧНА ТА АНАТОМІЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ НАДЗЕМНОГО ПАГОНА АКОНІТІВ (RANUNCULACEAE) СХІДНИХ КАРПАТ

Новиков А.В. **Морфологическая и анатомическая организация надземного побега борцов (Ranunculaceae) Восточных Карпат //** Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 137-164.

Представлены результаты анатомических и морфологических исследований 9 видов аконитов, произрастающих в Восточных Карпатах. На основе полученных данных сделаны заключительные и обобщающие выводы касательно особенностей структуры их тела. Установлены три основных морфотипа надземных побегов, а также шесть основных типов трихом, покрывающих разные их части. Подтверждена примитивность дорзивентрального типа организации проводящей системы черешка. Проведен морфофункциональный анализ структуры проводящих и механических тканей осевых вегетативных органов.

Novikoff A.V. **Morphological and anatomical organization of overground spear of monkshoods (Ranunculaceae) from Eastern Carpathians //** Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 137-164.

The results of anatomical and morphological investigation on 9 monkshood species, which occur in the Eastern Carpathians, are presented. Conclusions and generalization on monkshoods bodies' structure result from data obtained. 3 basic morphotypes of overground spears and 6 basic trichome types were established. The petiole dorsoventral vascular system's primitivism was confirmed. Morphofunctional analysis of transmitting and mechanical tissues structure from axial vegetative organs was conducted.

Дослідженням морфології та анатомії аконітів присвячено чимало наукових публікацій. Перші з них були фундаментальними працями, які не лише описували різноманіття організації вегетативного тіла аконітів, але й були покликані впорядкувати його відповідно до прийнятих систем. Серед таких праць слід згадати роботи Г. Райхенбаха [39, 40]. Проте, враховуючи останні ревізії роду *Aconitum* L., у яких сучасні дослідники [31, 35, 42] роблять акцент власне на особливостях морфології, чималий інтерес становить поглиблене вивчення структури надземного пагона на різних рівнях в контексті прийнятих у новій системі таксонів. Такі дослідження покликані не лише краще зрозуміти організацію тіла аконітів, що у подальшому дозволить проводити порівняльно-інтерпретаційний аналіз на різних таксономічних рівнях, але й виявити цілком нові або ж переоцінити значення вже існуючих таксономічних ознак.

Для аконітів в Європі визнано існування двох центрів ендемізму, один з яких розташовується в Карпатах, що обумовлює значний рівень їх різноманітності на цій території. Загалом для Карпат описано більше 30 видів та підвидів аконітів, з яких за різними даними на території Східних Карпат трапляються 13 або 16 видів (рис. 1). Такі розбіжності у числі видів зумовлені різним розумінням системи роду деякими сучасними дослідниками. Зокрема, у західноєвропейських публікаціях для підроду *Anthora* (DC.) Peterm. з цієї території наводиться лише один вид – *A. anthora* L. [42], в той час як вітчизняні та російські дослідники схильні розділяти цей вид на три

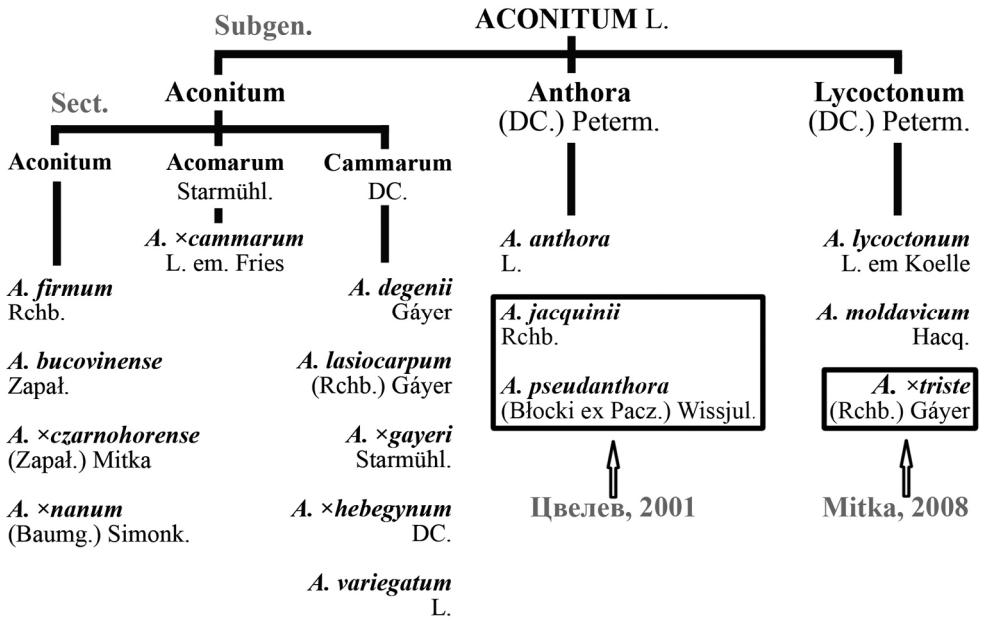


Рис. 1. Таксономічна структура роду *Aconitum* у Східних Карпатах згідно Й. Мітки [35]. Кольором виділено вид, запропонований Й. Міткою пізніше [36], та види, виокремлені М.М. Цвєльовим [26].

окремих – *A. anthora*, *A. pseudanthora* (Błocki ex Pacz.) Wissjul. та *A. jacquinii* Rchb. [26]. Одначе, попри значний поступ останніх років у систематиці роду, такі розбіжності у поглядах дослідників є непоодинокими. І якщо в останньому випадку така неузгодженість обумовлена недостатньою вивченістю цих дуже рідкісних таксонів, то в інших випадках справа полягає скоріше у відсутності єдиного класифікаційного алгоритму, у прийнятті різних ознак за таксономічно вагомі і відхиленні інших, а також у прийнятті за базову різних концепцій виду. У свою чергу, це не може не призводити до плутанини безпосередньо у визначеннях конкретних екземплярів різними дослідниками. А це ще раз підтверджує необхідність проведення подальших анатомо-морфологічних та таксономічних досліджень, які б не лише відображали погляд окремого дослідника на структуру цього складного роду, але й нарешті дозволили б створити єдину класифікаційну систему, зрозумілу для широкого загалу ботаніків.

Стаття покликана на основі власних анатомо-морфологічних досліджень та інформації, представленої в існуючих публікаціях, узагальнити дані щодо організації вегетативного тіла аконітів Східних Карпат, наголосити на існуючих проблемах та особливостях, з якими можуть зіткнутися дослідники в майбутньому.

Матеріали та методика досліджень

Дослідження проводили протягом 2008-09 рр. на базі ДПМ НАН України. Для досліджень використовували гербарний та фіксований матеріал. Для фіксації живого

матеріалу використовували 70% розчин етанолу. Для анатомічних досліджень гербарний матеріал розмочували у 1-2% розчині NaOH з додаванням лактофенолу протягом 2 діб при температурі 22-26°C, після чого промивали дистильованою водою та фіксували у 70% розчині етанолу. З фіксованого матеріалу виготовляли тимчасові гліцеринові препарати за стандартною методикою [20]. Зрізи виготовляли за допомогою небезпечної бритви та забарвлювали 1% спиртовим розчином сафраніну. Препарати вивчали за допомогою мікроскопа Carl Zeiss Q1. Для виготовлення анатомічних рисунків використовували рисувальний апарат РА-1 (Ломо). Для морфологічних досліджень використовували бінокуляр PZO NSK. Мікрофотографії виготовлено за допомогою камери Logitech QuickCam V-UBK45 та опрацьовано з використанням комп'ютерної програми ImageJ ver.1.40g.

Для досліджень було використано наступні види: *A. anthora, A. bucovinense* Zapał., *A. degenii* Gáyer, *A. firmum* Rchb., *A. lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer, *A. lycoctonum* L. em. Koelle, *A. moldavicum* Hacq., *A. variegatum* L., *A. ×cammarum* L. em. Fries, *A. ×gayeri* Starmühl.

Результати досліджень

Загальна морфологічна організація

Надземний вегетативний пагін. Надземний пагін аконітів складається зі стебла, почергово розташованих листків та термінального суцвіття. Довжина цього пагона у дорослих особин варіює в межах від 15-20 см до 1,5 м, що залежить як від видових особливостей, так і від деяких інших особливостей онтоморфогенезу та екологічних умов існування конкретного екземпляра. Для аконітів Східних Карпат характерні три основні морфотипи пагонів, один напіврозетковий, притаманний представникам підроду *Lycoctonum* (DC.) Peterm., та два безрозеткові – характерні для решти представників роду. Два останні морфотипи розрізняються щільністю розташування бічних елементів на основній осі пагона. Окрім того, відповідно до двох згаданих типів, пагони аконітів можуть бути відносно короткими і виражено ортотропними або ж видовженими, похиленими, плагіотропними. Плагіотропні пагони притаманні напіврозетковим представникам підроду *Lycoctonum* (рис. 2А), в той час як ортотропні безрозеткові з вкороченими міжвузлями – представникам підроду *Anthora* та sect. *Aconitum* однойменного підроду (рис. 2Б). А ортотропні безрозеткові видовжені пагони властиві представникам двох секцій підроду *Aconitum* – sect. *Cammarum* DC. та nsect. *Acomarum* Starmühl. (рис. 2В).

Зокрема, для групи, яка приурочена до високогірних умов існування в альпійському та субальпійському поясі, характерний відносно невисокий (до 50-60 см) безрозетковий ортотропний надземний пагін з вкороченими міжвузлями. Листки таких аконітів є найменшими, а листкова пластинка – найбільш розсіченою. Це пояснюється тим, що ці рослини існують в умовах найкращої освітленості, проте, в той же час, на них діє низка негативних факторів, найвиразнішим з яких є присутність постійних і потужних повітряних потоків. Обвітрювання посилює випаровування вологи, що зумовлює необхідність зменшення самої поверхні випаровування – ксероморфність листкової пластинки. Сильними вітрами пояснюється також загальне вкорочення пагона, основною функцією якого, окрім

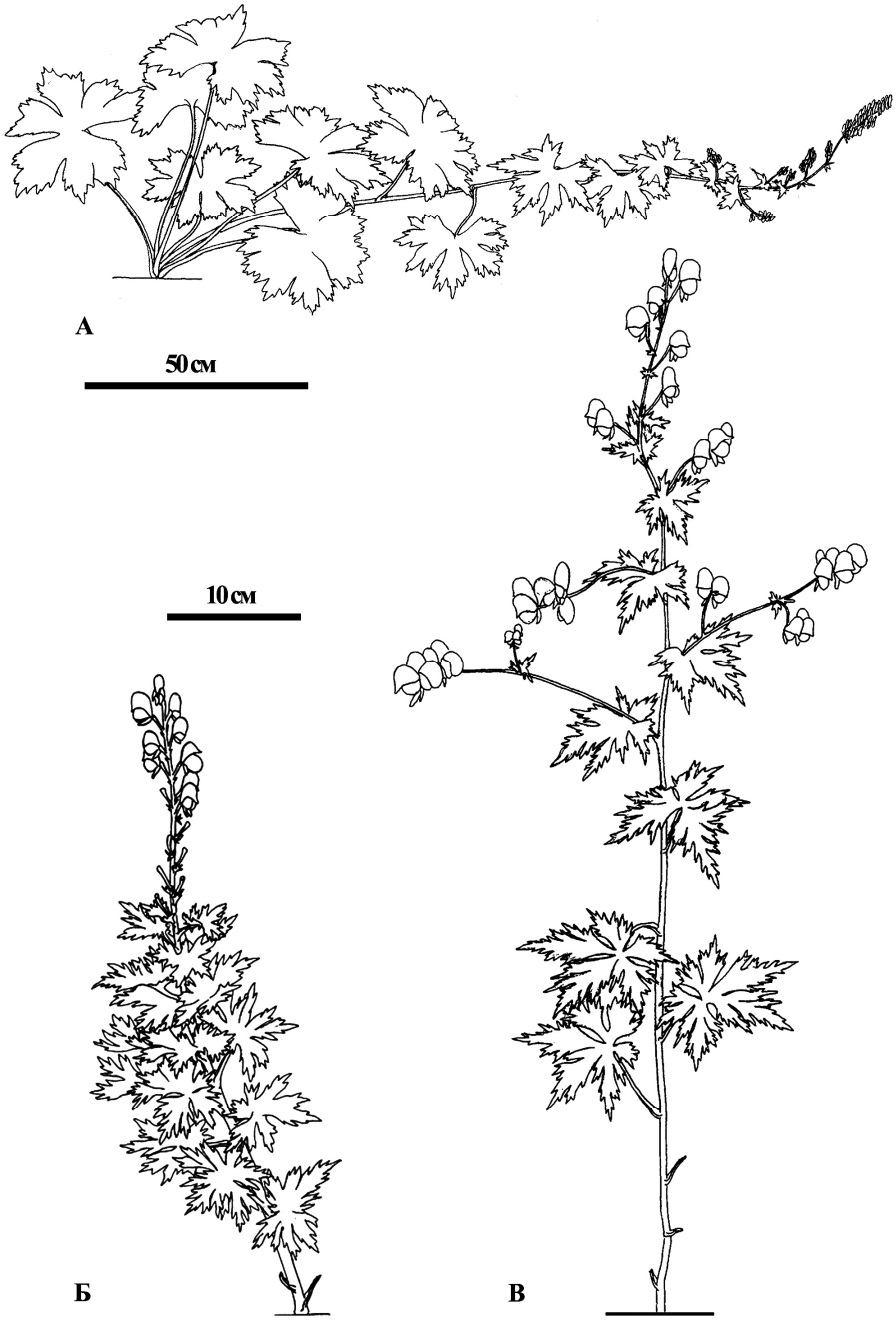


Рис. 2. Основні морфотипи надземного пагона аконітів: А – плагіотропний напіврозетковий, Б – ортотропний безрозетковий з вкороченими міжвузлями, В – ортотропний безрозетковий з видовженими міжвузлями.

фотосинтезу, є винесення суцвіття над рівнем злакового травостою. Така адаптивність, ймовірно, виникла давно, оскільки вже генетично закріпилася. У рослин з високогірних місць існування, які ростуть на ділянках нижчої висотності, міжвузля дещо видовжене, а саме стебло відносно тонке, однак, такі рослини все одно не досягають розмірів рослин інших двох морфотипів.

Рослини, що ростуть у нижчих поясах (монтанному, субмонтанному), формують другу групу, для якої характерний морфотип з безрозетковим ортотропним надземним пагоном. Ці рослини ростуть переважно вздовж потоків, інколи на лісових галявинах і рідше – у розріджених широколистяних або мішаних лісах. Ці рослини відзначаються значно більшими загальними розмірами. Вони переважно не відчувають браку освітленості, одначе позбавлені впливу вітру, тому їхня листкова пластинка є менше розсіченою і ширша, а сам пагін – часто галузистий. Проте цим аконітам все ж таки необхідно виноситися над рівнем трав'яного ярусу, висота якого тут є значно більшою. Характерним є те, що ці рослини формують проміжну ланку між першим і останнім морфотипами і тому характеризуються широкою амплітудою морфологічних ознак. В окремих випадках вони можуть заходити і в субальпійський пояс, і навіть підніматися до рівня альпійського, де також набувають таких ознак ксероморфності, як вкорочений негалузистий або слабогалузистий пагін та відносно невелика дуже розсічена листкова пластинка. В протилежному випадку вони можуть опускатися нижче, заходити у міжгірські долини, де відзначаються значною розгалуженістю пагона та крупними листками.

Рослини третього морфотипу – це аконіти, які приурочені переважно до субмонтанних висотних рівнів, але також часто трапляються і на монтанному рівні. Їм властивий напіврозетковий пагін з видовженою плагіотропною галузистою верхньою ділянкою. Це рослини переважно затінених місць існування, ростуть вздовж потоків, на заболочених ділянках лісу, на схилах вздовж шляхів. Розетка сформована крупними листками з дуже широкими листковими пластинками, які виносяться над трав'яним ярусом на довгих черешках. Натомість плагіотропна ділянка стелиться поверх трав'яного покриву або по ґрунті. Ці аконіти можуть у рідких випадках заходити в субальпійський пояс, проте тут їх пагін вкорочується і стає практично ортотропним, а листки значно зменшуються у розмірах.

Стебло аконітів округле з незначними нерівностями. До основи воно поступово розширюється і дерев'яніє, втрачаючи фотосинтезуючу функцію. Переважно стебло аконітів є голим, або ж опушене поодинокими гачкуватими волосками, густина розміщення яких зростає у акропетальному напрямку. У верхній частині стебло продовжується в основну вісь суцвіття. Суцвіття аконітів може бути представлене простою китицею, мати одну вісь і незначне число квіток (не більше 10) (рис. 2Б) або ж галузитися, формуючи складну багатоквіткову китицю з осями не вище третього порядку (рис. 2А, В). Як основна вісь суцвіття, так і її бічні осі, які виступають у ролі квітконосів, морфологічно не відрізняються від стебла і є його цілісним продовженням. Однак, дуже часто у аконітів спостерігається явище, коли стебло є голим, натомість суцвіття – опушене, що дає підставу визначати формальну межу між власне вегетативним пагоном та суцвіттям.

Аконітам притаманне чергове (трирядне) листкорозміщення, формула якого становить 1/3. Листки представлені у трьох формаціях – низинній, серединній та верховій. Перехід між формаціями є поступовим і полягає в акропетальному

спрощенні їх структури, тобто редукції черешка, зменшенні числа долей листкової пластинки та загальних розмірів. Листки низинної формації – це прикореневі фотосинтезуючі листки, які у представників підродів *Aconitum* та *Anthora* на момент квіткування переважно відмирають, а у представників підроду *Lycoctonum* формують розетку. Ці листки диференційовані на черешок та листкову пластинку, прилистки відсутні. Їхня пластинка часто опушена, поділена на 3-5 долей, які в свою чергу є дуже розсіченими (підроди *Aconitum* та *Lycoctonum*) або роздільними (підрід *Anthora*). Листки серединної формації – це типові вегетативні фотосинтезуючі листки, які також диференційовані на черешок та листкову пластинку (рис. 3).

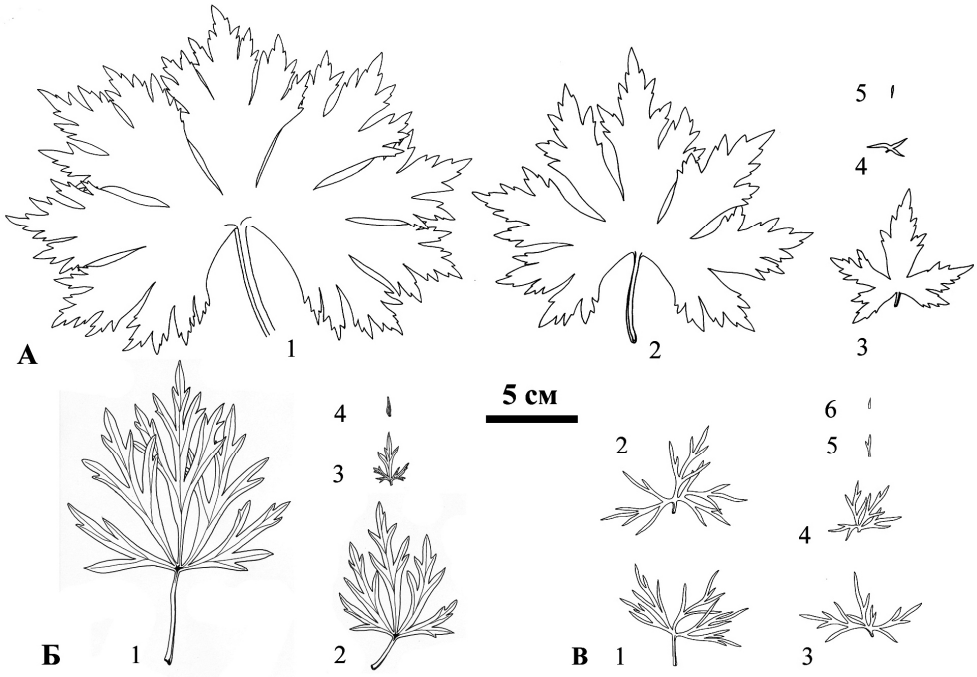


Рис. 3. Зовнішній вигляд листкової пластинки з різного рівня прикріплення на прикладі *A. moldavicum* (А), *A ×cammarum* (Б) та *A. anthora* (В). Черговість листків у акропетальному напрямку позначено цифрами.

Прилистки також відсутні. Листкова пластинка п’ятипальчасто-розсічена або п’ятипальчасто-розділена. Ці листки переважно мають повністю опушений (або лише на абаксиальній поверхні) черешок та листкову пластинку, яка опушена на абаксиальній поверхні переважно вздовж крупних жилок. Загальні розміри цих листків є найбільшими у представників з безрозетковим пагоном, в той час як у напіврозеткових видів найбільшими є власне розеткові прикореневі листки. Листки верхової формації розташовуються на рівні суцвіття. Це – сидячі листки-приквітки, які на нижчих рівнях можуть ще мати розсічену пластинку, проте на вищих рівнях переважно цільнокраї та ланцетовидні, подібні до приквіточок (рис. 3). Часто листки верхової формації повторюють характер опушення осей суцвіття.

Квітконіжки у аконітів видовжені, округлі на поперечному зрізі. Вони розташовуються у пазухах приквіток і у верхній частині різко розширюються у ребристе квітколоже (рис. 4А). Формально в межах квітконіжки можна виокремити дві ділянки – нижче рівня прикріплення приквіточок та вище цього рівня. Виокремлення цих ділянок знаходить своє виправдання у тому факті, що їхнє опушення може відрізнятися і мати таксономічне значення [19, 31, 34, 36].

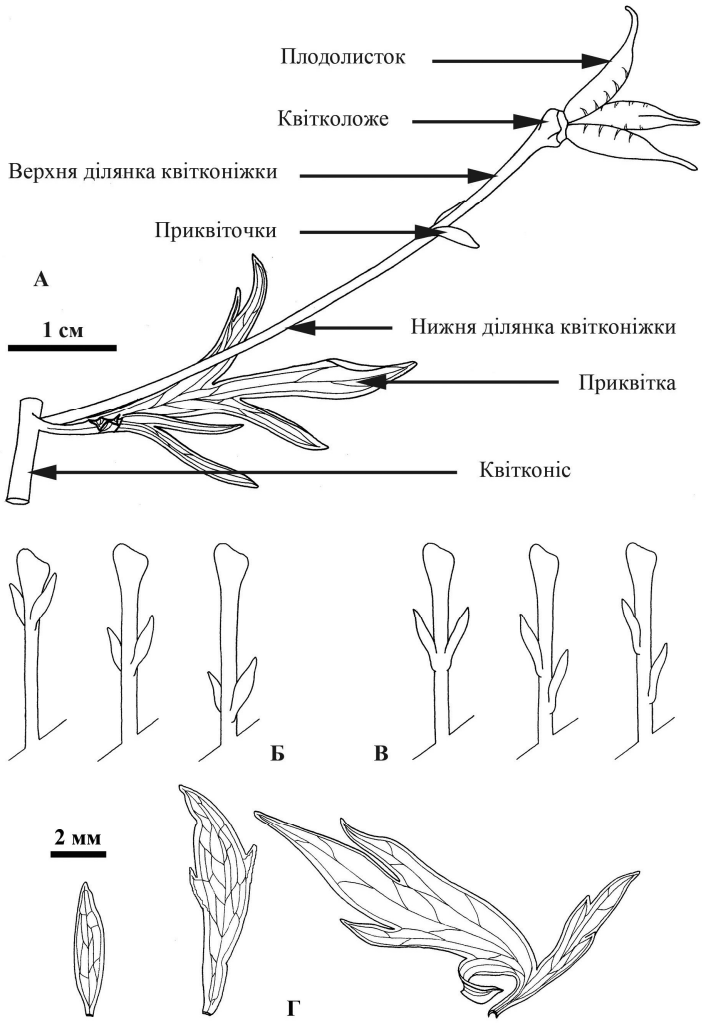


Рис. 4. Квітконіжки та приквіточки аконітів: А – загальний вигляд, Б – рівні розміщення приквіточок (під квітколожем, посередині та при основі кнітконіжки), В – характер розміщення приквіточок (супротивне, зміщене, чергове), Г – типи приквіточок (цільнокрая, зубчаста, роздільна).

Приквіточки у аконітів парні, розташовуються на квітконіжках на різних їх рівнях. Вони можуть розміщуватися ближче до основи квітконіжки, посередині або ж майже на квітколожі (рис. 4Б). Квітконіжки можуть розміщуватися супротивно або ж бути зміщеними одна відносно одної, тобто розташовуватися чергово (рис. 4В). Приквіточки аконітів також розрізняються за формою пластинки (рис. 4Г). Переважно це є ланцетовидні сидячі утвори. Однак, часто при основі суцвіття приквіточки можуть мати складнішу форму – зубчасту або розділену пластинку, тим самим продовжуючи морфологічний ряд приквіток. Приквіточки в більшості випадків повторюють характер опушення квітконіжки.

Квітка. Квітки аконітів термінальні, зигоморфні, великі. Вони складаються з забарвленої простої оцвітини, пари нектарників, стамінодіїв, численних тичинок та трьох або п’яти плодолистків (рис. 5).

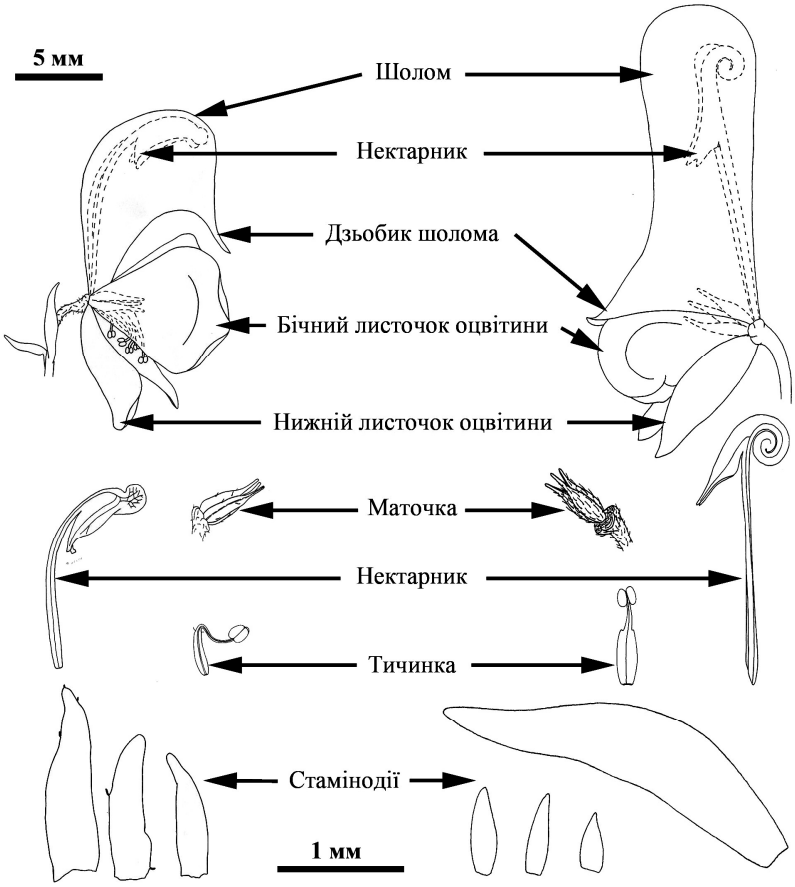


Рис. 5. Будова квітки на прикладі *A. degenii* та *A. moldavicum*.

Проста оцвітина аконітів представлена п’ятьма забарвленими листочками, лише два з яких є симетрично подібними. Забарвлення оцвітини у аконітів може бути білим, жовтим, синім та фіолетовим. Також спостерігаються різні проміжні варіанти з найрізноманітнішими відтінками жовтого та синього. В межах оцвітини можна виокремити два нижніх листочки, два бічних та один верхній – шолом (рис. 5). Нижні листочки оцвітини є найменшими за розмірами і часто відрізняються за формою між собою. Зокрема, один з нижніх листочків оцвітини завжди вужчий, в той час, як інший – широкий човникоподібний. Окрім того, інколи вони різняться також і за характером опушення адаксиальної поверхні, менший з них часто позбавлений опушення, в той час як більший – має виражені довгі нитчасті волоски. Бічні листочки оцвітини у всіх аконітів є широко-лопаткоподібними, з випинанням абаксиальних поверхонь внаслідок огортання значного числа тичинок. Ці листочки оцвітини подібні між собою як за формою, так і за характером опушення адаксиальної поверхні – зазвичай тут присутні аналогічні довгі нитчасті волоски, що разом з волосками нижнього листочка оцвітини повністю огортають у бутоні тичинки. Шолом є одною з найваріабельніших за формою структур у аконітів загалом, що спонукає використовувати цю його особливість у систематиці роду. Найкраще ця різноманітність форми шолому виражається через індекс його висоти (ІВШ) – відношення висоти від рівня дзьобика до ширини на цьому ж рівні [29, 31, 41]. Описово, відповідно до загальних обрисів, для аконітів можна виокремити шоломи півмісяцевої, напівсферичної, конічної, циліндричної та трубчастої форми, між якими існують всі перехідні ланки (рис. 6А).

Кожна з вищезгаданих основних форм шолому характеризується своїм показником ІВШ. Зокрема для півмісяцевих шоломів характерне значення ІВШ в межах від 0,3 до 0,4, для напівсферичних – близько 0,5, для конічних – 0,7-0,9, для циліндричних – 1-2, для трубчастих – більше 2. Шолом аконітів має складну форму і закінчується дзьобиком, який також може мати різноманітну форму, бути коротким і невиразним або ж довгим і загнутим (рис. 6Б). Лобова доля шолому може бути похилою або ж нависати над дзьобиком (рис. 6В). Таким чином, внаслідок розростання лобової частини та дзьобика загальні обриси шолома можуть значно змінюватися і різко відрізнятися від типових, згаданих вище. Зокрема, у представників підроду *Anthora* часто трапляються шоломи з вираженою лобною частиною, що нависає над довгим дзьобиком. Такий шолом можна скоріше назвати бобовидним, аніж напівсферичним, хоча показники ІВШ у них аналогічні. Шолом на своїй абаксиальній поверхні має аналогічне до решти листочків оцвітини опушення, натомість на адаксиальній – переважно голий або ж має поодинокі прямі волоски. Якщо шолом опушений, то густина опушення є максимальною в районі дзьобика.

Одразу під шоломом розташовується пара нектарників складної будови (рис. 5). Ці нектарники розділяються на ніжку та долю, або тіло нектарника. Тіло нектарника розділяється на верхній шпорець, губу та пару кігтиків, що закінчують губу знизу (рис. 7А). Довжина ніжки може бути різною і варіює в межах від 11 до 17 мм, залежно від загальних розмірів нектарника. Так само різняться і розміри самої долі нектарника. Доля нектарника – порожниста, з виходом у нижній частині. Довжина кігтиків також може бути різною. Натомість неабияке значення для опису таксонів має форма шпорця, який може бути безголовчастим, коротким головчастим, відхиленим до заду або ж навіть напівспірально закрученим (рис. 7Б). Нектарники

можуть досягати даху шолома і загинатися вперед, в сторону його лобової частини або ж не досягати його, тоді вони є більш-менш прямостоячими (рис. 7В).

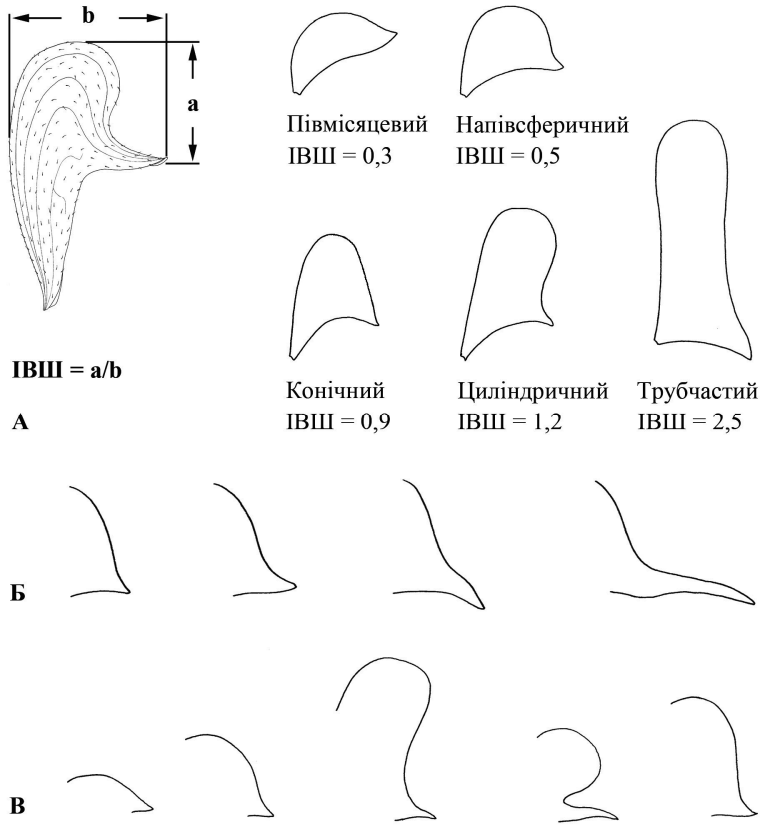


Рис. 6. Будова шолома аконітів: А – загальний вигляд та деякі основні форми шолому з обрахованим індексом висоти шолому (ІВШ), Б – різноманітні форми дзьобика, В – різноманітні форми лобової частини.

Окрім пари нектарників, одразу за кільцем оцвітини, можуть розташовуватися лускоподібні стамінодії, які різняться розмірами (рис. 5). Дуже часто є один дуже великий стамінодій, який вдвічі більший за наступний, а всі решта – зменшуються поступово. Кількість та порядок розташування стамінодіїв не є сталими, зокрема часто у квітках навіть одного екземпляра може бути різна кількість стамінодіїв. Інколи вони відсутні взагалі або ж редуковані до дрібних випинань квітколожа. Стамінодії розташовуються спірально і продовжують зовнішній цикл тичинок.

Андроцей представлений великим несталим числом тичинок (в середньому їх кількість становить близько 40), які розташовані спірально з кроком 3/8 (рис. 5).

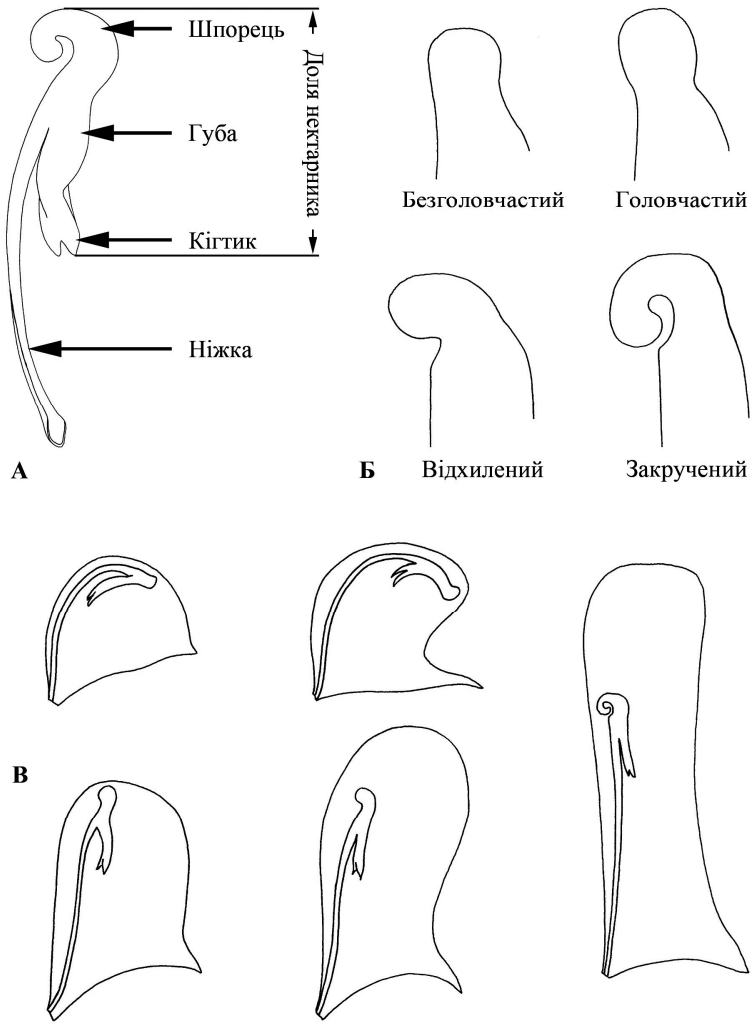


Рис. 7. Нектарники: А – загальний вигляд та будова, Б – основні типи шпорців, В – характер розміщення у шоломі.

Тичинки складаються з тичинкової нитки та пари пиляків, які повністю прикріплені до неї у районі в'язальця таким чином, що не можуть хитатися (рис. 8А). Надв'язальце відсутнє. Кожний з пиляків має по парі тек. Тичинкова нитка має виражені дві ділянки – розширену стрічкоподібну при основі та нитчасту верхню. Поблизу переходу у нитчасту ділянку вона може мати пару рогоподібних виростів, а сам перехід бути різким або ж поступовим. Зокрема, часто для тичинок розташованих проксимальніше, характерні тичинкові нитки з вираженою широкою нижньою частиною та рогоподібними виростами, в той час як тичинки, що розміщуються дистальніше, характеризуються лише ледь розширеною основою, яка

плавно звужується доверху. Таким чином, у відцентровому напрямку у тичинок спочатку зникають рогоподібні вирости, а потім поступово згладжується перехід між нижньою та верхньою ділянками та звужується сама нижня стрічкоподібна ділянка (рис. 8Б). Тичинкові нитки можуть бути опушеними на рівні верхньої нитчастої ділянки.

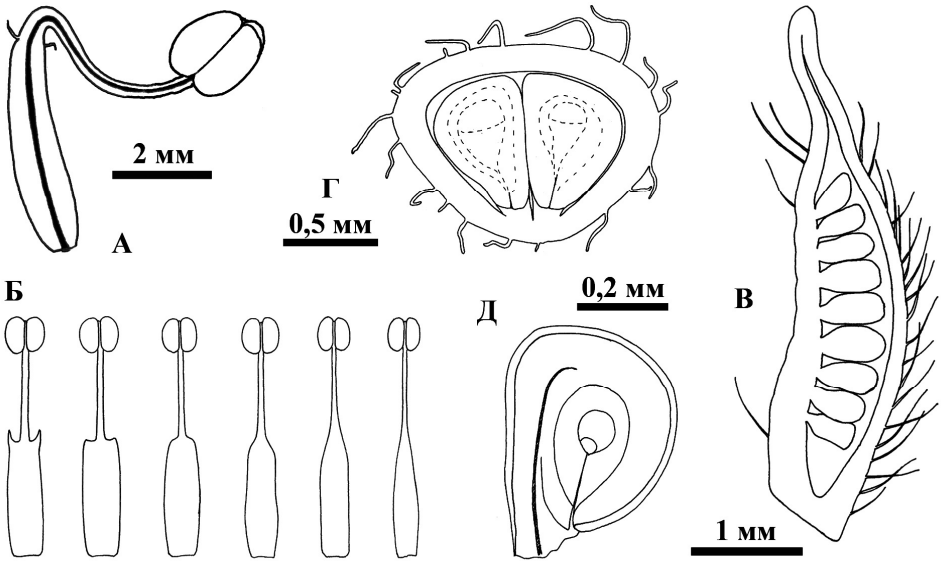


Рис. 8. Тичинка та плодолисток: А – загальний вигляд тичинки, Б – перехідний ряд тичинкових ниток, В – повздовжній переріз плодолистка, Г – поперечний переріз плодолистка, Д – насіннєвий зачаток.

Гінецей представлений трьома або п’ятьма вільними плодолистками, що незалежно кріпляться своїми основами до дещо випуклого квітколожа (рис. 5). Ці плодолистки мають пляшкоподібну форму з вираженими зав’яззю та стовпчиком, натомість приймочка не виражена і є ледь розширеним закінченням стовпчика. Часто, що характерно для представників роду загалом [44], плодолистки мають неповністю замкнуті вентральні шви. Плодолистки містять від 12 до 20 анатропних насінних зачатків, що розташовуються в два ряди вздовж вентрального шва (рис. 8В-Д). Таким чином, плацентація є типовою центрально-кутовою. Плодолистки можуть мати опушення різного характеру, або ж залишатися голими, що також використовується як діагностична ознака [35].

Загальна анатомічна організація

Осьові вегетативні органи**.** Вегетативні осьові органи у аконітів представлені такими морфоструктурами, як стебло, квітконос та квітконіжка. Для цих органів властива значною мірою подібна анатомо-топографічна організація

тканин, що дозволяє розглядати їх як аналогічні структури, які проте відрізняються функціонально.

Вегетативні осьові органи вкриті одношаровою епідермою, яка представлена основними клітинами та продиховими клітинами аномоцитного типу (рис. 9; рис. 10Є). Часто тут також трапляються волоски (трихоми) різного типу. Під шаром епідерми розташовується шар гіподерми, представленої коленхіматизованими клітинами, подібними за обрисами до епідермальних [25]. Глибше розміщується паренхіма, яка диференційована на зовнішнє кільце асиміляційної паренхіми (хлоренхіму), середнє кільце здерев'янілої основної паренхіми та внутрішнє кільце тонкостінної паренхіми серцевини. Кільце основної паренхіми у свою чергу також може бути більш-менш виразно диференційованим на зовнішній шар дрібноклітинної та внутрішній шар – крупноклітинної паренхіми. Інколи, коли здерев'яніння є незначним, диференціація на шари у паренхімі не простежується, що характерно для верхніх ділянок стебла, квітконосів та квітконіжок (рис. 9А, Б).

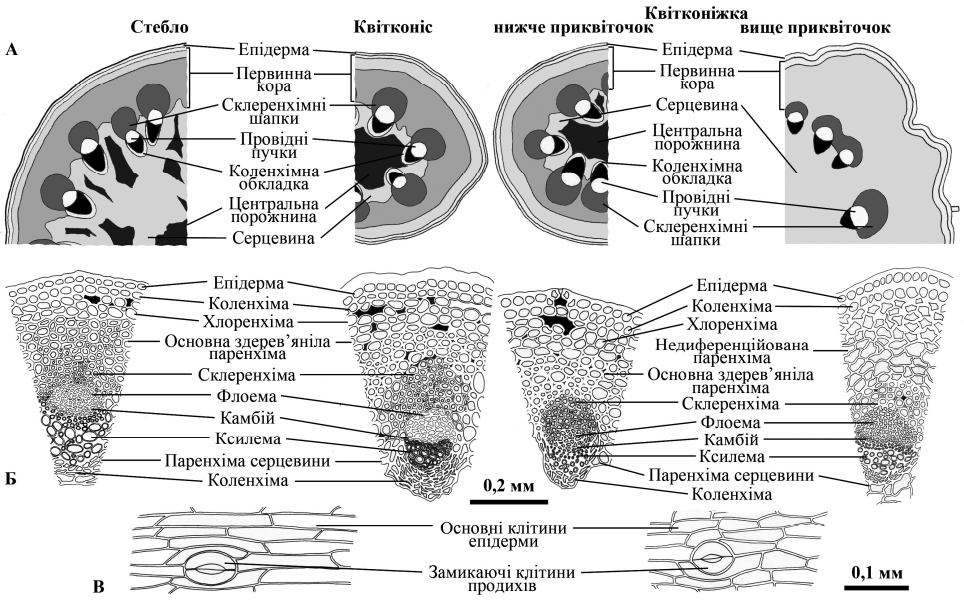


Рис. 9. Анатомічна організація осьових вегетативних органів: А – топографія тканин, Б – фрагменти поперечних зрізів, В – рисунок епідермальних клітин.

У товщу паренхіми занурені відкриті колатеральні провідні пучки, що розташовуються радіально, переважно в одному колі. Міжпучковий камбій завжди відсутній. Число провідних пучків також є різним як для різних екземплярів, так і для різних рівнів цих осьових органів одного екземпляра. Провідні пучки супроводжуються тяжами механічних тканин, які можуть бути виражені різною мірою або взагалі відсутні. Зі сторони флоеми провідні пучки супроводжуються склеренхімними волокнами, які на поперечному зрізі виглядають як групи

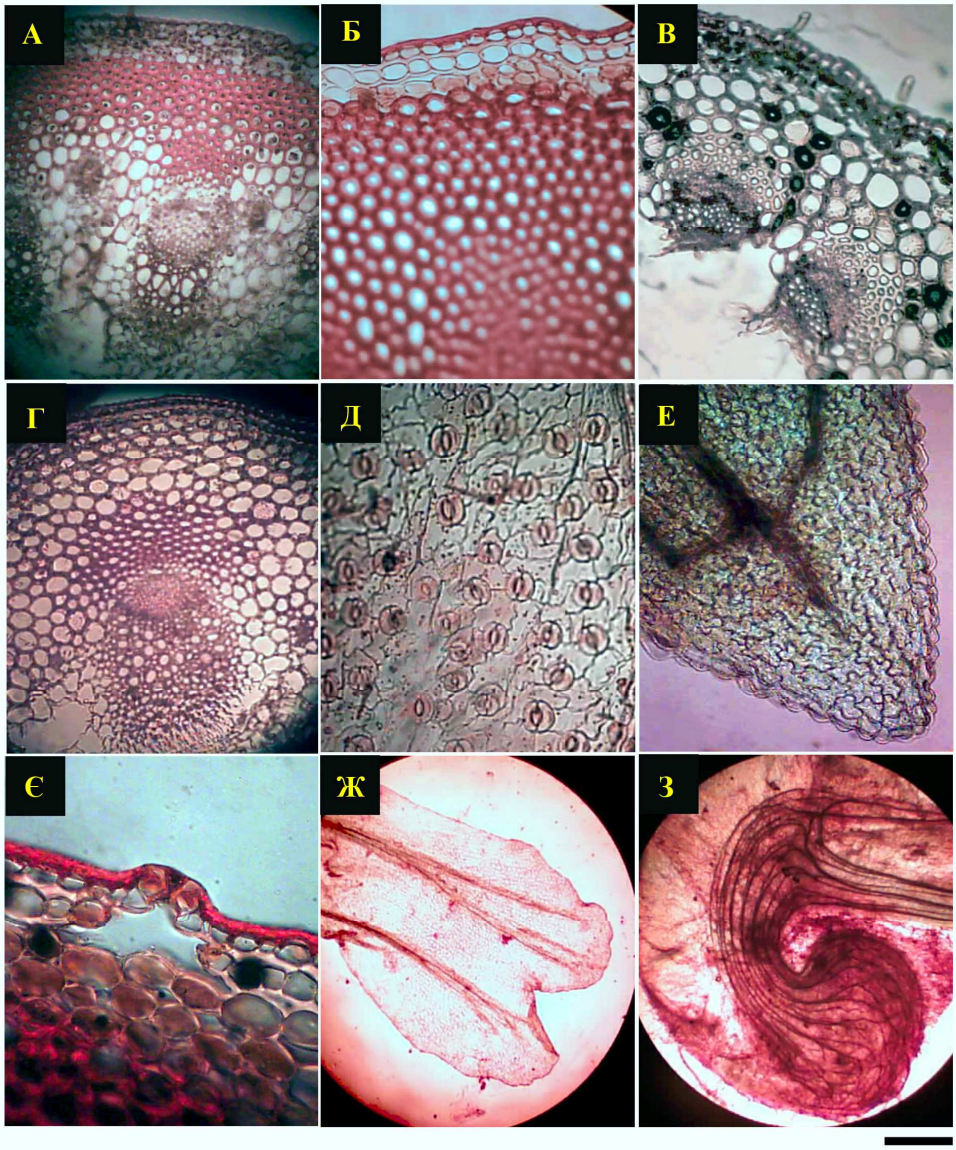


Рис. 10. Анатомічна організація деяких частин надземного пагона аконітів: А,Б – поперечний зріз стебла, В – поперечний зріз квітконіжки, Г – поперечний зріз черешка, Д – епідерма листка, Е – кінчик приквіточки, Є – будова продихового апарату епідерми стебла, Ж – кігтики нектарника, З – шпорець нектарника. Ціна поділки для А-Е становить 0,1 мм, для Є – 0,05 мм, для Ж та З – 0,8 мм.

товстостінних тісно прилягаючих клітин багатокутних обрисів, що спонукає називати їх склеренхімними "шапками" [25]. Склеренхімні "шапки" переважно щільно прилягають до флоеми провідних пучків, однак інколи можуть бути

відмежовані одним або кількома шарами паренхімних клітин. Натомість зі сторони флоеми провідні пучки супроводжуються групами дрібних коленхіматизованих клітин – коленхімними тяжами, які завжди щільно прилягають до них. До всього, слід розрізняти коленхіму, що формує гіподерму та коленхіму, котра супроводжує провідні пучки, оскільки вони мають різну природу, на чому наголошувала ще К. Есау [28]. В центрі вегетативні осьові органи аконітів можуть бути або заповнені тонкостінною паренхімою, або ж містити порожнину, яка поступово зменшується у розмірах в акропетальному напрямку аж до повного зникнення в апікальних його ділянках (рис. 10А-В).

Таким чином, аналізуючи анатомо-морфологічну організацію цих органів (рис. 9А), можна виділити наступні ділянки – покривну тканину, первинну кору та центральний циліндр. Їхня покривна тканина, як вже зазначалося, представлена одношаровою епідермою. Первинна кора представлена одношаровою коленхімою (гіподермою), хлоренхімою та основною паренхімою. Перицикл у аконітів відсутній, тому центральний циліндр представлений лише провідним циліндром пучкового типу (еустелою) та серцевиною, яка формується суцільною паренхімою або ж містить центральну порожнину.

Неосьові вегетативні органи**.** Неосьові вегетативні органи у аконітів представлені листками, приквітками (брактеями) та приквіточками (брактеолями). Неосьові вегетативні органи вкриті також одношаровою епідермою, складеною з основних клітин різноманітної будови, продихів та трихом. Слід зауважити, що трихоми характерні переважно для абаксиальної поверхні, в той час як на адаксиальній трапляються зрідка. Натомість продихи присутні виключно на абаксиальній поверхні і не трапляються на адаксиальній (рис. 11; рис. 10Д).

Організація внутрішніх тканин різних неосьових вегетативних органів дещо відмінна, тому її слід розглянути на прикладі окремих морфоструктур. Зокрема, для типових вегетативних листків та для приквіток на нижніх рівнях суцвіття властива диференціація на листкову пластинку та черешок. В той час як приквітки вищих рівнів суцвіття та всі приквіточки є сидячими і досить примітивно зорганізованими морфоструктурами. Таким чином, приквітки формують перехідну ланку в анатомо-морфологічній організації від складно зорганізованих типових вегетативних листків до примітивно зорганізованих приквіточок.

Черешки під шаром епідерми можуть містити суцільний або ж переривчастий шар коленхіматизованих клітин (рис. 11А, Б; рис. 10Г). У випадку, якщо коленхіма не утворює суцільного кільця, вона розташовується лише по кутах черешків, де може бути представлена кількома (не більше трьох) шарами. Глибше розташовується паренхіма, котра не диференційована на асиміляційну і основну і є значною мірою гомогенною. В тканину паренхіми занурені відкриті провідні пучки колатерального типу. В середній частині черешків провідні пучки переважно розташовані радіально в одному колі. Міжпучковий камбій відсутній. За кільцем провідних пучків розміщується паренхіма, котра не відрізняється від розташованої ззовні і продовжує її. В центрі черешка може міститися центральна порожнина. У такому випадку анатомо-топографічна організація черешків значною мірою подібна до такої у осьових вегетативних органів і логічно продовжує її. Зокрема, у такому випадку тут також можна виокремити покривні тканини, первинну кору, яка також представлена коленхімою та паренхімою, та центральний циліндр, який представлений еустелою та

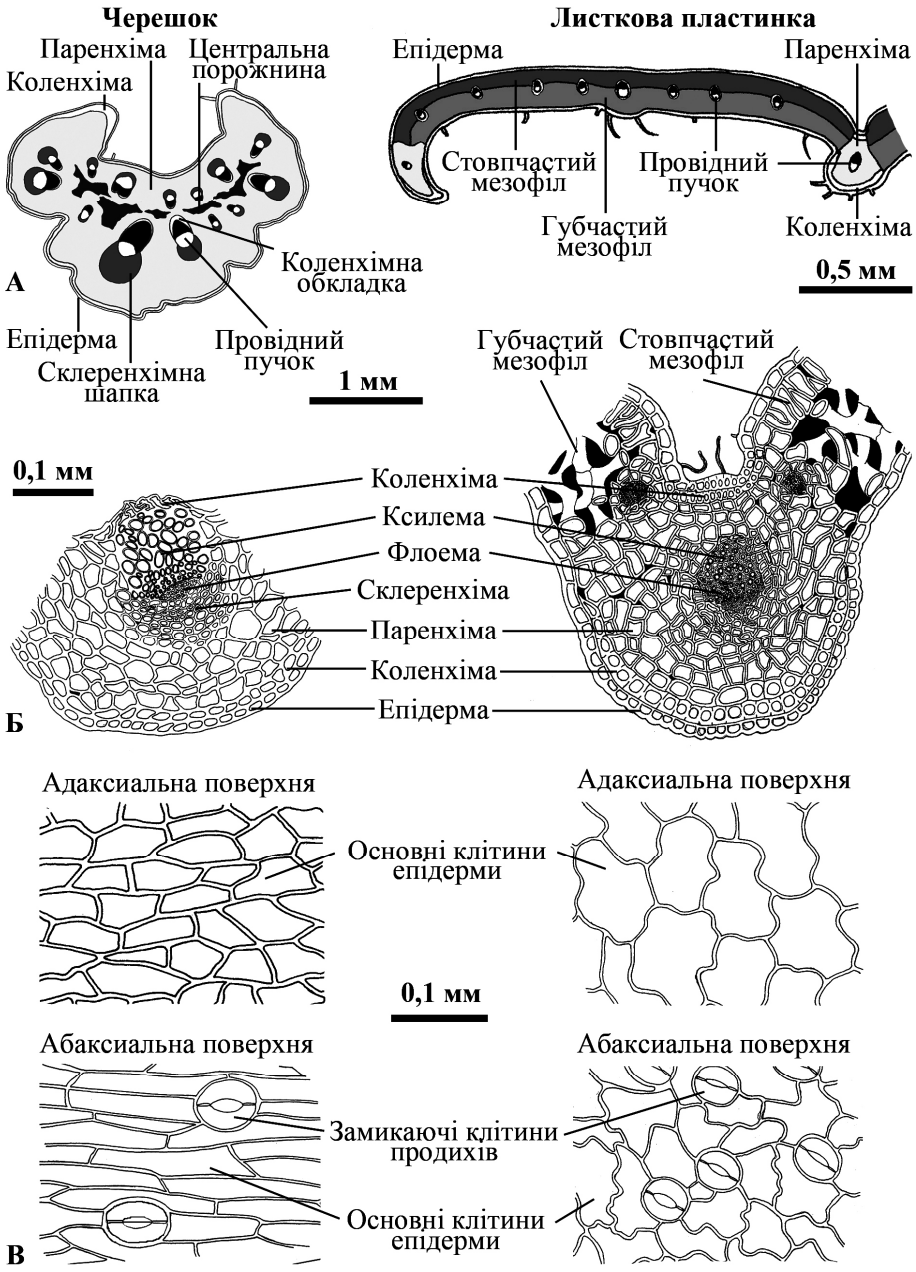


Рис. 11. Анатомічна організація листка: А – топографія тканин, Б – фрагменти поперечних зрізів, В – рисунок епідермальних клітин.

серцевиною. Однак така анатомічна організація характерна не для всіх черешків та не для всіх їх ділянок. Зокрема, у черешків з вищих рівнів пагона провідні пучки зорієнтовані ксилемою до їх адаксиальної поверхні і розташовані рядно, а центральна порожнина відсутня взагалі. У такому випадку топографія тканин черешка значно відрізняється від такої, скажімо, у квітконосі. Детальніше анатомічна організація черешків аконітів та структура їх провідної системи зокрема обговорюватимуться в наступних публікаціях, оскільки тут є багато дискусійних моментів.

Анатомічна організація листкової пластинки така, як у мезофітів в цілому (рис. 11А). Під верхньою епідермою розташовується шар стовпчастого мезофілу, клітини якого значно видовжені перпендикулярно до площини листкової пластинки. Стовпчастий мезофіл межує з кількома (переважно не більше чотирьох) шарами губчастого, клітини якого мають складну амебоїдну форму і утворюють великі міжклітинні проміжки. На межі між стовпчастим та губчастим мезофілом розташовуються колатеральні провідні пучки, які дуже рідко, переважно лише у випадку крупних жилок, є відкритими. Малі провідні пучки закриті й оточені лише шаром дрібних паренхімних клітин. Натомість великі провідні пучки оточені паренхімою, котра займає весь проміжок між поверхнями листкової пластинки, не лишаючи місця мезофілу. Окрім того, на радіусах таких пучків, під епідермою розміщується коленхіма, котра може бути представлена як одним, так і кількома шарами клітин. Інколи найкрупніші з провідних пучків листкової пластинки супроводжуються клітинами механічної обкладки – склеренхімним тяжем зі сторони флоеми та коленхімним тяжем зі сторони ксилеми. Проте ці механічні тканини переважно слабко виражені і трапляються лише при основі листкової пластинки, що дозволяє стверджувати про їх залишковий характер. Групи коленхімних клітин також зосереджені по краях листкової пластинки. Разом із субепідермальною коленхімою на радіусах великих провідних пучків вони є продовженням гіподерми черешка.

Пластинки приквіток верхніх рівнів пагона та приквіточок, як вже згадувалося, мають доволі примітивну організацію. Під одношаровою епідермою, клітини якої переважно значно дрібніші, ніж аналогічні на листкових пластинках, розміщується всього кілька шарів недиференційованої паренхіми. У цю паренхіму занурені дрібні закриті колатеральні провідні пучки без жодних механічних тяжів. Часто провідна система цих морфоструктур взагалі представлена єдиним провідним пучком, котрий проходить через середину пластинки і сліпо закінчується поблизу її кінця (рис. 10Е).

Квітка. Квітка у аконітів – одна з найскладніше зорганізованих морфоструктур, особливості будови якої часто визначають місце виду у системі роду. Однак, анатомічна організація квітки, на відміну від морфологічної, є досить примітивною. Серед особливостей анатомічної будови окремих частин квітки слід наголосити на наступних. Листочки оцвітини на обидвох поверхнях вкриті звивистою епідермою (рис. 12Б). На адаксиальній поверхні, крім основних клітин епідерми, можуть траплятися трихоми різного типу. Натомість на абаксиальній поверхні, крім основних клітин епідерми та трихом, присутні поодинокі продихи аномоцитного типу. Густина розміщення продихів та трихом залежить як від виду, так і від особливостей окремого екземпляру, а також змінюється в межах окремих листочків оцвітини. Зокрема, якщо характер опушення абаксиальної поверхні має систематичне значення і є більш-менш сталою ознакою для всіх листочків оцвітини конкретного виду, то характер опушення адаксиальної поверхні не має жодного

систематичного значення і може відрізнятися у різних особин. Цікавим є факт, що на адаксиальній поверхні бічних, а також одного або обидвох нижніх листочків оцвітини, часто присутня група довгих нитчастих волосків, що у бутоні огортають тичинки та плодолистки.

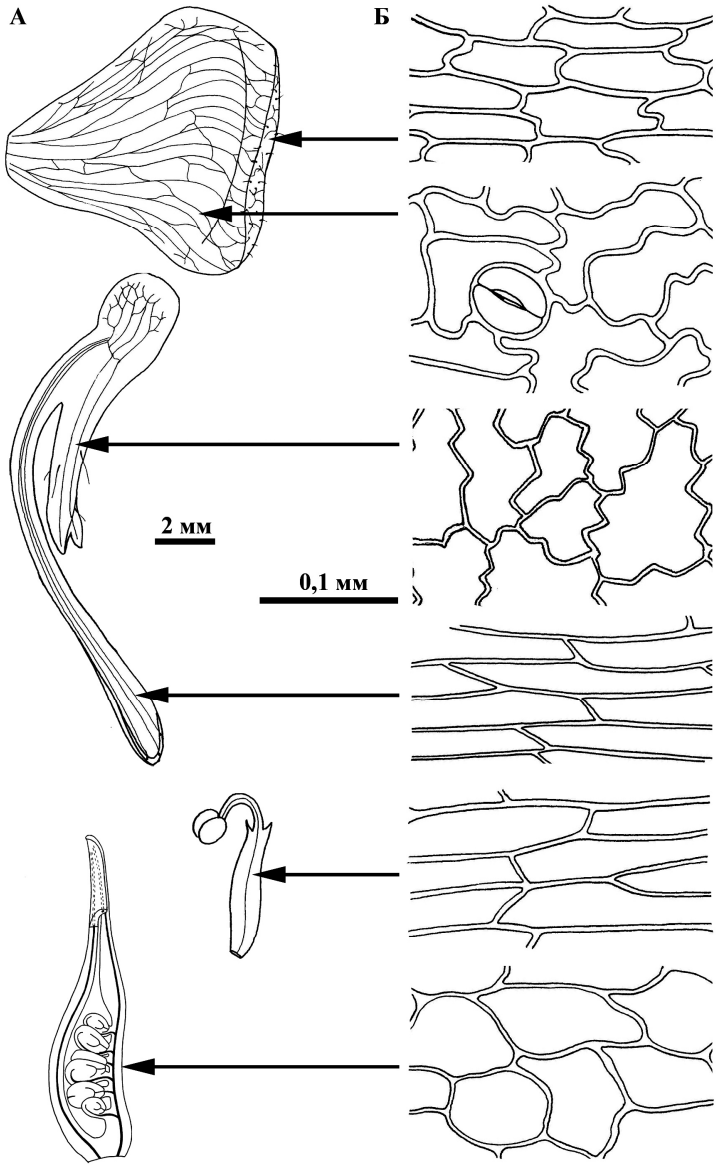


Рис. 12. Анатомічна організація квітки: А – структура провідної системи, Б – рисунок епідермальних клітин.

При основі листочки оцвітини живляться переважно п’ятьма провідними пучками, проте інколи їх лише три (рис. 12А). В такому випадку ці три провідні пучки деякий час продовжуються паралельно, але незабаром бічні з них розгалужуються. Провідна система листочків оцвітини представлена більш-менш розгалуженою сіткою відкритого типу. Відповідно до малих розмірів нижніх листочків оцвітини і їх провідна система має простішу побудову, а її сітка менше розгалужена.

Ніжки нектарників вкриті продовгастими епідермальними клітинами, натомість тіло нектарника – клітинами неправильної форми, які можуть мати дуже звивисті стінки (рис. 12Б). Продихи тут відсутні. Окрім основних клітин епідерми як на ніжці нектарника, так і на його долі можуть траплятися нитчасті волоски. Нектарники при основі живляться трьома провідними пучками, що незалежно продовжуються у ніжці і анастомозують лише увійшовши в губу (рис. 12А). В цьому місці вони галузяться, формуючи два відгалуження вниз, до кігтиків та три уверх – в сторону шпорця (рис. 10Ж, З). У шпорці провідні пучки інтенсивно галузяться та анастомозують, формуючи розгалужену сітку, яка власне і живить залозисті тканини нектарника.

Стамінодії аконітів позбавлені власної провідної системи і утворені лише парою шарів епідермальних клітин неправильної форми, подібних за обрисами до епідермальних клітин, що вкривають плодолистки. Продихи тут відсутні, хоча інколи, у дуже рідких випадках, на найбільших зі стамінодіїв можуть траплятися одна-дві трихоми.

Епідерма тичинкових ниток представлена витягнутими вздовж їх осі або веретеноподібними основними клітинами (рис. 12Б). Інколи тут також трапляються трихоми того чи іншого типу. Продихи відсутні. Живляться тичинки одним провідним пучком, котрий, не галузячись, продовжується у в’язальце, де сліпо закінчується (рис. 12А).

Плодолистки вкриті епідермою, основні клітини якої мають неправильні обриси (рис. 12Б). Окрім основних клітин тут також може траплятися опушення того чи іншого характеру, що також використовується у систематиці. Провідна система плодолистків є примітивною і представлена однією дорзальною жилкою та двома вентральними. Вентральні жилки живлять насіннєві зачатки, а дорзальна продовжується у стовпчик, де сліпо закінчується поблизу приймочки (рис. 12А).

Трихоми**.** Як вже зазначалося, для аконітів характерна присутність трихом різного типу на певних ділянках тіла. Зокрема, на основі характеру опушення тих чи інших частин аконітів та комбінації ознак опушення з іншими морфологічними ознаками побудовано більшість сучасних таксономічних систем [31, 35]. Це підкреслює виняткове значення цієї ознаки і спонукає зупинитися на ній детальніше.

Для досліджених аконітів характерні прості одноклітинні волоски шести основних типів. Перший тип представлений незалозистими, гачкувато загнутими, відносно короткими (довжиною близько 0,3 мм) трихомами з шерехатою поверхнею (рис. 13А). Такі трихоми вкривають черешки, а також трапляються на листкових пластинках усіх аконітів. Також у деяких видів такі трихоми вкривають стебло, квітконос, квітконіжки, приквіточки та трапляються на абаксиальній поверхні листочків оцвітини. Рідше, скорше як вийняток, вони можуть траплятися на тичинкових нитках та стамінодіях, зокрема у *A. degenii*, інколи – на плодолистках

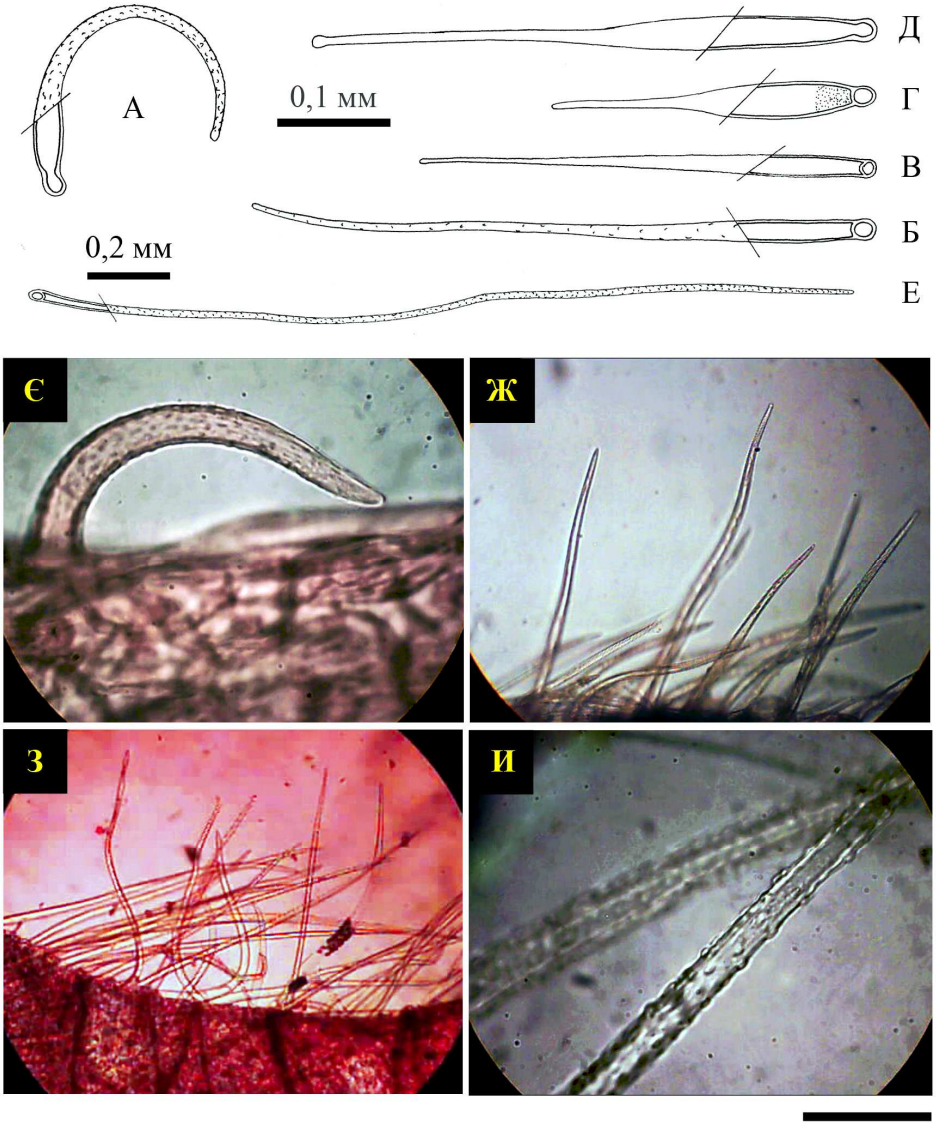


Рис. 13. Типи трихом: А – незалозистий гачкуватий волосок з шерехатою поверхнею; Б – короткий незалозистий прямий волосок з шерехатою поверхнею; В – короткий незалозистий прямий волосок з гладкою поверхнею; Г – короткий залозистий волосок; Д – довгий залозистий волосок; Е – довгий незалозистий нитчастий волосок з шерехатою поверхнею; Є – гачкуватий волосок з абаксиальної поверхні листочка оцвітини; Ж – короткі незалозисті прямі волоски плодолистка; З – нитчасті волоски з адаксиальної поверхні листочків оцвітини; И – текстура поверхні нитчастого волоска. Ціна поділки для Є та Ж становить 0,2 мм, для З – 0,07 мм, для И – 0,05 мм.

A. firmum. Другий тип – це незалозисті, прямі, відносно короткі (довжиною близько 0,3-0,5 мм) трихоми з шерехатою поверхнею (рис. 1Б). Таке опушення часто характерне для тичинкових ниток, плодолистків та квітконіжок, рідше – для листочків оцвітини. Трихоми другого типу часто трапляються разом з трихомами третього типу – незалозистими, прямими, також короткими, але з гладкою поверхнею (рис. 1В). Однак, останні в більшості випадків також характерні для адаксиальної поверхні листочків оцвітини та для нектарників. Трихоми другого і третього типів мають голкоподібні обриси і часто загострений або ж ледь розширений кінчик. До четвертого типу належать довгі (довжиною від 1,5-2 мм), прямі або дещо загнуті, незалозисті трихоми з більш-менш шерехатою поверхнею (рис. 1Г). Ниткоподібні трихоми четвертого типу характерні виключно для бічних листочків оцвітини і трапляються на їх адаксиальній поверхні, де формують щільне сплетіння. Ці волоски огортають у бутоні тичинки та плодолистки і, ймовірно, виконують захисну функцію, запобігаючи механічному пошкодженню генеративних частин квітки. Окрім вищезгаданих незалозистих трихом, у аконітів, зокрема на плодолистках, зовнішній поверхні листочків оцвітини, квітконіжках та приквіточках часто трапляються і залозисті прості одноклітинні волоски, які мають більш-менш виразне розширення основи з зернистим наповненням і кулястий кінчик. Під мікроскопом такі трихоми виразно відрізняються від решти завдяки характерному заломлюванню світла за зміни фокусної відстані. Таким чином, до п’ятого типу належать короткі (завдовжки близько 0,3 мм), прямі, залозисті волоски з гладкою поверхнею (рис. 1Д), а до шостого – довгі (довжино від 0,5 мм) залозисті волоски, також з більш-менш гладкою поверхнею (рис. 1Е).

Окрім вищезгаданих типів трихом, можна виокремити кілька типів за характером їх розміщення. Зокрема, трихоми можуть розташовуватися поодиноко, або ж повністю густо вкривати певну частину тіла рослини. Також часто вони можуть або більш-менш щільно прилягати до поверхні рослини, або ж бути відстовбурченими. Однак, слід зауважити, що короткі волоски, котрі щільно прилягають до плодолистків, дуже часто під час дозрівання насіння видовжуються і дещо закручуються, відстовбурчуючись від їх поверхні. До того ж, різні частини тіла рослини можуть мати різне опушення, бути голими, опушеними незалозистими або залозистими трихомами, або навіть мати змішане залозисте та незалозисте опушення.

Обговорення результатів досліджень

Отже, як морфологічна, так і анатомічна організація надземного пагона досліджених видів виявляють високий ступінь подібності, що, у свою чергу, дозволяє говорити про монофілетичну єдність цієї групи з одної сторони і ускладнює задачу виявлення ознак систематичної вагомості – з іншої.

За своєю морфологічною організацією аконіти Східних Карпат є типовими багаторічними травами. Питання щодо морфотипів у роді *Aconitum* піднімалося неодноразово різними авторами. Одним з перших на це питання звернув увагу В.М. Ворошилов, а пізніше до нього повернулися Т.І. Серебрякова з Н.О. Полинцевою [22]. Згадані дослідження дали підставу для низки наступних публікацій, серед яких слід згадати праці Р.П. Барикіної [3] та О.І. Литвиненко [10], основні ідеї яких узагальнила С.М. Зиман [7], а пізніше перейняли й інші дослідники

[21]. У цих працях автори пропонують можливі шляхи морфогенезу та еволюції життєвих форм представників роду і чимале значення надають організації їх підземної частини. Зокрема, С.М. Зиман [6] припускає існування п'яти основних життєвих форм та трьох біоморфологічних груп, які на її думку, не цілком відповідають таксономічним підрозділам. Враховуючи, що виокремлення вищезгаданих морфотипів не в останню чергу ґрунтується на морфології підземних органів та онтогенезі цих рослин, це хоча й дозволяє краще зрозуміти еволюцію роду та його сучасну структуру, проте є проблематичним для поточного використання при визначенні конкретних особин. Часто дослідник не має повноцінного гербарного зразка, або ж працює з живими екземплярами у полі і тому важко уявити, що для їх визначення необхідно знищити часто рідкісні види. Водночас наші спостереження дозволяють виокремити три основні морфотипи надземного пагона аконітів Східних Карпат: а) з безрозетковим ортотропним вкороченим, б) з безрозетковим ортотропним видовженим та в) з напіврозетковим плагіотропним видовженим пагоном. Ці морфотипи є функціонально обумовленими, виражаються через приуроченість певних груп аконітів до дещо відмінних умов існування і є доволі стабільною ознакою, хоча і мають певну амплітуду мінливості. Окрім того, вони певною мірою відповідають основним таксономічним підрозділам сучасної системи роду [35], що дозволяє використовувати їх як діагностичну ознаку. Зокрема, перший тип характерний для представників секції *Aconitum*, другий – для представників інших двох секцій – *Acomarum* та *Cammarum*, підроду *Aconitum*. Натомість третій морфотип характеризує цілий підрід *Lycoctonum*. Логічно було би виокремити в окремий морфотип представників третього підроду *Anthora*. Проте, зважаючи на недостатню кількість матеріалу та недостатню дослідженість його представників, які є доволі рідкісними видами, ми наразі схильні відносити їх до першого морфотипу.

Щодо еволюції життєвих форм у роді *Aconitum*, то ми схиляємося до точки зору С.М. Зиман [6, 7], яка розглядає напіврозеткову організацію надземного пагона та наявність партикулюючого кореневища як примітивні ознаки по відношенню до безрозеткового надземного пагона та бульб. Проте суперечливим виглядає віднесення згаданим автором таких ознак квітки як високий шолом і спіральний тип шпорця нектарника до просунутих, оскільки саме ці ознаки організації квітки трапляються у представників з напіврозетковим пагоном та кореневищем. Таким чином, на нашу думку, для розв'язання цієї суперечності необхідні подальші дослідження.

Окрім загальної морфологічної організації пагона, як вже зазначалося, неабиякої уваги заслуговує будова квітки аконітів, адже саме тут можна віднайти низку ознак, що використовуються у систематиці роду загалом [31]. Попри те, що в межах роду квітка є досить варіабельною структурою, і навіть в межах виду вона виявляє значну мінливість залежно від дії різних факторів, тим не менш, комплексне використання ознак її морфології дозволяє виділяти таксони субвидового та нижчих рангів. Зокрема, особливої уваги заслуговують наступні ознаки: форма шолому, форма шпорця нектарника, рівень розміщення приквіточок, а також характер опушення різних частин квітки. Тому дивною виглядає ситуація, що вітчизняні дослідники та дослідники з пострадянського простору довший час не надавали належної уваги вивченню морфології квітки аконітів. Натомість неабиякого значення надавалось цим ознакам дослідниками Західної Європи. Зокрема, тут слід згадати фундаментальні

праці Е. Гетца [29] та В. Сайтца [41]. Саме у цих працях вперше автори комплексно проаналізували деякі морфологічні ознаки організації квітки аконітів та сформулювали основні положення її аналізу, що у подальшому лягло в основу систематичних досліджень і було прийнято сучасними систематиками. Зокрема ці автори запропонували використовувати індекс висоти шолому та характер опушення різних частин квітки для виокремлення певних таксонів.

Торкаючись питання опушення тіла аконітів, слід зазначити, що на його винятковому значенні для систематики роду неодноразово наголошували такі видатні дослідники як Ю. Кадота [31], В. Мюхер [37], Й. Мітка та В. Штармюлер [34]. Однак, при опрацюванні згаданих публікацій, особливо у неспеціаліста з цієї групи, не може не виникнути низки запитань. Зокрема, ці дослідники вслід за Е. Гетцом [29] розрізняють три основні типи волосків: залозистий з гладкими стінками, незалозистий прямий, голкоподібний з шерехатою поверхнею та незалозистий, гачкоподібно загнутий, також з шерехатою поверхнею. Відповідно, ці дослідники розрізняють три основні типи опушення, які використовують у своїх таксономічних дослідженнях: незалозисте, залозисте та змішане. Зокрема, Й. Мітка у своїй підсумковій монографії [35] на початку згадує, що для аналізу таксонів він розрізняв ці три типи опушення, перший з яких традиційно називає "pubescentia-type", другий – "pilosa-type", залишаючи третій без назви. Проте далі у тексті він неодноразово для визначення типу опушення (зокрема для *A.* ×*nanum* (Baumg.) Simonk та *A. firmum* nsubsp. *zapalowiczii* Starmühl. in Starmühl & Mitka) вживає термін "glandular pubescent", що може ввести в оману, оскільки не зрозуміло який з вище згаданих типів мається на увазі. Подібним чином Ю. Кадота у статті 1981 року [31] використовує для своїх таксономічних досліджень три вищезгадані типи трихом та три типи опушення квітконіжок. Цікавим є те, що перший тип опушення він визначає як тип **c** (тип "strigose"), який характеризується присутністю виключно гачкуватих незалозистих трихом. Другим типом **v** (тип "vilose") визначає опушення, яке складається з прямих прилеглих волосків з домішками поодиноких залозистих, але число останніх при основі квітконіжки стає значним. Третім типом **m** (тип "mixed") визначає змішаний тип опушення. Як бачимо, тут автор не наголошує на структурі поверхні самих волосків, проте у подальшому [32] він вже вирізняє 5 основних типів волосків: а) незалозисті гачкуваті з шерехатою поверхнею, б) незалозисті голкоподібні з шерехатою поверхнею, в) незалозисті голкоподібні з гладкою поверхнею; г) довгі незалозисті ниткоподібні з адаксиальною поверхнею листочків оцвітини; д) залозисті з гладкою поверхнею. Таким чином, Ю. Кадота не наводить для своїх досліджень довгих нитчастих волосків з шерехатою поверхнею, однак натомість описує з гладкою, а також не розрізняє коротких і довгих залозистих волосків. На нашу думку, останні необхідно розрізняти, оскільки саме короткі залозисті волоски формують вищезгаданий тип "glandular pubescent", в той час як довгі – "glandular pilose", про які згадує Й. Мітка. Виходячи з цього, можна припустити існування семи основних типів волосків у аконітів: шести представлених нами та типу незалозистих нитчастих волосків з гладкою поверхнею, який наводить Ю. Кадота.

Питання опушення аконітів також розглядають К. Алейкутті та Дж. Інамдар [27], проте їх дослідження охоплюють 119 видів порядку Ranales, з яких лише один – це *A. delphinifolium* DC. Тому вони лише визначають, що для аконітів характерні

прості одноклітинні незалозисті волоски. Подібно, С. Хут [30] у своїх філогенетичних дослідженнях родини Ranunculaceae згадує лише *A. volubille* Koelle, для якого визначає характерним наявність лише трихом з розширеною основою та кінчиком (на нашу думку залозистих). Ні у першому, ані у другому випадку автори не зазначають з яких саме ділянок рослин вони відбирали проби та виготовляли препарати. Ще одна спроба описати різноманіття трихом зроблена в анатомічному атласі О.О. Нікітіна та І.О. Панкової [11]. Ці автори розрізняють чотири основні типи волосків: а) прямі, б) кігтеподібно зігнуті, в) дуже звужені до верхівки з ледь роздутим кінчиком і золотистим вмістом, г) маленькі балоноподібні. Перші три типи спостерігалися у досліджених нами видів, в той час як четвертий тип трихом нам не траплявся і тому потребує уточнення. Третій тип відповідає типовим залозистим волоскам. Звісно, ці праці не відображають усього різноманіття опушення аконітів.

Морфологічна організація квітки аконітів традиційно викликає найбільше дискусій, оскільки виявляє широкий спектр варіабельності [43]. Проте саме тут приховане безцінне джерело таксономічної інформації, яке на сьогоднішній день є чи не єдиним достовірним [32, 35, 36, 42]. Саме високий рівень варіабельності ознак опушення різних частин квітки та форми її шолому в комплексі з сучасною концепцією морфолого-географічного виду дозволяють їх результативно використовувати [35]. В основі виокремлення таксонів різних рівнів у роді *Aconitum* від самого початку була закладена ця варіабельність. Достатньо згадати хоча б роботи Г. Райхенбаха [39, 40], який успішно використовував ознаки квітки для розмежування видів. Хоча наявність багатьох перехідних форм між більшістю ознак та присутність значного числа гібридів ускладнювали, і надалі ускладнюють, роботу таксономів, проте, за умов застосування сучасних методик таксономії та комплексного підходу, це питання більше не виглядає неможливим для вирішення.

Продовжуючи тему морфологічної організації квітки, слід зауважити, що надзвичайно цікавою у цьому плані є робота К. Косуги і М. Тамури [33]. Автори, на основі досліджень будови та онтогенезу нектарників аконітів, виокремлюють шість основних їх типів. А також пропонують використовувати ці структурні типи як таксономічну ознаку, яка, на наш погляд, заслуговує неабиякої уваги, хоча і вимагає спеціальних навиків та обладнання для аналізу. Вивчення структурних типів нектарників аконітів Східних Карпат є перспективною темою для подальших досліджень, яка не повинна залишитися поза увагою дослідників.

Зупинятися детально на структурі суцвіття аконітів немає потреби, оскільки попередні результати досліджень представлені нами в іншій публікації [14], а для узагальнень необхідно вивчити її на більшому видовому матеріалі. Слід лише зауважити, що сама структура суцвіття, хоча і не виявляє особливої складності, проте змінюється у представників одного виду залежно як від гіпсометричного рівня розташування локалітету, так і від віку конкретної особини. Морфологію суцвіття аконітів досліджувала також Т.В. Кузнєцова [8], яка охарактеризувала його як складну закриту китицю, складену з відкритих брактеозних китиць. З цим визначенням можна цілком погодитися з врахуванням зауважень щодо згаданих особливостей, оскільки, скажімо, у молодої генеративної рослини з альпійського поясу суцвіття представлене малоквітковою простою відкритою фрондо-брактеозною китицею з вкороченими міжвузлями, яка, фактично, відповідає лише одній флоральній одиниці Т.В. Кузнєцової.

Аналізуючи в загальному анатомічну організацію пагона, слід наголосити на тому, що і тут чимале значення має функціональна обумовленість тих чи інших ознак. Зокрема, чималу роль відіграє розташування механічних тканин та присутність центральної порожнини. Коленхімне кільце, що розташовується одразу під епідермою, надає пагону гнучкості, в той час, як присутність кільця здерев'янілої паренхіми та склеренхімних тяжів (які на поперечному зрізі мають вигляд "шапок" над провідними пучками) у глибших шарах надає пагону пружності. В комплексі ці тканини обумовлюють те, що пагін може бути якщо не виражено ортотропним, то, принаймні, відносно довгим і виноситися над рівнем трав'яного покриву. Такий морфофункціональний підхід до аналізу ознак будови тіла рослин не є новим і вже давно увійшов до класичних підручників з ботаніки [4], проте часто дослідники нехтують ним, забуваючи про фундаментальні принципи побудови живих організмів.

Анатомічна організація вегетативного тіла аконітів, як вже зазначалося, є доволі одноманітною і навряд чи може представляти інтерес для подальшого дослідження на описовому рівні. Тут складно знайти стабільні ознаки, які потенційно можна було б використати як систематичні, про що свого часу наголошувала С.М. Зиман [6]. А ті ознаки, які були запропоновані О.О. Нікітіним та І.О. Панковою [11] як характерні для певних секцій, на більшому масиві матеріалу не справдились. Зокрема, кутикулярні якореподібні заглиблення спостерігаються не лише у представників групи *Anthora*, а щільне прилягання склеренхімних "шапок" до флоеми властиве не всім представникам групи *Lycoctonum*. Виправданим виглядає лише визнання систематично вагомим для представників групи *Lycoctonum* розмежування кільця здерев'янілої паренхіми на два шари – зовнішній з дрібних клітин і внутрішній – з крупніших. Загалом, усі досліджені види не виявили суттєвих відмінностей у своїй анатомії і подібні будовою до видів, вивчених раніше [1, 2, 9, 12, 13, 15, 16, 19, 38].

Деякий інтерес для вивчення становить структура провідної системи черешків аконітів, яка частково наведена у попередній нашій публікації [18]. Загалом, структуру провідної системи черешків типових асиміляційних листків можна віднести до радіального типу, в той час як черешки листків з рівня суцвіття відрізняються типово дорзовентральним типом провідної системи. Така поступова зміна структури провідної системи, поряд зі спрощенням загальної анатомічної та морфологічної організації в акропетальному напрямку, пояснюється типовим онтогенетичним ярусним диференціюванням, що деякою мірою також корелює з законом Заленського [23]. Тобто структура листка загалом є молодшою на вищих рівнях і, на нашу думку, відповідає примітивнішому рівню організації. Таким чином, не можна погодитися з С.А. Туманян [25] щодо таксономічного значення числа провідних пучків у черешку. Для різних рослин з різних регіонів і різного віку це число буде відмінним. Окрім того, важко уявити, що можна чітко стандартизувати листки цих рослин і порівнювати тотожні з них, оскільки часто у аконітів нижні стеблові листки відмирають. Також не можна погодитися і з позицією В.І. Тріфонової [24], яка визнає радіальний тип організації провідної системи черешків примітивним.

Розглядаючи питання васкулярної анатомії, слід зазначити, що провідну систему осьових вегетативних органів аконітів можна окреслити як типову еустелу, що в цілому є типовим для дводольних, проте властиве не всім представникам родини Ranunculaceae Juss. Нам не вдалося виявити жодних ознак нетипової організації

провідної системи, які дозволили б розглядати її як близьку до примітивної атактостели однодольних [11]. Однак, відсутність міжпучкового камбію, поряд з апокарпним гінецеєм, що складений з напіввідкритих плодолистків, свідчить про деяку примітивність представників роду *Aconitum*.

Натомість, цікавими та перспективними видаються деякі кількісні та метричні дослідження, зокрема дослідження мікроморфології епідерми листка [17]. Так, вдалося встановити, що такі показники, як розміри продихів та їхня частота розміщення, а також продиховий індекс хоча і не мають чіткої видової належності, проте дозволяють опосередковано розмежувати диплоїдні і тетраплоїдні види, а також певною мірою судити про гібридну природу того чи іншого з них. Звісно, ці показники частково варіюють, залежно від умов існування та відповідно до вже згадуваного закону Заленського [23], проте при аналізі на великих вибірках все ж таки дозволяють робити ті чи інші висновки. Не менш перспективними і певною мірою дискусійними виглядають, на нашу думку, морфометричні дослідження з залученням значного числа ознак та видів, які дозволять встановити кореляційні зв'язки між окремими з них та виявити найбільш стабільні і, відповідно, таксономічно вагомі [31].

Висновки

В результаті проведених досліджень встановлено, що:

1) загальна анатомічна та морфологічна організація надземного пагона аконітів Східних Карпат виявляє високий ступень одноманітності, що дає підстави стверджувати про монофілію групи в цілому;

2) структура провідної системи, а також загальна анатомічна організація осьових органів та черешків, значною мірою мають функціональну обумовленість;

3) для досліджених видів є властивими три основні морфотипи надземного пагона: безрозетковий ортотропний вкорочений, безрозетковий ортотропний видовжений та напіврозетковий плагіотропний видовжений;

4) для досліджених видів характерні шість основних типів трихом: гачкуваті незалозисті шерехаті, короткі голчасті і довгі нитчасті незалозисті шерехаті, короткі голчасті незалозисті гладкостінні, короткі та довгі залозисті;

5) слід очікувати, що комплексне використання ознак морфології квітки разом із результатами морфометричних досліджень, а також з урахуванням основних морфотипів надземного пагона аконітів, дозволять не лише уточнити структуру цього роду, але й краще оцінити його різноманіття.

1. Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Lycoctonum* DC. в онтогенезе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – 81 (1). – С. 99-116.
2. Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секций *Aconitum* и *Anthora* DC. в онтогенезе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – 82 (1). – С. 132-148.
3. Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. К вопросу о направлении эволюции жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – 82 (3). – С. 114-118.

4. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника. Анатомия и морфология растений / Учеб. пособие для студ. биол. спец. пед. ин-тов. – М.: Просвещение, 1978. – 480 с.
5. Ворошилов В.Н. Заметки по систематике видов аконита флоры СССР // Ботан. журн. – 1945. – 30 (3). – С. 125-143.
6. Зиман С.М. Порівняльна морфологія та філогенія роду *Aconitum* L. (родина Ranunculaceae Juss.) // Укр. бот. журн. – 1983. – 40 (2). – С. 112-117.
7. Зиман С.Н. Морфология и филогения семейства лютиковых. – К.: Наук. думка, 1985. – 248 с.
8. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. – С.-Пб: Хим.-фарм. ин-т, 1992. – 127 с.
9. Куклина Л.А. Сравнительная анатомия вегетативных органов растений семейства лютиковых // Бюлл. Глав. бот. сада. – 1961. – 42. – С. 66-75.
10. Литвиненко О.И. Морфогенез и эволюционные взаимоотношения жизненных форм некоторых видов рода *Aconitum* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – 82 (4). – С. 68-77.
11. Никитин А.А., Панкова И.А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. – Л.: Наука, 1982. – 768 с.
12. Новіков А.В. Особливості анатомічної будови надземного вегетативного пагона *Aconitum bucovinense* Zapał. (Ranunculaceae) // Біологія: від молекули до біосфери: матеріали III міжнар. конф. мол. наук., Харків, 18-21 лист. 2008. – С. 333-334.
13. Новіков А. Анатомічна та морфологічна організація квітки *Aconitum degenii* Gáyer (Ranunculaceae) // Молодь та поступ біології: V міжнар. наук. конф. студ. і аспір., Львів, 12-15 трав. 2009 р.: тези доп. – Львів, 2009. – С. 22-23.
14. Новіков А.В. Висотна обумовленість структури суцвіття *A. variegatum* L. (Ranunculaceae) // Природн. альманах. Серія біол. – 2009. – 12. – С. 147-156.
15. Новіков А.В. Особливості анатомо-морфологічної організації стебла *A.* x *cammarum* L. em. Fries (Ranunculaceae) // Вісник Київ. нац. ун-ту ім. Т. Шевченка / Інтрод. та збереж. рослин. Різноманіття. – 2009. – 27. – С. 121-122.
16. Новіков А.В. Порівняльна анатомія та морфологія надземного вегетативного пагона *Aconitum bucovinense* Zapał. та *Aconitum x gayeri* Starmühl. (Ranunculaceae) // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. – 2009. – Вип. 25. – С. 219-230.
17. Новіков А.В. Метричні та кількісні дослідження продихів деяких представників роду *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*) // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Міжнар. конф. мол. вчених, Кременець, 11-15 серп. 2009 р.: тези доп. – Кременець, 2009. – С. 197-198.
18. Новіков А.В. Анатомічна організація черешків деяких видів роду *Aconitum* L. // Інтродукція, селекція та захист рослин: матеріали II міжнар. наук. конф., Донецьк, 6-8 жов. 2009. – Донецьк, 2009. – С. 135-140.
19. Новиков А.В. Сравнительная анатомия и морфология цветков *Aconitum bucovinense* Zapał. и *Aconitum x gayeri* Starmühl. (Ranunculaceae) // Молодые исследователи – ботанической науке 2009: материалы II междунар. науч.-практ. конф., Гомель, 24-25 сен. 2009. – Гомель, 2009. – С. 60-64.
20. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений / 4-е изд. перераб. и доп. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
21. Прокопів А.І. Особливості структури і ритміка розвитку високогірних аконітів // Наук. вісн. УкрДЛТУ, Проблеми урбоекології та фітомеліорації. – 2003. – 13 (5). – С. 351-355.
22. Серебрякова Т.И., Полынцева Н.А. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – 79 (6). – С. 78-97.
23. Синнот Э. Морфогенез растений / под ред. И.Г. Серебрякова. – М.: Изд-во. иностр. лит-ры, 1963. – 604 с.
24. Трифонова В.И. Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitella* Spach, *Delphinium* L. и *Aconitum* L. (Ranunculaceae) // Ботан. журн. – 1977. – 62 (6). – С. 866-876.

25. Туманян С.А. Особенности анатомического строения стебля и листа у видов *Aconitum* L. // Бюлл. Глав. бот. сада. – 1965. – 59. – С. 59-66.
26. Флора Восточной Европы. Том X: Покрытосеменные. Двудольные / под ред. Н.Н. Цвелева. – СПб.: Мир и семья, 2001. – С. 55-66.
27. Aleykutty K.M., Inamdar J.A. Structure, ontogeny and classification of trichomes in Ranales // Fedd. Rep. – 1980. – 91 (1-2). – S. 95-108.
28. Esau K. Anatomia roślin. – Warszawa: PWRiL, 1973. – 860 s.
29. Götz E. Die *Aconitum variegatum*-Gruppe und ihre Bastarde in Europa // Fedd. Rep. – 1967. – 76 (1-2). – S. 1-62.
30. Hoot S.B. Phylogeny of the Ranunculaceae based on epidermal microcharacters and macromorphology // Syst. Bot. – 1991. – 16 (4). – P. 741-755.
31. Kadota Y. A taxonomic study of *Aconitum* (Ranunculaceae) of the Akaishi Mountain Range in Central Japan // Bull. Nat. Sci. Mus. Ser. B. – 1981. – 7 (3). – P. 91-114.
32. Kadota Y. A revision of *Aconitum* subgenus *Aconitum* (Ranunculaceae) of East Asia. – Utsunomiya: Sanwa Shoyaku Co. Ltd., 1987. – 284 p.
33. Kosuge K., Tamura M. Morphology of the petal in *Aconitum* // Bot. Mag. Tokyo. – 1988. – 101. – P. 223-237.
34. Mitka J., Starmühler W. Phenetic variability of *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer (Ranunculaceae): extension of taxonomic and geographic borders // Acta Soc. bot. Poloniae. – 2000. – 69 (2). – P. 145-155.
35. Mitka J. The genus *Aconitum* L. (Ranunculaceae) in Poland and adjacent countries: A phenetic-geographic study. – Cracow: Inst. of Botany of the Jagellonian Un-ty, 2003. – 204 p.
36. Mitka J. *Aconitum moldavicum* Hacq. (Ranunculaceae) and its hybrids in the Carpathians and adjacent regions // Rocz. Bieszczadzkie. – 2008. – 16. – S. 233-252.
37. Mucher von W. Der bunte Eisenhut, *Aconitum variegatum* L. (Ranunculaceae), in der Steiermark // Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark. – 1991. – 121. – S. 195-198.
38. Novikoff A.V. The leaf blade anatomy of some aconites from the Eastern Carpathian Mountains // Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція: IV міжнар. конф. молодих вчених, Одеса, 16-19 вер. 2009: тези доп. – Одеса, 2009. – P. 54-55.
39. Reichenbach H.G.L. Übersicht der Gattung *Aconitum*. – Regensburg, 1819. – 84 s.
40. Reichenbach H.G.L. Flora germanica excursoria. – Leipzig: bei Friedrich Hofmeißter, 1839-1840. – S. 125-140.
41. Seitz W. Die Taxonomie der *Aconitum napellus*-Gruppe in Europa // Fedd. Rep. – 1969. – 80 (1). – S. 1-76.
42. Starmühler W. Fortschritte in der Systematik der Gattung *Aconitum* in Siebenbürgen // Naturwissenschaftliche Forschungen über Siebenbürgen. Beitr. Geogr. Bot. Zool. Paläontol / Begr. H. Heltmann, H. Killyen von. – Köln, Weimar, Wien: Böhlau Verlag, 2000. – S. 9-24.
43. Utelli A.-B., Roy B.A., Baltisberger M. Molecular and morphological analyses of European *Aconitum* species (Ranunculaceae) // Plant. Syst. Evol. – 2000. – 224. – P. 195-212.
44. Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences / transl. R.J. Pankhurst. – Cambridge: Cambridge Un-ty Press, 1992. – 423 p.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
novikoffav@gmail.com

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 165-176

УДК 582.29:581.9(477.83)

М.В. Пірогов

НАЗЕМНІ ЛИШАЙНИКИ ЯВОРІВСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ

Пирогов Н.В. **Наземные лишайники Яворовского национального природного парка //** Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 165-176.

Епигейная лихенофлора Украинского Расточья состоит из 40 видов лишайников, большинство из которых найдено или возможно будет обнаружено на территории Яворовского национального природного парка. Приведен список 33 видов, подано их систематическое положение, краткое описание и классы растительности, в фитоценозах которых эти виды обнаружены.

Pirogov N.V. **Epigeous lichens of Yavoriv National Natural Park** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 165-176.

The flora of epigeous lichens of Ukrainian Roztochya includes 40 species of lichens. The most part of them occur or probably occur on the territory of Yavoriv National Natural Park. The list of 33 species, them systematic, short description and classes of vegetation in plant communities of which investigated lichens occur results in the article.

Одне з першочергових завдань ботаніки полягає у вивченні різноманіття сучасного рослинного світу задля визначення його теперішнього стану та тенденцій антропогенних змін. Саме для збереження різноманіття живих організмів створюються та діють природоохоронні об’єкти, такі як національні парки, природні та біосферні заповідники, заказники тощо. Якщо видовий склад вищих рослин цих об’єктів є доволі добре вивченим, то різноманіття групи, так званих, нижчих рослин досі залишається мало дослідженим або взагалі недослідженим.

До нижчих рослин традиційно відносять водорості, гриби та лишайники. Як відомо, лишайники представляють собою симбіотичні асоціації гриба (мікобіонта) та водорості і/чи ціанобактерії (фікобіонта) [10]. У цій асоціації головним партнером, що становить основну масу асоціації, визначає її форму та розмноження, є грибний організм. У той час як спосіб живлення визначає водорість.

Лишайники широко розповсюджені по всій земній кулі, їх різноманіття оцінюють у більш ніж 20 тис. видів [10]. Ці організми можуть існувати на найрізноманітніших субстратах і, відповідно, за цією ознакою виділяють різні екологічні групи лишайників. Лишайники, що ростуть на ґрунті, рослинних рештках та на мохах, зазвичай називають епігейними видами (види, що ростуть на мохах інколи виділяють у групу епібріофітів). Багато епігейних лишайників прив’язані до певних рослинних угруповань, тому цілком доречним є вивчення флори лишайників у залежності від типів угруповань, у яких вони найчастіше трапляються. Об'єктом нашого дослідження є ліхенофлора Українського Розточчя, предметом дослідження – епігейна ліхенофлора Яворівського національного природного парку (НПП). Метою роботи було вивчення видового складу епігейної ліхенофлори на території парку та її ценотичної приуроченості.

Матеріал і методика досліджень

Яворівський НПП було створено 4 липня 1998 року указом Президента України. Загальна площа парку становить майже 7,2 тис. га, з яких 4,2 тис. га належать до його складу без вилучення у Старицького й Магерівського військових лісгоспів [5].

Рослинність Яворівського НПП представлена дуже різноманітними фітоценозами, що зумовлене сукупністю фізико-географічних й ґрунтових умов цієї території та дією специфічних кліматичних чинників. На його території наявні усі типи природної рослинності регіону Розточчя, а тому загальна репрезентативність рослинності парку є досить високою [1]. З цієї причини і ліхенофлора парку є достатньо багатою.

Лісова рослинність займає майже 90% території парку. Тут під впливом природних чинників сформувалися асоціації листяних, мішаних та хвойних лісів, які належать до трьох класів лісової рослинності (згідно з еколого-флористичною класифікацією Браун-Бланке) [1]. Асоціації класу чорновільхових лісів (*Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et R. Tx., 1943) є доволі бідними на епігейні лишайники, у той час як асоціації класу широколистяних мезофільних лісів (*Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieg., 1937) і особливо класу хвойних та мішаних лісів (*Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl., 1939) є досить багатими на лишайники. Серед інших класів рослинності, що наявні у парку і в яких трапляються наземні (чи бріофітні) лишайники, можна виділити клас *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et R. Tx., 1943, що об'єднує оліготрофні чагарничково-сфагнові угруповання верхових боліт та мокрі вереснякі, клас *Nardo-Callunetea* Prsg., 1949, що об'єднує вересові та пустищні луки, та клас *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novak, 1941, що об'єднує псаммофільну рослинність.

У 2007 р. нами розпочато дослідження флори лишайників Українського Розточчя. При цьому особливу увагу приділяємо вивченню лишайників на територіях природоохоронних об'єктів регіону, зокрема і на територіях Яворівського НПП. Першим етапом роботи стала інвентаризація епігейної ліхенофлори регіону.

Протягом 2007-08 рр. було здійснено кілька експедиційних виїздів, з них два на територію Яворівського НПП – в околиці сіл Верещиця та Лелехівка. Зразки лишайників збирали маршрутним методом за стандартними методиками [9]. Визначення зібраних зразків проводили за "Флорою лишайників України" [6-8], "Определителем лишайников СССР" [2-4] та за деякими іншими публікаціями. Усі зібрані зразки зберігаються в гербарії кафедри ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка (LW).

Список епігейних лишайників, характерних для Українського Розточчя, у т.ч. для парку, склали за власними даними, за результатами опрацювання ліхенологічних колекцій Гербарію несудинних рослин (LWS) Державного природознавчого музею НАН України, а також за результатами аналізу літературних джерел [6-8, 12].

Результати досліджень та їх обговорення

За нашими даними, флора епігейних лишайників Розточчя, з врахуванням наявних матеріалів з Польського Розточчя [11], налічує 63 види, а української його частини – 40 видів. Ці види за сучасною системою грибів [13] належать до 19 родів, 14 родин, 6 порядків, 3 класів та групи грибів з невизначеним положенням у системі.

Найбільшою кількістю видів представлений рід *Cladonia* Hill. ex P. Browne – 35 видів, значно менше є лишайників роду *Peltigera* Willd. – лише 7 видів, на третьому місці стоїть рід *Cetraria* Ach. – 3 види, на четвертому місці розміщуються два роди: *Leptogium* (Ach.) Gray та *Stereocaulon* Hoffm. – по 2 види, решта родів, а саме *Lempholemma* Körb., *Placynthiella* Elenkin, *Trapeliopsis* Hertel & Gotth. Schneid., *Diploschistes* Norman, *Dibaeis* Clem., *Baeomyces* Pers., *Collema* F.H. Wigg., *Lepraria* Ach., *Bacidia* De Not., *Bilimbia* De Not., *Fulgensia* A. Massal. & De Not., *Endocarpon* Hedw., *Placidium* A. Massal. та *Chaenotheca* (Th. Fr.) Th. Fr., представлені по 1 виду.

Найбагатшими на епігейні лишайники є соснові ліси, значно менше видів трапляється на узліссях біля соснових чи широколистяних лісів, ще менше видів трапляється на лучних ділянках із розрідженим трав'яним покривом і у затемнених букових лісах. Особливим видовим складом лишайників відзначаються піонерні угруповання, що виникають на ділянках із зруйнованим рослинним покривом.

АНОТОВАНИЙ СПИСОК ЕПІГЕЙНИХ ЛИШАЙНИКІВ ЯВОРІВСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ

Відділ: *Ascomycota*
Підвідділ: *Euascomycotina*
Клас: *Lecanoromycetes* O.E. Erikss. & Winka

Підклас: *Ostropomycetidae* Reeb, Lutzoni & Cl. Roux
Порядок: *Agyriales* Clem. & Shear
Родина: *Agyriaceae* Corda
Рід: *Placynthiella* Elenkin

1. *Placynthiella uliginosa* (Schrad.) Coppins & P. James, *Saccomorpha uliginosa (Schrad.) Hafellner, Biatora uliginosa (Schrad.) Fr., B. humosa Ehrh. ex Arnold.*

Слань помірної товщини до досить тонкої, зерниста, дрібно бородавчаста до горбкуватої, з розсіяними або злитими горбками, оливкова, сіро-коричнева або оливково-бура без сореділів, з непомітною підсланню. Апотеції невеликі, 0,4-0,8 мм у діаметрі, притиснені, спочатку з пласкуватим, пізніше з опуклим, темнокоричневим або буро-чорнуватим матовим голим диском. Край апотеціїв тонкий, одного кольору із сланню або світліший, постійний або пізніше зникає. Ексципул буро-чорний. Гіпотецій коричнево-чорний. Парафізи злиті, вгорі темні, коричневі до буро-чорних. Спори у здуто-булавовидних сумках видовжені або еліптичні, 11-17×4-7μ. Гіменіальний шар від J стає винно-червоним.

Вид росте на торф'янистому або гумусному ґрунті, на гнилій деревині, на болотах, у соснових лісах, на торфовищах. Для Українського Розточчя вид наводиться вперше, трапляється у фітоценозах класів *Vaccinio-Piceetea* та *Oxycocco-Sphagnetea*. У парку вид досі не виявлений, але цілком ймовірно буде знайдений у майбутньому.

Рід: *Trapeliopsis* Hertel & Gotth. Schneid.

2. *Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumbsch, *Biatora granulosa (Ehrh.) Flot.*

Слань нерівна, бородавчаста, зерниста, іноді лепрозна, зеленувато-сиза або білувата, на такого ж кольору тонкій підслані. Апотеції звичайно численні, притиснені, круглясті

або від взаємного тиску трохи ріжкаті, близько 0,5-2 мм у діаметрі. Диск матовий, брудноцегляного, бруднотілесного, оливково-коричнюватого, іноді чорнуватого кольору, довгий час плоский, зі світлішим краєм, потім трохи опуклий, без краю. Ексципул безбарвний чи більш-менш темний. Гіпотецій безбарвний до блідо-жовтуватого. Парафізи злиті, неясні. Гіменіальний шар безбарвний або в верхній частині бруднуватий, оливковий, жовтуватий або зеленувато-бурий. Сумки вузько-булавовидні. Спори розташовані у два ряди, еліптичні або видовжено еліптичні, 8-15×4-7μ. Гіменіальний шар від J синіє, потім стає брудно фіолетовим або червонувато-коричневим, а сумки залишаються синіми. Слань від КОН трохи жовтіє, від $Ca(ClO)_2$ червоніє.

Вид росте на гнилих пнях на мохах, рідше на гумусному і піскуватому ґрунтах, на купинах по сфагнових болотах. Для Українського Розточчя вид наводиться вперше, трапляється у фітоценозах класів *Vaccinio-Piceetea* та *Oxycocco-Sphagnetea*. У парку вид досі не виявлений, але цілком ймовірно буде знайдений у майбутньому.

Підклас: *Lecanoromycetidae* P.M. Kirk, P.F. Cannon & J.C. David
Порядок: *Lecanorales* Nannf.
Родина: *Peltigeraceae* Dumort.
Рід: *Peltigera* Willd.

3. *Peltigera canina* (L.) Willd.

Слань більш-менш кругляста, тонкошкіряста, з досить широкими лопатями, до 5 см ширини, досить м'яка і гнучка, притиснена до субстрату, лише іноді краї лопатей трохи висхідні, матова, волокниста, зеленувато-сіра, рудувата або коричнювато-сіра, зволожена сіро-зелена. Нижній бік слані білуватий, лише у центральних частинах іноді буруватий, з досить тонкими опуклими білуватими або іноді коричнюватими жилками і до 1 см довжини білуватими ризоїдами. Апотеції еліптичні, близько 0,5-1 см довжиною, червонувато-коричневі. Спори восьмиклітинні, 50-75×3-5μ.

Для Українського Розточчя вид відомий із зборів К.О. Уличної (LWS) з околиць с. Лелехівка. Найчастіше трапляється у фітоценозах класу *Querco-Fagetea*, може також трапитись у ценозах класів *Vaccinio-Piceetea* та *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis*.

4. *Peltigera rufescens* (Weiss) Humb.

Слань шкіряста, досить крихка, часто з тріщинами на поверхні, з вузькими лопатями, близько 0,5-2 см ширини, рідко більше, тонкопавутиниста, особливо по краях, пізніше майже гола, рудувато-коричнева, рідше сіро-зеленувата. Лопаті по краях висхідні, часто дуже кучеряві, здебільшого з дуже потовщеними краями. Нижня поверхня білувата, з тонкими, дуже опуклими темно-коричнюватими або майже чорними жилками, світлішими по краях лопатей, що у центрі майже зливаються у бурувато-чорну волокнисту масу. Ризоїди здебільшого темні, до чорнуватих, короткі. Апотеції 0,5-0,8 см довжини, вертикально розташовані, з червоно-коричневим диском. Спори чотири-восьмиклітинні, 40-70×3-5μ.

Для Українського Розточчя вид наводиться вперше. Гербарні зразки зібрані у заповіднику "Розточчя" (LW) у ценозах класу *Vaccinio-Piceetea*.

5. *Peltigera praetextata* (Florke ex Sommerf.) Zopf., *P. rufescens (Weis) Humb. f. praetextata (Floerk.) Oxn.*

Подібна на попередній вид. Лопаті слані по краю кучеряві або хвилясті, рідко рівні, зверху павутинисті, особливо на кінцях, тріщинуваті, по краю і по бережках тріщинок з кущистими прямостоячими, плоскими, близько 1 мм довжини, лусочками.

Для Українського Розточчя вид наводиться вперше. Він досить широко поширений у регіоні, гербарні зразки зібрані в околицях смт Івано-Франкове, сіл Лісна, Лозина та Винники (LW). Трапляється переважно у фітоценозах класу *Querco-Fagetea*.

6. *Peltigera didactyla* (With.) J.R. Laundon., *P. erumpens (Tayl.) Lange, P. spuria (Ach.) DC.*

Слань часто дуже мала, близько 0,5-1 см у діаметрі, іноді більша – до 1,5 см, однолиста, угнута, чашовидна, лопатева, з округлими лопатями, матова, зверху по краях помітно павутиниста, брудно-оливкова, зеленувато-сіро-коричнева, коричнево-сіра, тонка, досить м'яка, з розсіяними, часто опуклими круглястими олов'яно-сірими соралями. Нижній бік слані світлий, з помітними жилками й численними щіточковидними розгалуженими ризоїдами. Апотеції, трапляються рідко, близько 4-6 мм у діаметрі, з червоно-коричневим диском. Спори чотири-восьмиклітинні, 50-75×3-5µ.

Вид широко поширений в Українському Розточчі і для цієї території відомий ще із зборів А.М. Окснера [7]. Він вважається піонерним видом, оскільки найчастіше розвивається на згарищах та на ділянках ґрунту із зруйнованим рослинним покривом. В Українському Розточчі вид найчастіше входить до складу фітоценозів класів *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis*, *Vaccinio-Piceetea*, *Nardo-Callunetea* та *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. та Br.-Bl.

Серед інших видів цього роду, що відомі для Українського Розточчя але ще не відмічені на території парку, можна назвати – *Peltigera polydactylon* (Neck.) Hoffm., *P. malacea* (Ach.) Funck, *P. horizontalis* (Huds.) Baumg. та *P. venosa* (L.) Hoffm.

Родина: *Cladoniaceae* Zenker
Рід: *Cladonia* Hill. ex P. Browne
Підрід: *Cladonia*

7. *Cladonia macilenta* Hoffm. ssp. *macilenta*, *Cl. macilenta Hoffm. em. Nyl., Cl. bacillaris (Ach.) Nyl.*

Лусочки первинної слані вирізані або зарубчасті, рідше майже цілокраї, невеликі, близько 1-4×1-3 мм, сіро-зелені до оливково-зелених, знизу білі, при основі іноді жовтуваті. Подеції циліндричні до булавовидних, 1-5 см довжини й до 2 мм товщини, без сциф, прості або рідше розгалужені, з тупуватими або шиловидними закінченнями, матові, сірувато-зелені або білувато-сірі, у верхній частині вкриті тонкою сіруватою або білуватою соредіозною поволокою, рідше догори вкриті трохи бородавчастим коровим шаром, голі або з лусочками. Апотеції близько 2 мм у діаметрі, кінцеві, дуже опуклі, яскраво-червоні. Спори 15×2,5-3,5µ. Подеції від КОН інтенсивно жовтіють (*Cl. macilenta* s. st.) або не змінюються (*Cl. bacillaris*).

Підвид відомий для Українського Розточчя ще із зборів А.М. Окснера [7], широко поширений на території досліджень. Трапляється у соснових та мішаних лісах, на болотах і луках, переважно у фітоценозах класів *Vaccinio-Piceetea* та *Oxycocco-Sphagnetea*, значно рідше трапляється у класах *Alnetea glutinosae* та *Querco-Fagetea*.

Інший підвид, *Cladonia macilenta* Hoffm. ssp. *floerkeana* (Fr.) V. Wirth, морфологічно відрізняється тим, що його подеції є, як правило, канделябровидно розгалуженими і вкриті корою, на відміну від підвиду *macilenta*, у якого подеції прості і зазвичай соредіозні. Цей підвид також відомий для парку з околиць

с. Верещиця. Трапляється найчастіше у фітоценозах класів *Vaccinio-Piceetea* та *Oxycocco-Sphagnetea*, частий вид в асоціації *Cladonio-Pinetum* Juraszek.

8. *Cladonia gracilis* (L.) Willd.

Лусочки слані невеликі, вирізані або зарубчасті, часто рано зникають, оливково-зелені, сизо-зелені або коричнюваті, знизу білі. Подеції прості або злегка розгалужені, стрункі, близько 3-10 см довжини і 0,5-3 мм товщини, вкриті добре розвинутим гладеньким або рідше трохи ареольованим чи більш-менш дрібногорбкуватим коровим шаром, коричнево- або сіро-зеленуваті, оливково-коричневі, при основі звичайно темніші, матові чи злегка блискучі, голі чи з лусочками, завжди без сореділів, шиловидні, роговидні або закінчуються правильними кубками. Кубки вузькі і довгі, правильні чи трохи косі, по краях часто дрібнозубчасті або з повторними сцифовидними проліфікаціями. Дуже рідко проліфікації утворюються і з середини кубків. Апотеції сидять по краю кубків, досить великі, 1-10 мм у діаметрі, поодинокі, коричневі. Спори 9-15×2,5-4μ. Молодші і світлі частини слані від КОН жовтіють, старі не змінюють свого кольору. Смак гіркий.

Для Українського Розточчя вид відомий як за літературними даними [7, 12], так і за новітніми зборами. На території парку гербарні зразки зібрано в околицях с. Верещиця (LW). Вид виявлено у асоціації *Cladonio-Pinetum* класу *Vaccinio-Piceetea*.

9. *Cladonia cornuta* (L.) Hoffm.

Лусочки слані близько 3-8 мм довжини, неправильно-лопатеві або зарубчасті, досить рано зникають. Подеції звичайно прості, дуже рідко злегка розгалужені, прямостоячі, 2-12 см довжини й 1-4 мм товщини, сіро-зелені до коричнюватих, шиловидні, звичайно без сциф або рідше утворюють сцифи, з коровим шаром, який вкриває подеції більше, ніж на половину їх довжини. Вгорі подеції вкриті густо-сірою або бурувато-сірою тонкосоредіозною поволокою. Лусочок зовсім немає або вони утворюються лише при основі на нижній половині подеціїв, рідше й вище. Апотеції розвиваються на вершку подеціїв або по краю сциф, опуклі, темно-, рідше світло-коричневі. Спори 8-12×2,5-3μ. Молоді частини подеціїв жовтіють від КОН, старі не змінюються. Смак гіркий.

Для Українського Розточчя вид наведено вперше. Трапляється у ценозах класів *Vaccinio-Piceetea* (найчастіше в асоціації *Cladonio-Pinetum*) та *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis*. У НПП вид зібраний в околицях с. Верещиця на краю соснового лісу (LW).

10. *Cladonia phyllophora* Ehrh. ex Hoffm., *Cl. degenerans (Flörke) Spreng*.

Лусочки слані досить маленькі, під кінець зникають, сизо-зелені, внизу білі, при основі темніші. Подеції 1-8 см довжини і 1-4 мм товщини, прості або різноманітно розгалужені, спочатку з гладкою, потім з бородавчастою корою, білувато-зелені, сіро-зеленуваті або коричнювато-оливкові, при основі темно-коричневі з білуватими плямками або горбочками, з лусочками або без них, з шиловидним вершком або розширюються і утворюють кубки. Кубки короткі й широкі, здебільшого неправильні, розірвані, зубчасті або по краю з численними різноманітними виростами. Апотеції кінцеві, темно-коричневі. Спори 9-14×2,5-3,5μ. Слань від КОН (-) або слабо жовтіє. Смак гіркий.

Для Українського Розточчя вид наведено вперше, трапляється у ценозах класу *Vaccinio-Piceetea*, найчастіше у асоціації *Cladonio-Pinetum*. Для парку вид не відомий, але цілком ймовірно буде знайдений у майбутньому.

11. *Cladonia cervicornis* (Ach.) Flot. ssp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti, *Cl. verticillata (Hoffm.) Schaer*.

Лусочки слані 2-8 мм довжиною, вирізані або зарубчасті, зверху сизо-зелені до коричнюватих, знизу білі, часто при основі темніші, під кінець зникають. Подеції

невеликі, близько 1-5 см довжини й 1-3 мм товщини, зеленувато-сірі, оливкові до коричневого кольору, з добре розвинутим суцільним коровим шаром, гладенькі або нерівні від злитих горбків на поверхні, матові чи злегка блискучі, без соралів, утворюють правильні неглибокі кубки. Кубки близько 2-9 мм ширини, утворюють з центра у декілька поверхів нові проліфікації з новими кубками, рідше нові проліфікуючі кубки відходять від краю сциф, навпаки, часто кілька нових кубків відходять з центра сциф паралельно один біля одного. По краю кубків сидять на коротких ніжках апотеції. Лусочок на подеціях немає або їх небагато біля основи й по краю кубків. Апотеції близько 0,5-1,5 мм у діаметрі, рідше більші, коричневі. Спори 7-16×2-3μ. Подеції від КОН (-). На смак гіркі.

Для Українського Розточчя вид наводиться вперше. Трапляється у ценозах класу *Vaccinio-Piceetea*, найчастіше у асоціації *Cladonio-Pinetum*. Для парку вид не відомий, але цілком ймовірно буде знайдений у майбутньому.

12. *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm. ssp. *pyxidata*.

Лусочки слані висхідні, роз'єднані, невеликі, 2-5 мм довжини, виїмчастолопатеві, більш-менш угнуті, сіро-зелені, оливково-зелені, знизу білуваті, під кінець зникають. Подеції відходять від поверхні лусочок слані, звичайно сірувато-зелені, 1-4 см довжини, поступово розширюються у широкі, правильні, близько 2-10 мм у діаметрі сцифи, вкриті корою, у нижній частині більш-менш суцільною, у верхній – у вигляді розкиданих горбків. Іноді коровий шар угорі зовсім зникає. Кубки з досить глибоким дном, усередині бородавчасті або зернисті, але ніколи не бувають порохнистими. Апотеції розташовані по краю кубків, сидячі або на коротких ніжках, темно- або світло-коричневі, одиничні, іноді зливаються по кілька. Спори 9-15×3,5-4μ. Подеції від КОН (-) або трохи жовтіють. Смак гіркий.

Для Українського Розточчя підвид описано вперше. Широко поширений на території досліджень, трапляється у фітоценозах різних класів, переважно *Vaccinio-Piceetea* та *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis*, рідше трапляється в *Oxycocco-Sphagnetea*, може бути також виявлений в асоціаціях класів *Alnetea glutinosae* та *Querco-Fagetea*. Для парку вид не відомий, але цілком ймовірно буде знайдений у майбутньому.

13. *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm. ssp. *chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) V. Wirth., *Cl. chlorophaea (Florke ex Sommerf.) Spreng.*

Лусочки слані близько 4-8 мм довжиною, виїмчасті або дрібнолопатеві, висхідні, сіро-зелені, рідше оливково-зелені, відокремлені, під кінець зникають. Подеції, особливо у верхній частині, і кубки грубозернистосередіозні. Кубки прості чи з виростами, всередині бородавчасті або зернистосередіозні. Подеції від КОН (-) або трохи жовтіють. Решта ознак – як у ssp. *pyxidata.*

Для досліджуваної території підвид вперше описано А.М. Окснером [7]. Широко поширений в Українському Розточчі, є гербарні зразки і з території парку (LW). Підвид трапляється майже у всіх типах рослинних угруповань, найчастіше у ценозах класів *Vaccinio-Piceetea* та *Querco-Fagetea*, рідше у класах *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis*, *Oxycocco-Sphagnetea* та *Alnetea glutinosae*.

14. *Cladonia fimbriata* (L.) Fr.

Лусочки слані невеликі, до 5 мм довжини, зарубчасті або вирізані, зелені, сизо-зелені або оливково-зелені, знизу білі. Подеції 0,5-3,5 см довжини і 1-4 мм товщини, з добре розвинутими кубками, 0,2-10 мм ширини, з глибоким дном, доволі правильними чи пізніше трохи косими, з цілісним, зубчастим краєм або вкритим короткими ніжками, на яких сидять апотеції. Подеції прямостоячі, з нерівним коровим шаром при основі чи зовсім без нього, вище тонко-борошнисто-середіозні, світло-сірі, білувато-сірі, іноді з

легким буруватим відтінком, без лусочок або рідко лише при основі з нечисленними лусочками. Апотеції сидять на ніжках довжиною близько 2-12 мм по краю сциф, бурі або рудувато-коричневі. Спори 8-15×23,5μ. Слань і подеції від КОН (-) або трохи жовтіють.

В Українському Розточчі дуже поширений вид, росте переважно на гнилій деревині і корі дерев при основі стовбурів, рідше на землі. Вид трапляється і на території парку, відмічений у ценозах класів *Oxycocco-Sphagnetea*, *Alnetea glutinosae*, *Querco-Fagetea* та *Vaccinio-Piceetea*.

15. *Cladonia subulata* (L.) F. Weber ex F.H. Wigg. *Cl. cornutoradiata (Coem.) Sandst*.

Лусочки слані – як у *C. fimbriata.* Подеції дуже видовжені, до 10 см висотою, прості або різноманітно розгалужені, шиловидні, роговидні чи закінчуються вузькими кубками, які часто проліфікують по краю, суцільно вкриті сірою соредіозною поволокою, лише біля основи подеціїв зберігається іноді коровий шар без лусочок або рідко вкритий лусочками. Апотеції бурі до рудувато-коричневих. Спори як у *C. fimbriata*. Смак кислувато-гіркуватий.

Вид дуже поширений по території досліджень, трапляється переважно на ґрунті в асоціації *Cladonio-Pinetum*, рідше в інших асоціаціях класу *Vaccinio-Piceetea*. Трапляється і на території парку.

Дуже близький вид *Cladonia rei* Schaer. (*C. nemoxyna (Ach.) Zopf*) відрізняється негативною реакцією з парафенілендіаміном ($C_6H_4(NH_3)_2$) (у *C. subulata* подеції від цього реактиву набувають забарвлення від червоно-оранжевого до червоного), теж відомий для Українського Розточчя, але трапляється рідше. Переважно входить до складу фітоценозів класів *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis* та рідше *Vaccinio-Piceetea*. Для парку вид не відомий, але можливо буде знайдений при подальших дослідженнях.

16. *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad.

Лусочки слані маленькі, вирізані, рано зникають, вгорі сизо-зелені, оливково-зелені або коричнюваті, знизу білуваті. Подеції 3-10 см довжини і 1-2 мм товщини, з шиловидними або тупуватими кінцями, пухко переплетені, дихотомічно або променисто розгалужені, з дірочками або щілинами у місцях розгалуження, без кубків, сизо-зелені або коричнюваті, при основі світліші, догори темніють, з добре сформованою корою, звичайно гладенькою, рідше зморшкуватою, без лусочок або з маленькими твердими зарубчастими лусочками. Апотеції невеликі, близько 0,5-1 мм, на кінцях гілочок, коричневі. Спори 9-18×2,5-3,5μ. Подеції з КОН (-), пізніше ці місця стають брудно-оливково-коричнюватими. Смак кислувато-гіркий.

Цей вид часто плутають із *Cladonia rangiferina* чи *Cl. sylvatica*. Але від них легко відрізняється значно меншою кількістю галужень, а також наявністю на подеціях лусочок, чого ніколи не буває на видах із підроду *Cladina*.

Широко поширений по території досліджень вид, відмічений також і на території парку, входить до складу фітоценозів класу *Vaccinio-Piceetea*.

17. *Cladonia rangiformis* Hoffm.

Лусочки слані рано зникають. Подеції циліндричні, близько 3-5(8) см висоти і 0,5-2 мм товщини, прямостоячі або розстелені, дуже густо розгалужені, з дуже переплутаними гілочками, без кубків, білувато-зелені, сизо-зелені, іноді з коричневим чи з голубуватим відтінком, з коричнюватими тонко загостреними шиловидними або рідко тупими кінцями, майже завжди продірявлені у місцях розгалуження, з лусочками або без них, укриті гладким або злегка зморшкуватим коровим шаром. Апотеції невеликі, близько

0,5-1 мм у діаметрі, кінцеві. Спори 8-24×3-4μ. Смак не гіркий. Подеції від КОН інтенсивно жовтіють, особливо на молодих і освітлених частинах.

Для Українського Розточчя вид відмічено вперше у заповіднику "Розточчя", для парку досі не відомий, проте можливо буде знайдений при подальших дослідженнях. Входить до складу фітоценозів класу *Vaccinio-Piceetea*.

18. *Cladonia subrangiformis* Sandst.

Лусочки слані рано зникають. Подеції з шиловидними вершками, при основі з тріщинуватим грубозморшкуватим коровим шаром і місцями з опуклинами, які тріскаються і оголюють серцевинний шар (але справжні соредії тут не утворюються – у цих опуклинах немає водоростей). Лусочок на подеціях немає або вони нечисленні. Апотеції близько 1-1,5 мм у діаметрі, поодинокі або скупчені на вершках гілочок. Смак гіркий.

Для Українського Розточчя вид відмічено вперше. Він широко поширений по досліджуваній території, зібраний також і на території парку. В Українському Розточчі входить до складу фітоценозів класу *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis*, значно рідше – *Vaccinio-Piceetea*.

19. *Cladonia caespiticia* (Pers.) Flörke

Вид легко упізнається за лусочками первинної слані, які завжди постійні, подеції розвиваються дуже рідко. Лусочки 2-5(10) мм завдовжки, тонкуваті, близько 0,12-0,2 мм завтовшки, зверху сріблясто-сірі, сизі чи з оливковим відтінком, знизу білуваті, іноді зернисто-соредіозні, глибоко та вузько вирізані, з частками близько 0,3-1,2 мм завширшки, здебільшого висхідні, черепитчасто розміщені та зібрані в щільні дернинки.

В Українському Розточчі вид широко поширений, трапляється переважно на ґрунті у широколистяних лісах класу *Querco-Fagetea*. У парку вид досі не відмічено але цілком ймовірно буде знайдений у майбутньому.

Підрід: *Cladina* (Nyl.) Leight. em. Vain.

20. *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg.

Первинна слань накипна, у вигляді не вкритих корою бородавочок, дуже швидко зникає. Коли утворюються подеції, її вже не помітно. Подеції вузькоциліндричні, близько 2-15(30) см довжини, звичайно близько 10 см і 0,5-1,5 мм товщини, матові, сірого, білувато- або сизо-сірого кольору, іноді з коричневим або фіолетовим відтінком, тонкопавутинисті, без корового шару, рівні або при основі з помітно сірувато-бородавчастою поверхнею, густо розгалужені, з кінцевими гілочками більш-менш коричнюватого кольору, зібраними пучками і у стерильному стані відігнутими в один бік донизу, гілочки ж, що несуть апотеції, прямостоячі, променисто розходяться. У місцях розгалуження часто помітні дірочки. Апотеції малі, близько 0,5-1 мм, розташовані на кінцях гілочок по одному, рідко по кілька, напівкулясті, коричневі. Спори довгасто-веретеновидні, 8-13×2-3μ. Подеції від КОН жовтіють.

В Українському Розточчі вид трапляється дуже рідко, переважно в асоціації *Cladonio-Pinetum*, може бути знайденим і у ценозах класу *Oxycocco-Sphagnetea*, але лише у не змінених діяльністю людини. Для парку вид не відомий але може бути знайденим.

21. *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. ssp. *arbuscula*, *Cl. sylvatica (L.) Hoffm.*

Первинна слань – як у попереднього виду. Подеції вузькоциліндричні, до 10 см довжиною (звичайно менші, ніж у попереднього виду) і 0,5-2 *мм* товщиною, сірувато-білі, сірувато-жовтуваті або зеленувато-жовтуваті, тонкопавутинисті, без корового шару,

розкидисто-розгалужені, у місцях розгалуження часто з дірочками. Кінцеві гілочки з вершками такого ж кольору, як і подеції, або злегка коричнюваті, стерильні гілочки з вершками, звичайно трохи пониклими в один бік, фертильні більш-менш прямостоячі. Апотеції – як у попереднього виду. Спори 7-13×2-3,5μ. Подеції від КОН не змінюють кольору або слабо жовтіють. Смак трохи кислувато-гіркуватий.

В Українському Розточчі вид трапляється рідко, переважно в асоціації *Cladonio-Pinetum*, може бути знайденим і у ценозах класу *Oxycocco-Sphagnetea*, не змінених діяльністю людини. Для парку вид не відомий але може бути знайденим.

22. *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss, *Cl. mitis Sandst.*

Подеції вузькоциліндричні, до 7 см довжини і 1-2 мм товщини, білуваті, сіруваті, тонкопавутинисті, без корового шару, гладенькі (лише старі іноді трохи бородавчасті), розкидисті, розгалужені, утворюють менш щільні дернини, ніж у попередніх видів. Місця розгалуження часто мають дірочки. Кінцеві гілочки однобічно, але іноді і в усі боки пониклі, такого ж кольору, як і подеції, фертильні – більш-менш прямостоячі. Апотеції – як у попередніх видів: майже кулясті, коричневі, іноді сизо-коричневі. Спори 8-13×2-3μ. Смак не гіркий. Подеції від КОН не змінюють свого кольору.

В Українському Розточчі вид трапляється дуже часто, переважно в асоціації *Cladonio-Pinetum*, може бути знайденим і у ценозах класу *Oxycocco-Sphagnetea*. Вид відомий і для території парку – з околиць с. Верещиця.

Родина: *Stereocaulaceae* Chevall.
Рід: *Lepraria* Ach.

23. *Lepraria lobificans* Nyl.

Талом до 10 см у діаметрі, борошнистий, лепрозний, у вигляді товстої, більш або менш відмежованої кірки, без крайових лопатей або з ними, складається з маси пухко лежачих зерен різного розміру, від світло сіро-зеленого і до білувато-сірого кольору, часто з зеленуватим відтінком. Соредії до 50μ у діаметрі, з короткими або довгими (до 100μ) виступаючими гіфами. Серцевина біла, добре відмежована, товста. Талом від КОН (-) або жовтіє з переходами до оранжевого кольору, від $Ca(ClO)_2$ та КОН ($Ca(ClO)_2$) не змінює забарвлення або від останнього реактиву набуває жовтого забарвлення, від парафенілєндіаміну стає оранжевим.

В Українському Розточчі вид виявлено вперше. Трапляється досить часто на ґрунті, камінні та на корі при основі стовбурів дерев, зазвичай трапляється у фітоценозах класів *Querco-Fagetea* та, рідше, *Vaccinio-Piceetea*. Трапляється разом з *Cladonia caespiticia* та *Chaenotheca furfuracea*. Для парку вид досі не відомий але безперечно буде знайдений.

Родина: *Parmeliaceae* Zenker
Рід: *Cetraria* Ach.

24. *Cetraria islandica* (L.) Ach.

Слань кущиста, шкірясто-хрящувата, прямостояча, до 10 см висоти, гладенька, блискуча, сірувато-зелена, оливково-коричнева до коричневої, при основі лопатей звичайно забарвлена у жовтувато-червоний колір. Лопаті 0,2-2 см ширини, більш-менш жолобчасті, іноді загнуті майже трубковидно нижнім своїм боком назовні, дихотомічно розгалужені, по краях здебільшого несуть тверді щетинковидні прямі, прості чи розгалужені вієчки. Нижній бік лопатей світліший, з невеликими білуватими точками (псевдоцифелами). Апотеції трапляються дуже рідко, розташовані на краях, майже на

кінцях лопатей, до 1,5 см у діаметрі, з оливково-коричневим диском і зубчастим або цілісним краєм. Спори 9-12×4-6μ. Серцевинний шар від КОН червоніє, від J синіє.

В Українському Розточчі вид виявлено вперше. Трапляється рідко, у фітоценозах класу *Vaccinio-Piceetea*, можливо, буде також знайдений у ценозах класу *Oxycocco-Sphagnetea*. Для парку вид не відомий але безперечно буде знайдений.

25. *Cetraria ericetorum* Opiz.

Слань кущиста, менша, ніж у попереднього виду, до 6-7 см заввишки, в сухому стані жорстка, складається з вертикально розташованих часток, зібраних у вигляді кущика. Частки 2-10 см довжини, значно вужчі, ніж у попереднього виду, близько 0,2-0,5 см ширини, часто загорнуті в трубочку, вільні, не зростаються краями, однаково забарвлені з обох боків, від коричнювато-зеленуватих до темно-коричневих, при основі криваво-червоні, гладкі. Апотеції трапляться дуже рідко. Спори вузькоеліпсоїдні, 7,5-10×3,5-5μ. Коровий шар та серцевинний від КОН не змінюють кольору, від J синіють.

В Українському Розточчі вид виявлено вперше. Трапляється рідко, у фітоценозах класу *Vaccinio-Piceetea*, можливо, буде також знайдений у ценозах класу *Oxycocco-Sphagnetea*. Для парку вид не відомий але можливо буде знайдений.

26. *Cetraria aculeata* (Schreb.) Ach., *Coelocaulon aculeatum* (Schreb.) Link., *Cornicularia aculeata* (Schreb.) Ach.

Слань кущиста, утворює дернинки, більш-менш прямостояча, 3-5 см висоти, від жовто- до темно-коричневої, блискуча, тверда, крихка, слабко прикріплена до субстрату і легко від нього відривається, рясно розгалужена, з лопатями більш-менш циліндричними або неправильно сплющеними, близько 0,3-2 мм у діаметрі, з гладенькою чи трохи зморшкуватою поверхнею, з щетинковидними вієчками на кінцях і здебільшого з тонкими виростами на вершинах лопатей, які містять пікнідії. Апотеції 3-5 мм у діаметрі розташовані на кінцях гілочок, з темно-коричневим диском і краєм, укритим вієчками, трапляється дуже рідко. Спори 6-9×4μ.

В Українському Розточчі вид виявлено вперше. Трапляється рідко, у фітоценозах класів *Vaccinio-Piceetea* та *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis*. Для парку вид не відомий, проте можливо буде знайдений у майбутньому.

З не визначеним положенням у підвідділі *Euascomycotina*:

Родина: *Coniocybaceae* Reichenb.
Рід: *Chaenotheca* (Th. Fr.) Th. Fr.

27. *Chaenotheca furfuracea* (L.) Tibell., *Coniocybe furfuracea* (L.) Ach.

Слань тонка, лепрозна, світло сірчано-жовта або зеленувато-жовта. Підслань білувата. Плодоношення на довгій, близько 1-5 мм і 0,1 мм товщини, чорнуватій або коричнево-чорній ніжці, вкритій густою сірчано-жовтою поволокою. Головки кулясті, близько 0,2-0,5 мм у діаметрі, сіро-коричневі або жовто-коричневі. Спори безбарвні або блідо-жовтуваті, близько 2-3(6)μ у діаметрі.

В Українському Розточчі вид виявлено вперше. Гербарні зразки зібрані на території заповідника по дорозі до с. Лозина (LW), трапляється на ґрунті у затінених та вологих місцях, входить до складу фітоценозів класу *Querco-Fagetea*. Трапляється разом з *Lepraria lobificans*.

Висновки

На підставі власних та літературних даних встановлено, що епігейна ліхенофлора Розточчя включає 63 види, з яких на українській частині регіону трапляється 40 видів лишайників. Ці види за сучасною системою грибів належать до 19 родів, 14 родин, 6 порядків, 3 класів та групи грибів з невизначеним положенням у системі. З них у Яворівському національному природному парку трапляються або можуть бути знайдені 33 види та підвиди. Причому, більшість видів входять до складу фітоценозів класу *Vaccinio-Piceetea*, особливо асоціації *Cladonio-Pinetum*, 12 видів – *Oxycocco-Sphagnetea*, 9 видів – *Querco-Fagetea*, 4 види – *Alnetea glutinosae* та 8 видів трапляються або можуть бути знайдені у фітоценозах класу *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis.*

1. Базюк-Дубей І., Пірогов М., Данилків І., Рабик І., Загульський М., Любинець І., Сорока М., Кагало О. Світ рослин і грибів Яворівського НПП // Яворівський національний природний парк. До 10-річчя створення. – Львів: ЗУКЦ, 2008. – С. 62-107.
2. Блюм О.Б., Домбровская А.В., Инашвили Ц.Н., Питеранс А.В., Ромс Е.Г., Савич В.П. Калициевые – Гиалектовые. Определитель лишайников СССР. Вып. 3 / Отв. ред. И.И. Абрамов – Ленинград: Наука, 1975. – 275 с.
3. Голубкова Н.С., Савич В.П., Трасс Х.Х. Кладониевые – Акароспоровые. Определитель лишайников СССР. Вып. 5 / Отв. ред. И.И. Абрамов – Ленинград: Наука, 1978. – 305 с.
4. Копачевская Е.Г., Макаревич М.Ф., Окснер А.Н., Рассадина К.А. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. Определитель лишайников СССР. Вып. 1 / Отв. ред. И.И. Абрамов. – Ленинград: Наука, 1971. – 412 с.
5. Матолич Б., Біляк М. Яворівський природний національний парк як осередок гармонізації стосунків громади й довкілля // Яворівський національний природний парк. До 10-річчя створення. – Львів: ЗУКЦ, 2008. – С. 5-13.
6. Окснер А.М. Флора лишайників України: В 2-х т. – Т. 1. – К.: Вид-во АН УРСР, 1956. – 495 с.
7. Окснер А.М. Флора лишайників України: В 2-х т. – Т.2., Вип.1. – К.: Наук. думка, 1968. – 500 с.
8. Окснер А.М. Флора лишайників України: В 2-х т. – Т.2., Вип.2. – К.: Наук. думка, 1993. – 541 с.
9. Окснер А.Н. Морфология, систематика и географическое распространение. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. / Отв. ред. И.И. Абрамов. – Ленинград: Наука, 1974. – 283 с.
10. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi / Ed. by P.M. Kirk, P.F. Cannon, J.C. David and J.A. Stalpers. – 9 Ed. – Wallingford: CAB International, 2001. – 655 p.
11. Bystrek J. Porosty Roztocza // Kompleksowe badania środowiska przyrodniczego Roztocza: Mater. конf., Krasnobrod, 14-15 list. 1996. – Lublin: Wyd-wo UMCS, 1997. – S. 26-32.
12. Kondratyuk S.Ya., Khodosovtsev A.Ye., Zelenko S.D. The second checklist of lichen forming, lichenicolous and allied fungi of Ukraine. – Kiev: M.H. Kholodny Institute of botany, 1998. – 180 p.
13. Lichen biology / Ed. by T.H. Nash III. – Cambridge: Cambridge university press, 2008. – 486 p.

Кафедра ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка
e-mail: nikola.pirogov@gmail.com

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 177-182

УДК 581.9(292.452)

К.М. Данилюк

МІСЦЕ РЕГІОНАЛЬНОГО ЛАНДШАФТНОГО ПАРКУ "НАДСЯНСЬКИЙ" У СХЕМІ ФІТОГЕОГРАФІЧНОГО РАЙОНУВАННЯ КАРПАТ

Данилюк Е.Н. **Место регионального ландшафтного парка "Надсянский" в схеме фитогеографического районирования Карпат** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 177-182.

На основании флористического анализа определено место территории регионального ландшафтного парка "Надсянский" (РЛПН) в фитогеографическом районировании Карпат – район Сянско-Верхнеднестровских Бескид Восточнонобескидского округа, в пределах сектора Восточных Карпат.

Danylyuk K.M. **Location of the Regional Landscape Park Nadsansky within the phytogeographical division scheme of the Carpathians** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 26. – P. 177-182.

A place of the territory of the Regional Landscape Park Nadsansky (NRLP) in the phytogeographical division of the Carpathians is considered. The park area is the part of Siansko-Verchniodnisterski Beskydy region, East-Beskydy district, East-Carpathians sector.

Регіональний ландшафтний парк "Надсянський" (РЛПН) площею 19428 га розташований на території Турківського району Львівської області. Парк – складова частина польсько-словацько-українського Міжнародного біосферного резервату "Східні Карпати" (рисунок).

Рис. Міжнародний біосферний резерват "Східні Карпати"

У фізико-географічному відношенні РЛПН розташований у північно-західній частині Українських Карпат, на північно-східному макросхилі Карпатської гірської системи. Згідно з удосконаленою схемою фізико-географічного районування України [2] територія парку розташована в межах Вододільно-Верховинської області, Турківсько-Опорецького району.

За геоморфологічним районуванням РЛПН знаходиться в межах Вододільно-Верховинської геоморфологічної області (переважає структурно-ерозійний низькогірний рельєф), у районі Стрийсько-Сянської верховини (низькогірні хребти приурочені до кілевидних антиклінальних складок, а поздовжні долини відповідають широким синкліналіям), у Кросненській тектонічній зоні [7].

Питання визначення місця території парку "Надсянський" у фітогеографічному районуванні Карпат постає з кількох причин. По-перше, землі парку прилягають до прикордонної смуги, а оскільки територія Карпат розділена державними кордонами, то більшість дослідників фітогеографічне районування розробляли в адміністративних, а не у природних межах [8, 10, 14, 16]. По-друге, проблемою є й те, що згідно широковживаного в українській ботанічній літературі флористичного районування Українських Карпат В.І. Чопика [8], територія парку знаходиться на межі району Східних Бескид і низьких полонин. Окрім того, слід зазначити, що схеми районування Українських Карпат розроблялись переважно на основі або флористичних критеріїв [8], або ж на базі геоботанічних засад [1]. Ці недоліки усунуті у схемі комплексного фітогеографічного районування Карпат Л.О. Тасєнкевич [4]: оскільки флористичне районування більшою мірою відображає історію формування рослинного покриву, геоботанічне – більше говорить про сучасний вплив на нього екологічних факторів, то комплексне районування об’єднує і відображає одночасно кілька аспектів становлення рослинного покриву.

Матеріали і методика досліджень

Конспект флори судинних рослин РЛПН складено на основі польових досліджень, що проводились автором у 2005-09 рр. Назви видів подано за номенклатурним опрацюванням Л.О. Тасєнкевич [17], за винятком представників роду *Aconitum* [13] та *Senecio* [11]. Визначення місця території парку у фітогеографічному районуванні проведено на базі методичних засад, запропонованих у роботах О.І. Толмачова [6], В.І. Чопика [8], Ю.Р. Шеляга-Сосонка [9], B. Zemanek [18, 19] та ін.

Результати досліджень та їх обговорення

Над розробкою районування Карпат працювало багато вчених. Першу спробу районування усіх Карпат, що базувалась на флористичному принципі, з урахуванням даних щодо геологічної і петрографічної будови, рельєфу та клімату території, зробив F. Pax у 1898 р. [15]. В подальшому різні автори використовували різноманітні підходи для ботанічного поділу території. Ці критерії можна об’єднати у три основні групи [4]:

1. Флористичний критерій, при використанні якого одиниці поділу виділялися за рівнем родового і видового багатства, подібності систематичної структури, кількості та складу ендемів і видів на межі ареалів тощо;

2. Фітосоціологічний критерій (геоботанічний), при використанні якого враховується роль різних життєвих форм і рослинних угруповань, що ростуть на певних територіях;

3. Фітогеографічний підхід, що передбачає наголос на флористичних і флорогенетичних критеріях при виділенні хоріонів вищого рангу, та при переході до одиниць нижчого рангу – ширше застосування фітосоціологічних і екологічних критеріїв.

Згідно флористичного поділу Земної кулі А.Л. Тахтаджяна [5], Українські Карпати розташовані в межах Голарктичного царства, Бореального підцарства, Циркумбореальної області, Центральноєвропейської провінції, Карпатської

підпровінції. Згідно останнього геоботанічного районування України та суміжних територій [1], що базується на ознаках, притаманних рослинності, парк розташований в межах Європейської широколистяно-лісової області, Альпійсько-Карпатської гірської провінції лісів та високогірної рослинності, Східнокарпатської підпровінції листяних і хвойних лісів та високогірної рослинності, Верховинсько-Бескидського округу звичайно-дубових, букових і ялинових лісів та післялісових лук. Слід зазначити, що геоботанічне районування лише у загальних рисах характеризує рослинність і не відображає детальних особливостей флори.

В основу районування Українських Карпат, розробленого В.І. Чопиком [8], покладено флористичний критерій, в окремих випадках як допоміжні ознаки використано рослинність, геоморфологію, ґрунти тощо. Згідно із цією схемою, територія РЛПН знаходиться в межах провінції Східнокарпатської флори, у районі Східних Бескид і низьких полонин. Як характерні для цього району автор вказує два східнокарпатські ендеми – *Euphorbia carpatica* Wołoszczak і *Melampyrum herbichii* Wołoszczak; слід зазначити, що на території РЛПН трапляються обидва. Із видів, яким В.І. Чопик надавав особливої ваги при здійсненні флористичного районування, на території парку ростуть характерні східнокарпатські види та підвиди, більшість яких мають у Східних Бескидах крайню північно-східну межу ареалу: *Alnus viridis* (Chaix) DC., *Aposeris foetida* (L.) Less., *Dianthus barbatus* L. subsp. *compactus* (Kit.) Heuffel та ін.

За основну одиницю (найнижчий за рангом фітохоріон) В.І. Чопик [8] вважав район, що найбільш відповідало тодішньому стану вивченості видового складу флори Українських Карпат. Проте, як з'ясувалося в ході подальших досліджень, це районування потребувало вдосконалення, зокрема, наприклад, перегляду меж деяких районів, як це мало місце з районом Ґорґан, від якого був відокремлений район Красна [3].

B. Zemanek при здійсненні фітогеографічного поділу північно-західної частини Східних Карпат [19] не обмежився адміністративними межами Польщі. Дослідник вважав, що Верхньодністерські Бескиди, сусідні з територією РЛПН, слід включити до підрайону Низькі Бєщади, виділеного ним у польській частині Східних Карпат.

Згідно комплексного фітогеографічного районування Карпат Л.О. Тасєнкевич [4], територія РЛПН знаходиться у межах сектора Східні Карпати, Східнобескидського округу, в районі Сянсько-Верхньодністерських Бескид. У Східнобескидський округ, крім районів Бєщади та Сянсько-Верхньодністерського (в межах останнього розглядається і виділений B. Zemanek підрайон Низькі Бєщади [19]), також увійшли сусідні райони – Сколівські Бескиди і Буківський.

"Якщо територія, яка підлягає районуванню, недостатньо досліджена у флористичному відношенні, в основу виділення окремих одиниць районування доцільно покласти наявність ендемічних або реліктових видів. Саме ці види підкреслюють флористичну специфіку тієї чи іншої ділянки території. В окремих випадках можна використати також характерні й цікаві у фітогеографічному розумінні види, наприклад середземноморські, аркто-альпійські тощо. Чим більше характерних видів і чим значніша їх роль в рослинному покриві, тим вища цінність одиниць, виділених на основі цих видів" [8]. Польські ботаніки, окрім ендемічних та реліктових таксонів, використовують як характерні для фітогеографічного розмежування гірських флор також монтанні та ксеротермні види.

Цими ж засадами слід користуватись і при визначенні місця певної території у певній схемі поділу регіону. Для детального флористичного районування найкраще скористатися критерієм схожості та відмінності видового складу рослин [6, 8, 9], що й

було зроблено для з'ясування місця флори РЛПН у фітогеографічному районуванні Карпат. Порівнювали список ендемічних, монтанних та ксеротермних видів флори парку із флористичним списком польської частини території Східних Бескид [18], оскільки узагальнених даних про склад флори української частини Бескид та Східних Бескид в цілому поки що немає. При порівнянні особливу увагу звертали на характерні види та підвиди: ендеми, східнокарпатські, монтанні та ксеротермні. Оскільки флору РЛПН порівнювали з флорою польської частини Східних Бескид, були використані підходи польських авторів. Слід зазначити, що польські ботаніки при фітогеографічному аналізі флори застосовують деякі поняття, які в нашій літературі трактуються дещо інакше, або взагалі не використовуються, тому наводимо кілька визначень.

Зокрема, види рослин, що ростуть у горах, діляться на три великі групи [12]:

- монтанні види, центр їхнього поширення – в горах;
- рівнинні таксони, центр поширення на рівнині, у горах поширені спорадично у нижчих положеннях;
- немонтанні види: центр поширення – на рівнині, але з великою частотою трапляються у горах (індиферентні види).

Ксеротермні види рослин – типовий приклад немонтанного (індиферентного елемента), відіграють вагому індикаторну роль щодо кліматичних умов (це видно на прикладі різниці, яка простежується у кількісних відмінностях поширення представників цих груп у гірських регіонах.). Ксеротермні види – це екологічна група рослин, пов'язаних із сухими і теплими, найчастіше відкритими місцевиростаннями ("степові" види). Такі біотопи – відкриті сонячні місця, кам'яні виходи, річкові долини і т.п., трапляються у горах зрідка, переважно у нижчих положеннях. Із збільшенням висоти над рівнем моря кількість ксеротермних видів зменшується, вони не можуть подолати кліматичного бар'єру. Внаслідок господарської діяльності людини утворилися вторинні й напівприродні біотопи, сприятливі для ксеротермних видів – пасовища, сіножаті, залізничні полотна, дороги, поля, рудеральні ділянки [19].

На території РЛПН росте відносно невелика кількість ендемічних видів і підвидів: 5 ендемів Східних Карпат – *Aconitum moldavicum* subsp. *hosteanum* (Schur) Graebn. et P.Graebn., *A. degenii* Gáyer, *Centaurea phrygia* L. subsp. *carpatica* (Porc.) Dostál (syn. C. *carpatica* (Porc.) Porc.)**,** *Euphorbia carpatica*, *Melampyrum saxosum* Baumg., та 4 субендеми Карпат **–** *Aconitum moldavicum* Hacq. ex Reichenb. subsp. *moldavicum* (Карпати, Поділля); *Centaurea mollis* Waldst. et Kit. (Карпати, Динарські гори); *Cardamine glanduligera* O.Schwarz (Карпати, Шльонзька, Сандомирська котловина, пуща Сандомирська, Любельська височина, Волинь, Поділля, Кодри, Сербія); *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. (Карпати, Волинь).

Із 41 східних (центр поширення у Східних Карпатах) та західних (центр поширення у Західних Карпатах) монтанних видів і підвидів [19], у флорі РЛПН, окрім вже згаданих ендемічних і субендемічних видів і підвидів, зафіксовано наступні східнокарпатські види: *Alnus viridis*, *Aposeris foetida*, *Dianthus barbatus* subsp. *compactus*, *Lathyrus laevigatus* (Waldst. et Kit.) Gren., *Telekia speciosa* (Schreber) Baumg., *Veratrum album* L.; східний немонтанний вид *Glechoma hirsuta* Waldst. et Kit. та західний немонтанний вид *Hypericum humifusum* L.

Спільних з Бєщадами у флорі РЛПН є 68 монтанних видів і підвидів: *Abies alba*, *Acer pseudoplatanus* L., *Aconitum moldavicum* subsp. *moldavicum*, *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner, *Alchemilla crinita* Buser, *A. glabra* Neygenf., *Alnus incana* (L.) Moench,

A. viridis, *Anthriscus nitida* (Wahlenb.) Garcke, *Aposeris foetida*, *Aruncus dioicus* (Walter) Fernald, *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz, *Blechnum spicant* (L.) Roth, *Cardamine glanduligera* O.Schwarz, *Cardaminopsis halleri* (L.) Hayek, *Carduus personata* (L.) Jacq., *Centaurea mollis*, *Chaerophyllum hirsutum* L., *Cicerbita alpina* L., *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop., *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó, *Dianthus barbatus* subsp. *compactus*, *Doronicum austriacum*, *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins, *D. dilatata* (Hoffm.) A.Gray, *Euphorbia carpatica*, *Festuca drymeja* Mert. et Koch in Röhling, *Galanthus nivalis* L., *Gentiana asclepiadea* L., *Geranium phaeum* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. subsp. *conopsea*, *Hieracium aurantiacum* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Knautia dipsacifolia*, *Lathyrus laevigatus*, *Lonicera nigra* L., *Lunaria rediviva* L., *Luzula sylvatica* (Hudson) Gaudin, *Lysimachia nemorum* L., *Melampyrum herbichii*, *M. saxosum*, *Oreopteris limbosperma* (Bellardi ex All.) J.Holub, *Petasites albus* (L.) Gaertner, *P. kablikianus* Tausch ex Berchtold, *Picea abies* (L.) Karsten, *Polygonatum verticillatum* (L.) All., *Prenanthes purpurea* L., *Ranunculus serpens* Schrank G.López subsp. *nemorosus* (DC.) G.López), *Rosa pendulina* L., *Rubus hirtus* Waldst. et Kit., *Salix silesiaca* Willd., *Salvia glutinosa* L., *Sambucus racemosa* L., *Scilla bifolia* L., *Scrophularia scopolii* Hoppe in Pers., *Sedum telephium* L. subsp. *fabaria* (Koch) Kirschleger, *Senecio nemorensis* L. subsp. *fuchsii* (C.C.Gmelin) Čelak, *Senecio nemorensis* L. subsp. *nemorensis*, *Streptopus amplexifolius* (L.) DC., *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd., *Telekia speciosa*, *Traunsteinera globosa* (L.) L.C.Richard, *Trifolium spadiceum* L., *Valeriana dioica* L. subsp. *simplicifolia* (Reichenb.) Nyman, *Valeriana tripteris* L. subsp. *austriaca* H.Walther, *Veratrum album*, *Veronica montana* L.

Ксеротермні види та підвиди флори РЛПН (35 видів, зірочкою (*) позначено адвентивні види): *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Agrimonia eupatoria* L., *Arenaria serpyllifolia* L., **Artemisia absinthium* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *Campanula glomerata* L., *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek, *Cerastium arvense* L., **Chaenorhinum minus* (L.) Lange in Willk. et Lange, *Coronilla varia* L., *Cuscuta epithymum* (L.) L., **Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Echium vulgare* L., *Erigeron acer* L., *Euphorbia cyparissias* L., *Galium verum* L., **Lathyrus tuberosus* L., **Lepidium campestre* (L.) R.Br. in Aiton, *Lychnis viscaria* L., *Medicago sativa* L. subsp. *falcata* (L.) Arcangeli, *Myosotis ramosissima* Rochel, **Onobrychis viciifolia* Scop., *Origanum vulgare* L., *Plantago media* L., *Poa compressa* L., *Polygala comosa* Schkuhr, *Primula veris* L., *Pulmonaria mollis*, *Ranunculus polyanthemos* L., **Reseda lutea* L., *Salvia verticillata* L., *Sedum acre* L., *Silene vulgaris* (Moench) Garcke, **Sisymbrium loeselii* L. та **Veronica polita* Fries.

Для Стрийсько-Сянської верховини, Верхньодністерських Бескид та польської частини Східних Бескид характерні ґрунти однакового типу – бурі гірсько-лісові, що є, крім безпосереднього межування територій, ще одним аргументом на користь правомірності порівняння флористичного складу рослинного покриву парку.

Кліматичні умови – основний обмежуючий фактор поширення монтанних та ксеротермних видів, що дає можливість порівнювати ці дві групи [19]. Співвідношення числа ксеротермних видів і підвидів та числа монтанних видів і підвидів (К/М) на певній території може слугувати одним із кількісних показників для здійснення фітогеографічного поділу [18]. Для флори РЛПН він становить 0,4, до аналогічного показника у польській частині Східних Карпат цей показник найближчий для малого географічного району гори Остре (найбільша висота 763 м н.р.м.) [19], що безпосередньо межує з територією РЛПН у його північній частині.

Висновки

Результати співставлення видового складу флор РЛПН й польської частини Східних Бескид, показників співвідношення числа ксеротермних видів і підвидів та числа монтанних видів і підвидів (К/М), загального характеру рослинності та ґрунтових особливостей підтверджують належність території РЛПН до району Сянсько-Верхньодністерських Бескид, Східнобескидського округу, у межах сектора Східні Карпати за схемою комплексного фітогеографічного районування Карпат Л.О. Тасєнкевич [4].

1 Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Геоботанічне районування України та суміжних територій // Укр. бот. журн. – 2003. – 60, № 1. – С. 6-17.
2 Маринич О.М., Пархоменко Г.О., Петренко О.М. та ін. Удосконалена схема фізико-географічного районування України // Укр. геогр. журн. – 2003. – № 1. – С. 16-21.
3 Тасєнкевич Л.О. Місце межиріччя Ріки-Тересви у флористичному районуванні Українських Карпат // Укр. бот. журн. – 1986. – 43, № 2. – С. 30-33.
4 Тасєнкевич Л.О. Регіональний фітогеографічний поділ Карпат // Наук. зап. Держ. природозн. музею НАН України. – Львів, 2004. – Т. 19. – С. 29-39.
5 Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
6 Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.
7 Цись П.Н. Геоморфологічні райони // Природа Львівської області. – Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1972. – С. 27-40.
8 Чопик В.І. Флористичне районування Українських Карпат // Укр. бот. журн. – 1969. – 26, № 4. – С. 3-16.
9 Шеляг-Сосонко Ю.Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор // Ботан. журн. – 1980. – 65, № 6. – С. 761-774.
10 Futák J. Fytogeografické členěnie Slovenska // Flora Slovenska. – Bratislava: Vydavatel. Sloven. akad. vied, 1966. – T. 1. – S. 535-538.
11 Hodálová I. Taxonomy of the *Senecio nemorensis* group (*Compositae*) in the Carpathians // Biologia. – 1999. – Vol. 54. – P. 395-404.
12 Kornaś J., Medwecka-Kornaś A. Geografia roślin. – Warszawa: W-wo Naukowe PWN, 2002. – 634 s.
13 Mitka J. The genus *Aconitum* L. (Ranunculaceae) in Poland and adjacent countries. A phenetic-geographic studi. – Kraków: Zakład Poligraf. U-tu Jagiellońskiego, 2008. – 204 p.
14 Pawłowski B. Szata roślinna gór polskich // Szata roślinna Polski. – Warszawa: PWN, 1972. – T. 2. – S. 189-252.
15 Pax F. Gründzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. (Die Vegetation der Erde). – Leipzig, 1898. – B. 1. – 270 s.
16 Savulescu T. Der Biogeographische Raum Rumäniens (Die Floristischen Provinzen und Bezirke Rumäniens) // Annal. de la faculte d'Agronomie de Bucarest. – 1940. – 1, № 1. – P. 1-50.
17 Tasenkevich L. Flora of the Carpathians. Checklist of the native vascular plant species. – Lviv: SNHM, 1998. – 609 c.
18 Zemanek B. Mountain taxa versus xerothermic taxa in the Polish East Carpathians and their indicatory value in phytogeographical investigations // Zesz. nauk. u-tu Jagiellońskiego. Prace botan. – 1991. – Zesz. 22.– S. 55-80.
19 Zemanek B. The phytogeographical character of the north-western part of the Eastern Carpathians (S.E. Poland) // Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel. – Zürich, 1992. – Vol. 107. – P. 265-280.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-maill:echium@ukr.net

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 183-190

Зоологія

УДК 568.2; 598.2

Є.В. Червоний

АНАЛІЗ ОСТЕОЛОГІЧНИХ РЕШТОК ПТАХІВ: ПАЛЕОЗООЛОГІЧНИЙ АСПЕКТ

Червоный Е.В. **Анализ остеологических останков птиц: палеозоологический аспект** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 183-190.

Для нахождения критериев дифференциации тафокомплексов птиц зоогенного и антропогенного происхождения проведен тафономический анализ современных остеологических останков птиц с кормового столика филина. Для анализа использовались репрезентативность скелетных останков, особенности их фрагментации и перфорации.

Chervony E.V. **Analysis of bird bones remains: paleozoological implication** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 183-190.

In order to find criteria for distinguishing anthropogenic from non-anthropogenic bird assemblages, a taphonomic analysis of modern remains of bird bones collected from food table of the Eagle Owl. Features of remains were noted in the skeletal part representation, fragmentation, and perfiration impacts.

Відтворення процесів минулого неможливе без знань процесів сьогодення. Такий принцип називають принципом актуалізму і часто застосовують в палеозоології. Концепція актуалізму вперше використана геологом К. Лієлем і пізніше використовувалася багатьма палеозоологами [6]. В основу концепції закладений принцип інваріантності законів живої природи та її процесів у просторі та часі. Він полягає у тому, що пояснювати явища минулого та робити висновки можна лише на підставі аналогічних закономірностей, що діють сьогодні.

Остеологічні рештки птахів у тафокомплексах мають різне походження. Антропогенне – остеологічний матеріал знайдений у розкопках археологічних стоянок, та зоогенне – залишки їжі хижих ссавців, хижих птахів чи наслідок природної загибелі тварин. Незважаючи на критику принципу актуалізму окремими науковцями [3], нами було поставлено за мету виявити критерії диференціації тафокомплексів птахів, що мають зоогенне та антропогенне походження, за особливостями остеологічних решток. Для з’ясування характерних ознак зоогенних остеологічних решток проведено аналіз танатокомплексу, утвореного внаслідок харчування сучасних хижих птахів. У роботі проаналізовані залишки кісток після харчування пугача (*Bubo bubo* L.), які придатні для встановлення походження тафокомплексу, на підставі порівняння з рецентним танатокомплексом.

Дослідження харчових решток на харчових столиках, біля гнізд та у місцях накопичення пелеток птахів можуть мати метою як встановлення трофічних зв’язків хижих птахів, так і основних закономірностей захоронення тих чи інших частин кісток, що найкраще зберігаються. Такі дані, за інтерпретації на минулий час, дають уявлення про фактори, що впливають на збереження чи зникнення остеологічних решток в процесі постседиментації і використовуються у тафономії. Подібні дослідження проводились низкою палеонтологів [2, 4-6, 8]. Але питання "як ці дані використати для виявлення причин накопичення викопних пташиних решток?" досі залишається відкритим.

Матеріал і методика досліджень

Для досягнення поставленої мети порівнювали сучасні остеологічні рештки жертв пугача з викопними остеологічними рештками птахів, знайденими нами на археологічних стоянках, за трьома ознаками: співвідношенням у матеріалі решток птахів і ссавців, особливостями фрагментації остеологічних решток, наявністю та особливостями перфорації кісток.

Матеріал зібрано у скельно-гротовому комплексі, розташованому в Дністерському каньйоні на висоті 70 м від рівня води. Грот знаходиться на правому березі Дністра неподалік від с. Луг (Тлумацького р-ну Івано-Франківської обл.). Майже вся поверхня гроту знаходиться під накриттям скелі. Грот є різнорівневим і на всіх рівнях знайдено пелетки пугача та рештки його здобичі, що лежали на поверхні. Частину решток птахів видобуто з 10-сантиметрового шару ґрунту. Остеологічний матеріал зібрано з площі 4 м^2. Відібрано 2164 остеологічних фрагментів, з яких 512 належали птахам. Більшість матеріалу це кістки дрібних ссавців, що становлять основу раціону пугача. Недоступність гроту унеможливлює привнесення додаткового матеріалу з раціону хижих ссавців і зменшує до мінімуму можливість порушення результатів дослідження особливостей харчування пугача. Привнесення матеріалу іншими видами птахів вважаємо таким, що не може вплинути на загальний результат досліджень.

Для виявлення особливостей остеологічних решток, що накопичились у результаті харчування пугача, аналізували рештки птахів, що входять до 3-ї та 4-ї розмірних категорій за V. Laroulandie [4]. До 3-ї розмірної категорії належать птахи розміром з куріпку, перепілку, боривітра та великі кулики. До 4-ї розмірної категорії належать великі воронові, качині, більшість совоподібних та соколоподібних птахів. Менші розмірні категорії до уваги не брали, їхня чисельність незначна і вони заковтуються повністю або великими шматками. Кістки жертви залишаються цілими, тому не має змоги вивести закономірності їх фрагментації. Основна маса остеологічних решток 3-ї розмірної категорії належали таким видам, як: куріпка сіра (*Perdix perdix* L.), галка (*Corvus monedula* L.), голуб сизий (*Columba livia* Gm.), сорока (*Pica pica* L.); 4-ї розмірної категорії – грак (*Corvus frugilegus* L.) (основна частина кісткової маси), ворона сіра (*Corvus cornix* L.) та дрібні представники роду *Anas*.

Аналізували кістки, що добре зберігаються та індентифікуються. До них належать такі, як зап’ястя (carpometacarpus – CMC), ліктьова (ulna – ULN), плечова (humerus – HUM), стегнова (femur – FEM), гомілкова (tibitarsus – TIB) кістки, коракоїд (coracoideum – COR) та цівка (tarsometatarsus – TMT). У решти кісток є низка недоліків особливостей морфо-анатомічної будови, які заважають проведенню такого аналізу. Так, для складної крижової кістки (synsacrum), лопатки (scapula) та ключиці (clavicula) важко визначити тип фрагментації. Деякі кістки, такі як кіль (sternum), дуже рідко трапляються не фрагментованими. Інші, навпаки, як правило, трапляються в знахідках цілими і дуже рідко бувають фрагментованими (фаланги пальців та інші дрібні кістки), що заважає на основі таких кісток робити висновки про походження цих решток.

Під час досліджень використана типологія фрагментації за V. Laroulandie [5] з нашими модифікаціями. Для довших кісток застосовано спрощену систему позначення фрагментації. Пункт F для довгих кісток, таких як ulna, humerus та tibia

не використовували, а обмежилися лише п’ятизональним поділом цих кісток для уніфікації фрагментації. Для цього було об’єднано пункти C і D в один (рис. 1). У різних видів птахів довжина гумеруса значно коливається і, наприклад, у птахів, що мають короткий СМС, припутня (*Columba palumbus*) чи голуба сизого, важко визначити чітку різницю між C і D зонами поділу. З цією метою їх об’єднали і для всіх типів кісток використали п’ятизональну систему фрагментації. До всіх пунктів модифікації фрагментації додали ще один – FULL, що є схожим до пункту AE. Відмінність цих двох параметрів полягає в тому, що для пункту AE характерна наявність певних пошкоджень на проксимальних чи дистальних епіфізах, тоді як FULL-кістки не мають жодних видимих пошкоджень. Така система дозволяє повніше описати типологію фрагментації пташиних кісток.

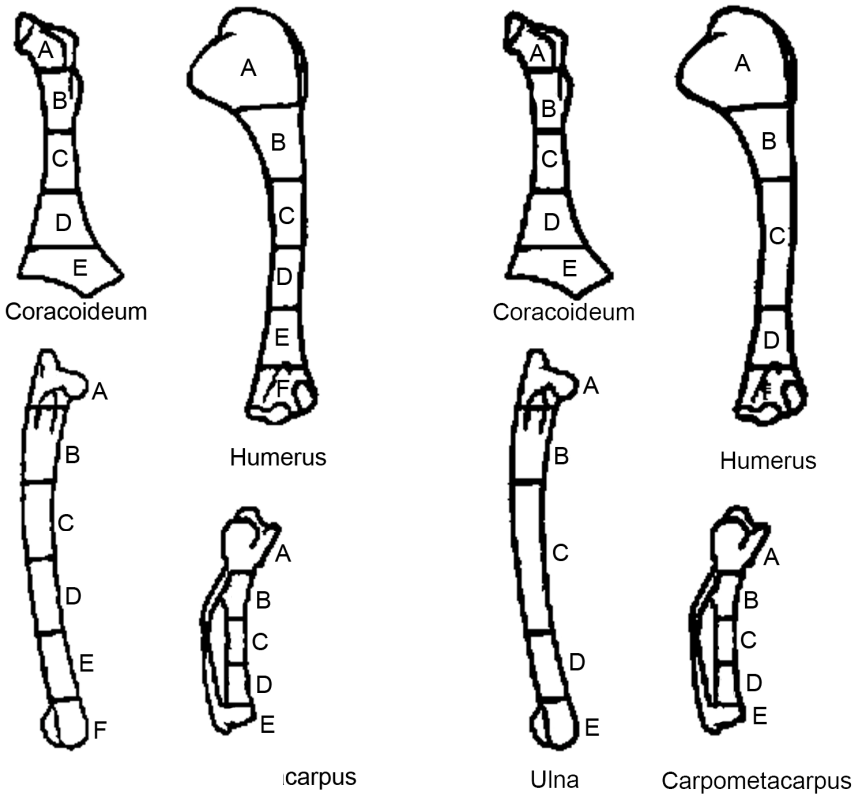


Рис. 1. Спосіб позначення фрагментації кісток (за V. Laroulandie, 1996).
Fig. 1. The manner of showing fragmentation of bird bones (V. Laroulandie, 1996).

Умовні позначення: Зона A – зона проксимального епіфіза. Зона B – зона проксимального постепіфіза, де добре помітний перехід (зменшення товщини кістки) від епіфіза до діафізної зони. Зона C – діафізна зона. Зона D – зона дистального преепіфіза. Як і в зоні B видно перехід від діафізу до дистального епіфізу.

Результати досліджень та їх обговорення

У результаті досліджень виявлено наступні особливості остеологічного матеріалу, придатні для диференціації походження тафокомплексів: репрезентативність, фрагментація і перфорація.

При аналізі репрезентативності остеологічного матеріалу у зборах важливе значення мають співвідношення остеологічних решток ссавців і птахів, а також співвідношення різних кісток.

Співвідношення решток ссавців і птахів у рештках з кормового столика пугача становили 75,5% і 23,7% за кількістю та 78,9% і 19,8% відповідно за біомасою. При дослідженнях пелеток пугача на території Румунії [9] отримано подібні результати – 83,7% ссавців і 15,8% птахів за кількісним співвідношенням та 83,4% ссавців і 16,5% птахів за біомасою. Таке переважання відношення птахів до ссавців у наших дослідженнях показує, що не всі кістки (особливо великі) заковтуються і потрапляють в пелетку, частина може залишатися на кормовому столику, місці розбору жертви. Ще одним поясненням такої невідповідності можуть бути регіональні особливості харчування пугача. Оскільки структура кісток птахів набагато крихкіша, ніж у ссавців, то не можна сподіватись, що такий розподіл збережеться у тафокомплексі, особливо якщо це стосується раннього голоцену – пізнього плейстоцену. Співвідношення решток птахів до решток ссавців варто використовувати як критерій для з'ясування походження тафокомплексів лише ближчих часових періодів.

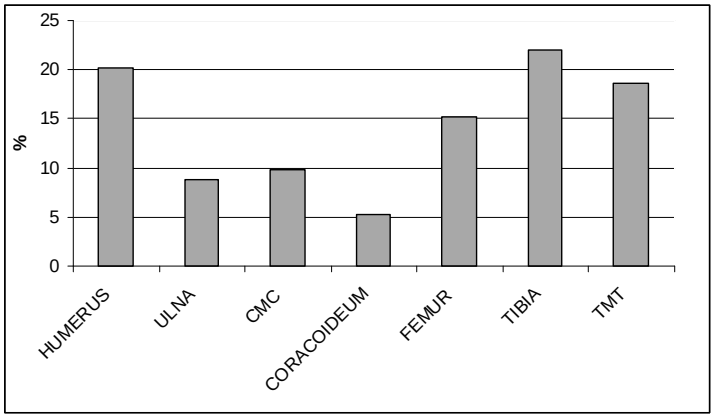


Рис 2. Співвідношення остеологічних решток птахів з кормового столика пугача.
Fig. 2. Percentage correlation between bird bones from food table of Eagle Owl.

Що стосується співвідношення різних типів кісток у остеологічних рештках, то M. Baales, базуючись на власних матеріалах та даних C. Mourer-Chauvire [1, 8], припустив, що співвідношення CMC+TMT до HUM+FEM можуть бути показовими при встановленні походження решток птахів з тафокомплексів. Дослідження були проведені на фонових видах – білій (*Lagopus lagopus* L.) та тундровій куріпках (*L. mutus* (Montin), і показали, що у тафокомплексах антропогенного походження

частіше трапляються humerus та femur (не менше 50%) від загальної кількості знахідок і майже не буває tarsometatarsus (менше 5%), тоді як у комплексах зоогенного походження (наслідки життєдіяльності хижаків) кількість tarsometatarsus становить понад 50%, що в сумі з carpometacarpus дає понад 70%. У наших дослідженнях така закономірність не виявлена (рис. 2). На відміну від M. Baales та C. Mourer-Chauvire, ми досліджували остеологічний матеріал не окремого виду в раціоні пугача, а всіх видів, що належать до 3-4-ї розмірної категорії. Ймовірно, це могло вплинути на кінцевий результат.

Фрагментація кісток найбільш показова ознака для виявлення походження танатокомплексу. Під час наших досліджень виявлено наступні особливості фрагментації кісток з пелеток пугача (таблиця).

Humerus

Фрагментація гумеруса переважно відбувається у проксимальній зоні. Але це характерно лише для 4-ї розмірної категорії птахів, тоді як для 3-ї – властива повна збереженість гумеруса. Ймовірно, що кістки гумеруса дрібних птахів не зазнають фрагментації під час розбору тушки жертви, заковтуються повністю і видаляються разом з пелеткою неушкодженими.

Ulna та Coracoideum

Через низьку чисельність цих кісток в нашій вибірці важко говорити про певну закономірність фрагментування, як у 3-й так і в 4-й розмірних категоріях.

Carpometacarpus

Основна частина решток або не зазнавали фрагментації, або зазнавала руйнації *os metacarpale* разом із дистальним епіфізом.

Femur

Так само, як і humerus, фрагментація стегнової кістки сконцентрована в зоні AB-AD. Ймовірно, що це пов’язано з концентрацією м’язів у цій ділянці і для того, щоб розчленити їх пугачу необхідно вдатися до фрагментації стегнової кістки. Як і у випадку плечової кістки, в основному, ця закономірність стосується птахів 4-ї розмірної категорії.

Tibia

Фрагментація цієї кістки, в основному, відбувається в напрямку дистального епіфізу (зони BE-DE). Ймовірно тому, що tibia належить до довгих кісток і легко ділиться навпіл. На гомілковій кістці концентрується велика кількість м’язової тканини, що збільшується у проксимальному напрямку. Тут спостерігається основна частина поділів цієї кістки, що зумовлено концентрацією в цьому місці механічного впливу з боку пугача.

Tarsometatarsus

Навколо цівки немає скупчення м’язової тканини, тому для пугача вона не є цікавим об’єктом для споживання. Це прослідковується в тому, що майже третина цівок зберігаються цілими в 4-й розмірній категорії та понад половина в 3-й. У третини кісток в 4-й розмірній категорії відсутній проксимальний епіфіз. Це можна пояснити тим, що під час розбору пугач намагається позбутися малопривабливих, з точки зору харчової цінності, частин тіла, і при відриванні цівки пошкоджується її проксимальний епіфіз.

Таблиця

Розподіл кісткових решток за типом фрагментації з кормового столика пугача
Tab. Distribution of bird bone fragmentation from the food table of Eagle Owl

Bones / Type of fragments	HUM		ULN		CMC		COR		FEM		TIB		TMT		Gen.sum	
	III	IV	III	IV	III	IV	III	IV	III	IV	III	IV	III	IV	III	IV
FULL	8	-	3	1	5	5	1	2	5	4	3	-	15	13	40	25
A	-	12	-	-	-	-	-	-	-	3	1	3	-	-	1	18
AB	-	14	-	5	2	5	1	-	4	12	1	10	-	-	8	46
AC	2	4	3	7	1	7	-	-	2	6	3	3	-	-	11	27
AD	-	3	-	3	5	2	2	1	3	3	-	6	-	1	10	19
AE	2	1	-	-	1	3	3	3	-	3	-	-	3	6	9	16
B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BC	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	2	-
BD	1	5	1	-	-	-	-	-	1	1	-	10	1	3	4	19
BE	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	1	9	2	17	5	26
C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CD	-	2	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	2	2
CE	3	4	7	7	-	1	-	3	-	3	6	13	-	6	16	37
D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DE	5	5	1	-	-	-	-	1	-	6	4	14	2	1	12	27
E	1	3	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	4
□	**23**	**53**	**17**	**16**	**14**	**23**	**10**	**10**	**15**	**42**	**19**	**64**	**23**	**47**	**121**	**255**
Gen.sum.	**76**		**33**		**37**		**20**		**57**		**83**		**70**		**376**	

Наявність кісток за типом фрагментації B, C, D є рідкісним і в наших дослідженнях таких решток не виявлено. Відсутність окремих решток цих зон пояснюється значною крихкістю, тому елементи цих зон або поїдаються, або зберігаються в невеликих кількостях, але спареними (BC, CD, BD).

При аналізі остеологічного матеріалу з пелеток пугача виявлено 27 кісток, що мають сліди перфорації (рис. 3). В основному, такі сліди відмічені на плечових кістках. Діаметр отвору сягає від 1,3 до 4,1 мм. Основна кількість отворів має округлу форму, невелика частина має довгасту форму і розташовані вони в епіфізних зонах (AB, DE). Аналогічні сліди спостерігала V. Laroulandie [7] на прикладі кісток *Columba sp*.

Рис. 3. Вплив пугача на різні частини решток птахів.
Fig. 3. Eagle Owl impact on different parts of bird remains.

Висновки

Базуючись на аналізі сучасних остеологічних решток, що накопичились внаслідок харчування пугача, з'ясовано, що використовувати показники репрезентативності і співвідношення кісток для встановлення походження тафокомплексу необхідно з обережністю. Отримані нами дані співвідношення кісток (CMC+TMT до HUM+FEM) не відповідають моделі, описаній в літературних джерелах. Виявлені закономірності у розподілі фрагментованості між різними типами кісток птахів і певні ознаки притаманні остеологічним решткам з пелеток пугача. Особливо показовою ознакою зоогенного походження тафокомплексу може бути перфорованість кісток. Однак, слід пам’ятати, що при формуванні сучасного танатокомплексу (в нашому випадку решток харчування пугача) на його склад впливає невелике число факторів. При формуванні тафокомплексу існує багато факторів, що змінюють типологію фрагментації та співвідношення його елементів. У низці робіт вказується, що специфічні ознаки остеологічнх решток жертв хижаків можуть частково або повністю зникати при постосадовому процесі [2, 5, 6]. Тому, при визначенні історії формування тафокомплексів, дані отримані нами, можуть використовуватись як додаткові.

Подяка. Автор вдячний М.В. Дребету за надані матеріали, що використані в статті.

1. Baales M., Accumulation of bones of Lagopus in late Pleistocene sediments. Are they caused by Man or Animals? // Cranium, 1992. – 9 (1). – P. 17-22.
2. Bocheński Z.M., Tomek T. Preservation of Bird Bones: Erosion Versus Digestion by Owls // International Journal of Osteoarchaeology, 1997. – 7 (4). – P. 372-387.
3. Bonnichsen R. Constructing taphonomic models: theory, assumptions, and procedures // Bonnichsen R. et Sorg M. H. (Eds.). Bone Modification. Orono: Center for the study of the first americans, University of Maine, 1989. – P. 515-526.
4. Cohen A., Serjeantson D. A manual for the identification of bird bones from archaeological sites. Revisited edition. – London: Archetype Publications, 1996. – 116 p.
5. Laroulandie V. Etude archéozoologique de la faune aviaire de la grotte des Eglises (Ariège) // Mémoire de D.E.A. (Anthropologie option Préhistoire). – Bordeaux: Université de Bordeaux, 1996. – I. – P. 45-54.
6. Laroulandie V. Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège) // Thèse d'Université. Université de Bordeaux, – 2000. – I. – 396 p.
7. Laroulandie V. Damage to pigeon long bones in pellets of the Eagle Owl *Bubo bubo* and food remains of Peregrine Falcon *Falco peregrinus*: zooarcheological implications // Acta zool. cracov.– Krakow, 2002. – 45 (special issue). – P. 331-339.
8. Mourer-Chauviré C. Les oiseaux dans les habitats paléolithiques: gibier des hommes ou proies des rapaces? // Grigson C. et Clutton-Brock J. (Eds.). Animals and Archaeology: 2. Shell Middens, Fishes and Birds. – Oxford: BAR International Series, 1983. – 183. – P. 111-124.
9. Sándor A.D., Ionescu D.T. Diet of Eagle Owl (*Bubo bubo*) in Brasov, Romania // Norht-West Journal of Zoology, 2009. – Vol. 5, № 1 – P. 170-179.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: ChervonyE@gmail.com

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 191-198

УДК 594.38

І.О. Балашов

НАЗЕМНІ МОЛЮСКИ (GASTROPODA, PULMONATA) ПОЛТАВСЬКОЇ ОБЛАСТІ

Балашев И.А. **Наземные моллюски (Gastropoda, Pulmonata) Полтавской области** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 191-198.

В Полтавской области зарегистрировано 49 видов наземных моллюсков. Отмечено обеднение видового состава наземных моллюсков широколиственных лесов области в сравнении с соседними областями, расположенными западнее и севернее. Моллюски *T. costulata* і *V. excentrica* не отмечались в других природных зонах Левобережной Украины, возможно, их ареал на территории Украины ограничен преимущественно лесостепной зоной и западом Украины.

Balashov I.A. **Land mollusks (Gastropoda, Pulmonata) of the Poltawa region** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 191-198.

The 49 species of the land mollusks were registered in the Poltawa region. Species composition of land mollusks, which were registered in broad-leaved forests, is poor in comparison with near West and North regions. The species *T. costulata* and *V. excentrica* were not registered in other nature zones of Left-bank Ukraine. It is possible that greater part of their range in Ukraine limited by Forest-Steppe zone and Western Ukraine.

Видовий склад наземних молюсків України вивчено досить нерівномірно. У той час як для лівобережних степової зони і зони мішаних лісів існують відносно детальні фауністичні списки наземних молюсків [1, 8], для лівобережного лісостепу не існує даних XX-XXI ст., за винятком деяких епізодичних свідчень. Тож дослідження видового складу наземних молюсків цієї території є особливо доцільним.

Перші свідчення щодо видового складу наземних молюсків Полтавщини з'явилися ще в першій половині XIX ст. у працях І. Криницького [17, 18]. Але в подальшому наземні молюски Полтавської області практично не вивчалися, були опубліковані лише фрагментарні дані по окремим видам [7, 10, 14]. Загалом у літературі для Полтавської області згідно сучасної систематики вказується лише 9 видів наземних молюсків, у той час як для сусідніх західних і північних областей ця цифра є більшою у декілька разів [1, 4, 5, 6].

Матеріал і методика досліджень

Збір матеріалу здійснювали в червні та серпні 2006 р. на території Лубенського, Миргородського, Шишацького, Зінківського та Диканського р-нів Полтавської обл. Були обстежені найбільші за площею та найбільш збережені масиви широколистяних лісів біля с. Мгар (Лубенський р-н), с.м.т. Диканька (Диканський р-н), с.м.т. Опішня (Зінківський р-н), с. Яреськи (Шишацький р-н). Була досліджена заплава найбільших річок області – Удаю, Сули, Хорола, Псла та Ворскли. Досліджено степові луки в околицях м. Лубни, м. Миргород і с.м.т. Шишаки. Матеріал збирали та опрацьовували за стандартними методиками [7, 12, 13, 16]. Загалом було зібрано

близько 3,5 тис. особин 42 видів наземних молюсків, з яких 1075 особин 34 видів були передані на зберігання до малакологічного фонду Державного природознавчого музею НАН України (надалі в тексті – ДПМ). Молюсків роду *Oxyloma* визначали із залученням ознак анатомічної будови (визначення Н.В. Гураль-Сверлової). Також були використані матеріали з колекції Зоологічного інституту РАН (надалі в тексті – ЗІН).

Автор висловлює подяку за допомогу при визначенні матеріалу, надання інформації та цінних порад с.н.с. ДПМ к.б.н. Н.В. Гураль-Сверловій, а також с.н.с. Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України к.б.н. О.О. Байдашнікову.

Результати досліджень

На обстеженій території зареєстровано загалом 49 видів наземних молюсків, що належать до 22 родин. Анотований список видів подано нижче. У дужках вказані інвентарні номери, під якими частина згаданого матеріалу зберігається в малакологічному фонді ДПМ.

1) *Carychium minimum* Müller, 1774, родина Ellobiidae (інв. № 2382, 2393, 2394).

Зареєстрований у підстилці всіх досліджених заплав річок, на березі ставка у с.м.т. Шишаки, а також вздовж струмка у грабово-дубовому лісі на території урочища Мгарська Дача (Лубенський р-н).

2) *Carychium tridentatum* (Risso, 1826), родина Ellobiidae (інв. № 2370, 2381).

Зареєстрований у підстилці всіх досліджених масивів широколистяного лісу. Здебільшого трапляється вздовж струмків та у ярах, де представники цього виду часто досягають великої щільності.

3) *Succinea putris* (Linnaeus, 1758), родина Succineidae (інв. № 2365, 2388).

Мешкає у трав'яному ярусі в заплавах річок, по берегах стоячих водойм, вздовж струмків тощо. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

4) *Succinella oblonga* (Draparnaud, 1801), родина Succineidae (інв. № 2364, 2416).

Населяє підстилку різноманітних фітоценозів, але найчастіше трапляється в широколистяних лісах, рідше – в заплавних фітоценозах, на суходільних луках тощо. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

5) *Oxyloma elegans* (Risso, 1826), родина Succineidae (інв. № 2235).

Одна жива особина зареєстрована на рослині біля урізу води у заплаві р. Хорол (м. Миргород).

6) *Oxyloma sarsii* (Esmark, 1886), родина Succineidae (інв. № 2234, 2236).

Великі популяції зареєстровано на рослинах біля урізу води в заплавах річок Псел і Хорол.

7) *Acanthinula aculeata* (Müller, 1774), родина Valloniidae (інв. № 2389).

Зареєстрований лише в підстилці грабово-дубового лісу на території урочища Мгарська Дача (Лубенський р-н).

8) *Vallonia costata* (Müller, 1774), родина Valloniidae (інв. № 2407, 2244, 2426, 2420).

Трапляється в підстилці різноманітних фітоценозів, але найбільшої чисельності досягає в широколистяних лісах, особливо вздовж струмків. Досить часто трапляється також у заплавних фітоценозах, на суходільних луках тощо. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

9) *Vallonia pulchella* (Müller, 1774), родина Valloniidae (інв. № 2377, 2425, 2421, 2428).

Аналогічно до попереднього виду, мешкає в підстилці широкого спектра фітоценозів, але віддає перевагу лукам. Рідко трапляється в широколистяних лісах, частіше – у заплавних лісах. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

10) *Vallonia enniensis* (Gredler, 1856), родина Valloniidae

У колекції ЗІН присутні черепашки цього виду, зібрані у Гадяцькому р-ні на березі р. Грунь (1917 р.).

11) *Vallonia excentrica* Sterki, 1893, родина Valloniidae (інв. № 2366).

Зареєстрований у підстилці степових лук у околицях с.м.т. Шишаки і м. Лубни.

12) *Cochlicopa lubrica* (Müller, 1774), родина Cochlicopidae (інв. № 2379, 2411, 2417).

Часто трапляється в підстилці широкого спектра фітоценозів, за виключенням широколистяних лісів. У широколистяних лісах виявлявся рідко, виключно вздовж струмків. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

13) *Cochlicopa lubricella* (Porro, 1838), родина Cochlicopidae (інв. № 2376, 2385, 2402, 2405, 2406, 2413).

Зареєстрований у підстилці всіх досліджених масивів широколистяних лісів, де трапляється дуже часто. В інших фітоценозах трапляється рідко.

14) *Cochlicopa nitens* (Gallenstein, 1848), родина Cochlicopidae (інв. № 2380, 2418).

Зареєстрований у заплавах річок Псел, Хорол і Сула, а також вздовж струмка у широколистяному лісі на території урочища Мгарська Дача (Лубенський р-н).

15) *Pupilla muscorum* (Linnaeus, 1758), родина Pupillidae (інв. № 2368, 2390, 2404).

Часто трапляється на сухих луках, степових ділянках. Зареєстрований на території Шишацького, Миргородського та Лубенського р-нів.

16) *Vertigo pusilla* Müller, 1774, родина Vertiginidae (інв. № 2371, 2414).

Переважно поодинокі особини трапляються в підстилці широколистяних лісів, рідше – в заплавних лісах. Зареєстрований на території усіх досліджених районів, крім Миргородського.

17) *Vertigo pygmaea* (Draparnaud, 1801), родина Vertiginidae

У колекції ЗІН присутні черепашки цього виду з Гадяцького р-ну (імовірно, 1916 р.).

18) *Vertigo antivertigo* (Draparnaud, 1801), родина Vertiginidae (інв. № 2397).

Зареєстрований у двох точках – у підстилці біля невеликого озерця у заплавному рідколіссі р. Псел (околиці с.м.т. Шишаки), а також у підстилці вздовж струмка у широколистяному лісі на території урочища Мгарська Дача (Лубенський р-н).

19) *Vertilla angustior* (Jeffreys, 1830), родина Vertiginidae (інв. № 2415).

Зареєстрований лише в листяному лісі в околицях с.м.т. Шишаки на схилах заплави р. Псел.

20) *Columella edentula* (Draparnaud, 1805), родина Truncatellinidae (інв. № 2378, 2401).

Зареєстрований у підстилці широколистяних лісів на території Шишацького і Лубенського р-нів.

21) *Truncatellina cylindrica* (Férussac, 1807), родина Truncatellinidae

У колекції ЗІН присутні черепашки цього виду з Гадяцького р-ну (імовірно, 1916 р.).

22) *Truncatellina costulata* (Nilsson, 1822), родина Truncatellinidae (інв. № 2369).

Кілька особини з цілком сформованим устям були зібрані автором у підстилці дубового лісу між с. Яреськи та с.м.т. Шишаки (Шишацький р-н). Також представники цього виду були зареєстровані 23 березня 1990 року в дубовому лісі біля с. Приходьки та с. Білоцерківці в Пирятинському р-ні (за усним повідомленням к.б.н. О.О. Байдашнікова). У колекції ЗІН присутні черепашки цього виду з околиць Гадяча та села Червоний Кут Гадяцького р-ну (1916 р.).

23) *Chondrula tridens* (Müller, 1774), родина Enidae.

Мешкає на сухих луках і степових ділянках. Зареєстрований на території Шишацького та Лубенського р-нів.

24) *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803), родина Clausiliidae (інв. № 2367, 2396, 2403, 2422).

Зареєстрований у мертвій деревині в усіх досліджених масивах широколистяних лісів.

25) *Bulgarica cana* (Held, 1836), родина Clausiliidae (інв. № 2373).

Кілька особин зареєстровано в мертвій деревині на території грабово-дубового лісу в урочищі Мгарська Дача (Лубенський р-н).

26) *Laciniaria plicata* (Draparnaud, 1801), родина Clausiliidae (інв. № 2372, 2408).

Кілька особин зареєстровано в мертвій деревині в широколистяних лісах Лубенського та Миргородського р-нів.

27) *Punctum pygmaeum* (Draparnaud, 1801), родина Punctidae (інв. № 2374, 2419).

Часто трапляється в підстилці суходільних і заплавних лісів, найчастіше широколистяних. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

28) *Discus ruderatus* (Férussac, 1821), родина Discidae (інв. № 2387, 2412).

Досить часто трапляється в мертвій деревині широколистяних лісів. Зареєстрований на території усіх досліджених районів, крім Диканського.

29) *Euconulus fulvus* (Müller, 1774), родина Euconulidae (інв. № 2392, 2399).

Часто трапляється в підстилці суходільних і заплавних лісів, найчастіше широколистяних. Зрідка трапляється також на відкритих ділянках. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

30) *Zonitoides nitidus* (Müller, 1774), родина Gastrodontidae (інв. № 2383, 2395).

Часто трапляється в заплавах річок, по берегах стоячих водойм, вздовж струмків тощо. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

31) *Vitrea crystallina* (Müller, 1774), родина Zonitidae.

Зареєстрований 23.03.1990 р. в яру в дубовому лісі біля с. Приходьки та с. Білоцерківці в Пирятинському р-ні (за усним повідомленням к.б.н. О.О. Байдашнікова).

32) *Aegopinella minor* (Stabile, 1864), родина Zonitidae (інв. № 2386, 2429, 2431, 2432, 2433).

Зареєстрований у підстилці в усіх досліджених масивах широколистяних лісів, де трапляється дуже часто. В інших фітоценозах трапляється рідко.

33) *Perpolita hammonis* (Storm, 1765), родина Zonitidae (інв. № 2410, 2427, 2430).

Населяє різноманітні фітоценози, але найчастіше трапляється у вологих лісах. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

34) *Perpolita petronella* (L. Pfeiffer, 1853), родина Zonitidae

У колекції ЗІН присутні черепашки цього виду з Гадяцького р-ну (імовірно, 1916 р.).

35) *Vitrina pellucida* (Müller, 1774), родина Vitrinidae (інв. № 2384, 2409).

Трапляється переважно в підстилці суходільних лісів, дещо рідше – на лучних ділянках, у заплаві. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

36) *Limax maximus* Linnaeus, 1758, родина Limacidae.

Зареєстрований у м. Лубни та за його межами вздовж р. Сула на обох її берегах у різних стаціях.

37) *Limax cinereoniger* Wolf, 1803, родина Limacidae.

Зареєстрований у різноманітних стаціях в усіх досліджених масивах широколистяних лісів.

38) *Deroceras laeve* (Müller, 1774), родина Agriolimacidae.

Зареєстрований у підстилці заплав річок Псел, Хорол і Сула.

39) *Deroceras reticulatum* (Müller, 1774), родина Agriolimacidae.

Трапляється в різноманітних стаціях будь-яких вологих фітоценозів, але переважно в антропогенних ландшафтах. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

40) *Boettgerilla pallens* Simroth, 1912, родина Boettgerillidae.

Одну особину зареєстровано в листяній підстилці дендропарку м. Лубни.

41) *Arion subfuscus* (Draparnaud, 1805), родина Arionidae.

Трапляється в різноманітних стаціях будь-яких вологих фітоценозів, зокрема антропогенних. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

42) *Arion fasciatus* (Nilsson, 1823), родина Arionidae.

Кілька особин зареєстровано в листяній підстилці дендропарку м. Лубни.

43) *Fruticicola fruticum* (Müller, 1774), родина Bradybaenidae (інв. № 2361).

Зареєстрований у різноманітних стаціях в усіх досліджених заплавах річок.

44) *Helix pomatia* Linnaeus, 1758, родина Helicidae (інв. № 2360).

Зареєстрований лише в дубово-грабовому лісі на території урочища Мгарська Дача (Лубенський р-н).

45) *Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821), родина Helicidae (інв. № 2224, 2363).

Трапляється в різноманітних фітоценозах, але перевагу надає лукам. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

46) *Xeropicta derbentina* (Krynicki, 1836), родина Hygromiidae (інв. № 2229).

Кілька особин, зібраних у серпні 2006 р. в с.м.т. Семенівка (Семенівський р-н) на території цукрового заводу та в його околицях, зберігається в малакологічному фонді ДПМ (збір Т.Г. Стойко, В. Горбенко; визначення Н.В. Сверлової; анатомічно перевірений матеріал).

47) *Pseudotrichia rubiginosa* (Schmidt, 1853), родина Hygromiidae (інв. № 2391, 2398).

Часто трапляється навколо різноманітних водойм, найчастіше у заплавах річок. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

48) *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758), родина Hygromiidae

У колекції ЗІН присутні черепашки цього виду з Гадяцького р-ну (1916 р.).

49) *Euomphalia strigella* (Draparnaud, 1801), родина Hygromiidae (інв. № 2362, 2400, 2423).

Мешкає в різноманітних фітоценозах. Найчастіше трапляється в широколистяних лісах, але відмічений в усіх досліджених типах лісів, на степових луках тощо. Зареєстрований на території усіх досліджених районів.

Крім того, в агроландшафтах с.м.т. Шишаки було виявлено ювенільні особини слизняків з родини Agriolimacidae, які ймовірно належали до виду *Deroceras agreste* (Linnaeus, 1758), але їхню видову належність не вдалося встановити остаточно через не повністю сформовану статеву систему.

Для Полтавської області також згадувався молюск *Pupilla bigranata* (Rossmässler, 1839) [7]. Але дослідження у ЗІН матеріалів, на яких базувалася ця вказівка, показало, що матеріал було зібрано у верхніх шарах осадових порід (що зазначено в етикетках) разом з викопними черепашками *Vallonia tenuilabris* (Braun, 1843). Тож, імовірно, цей матеріал також є викопним. Присутність на території Полтавської області рецентних представників *P. bigranata* потребує підтвердження.

Більшість зареєстрованих видів має широкий ареал (голарктичний, палеарктичний або різні типи європейського) і є нативними для дослідженої території [7, 9, 12, 13, 16]. Слизняк *B. pallens* має кавказьке походження, для України цей вид є чужорідним [7, 9]. Східно-середземноморський вид *X. derbentina* в Україні відомий з Причорномор'я та Криму [7, 9, 12]. Як і попередній вид, до Полтавщини, імовірно, потрапив унаслідок антропохорії, адже ця знахідка є найбільш північною для *X. derbentina* і здійснена в урбанізованому середовищі. Чужорідними для Наддніпрянщини вважаються також *L. maximus* і *H. pomatia* [1, 7, 9, 12]. Але їхня колонізація почалася настільки давно, що частина популяцій цих видів перейшла до існування у відносно природних фітоценозах, які не зазнавали кардинальних трансформацій унаслідок людської діяльності. Особливо це стосується останнього виду. Знахідка *H. pomatia* лише в добре збереженому грабово-дубовому лісі на території урочища Мгарська Дача, де було зареєстроване найбільше різноманіття лісових наземних молюсків серед усіх досліджених територій Полтавської області, та відсутність цього виду в навколишніх населених пунктах примушує замислитися, чи не є *H. pomatia* нативним для цієї території видом. Адже не існує суттєвих географічних бар'єрів між Карпатами, де *H. pomatia*, без сумніву, є нативним видом [7, 12, 16], і Наддніпрянщиною. До того ж автором було здійснено низку знахідок цього виду далеко за межами населених пунктів у широколистяних лісах Вінницької та Черкаської областей. Але, за літературними даними [10], *H. pomatia* зареєстрований також у заплаві р. Сула, до якої прилягає урочище Мгарська Дача. Крім того, до урочища Мгарська Дача прилягає територія Мгарського монастиря XVII ст., який свого часу міг бути джерелом інвазії. Можливо, чужорідними для Полтавщини є також *A. fasciatus* і *D. reticulatum*, що були виявлені лише або переважно в урбанізованих біотопах. Природний ареал цих видів вважається точно не встановленим [9].

Загалом видовий склад наземних молюсків Полтавської області подібний до сусідніх західних і північних областей. З 47 видів, відомих для Полтавської області (за літературними та власними даними), 36 є спільними з лівобережним Поліссям [1], 41 – з Черкаською областю [4–6]. Дещо менш подібним є видовий склад лівобережної степової зони [8] – лише 25 спільних видів. Відмічена відсутність

деяких лісових видів, які досить регулярно трапляються у широколистяних лісах сусідніх західних та північних областей – *Lehmannia marginata* (Müller, 1774), *Malacolimax tenellus* (Müller, 1774), *Aegopinella pura* (Alder, 1830), *Vertigo substriata* (Jeffreys, 1830), *Cochlodina orthostoma* (Menke, 1830), *Vitrea contracta* (Westerlund, 1871), *Platyla polita* (Hartmann, 1840) та ін. А інші лісові види, які є цілком звичайними для сусідніх областей, наприклад, *L. plicata*, *C. edentula* і *A. aculeata*, відмічені тут лише поодиноко в найбільших лісових масивах області. Це можна пояснити відносно невеликою загальною площею широколистяних лісів Полтавщини та меншою їх збереженістю у порівнянні з сусідніми західними і північними областями. Найчастіше в широколистяних лісах області трапляються молюски *C. lubricella*, *Ae. minor* (у підстилці) і *C. laminata* (у підстилці та мертвій деревині). У заплавних фітоценозах Полтавської області відмічене приблизно таке ж видове різноманіття наземних молюсків, що й на території сусідніх областей.

Поширення на території України двох виявлених видів, вірогідно, пов’язане переважно саме з лісостеповою зоною. Це *T. costulata* і *V. excentrica*, які не відомі для Українського Полісся [1], відсутні або майже повністю відсутні у степовій зоні України [8], але натомість регулярно відмічалися в лісостеповій зоні [4-6]. Винятком поки що є лише знахідка *T. costulata* у північній частині Дніпропетровської області [8]. Ареал *V. excentrica* у Східній Європі не є остаточно встановленим у зв’язку зі зміною видового діагнозу цього виду в 1996 р. Дж. Гербером [15]. Деякі більш ранні вказівки *V. excentrica* для України можуть стосуватися більш звичайного *V. pulchella*.

Такі види, як *A. aculeata*, *L. plicata*, *B. cana* і *V. crystallina*, на території Полтавської області були зареєстровані лише в лісових ярах. Перші три види досить часто трапляються на території сусідніх західних і північних областей також на ділянках лісу без виражених форм мезорельєфу. Це свідчить про істотну роль ярів у існуванні згаданих видів на дослідженій території, що спостерігалося для низки видів також у правобережному Придніпров’ї [4–6], на Подільській височині [3], Молдовській височині [2], Валдайській височині [11] та на інших територіях. Сприятливість ярів для рідкісних для цієї території видів наземних молюсків пов’язана перш за все з мікрокліматом ярів. У першу чергу це цілорічна висока вологість і згладжені перепади температури. Крім того, важкодоступність рельєфу ярів сприяє зниженню антропогенного навантаження. Зокрема, у зв’язку з тим, що у більшості випадків з ярів значно складніше вивезти зрубані дерева, рубки часто оминають цю форму рельєфу.

Висновки

Таким чином, для Полтавської області на сьогодні відомо 49 видів наземних молюсків, з яких 41 вперше згадані у цій роботі. Видовий склад наземних молюсків загалом подібний до такого у сусідніх західних і північних областях. Проте відмічено відсутність деяких видів, які трапляються у широколистяних лісах сусідніх областей. А деякі звичайні для сусідніх областей лісові види молюсків трапляються тут тільки у найбільших лісових масивах і лише в ярах. Ареал таких видів, як *T. costulata* і *V. excentrica* на території України, можливо, пов'язаний переважно з Лісостепом і західною частиною країни.

1. Байдашников А.А. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение 1. Видовой состав и связь моллюсков с растительным покровом // Вестник зоол. – 1992. – № 4. – С. 13-19.
2. Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda, Pulmonata) заповедника Кодры (Молдова) // Вестник зоол. – 1993. – № 4. – С. 10-15.
3. Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda, Pulmonata) заповедника "Медоборы" (Подольская возвышенность) // Вестник зоол. – 2002. – Т. 36, № 2. – С. 73-76.
4. Балашев И.А. Значение лесных оврагов в распространении наземных моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Каневской возвышенности // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. – Вип. 2. – Житомир, 2006. – С. 19-22.
5. Балашов І.О., Лукашов Д.В. Наземні молюски Канівського природного заповідника // Заповідна справа в Україні. – 2007. – Т. 13, вип. 1-2. – С. 75-79.
6. Корнюшин А.В. Наземная малакофауна грабово-дубовых лесов среднего Приднепровья. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1988. – Т. 187. – С. 109-120.
7. Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 512 с.
8. Сверлова Н.В., Мартинов В.В., Мартинов А.В. До вивчення наземної малакофауни (Gastropoda, Pulmonata) південно-східної частини України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2006. – Вип. 22. – С. 35-46.
9. Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. – Львов, 2006. – 225 с.
10. Хлус Л.Н., Хлус К.Н. Распространение *Helix pomatia* L. на территории Украины // Чтения памяти А.А. Браунера: Материалы 3-й междунар. науч. конф. – Одесса: Астропринт, 2003. – С. 54-56.
11. Шиков Е.В. Влияние рельефа и озерно-речной сети на современное распространение наземных моллюсков в центре русской равнины // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. – Т. 135. – С. 67-75.
12. Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. – Л.: Наука, 1978. – 384 с. – (Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 6. Нов. сер. № 117).
13. Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). – Л.: Наука, 1984. – 399 с. – (Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 6. Нов. сер. № 130).
14. Boettger O. Zur Molluskenfauna des russischen Gouvernements Poltawa, Perm und Orenburg // Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. – 1889. – B. 21. – S. 120-133.
15. Gerber J. Revision der Gattung *Vallonia* Risso 1826. (Mollusca: Gastropoda: Valloniidae) // Schrift. Malacozool. – 1996. – H. 8 – S. 1-169.
16. Kerney M.P. Cameron R.A.D., Jungbluth J.H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. – Hamburg; Berlin: Parey, 1983. – 384 s.
17. Krynicki I. Novae species aut minus cognitac e Chondri, Bulmi peristomae helicisque generibus praecipue Rossiae meridionalis observatae // Bull. de la Soc. Nat. Moscou. – 1833. – 6. – C. 391-436.
18. Krynicki I. Helices proprie dictae hucusque in limitibus Imperii Rossici observatae // Bull. de la Soc. Nat. Moscou. – 1836. – 9. – C. 147-214.

Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, м. Київ
e-mail: igor_balashov@ukr.net

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 199-204

УДК 576.89:594.38

О.І. Уваєва

ІСТОРІЯ І СУЧАСНИЙ СТАН ВИВЧЕННЯ ПАРАМФІСТОМІД (TREMATODA: PARAMPHISTOMATIDAE) ЯК ПАРАЗИТІВ КОТУШКОВИХ В УКРАЇНІ

Уваева Е.И. **История и современное состояние изучения парамфистомид (Trematoda: Paramphistomatidae) как паразитов катушковых в Украине //** Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 199-204.

В статье проанализированы литературные данные о таксономических ревизиях трематод семейства Paramphistomatidae. Также рассматривается современное состояние изученности парамфистомид как паразитов моллюсков подсемейства Planorbinae. Установлено, что промежуточными хозяевами двух видов парамфистомид – *Liorchis scotiae* і *Paramphistomum ichikawai* – являются соответственно 16 и 6 видов планорбид.

Uvayeva O.I. **History and modern position of studying of paramphistomids (Trematoda: Paramphistomatidae) as parasites of small snails of Ukraine** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 199-204.

In article the literary data about taxonomic revision trematodes of Paramphistomatidae family are analyzed. Also modern position of studying of paramphistomids as parasites of mollusks of Planorbinae subfamily is considered. It is found out, that intermediate hosts of *Liorchis scotiae* and *Paramphistomum ichikawai* are accordingly 16 and 6 of species of planorbids.

Упродовж тривалого часу вважалося, що родина Paramphistomatidae в Україні представлена лише одним видом − *Paramphistomum cervi* (Zeder, 1790) [9, 13, 15, 22-24, 33, 39]. К.І. Скрябін у одній із своїх капітальних праць [34] відмітив, що *P. cervi* у тому розумінні, в якому він вживається вітчизняними авторами, – це вид збірний, який включає декілька самостійних видових таксонів. І.В. Величко [1] провела ревізію родини Paramphistomatidae, виділивши новий рід *Liorchis* Velichko, 1966 з низкою нових видів. На території України нею зареєстровано два види парамфістомід − *Liorchis scotiae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966 і *Paramphistomum ichikawai* (Fukui, 1922).

Парамфістоміди викликають парамфістоматидоз – гельмінтне захворювання великої рогатої худоби, рідше – овець. Ці паразити локалізуються здебільшого в рубці, а також у сітці жуйних тварин. Найчастіше парамфістоматидози жуйних реєструються у Волинській, Рівненській, Житомирській, Київській, Чернігівській, Львівській і Харківській областях. Встановлено, що довготривале паразитування гельмінтів цих видів призводить до глибоких та стійких порушень обміну речовин, які відзначаються відставанням в рості, втратою маси тіла та зниженням якості молока. Внаслідок інвазії парамфістомідами в організмі великої рогатої худоби виникають порушення співвідношення та кількості найпростіших у вмісті передшлунків. Від хворих тварин недоотримують молоко, м’ясо та приплід. Нерідко спостерігається падіж худоби [40].

Для боротьби і профілактики парамфістоматидозу вкрай важливо дослідити проміжних живителів парамфістомід – молюсків підродини Planorbinae, систематика яких в останні роки неодноразово уточнювалась і змінювалась [38]. Враховуючи зміни у систематиці як парамфістомід, так і їх проміжних живителів – планорбід, з багатьох опублікованих раніше паразитологами робіт неможливо зрозуміти, з якими саме видами паразитів і молюсків дослідники мали справу, оскільки автори цих

праць дотримувалися інших (старих) поглядів на їх систематику. Через це виникла нагальна потреба переглянути видовий склад проміжних живителів *L. scotiae* і *P. ichikawai* у світлі нових уявлень про таксономічну структуру Planorbinae.

Об'єктом досліджень були трематоди родини Paramphistomatidae та їх проміжні живителі – котушкові, предметом – історія і сучасний стан вивчення парамфістомід. Мета роботи – на підставі літературних відомостей і власних даних з'ясувати сучасний стан дослідження парамфістомід як паразитів котушкових в Україні.

Матеріал і методика досліджень

В основу роботи покладено паразитологічні дослідження 23,5 тис. екз. молюсків підродини Planorbinae, зібраних протягом 2002-08 рр. у межах Закарпатської, Львівської, Тернопільської, Волинської, Рівненської, Житомирської, Вінницької, Київської, Чернігівської і Полтавської обл. Матеріал для дослідження (редії і церкарії) одержували виключно з живих об'єктів компресорним методом (метод руйнування черепашок). Видову належність парамфістомід визначали, керуючись вказівками В.Ф. Нікітіна [31] і власними даними (розмірні характеристики редій і церкарій) [37, 38]. Визначення видової належності молюсків проводили, керуючись працею А.П. Стадниченко [35] з урахуванням таксономічних ревізій, проведених останнім часом [38].

Результати досліджень

Перші відомості про парамфістомід в Україні знаходимо у роботах, які стосуються епізоотології, лікування і профілактики парамфістоматидозу жуйних тварин [9, 15, 22-24, 33]. На той час вважалося, що родина Paramphistomatidae в Україні представлена лише *Paramphistomum cervi.* Видову належність парамфістомід дослідники встановлювали на статевозрілих гермафродитних формах − маритах. При цьому як таксономічні ознаки видів враховувалися особливості морфологічної і анатомічної будови гельмінтів.

К.І. Скрябін [34] вказує, що *P. cervi* – це збірний вид, який включає декілька самостійних видів. І.В. Величко [1, 2] здійснила таксономічну ревізію родини Paramphistomatidae. Вона, вивчаючи видовий склад парамфістомід у жуйних тварин СРСР, використала методики, запропоновані шведським гельмінтологом К. Несмарком [42], які ґрунтуються на дослідженні сагітальних гістозрізів м'язових органів марити (черевної присоски, фаринксу, статевої клоаки). І.В. Величко виділила новий рід гельмінтів − *Liorchis* з двома видами − *L. scotiae* і *L. hiberniae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966. У подальших дослідженнях з'ясувалося [17], що рід *Liorchis* на території колишнього СРСР представлений лише одним видом − *L. scotiae*. В Україні І.В. Величко [2] зареєструвала два види парамфістомід − *L. scotiae* і *P. ichikawai*. За її даними, на території колишнього СРСР *P. cervi* відсутній.

У каталозі гельмінтів хребетних України [16] зібрано літературні відомості про *P. ichikawai*, *L. scotiae*, а також про збірний вид *P. cervi*, який брався до уваги дослідниками до проведення ревізії родини Paramphistomatidae. Слід зауважити, що протягом останніх десятиліть і дотепер чимало дослідників все ж таки продовжують дотримуватися старих поглядів на систематику Paramphistomatidae, беручи до уваги лише один вид − *P. cervi* [3, 8, 27, 41].

На сьогодні для з'ясування видової належності парамфістомід на стадії марити розроблено низку методик [2, 31, 42]. З визначенням виду трематод родини

Paramphistomatidae у проміжному живителі виникають певні труднощі, оскільки у літературі відсутні детальні описи партеніт і личинок *L. scotiae* і *P. ichikawai* та диференціальні діагнози цих видів. Деяку інформацію можна знайти у В.Ф. Нікітіна [31], проте його описи досить фрагментарні. Тому з'ясування диференціальних ознак *L. scotiae* і *P ichikawai*, які б дозволили розмежовувати ці два види на стадії редій і церкарій у проміжному живителі, є вкрай актуальним.

В.І. Здун [11] вперше в Україні виявив і описав партеніти (редії) та личинки (церкарії) *P. cervi* під назвою *Cercaria paramphistomi* (= *C. pigmentata*) (Sonsino, 1892). У подальших роботах [12–14 та ін.] цей автор, окрім морфологічного опису *C. paramphistomi*, наводить список проміжних живителів трематод − молюсків родини Planorbidae, їх екологію та місця виявлення паразитів (Закарпаття, Волинь, Полісся). В.І. Здун зареєстрував редії і церкарії *P. cervi* у *Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758), *P. carinatus* (O.F. Müller, 1774), *Anisus vortex* (Linnaeus, 1758), *A. contortus* (Linnaeus, 1758), *A. spirorbis* (Linnaeus, 1758), *A. septemgyratus* (Rossmaessler, 1835), *A. albus* (O.F. Müller, 1774). Слід відмітити, що молюски *Segmentina nitida* (O.F. Müller, 1774) виявились позбавленими парамфістомід [12]. Згодом описи партеніт і личинок *Paramphistomum cervi* з'являються у роботах М.І. Чорногоренко-Бідуліної [39]. Автором досліджено цих паразитів у заплавних водоймах Дніпра. У працях В.І. Здуна і М.І. Чорногоренко-Бідуліної, ймовірно, наведено відомості про збірний вид *P. cervi*, який об'єднує два види парамфістомід – *L. scotiae* і *P. ichikawai*.

На Поліссі вивченням трематод родини Paramphistomatidae займалися працівники Рівненської науково-дослідної ветеринарної станції − А.Й. Меремінський і Я.І. Глузман та Волинської облветбаклабораторії – Г.В. Подлєсний. Ці дослідники притримуються нових поглядів на систематику Paramphistomatidae, беручи до уваги двох представників парамфістомід – *L. scotiae* і *P. ichikawai*. Вони вивчали біологію та екологію паразитів [4, 28], вплив зовнішніх чинників на розвиток парамфістомід [5, 30], з'ясовували видовий склад, біологію і зараженість молюсків − проміжних живителів паразитів [6, 29, 32]. Проте у більшості їхніх робіт не вказується, для якого саме виду парамфістомід наводяться проміжні живителі – молюски підродини Planorbinae. Ці автори з низкою інших дослідників розробили комплекс хімічних і біологічних методів боротьби з парамфістоматидозом [7].

Л.Г. Кузьмович [25] провів паразитологічні дослідження планорбід на зараженість їх партенітами і личинками парамфістомід у пасовищних біотопах, розташованих у заплавах р. Іква та на Поділлі.

На Чернігівщині парамфістомід вивчав М.В. Катков. Автор наводить відомості про видовий склад, походження, зоогеографічну характеристику, екологію, біологію та поширення паразитів, а також їхніх проміжних живителів − планорбід [18–20]. М.В. Катков [19] вказує проміжних живителів для *L. scotiae* – *P. planorbis*, *P. carinatus*, *A. vortex*, *A. contortus*, *A. spirorbis*, *A. leucostoma* (Millet, 1813), *A. septemgyratus*, *A. albus*, *Armiger crista* (Linnaeus, 1758), *Hippeutis complanatus* (Linnaeus, 1758), для *P. ichikawai* – *S. nitida*.

Слід відмітити, що і за межами України за часів Радянського Союзу дослідники вивчали партеніти і личинки *L. scotiae* і *P. ichikawai*. Так, Н.П. Кісельов [21] вивчав біологію *P. ichikawai* в Амурській області; І.С. Жариков [10] досліджував парамфістомід і їх проміжних живителів у Білоруському Поліссі. Ґрунтовні дослідження трематод цієї групи у Брянській та Астраханській областях (Нижнє Поволжя) проведені В.Ф. Нікітіним [31]. В одній із основних своїх праць [31] цей автор узагальнює всі наявні на той час літературні відомості щодо трематод родини

Paramphistomatidae. Він наводить їх видовий склад на території колишнього СРСР, описи всіх стадій розвитку паразитів, характеризує екологію та біотопи проміжних живителів парамфістомід, їх зараженість партенітами і личинками парамфістомід.

В останні десятиліття В.М. Куницький з групою дослідників працював над з'ясуванням ролі котушкових у поширенні парамфістоматидозної інвазії серед жуйних тварин Житомирського Полісся [26, 36]. У цих працях наводиться видовий склад планорбід – проміжних живителів *P. ichikawai* – *P. planorbis*, *A. vortex*, *A. vorticulus* (Troschel, 1834), *A. contortus*, *A. spirorbis*, *A. septemgyratus*, *A. albus*, *Lamorbis rossmaessleri* (A. Schmidt, 1851), *A. crista*, *A. bielzi* (Kimakowicz, 1884), *S. nitida*, *S. montgazoniana* (Bourguignat in Servain, 1881), *H. euphaea* (Bourguignat, 1864).

За результатами наших досліджень партеніти і личинки *L. scotiae* і *P. ichikawai* більш-менш добре диференціюються за метричними параметрами і співвідношеннями частин їх тіла [37].

З'ясовано, що в Україні проміжними живителями *L. scotiae* є 16 видів планорбід: *P. planorbis*, *P. carinatus*, *A. vortex*, *A. vorticulus*, *A. contortus*, *A. spirorbis*, *A. dazuri* (Mörch, 1868), *A. leucostoma*, *A. perezi* (Graells in Dupuy, 1854), *A. septemgyratus*, *A. albus*, *A. acronicus* (Férussac, 1807), *A. crista*, *A. bielzi*, *L. rossmaessleri*, *H. complanatus*. Іншого представника парамфістомід – *P. ichikawai* – знайдено у 6 видів котушкових: *P. planorbis*, *A. vortex*, *A. contortus*, *A. spirorbis*, *S. nitida*, *H. complanatus*.

Екстенсивність зараження планорбід різна і коливається у межах 0,7-50%. Найбільшу зараженість Planorbinae парамфістомідами відмічено у Поліській зоні, особливо у її північних районах (9,7±0,4%). Саме у цьому регіоні трапляння і чисельність молюсків дуже великі (щільність поселення до 28 тис. екз./м^2). Значно менша інвазійність котушкових у Лісостеповій зоні (3,2±0,2%) та на Закарпатті (1,2±0,4%) при щільності поселення молюсків до 250 екз./м^2. Нами не знайдено партеніти і личинки парамфістомід у планорбід із Степової зони та з Криму. Ці регіони є більш-менш безпечними щодо парамфістоматидозу жуйних тварин, і чисельність молюсків тут низька (щільність поселення 2-50 екз./м^2).

Найчастіше і у найбільшій кількості партеніти і личинки *L. scotiae* трапляються у *P. planorbis*, *A. spirorbis*, *A. contortus*, *A. vortex*. Для *P. ichikawai* основним проміжним живителем є *S. nitida*. Для *P. carinatus*, *A. acronicus*, *L. rossmaessleri*, *A. vorticulus*, видів роду *Armiger* характерні як низька зараженість парамфістомідами, так і невисоке трапляння цих паразитів у молюсків. Загалом найчастіше у планорбідах трапляються ліорхіси порівняно з парамфістомами.

З'ясовано залежність екстенсивності інвазії планорбід партенітами і личинками парамфістомід від різних чинників середовища: швидкості течії, площі і глибини водних об'єктів, щільності поселення молюсків, наявності дефінітивних живителів. Найбільшу зараженість котушкових відмічено за високих показників їх щільності поселення, у стоячих невеличких і неглибоких водоймах, розташованих на пасовищах, поблизу водопоїв і місць утримання жуйних тварин.

Висновки

У паразитофауні України зареєстровано два види парамфістомід − *L. scotiae* і *P. ichikawai*. Проміжними живителями *L. scotiae* і *P. ichikawai* є відповідно 16 і 6 видів котушкових. Найбільша зараженість ними планорбід зареєстрована у Поліській зоні

у стоячих невеличких і неглибоких водоймах, розташованих на пасовищах, поблизу водопоїв і місць утримання жуйних тварин.

У подальшому перспективним, на наш погляд, є розробка ефективних біологічних методів боротьби з парамфістоматидозом, які ґрунтуються на детальному вивченні екології котушкових.

1. Величко И.В. Систематика, принципы изучения парамфистомид жвачных и выявление их видового состава на территории СССР: Автореф. дис. … канд. биол. наук. − М., 1967. − 18 с.
2. Величко И.В. Распространение парамфистоматоидей жвачных на территории СССР // Бюлл. ВИГИС. − М., 1969. − Вып. 2. − С. 34-37.
3. Гинецинская Т.А. Трематоды: их жизненные циклы, биология и эволюция. − Л.: Наука, 1968. − 396 с.
4. Глузман И.Я. Биология *Liorchis scotiae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966 в условиях Полесья УССР // Бюлл. ВИГИС. − М., 1967. − Вып. I. − С. 24-26.
5. Глузман І.Я. Вплив природно-кліматичних факторів на емісію церкаріїв *Liorchis scotiae* (Trematoda, Paramphistomatidae) з молюсків *Planorbis planorbis* // Ветеринарія. – 1969. – № 23. – С. 34-40.
6. Глузман І.Я. Біологічні особливості молюска *Planorbis planorbis* L. та сезонна динаміка його зараженості личинковими стадіями *Liorchis scotiae* в умовах Полісся УРСР // Ветеринарія. − 1968. − № 17. − С. 60-67.
7. Глузман І.Я., Меремінський А.Й. Вивчення біологічних методів боротьби із збудниками фасціольозу і парамфістоматозу // Ветеринарія. – 1978. – № 47. – С. 72-79.
8. Гураль Р.І. Еколого-паразитологічна характеритика молюсків родини Planorbidae із гідротопів верхів’я бассейну Дністра // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2005. – Вип. 21.– С. 147-156.
9. Деусов Н. Л. Парамфистомоз телят // Ветеринария. − 1955. − № 4. − С. 36-37.
10. Жариков И.С. Трематодозы домашних животных. – Минск: Урожай, 1970. – 122 с.
11. Здун В.И. Фауна личинок трематод в моллюсках водоемов западных областей Украинской ССР: Автореф. дис. …канд. биол. наук. − Львов, 1952. − 16 с.
12. Здун В.И. О зараженности моллюсков семейства Planorbidae из водоемов Украины личинками *Paramphistomum cervi* Zeder, 1790 и других Digenea // Работы по гельминт. к 80-летию акад. К.И. Скрябина. − М.: Изд-во АН СССР, 1958. − С. 135-138.
13. Здун В.І. Личинки трематод в прісноводних молюсках України. − К.: Вид-во АН УРСР, 1961. − 141 с.
14. Здун В.І. Біотопи молюсків родини Planorbidae в західній частині Українського Полісся // Сучасна та минула фауна західних областей України. – К.: Вид-во АН УРСР, 1963. – С. 3-8.
15. Иваницкий С.В. К фауне трематод позвоночных Украины (по материалам 26 СГЭ) // Вет. дело. − 1927. − № 5 (42). − С. 26-42.
16. Искова Н.И., Шарпило В.П., Шарпило Л.Д., Ткач В.В. Каталог гельминтов позвоночных Украины / Трематоды наземных позвоночных. − К., 1995. − 92 с.
17. Катков М.В., Величко И.В., Глузман И.Я. О видовом составе рода *Liorchis* Velichko, 1966 (Trematoda: Paramphistomidae) в СССР // Тр. ВИГИС. − М., 1971. − 18. − С. 115-120.
18. Катков М.В. Трематоды надсемейства Paramphistomatoidae, видовой состав и зоогеографическая характеристика // Тр. ВИГИС. − М., 1978. − 24. − С. 53-73.
19. Катков М.В. Оценка пастбищ при парамфистомидозах // Гельминтологическая оценка пастбищ. − М., 1978. − С. 44-67.
20. Катков М. В. Экспериментальное изучение биологии партенит *Liorchis scotiae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966 (Trematoda: Paramphistomidae) в моллюсках *Planorbis planorbis* (Pulmonata) // Тр. ВИГИС. − М., 1980. − 25. − С. 42-60.
21. Киселев Н.П. К биологии *Paramphistomum ichikawai* Fukui // Ветеринария. − 1967. − № 12. − С. 51-53.

22. Кльосов М.Д., Гнатюк С.А., Бекерман М.Я. Поширеність найголовніших гельмінтозів с-г. тварин у Харківській, Сталінській і Ворошиловградській областях // Наук. праці Укр. Ін-ту експ. вет. − Харків, 1941. − 10. − С. 82-127.
23. Кльосов М.Д., Гнатюк С.А., Бекерман М.Я. Поширеність і динаміка найголовніших гельмінтозів с-г. тварин у Запорізькій, Дніпропетровській, Полтавській, Вінницькій та Кам'янець-Подільській областях і в Молдові // Наук. праці Укр. Ін-ту експ. вет. − Харків, 1941. − 10. − С. 127.
24. Крюкова К.А. Биология *Paramphistomum cervi* // Тезисы докл. научн. конф. всесоюзн. общества гельминтологов. Ч. 1. – М., 1957. − С. 162-164.
25. Кузьмович Л. Г. О развитии личинок *Liorchis scotiae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966 в постоянных и временных биотопах // В сб.: Пробл. паразитологии. − К., 1975. − С. 288-289.
26. Куницкий В.Н. Мелкие катушковые Planorbinae – облигатные промежуточные хозяева парамфистоматидных трематод в Центральном Полесье Украины // Паразитология. − 2000. − 34, вып. 4. − С. 345-348.
27. Мазанний О.В. Репродуктивна функція трематод при фасціольозно-парамфістомідозній інвазії великої рогатої худоби // Вестник зоол. − 2005. − Отд. вып. № 19, ч. 2. − С. 219-220.
28. Меремінський А.Й. Деякі особливості епізоотології фасціольозу та парамфістоматидозу жуйних тварин // Ветеринарія. – 1969. – № 23. – С. 18-23.
29. Меремінський А.Й. Прогнозування фасціольозу і парамфістоматидозу жуйних тварин. – К.: Вид-во "Урожай", 1970. – 52 с.
30. Мереминский А.И. Об экологических группах парамфистомид // Тезисы докл. Всес. съезда паразитологов. – К.: Наук. думка, 1983. – С. 218-219.
31. Никитин В.Ф. Желудочно-кишечные трематодозы жвачных. – М.: Агропромиздат, 1985. – 240 с.
32. Подлесный Г.В. Эпизоотология и профилактика парамфистоматидоза крупного рогатого скота в условиях Полесской зоны Украинской ССР: Автореф. дис. …канд. ветер. наук. − Белая Церковь, 1970. − 19 с.
33. Попова З.Г. К вопросу о парамфистоматозе крупного рогатого скота // Научн. тр. УИЭВ. − 1950. − Т. 17. − С. 197-203.
34. Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. − М.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 3. − 623 с.
35. Стадниченко А.П. Прудовикообразные (пузырчиковые, витушковые, катушковые). – К.: Наук. думка, 1990. – 292 с. – (Фауна Украины; Т. 29, вып. 4).
36. Стадниченко А.П., Куницький В.М., Сластенко М.М. Роль молюсків родини котушкових Великої Волині у поширенні парамфістоматидозної інвазії серед жуйних тварин // Вісник Житомир. пед. ун-ту. − 2000. − Вип. 5. − С. 98-100.
37. Уваєва О.І. Парамфістоміди (Trematoda: Paramphistomatidae) – паразити дрібних котушкових (Mollusca: Pulmonata: Planorbinae) України // Вестник зоол. − 2005. − Отд. вып. № 19, ч. 2. − С. 347-348.
38. Уваєва О.І. Молюски підродини Planorbinae України: Моногр. – Черкаси: Чабаненко Ю. А., 2007. – 228 с.
39. Чорногоренко-Бідуліна М.І. Фауна личинкових форм трематод в молюсках Дніпра. − К.: Вид-во АН УРСР, 1958. − 210 с.
40. Шевченко А.М. Парамфістоматидози жуйних тварин (епізоотологія, діагностика, лікування і профілактика): Автореф. дис. … канд. вет. наук. − К., 2006. − 20 с.
41. Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. Основы общей гельминтологии. Т. II. Биология гельминтов. − М.: Наука, 1972. − 515 с.
42. Näsmark K.E. A revision of the trematode family Paramphistomatidae // Zool. bidrag. – Uppsala, 1937. − Vol. 16. − P. 301-566.

Житомирський державний університет імені Івана Франка
e-mail: uvaeva1980@mail.ru

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 205-218

Палеонтологія

УДК 567.433:551.735.2(477.84)

В.К. Войчишин

ОСОБЛИВОСТІ ПОШИРЕННЯ ФАУНИ ХРЕБЕТНИХ У РАННЬОМУ ДЕВОНІ ПОДІЛЛЯ

Войчишин В.К. **Особенности распространения фауны позвоночных в раннем девоне Подолья** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 205-218.

Проанализирована последовательность ископаемых ихтиокомплексов в отложениях нижнего девона Подолья. Состав этих комплексов зависит как от тенденций эволюционного развития ихтиофауны, так и от фациальных условий образования вмещающих отложений.

Voichyshyn V.K. **Pecularities of vertebrate fauna distribution in Early Devonian of Podolia** // Proc. of State Nat. Hist.Museum // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 205-218.

The succession of fossil fish assemblages in Podolian Lower Devonian deposits is analyzed. The composition of these assemblages depended on the both evolutional trends of fish fauna development and favourableness of facial conditions under which corresponding deposits were formed.

Фауна безщелепних та риб у ранньодевонському палеобасейні Поділля була зосереджена головним чином у прибережному мілководді, річкових дельтах та лагунах. Серед відомих на сьогодні (близько 80) форм девонської іхтіофауни Поділля, ймовірно, немає жодного мешканця відкритих морських просторів. Це зумовлено двома основними причинами. По-перше, видове розмаїття та щільність населення пелагіалі представниками іхтіофауни, очевидно, як і в наш час, були суттєво меншими, ніж прибережних вод (Бон і Мур [23] оцінюють видове багатство іхтіофауни відкритого океану в 2,5 тис. видів, тоді як у мілководних зонах мешкає близько 11 тис. видів). По-друге, дуже невеликою є ймовірність виявлення решток мешканців відкритих морських просторів, оскільки вони розсіювалися на значній площі глибоководних ділянок дна, і мали менше шансів вціліти, зокрема через те, що дія біо- та абіотичних факторів руйнування могла бути тривалішою в порівнянні з мілководдям внаслідок помітно меншої швидкості осадонагромадження у глибоководних умовах.

Незважаючи на порівняно високий рівень видового ендемізму іхтіофауни, яка існувала на Поділлі у ранньодевонський час [7], всім восьми видам телодонтів властиве досить значне поширення. Рештки *Turinia pagei* відомі, крім Поділля, з девонських відкладів Волині, Брестської западини, Прибалтики, Великобританії, Шпіцбергена, Північної Землі, *T. polita* – з Волині, Прибалтики, Великобританії, Канадської Арктики, *Nikolivia oervigi* – з Литви, Великобританії та Шпіцбергена, *N. elongata* – з Брестської западини, Прибалтики, Росії, Шпіцбергена, Канадської Арктики, *N. balabayi* – з Литви та Росії, *Gampsolepis insueta* – з Тімано-Печорського регіону Росії, *Apalolepis obruczewi* – з Литви та Шпіцбергена, і A. *brotzeni* – з Литви [12]. Поширення телодонтів, тіло яких за всіма морфофункціональними ознаками було пристосоване до проживання на мілководді, відбувалося, очевидно, вздовж прибережної зони. Слід, однак, брати до уваги, що рештки телодонтів, як правило,

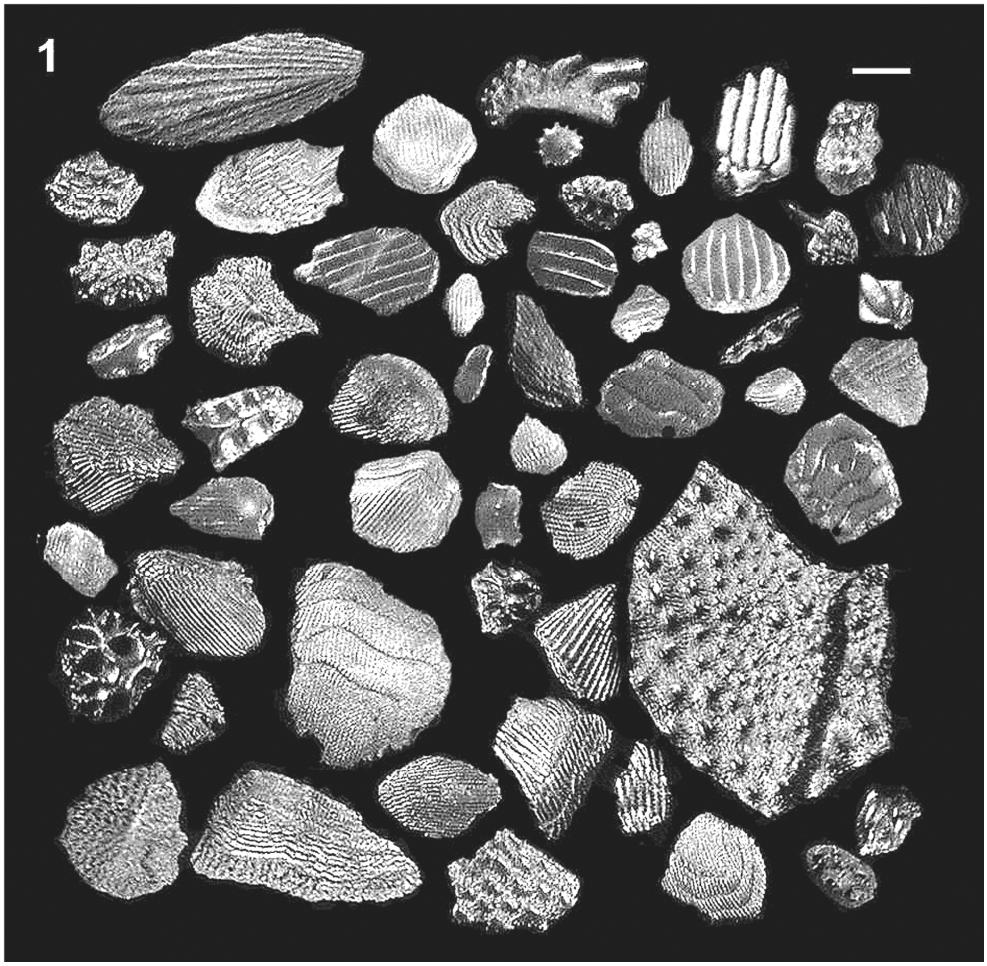
зберігаються у вигляді луски (шкірних зубчиків), а ідентифікація виду лише за такими мікрорештками завжди залишає місце для сумнівів у її достовірності [2, 14]. Характерно, що саме види-космополіти представлені у відкладах мікрорештками.

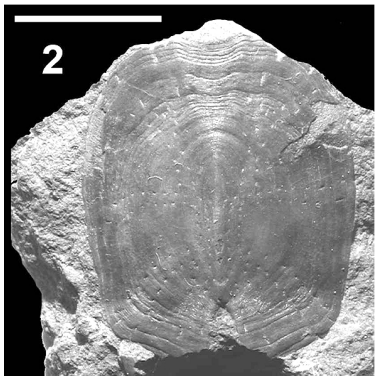
Стан збереженості викопного матеріалу та його інтерпретація. Склад та кількісні характеристики викопної іхтіофауни, точніше було б сказати – тафофауни (тобто тієї частини палеофауни, яка збереглася у вигляді скам'янілостей), залежать, в першу чергу, від фаціальних умов утворення вміщуючих відкладів [7]. Тільки після врахування цього фактора можна аналізувати власне ступінь розквіту (багатство) тієї чи іншої викопної фауни, а також тенденції її розвитку.

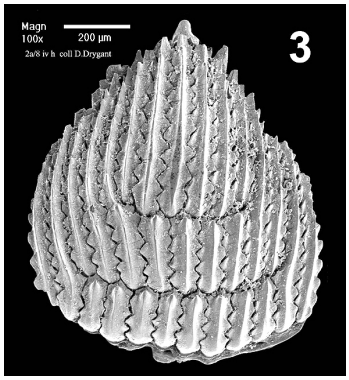
На оцінку викопної фауни значною мірою впливає ступінь збереженості скам'янілостей. Головним чинником тут виступають зазначені вище фаціальні умови утворення відкладів. Так, що стосується стану збереженості екзоскелету (панцирних покровів), то найкраще збереглись рештки іхтіофауни з морських карбонатних відкладів (чортківський і, особливо, іванівський горизонти; Табл. I, фіг. 1-3, Табл. II, фіг. 3-4). Однак, переважна більшість цих решток представлені дрібними фрагментами панцира або лускою, тобто мікрорештками (Табл. I, фіг. 1, 3, Табл. II, фіг. 3-4). Класифікація подільських викопних агнат (за винятком телодонтів) базується на морфології макрорешток (панцирів, щитів та їхніх частин). Зазвичай викопний матеріал не дозволяє поєднати вивчення макро- та мікрорешток, які стосувалися б одного і того ж зразка. Тому мікрорештки панцирних агнат, як правило, не надаються до визначення на родинному та нижчих таксономічних рівнях.

В нижній частині дністровської серії (устечківська – низи хмелівської світи), де рештки часто захоронялись у глинистих відкладах (аргілітах), трапляються більш чи менш повні панцирі агнат з різним ступенем пошкодження екзоскелету. Такі зразки ідентифікуються до виду, незважаючи на те, що стан їхнього екзоскелету гірший, ніж у попередньому випадку, проте практично не надаються до мікроскопічного вивчення (Табл. III, фіг. 1-4). Саме цей матеріал, в силу своєї ідентифікабельності, дає змогу говорити про багатство іхтіофауни в час осадонадгромадження відкладів нижньої частини дністровської серії. Вище за розрізом (решта хмелівської та стрипська світа), де костеносні горизонти зосереджені у пісковиках, а шлях решток іхтіофауни до місця остаточного захоронення був тривалішим, останні представлені обкатаними ядрами щитів чи крупних пластинок панцира з, як правило, повністю стертим екзоскелетом (Табл. IV, фіг. 1-4). Тут, однак, спостерігаються ознаки небагатої, але високоспеціалізованої фауни, і визначення можливе принаймні до родового рівня.

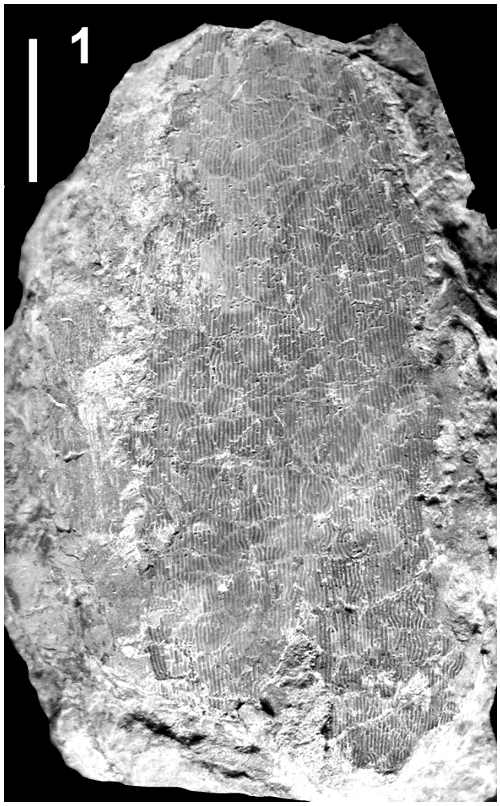
Чіткою також для девонської іхтіофауни є кореляція між величиною панцирів та ступенем їхнього пошкодження у викопному стані. Опуклі щити великих остеостраків, наприклад *Zenaspis podolica*, дуже рідко трапляються непошкодженими, тобто такими, що зберегли свою природну форму [30]. Часто вони просто потрощені. В меншій мірі це стосується щитів *Pattenaspis rogalai*, виду, значно меншого за розмірами і одного з найчисленніших у девонській фауні Поділля. Що ж стосується щитів найменшого (3 см довжиною) з відомих досі остеостраків Поділля, *Mimetaspis concordis* (Табл. III, фіг. 4), то вони взагалі не демонструють зазначеного характеру пошкоджень.



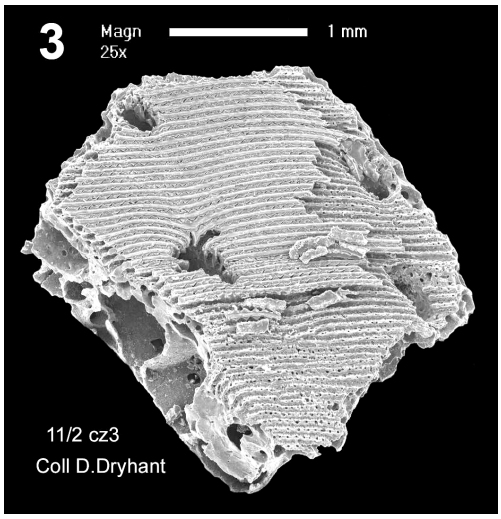


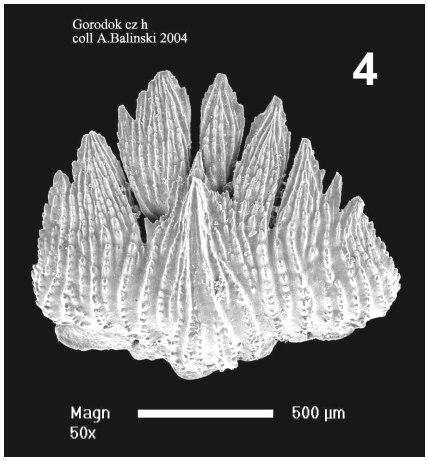


Таблиця I

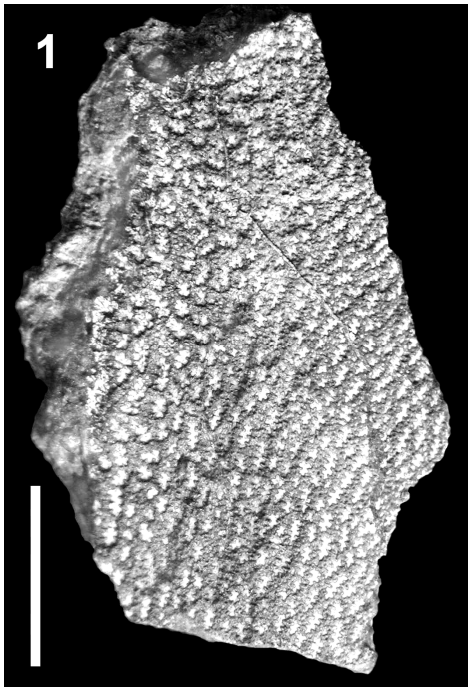

1

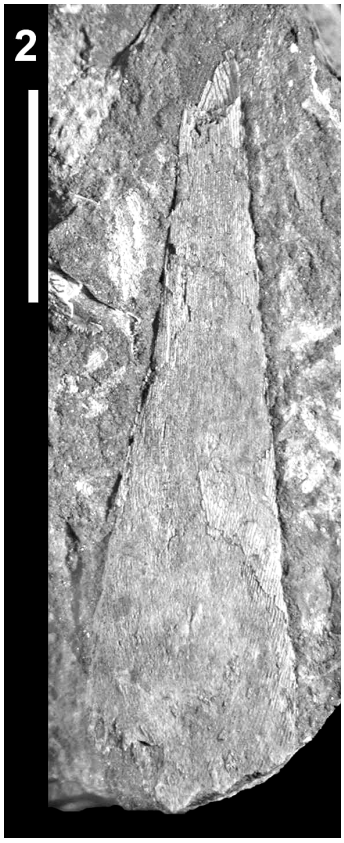
2

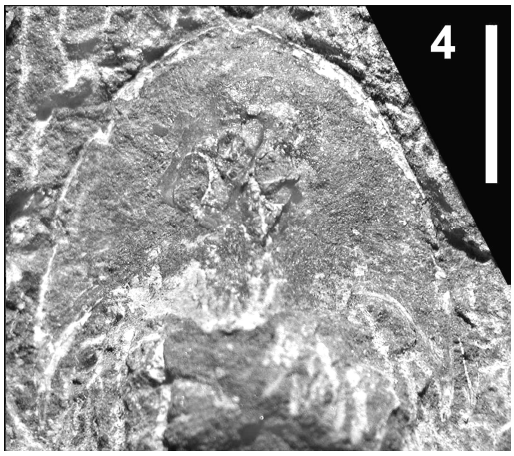

3
Magn
25x
1 mm
11/2 cz3
Coll D.Dryhant


Gorodok cz h
coll A.Balinski 2004
4
Magn
50x
500 µm

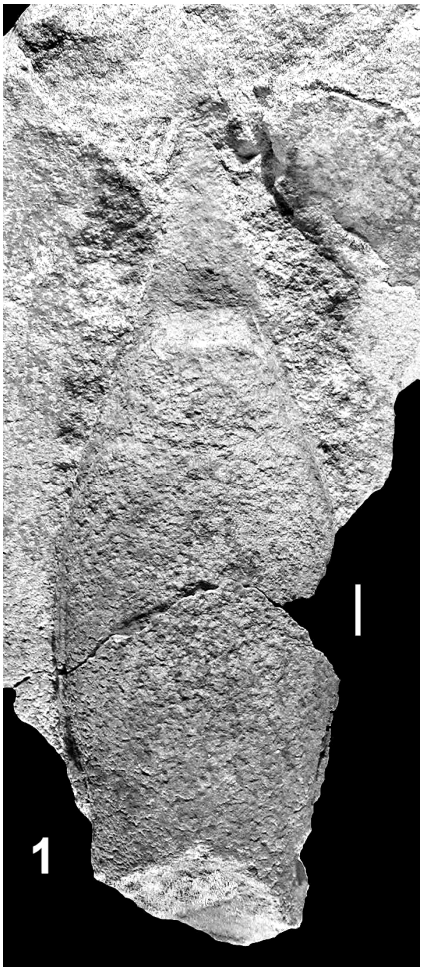
Таблиця II

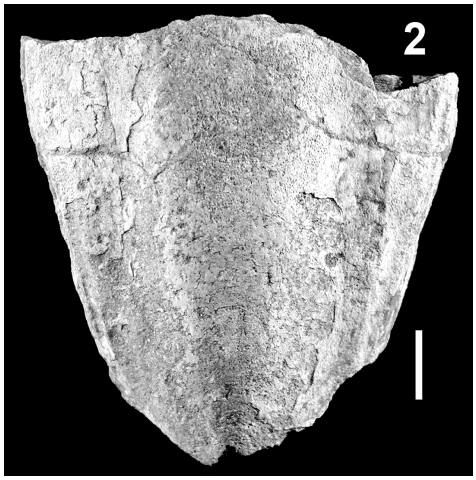


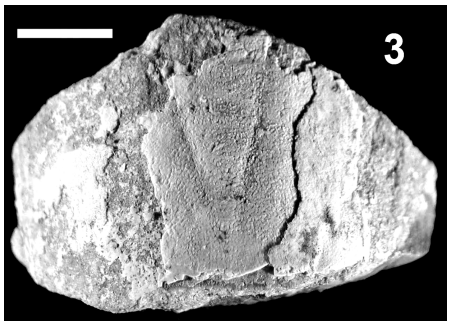




Таблиця III







Таблиця IV

Підписи до таблиць:

Табл. I:

Фіг. 1. Луска, тессери, інші елементи панцирів девонської іхтіофауни Поділля зі збірки мікрорешток колекції "Викопні риби" (фонди ДПМ); відклади тиверської серії. Мірна лінійка = 1 мм.

Фіг. 2. Добре збережений дорзальний щит молодої особини Pteraspidoidei gen. et sp. indet., BP.566; Ягільниця Стара, іванівський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 1 см.

Фіг. 3. Луска Pteraspidoidei зі збірки мікрорешток; BP.1550-5, іванівський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 200 мкм.

Табл. II

Фіг. 1. Пластинка панцира *Corvaspis kingi*; BP.568, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Добрівляни, л.б. Дністра, іванівський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 1 см.

Фіг. 2. Ядро вентрального щита Pteraspidoidei gen. et sp. indet; BP.635a, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Городок, л.б. Дністра, чортківський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 1 см.

Фіг. 3. Фрагмент панцира Pteraspidoidei gen. et sp. indet; BP.1542-6, чортківський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 1 мм.

Фіг. 4. Луска *Polymerolepis whitei*; BP.1547-13, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Городок, л.б. Дністра, чортківський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 500 мкм.

Табл. III

Фіг. 1. Фрагментарний відбиток пластинки *Weigeltaspis brotzeni*; BP.1313, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Добрівляни, л.б. Дністра, іванівський горизонт тиверської серії.

Фіг. 2. Ростральна пластинка *Belgicaspis* (?) *crouchi*; BP.1232, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Устечко, л.б. Дністра, низи хмелівської світи дністровської серії.

Фіг. 3. Дорзальний щит "*Pteraspis*" *angustata*; BP.184, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Устечко, л.б. Джурина, устечківська світа дністровської серії.

Фіг. 4. Головотулубний щит *Mimetaspis concordis*; BP.982, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Устечко, л.б. Дністра, низи хмелівської світи дністровської серії.

Мірна лінійка на всіх зображеннях = 1 см.

Табл. IV

Фіг. 1. Часткове ядро панцира *Althaspis sapovensis* з дорзальної сторони; BP.582, Тернопільська обл., Бучацький р-н, с. Заривинці, стрипська світа дністровської серії.

Фіг. 2. Задня частина ядра вентрального щита *Europrotaspis arnelli*; BP.1414, Тернопільська обл., Бучацький р-н, с. Сапова, стрипська світа дністровської серії.

Фіг. 3. Фрагмент ядра передньої частини вентрального щита *Althaspis* sp. зі слідами посторального сенсорного каналу; BP.1177, Тернопільська обл., Бучацький р-н, с. Сапова, стрипська світа дністровської серії.

Фіг. 4. Відбиток вентральної поверхні ростральної пластинки Pteraspidoidei gen. et sp. indet.; BP.197, Тернопільська обл., Бучацький р-н, с. Чехів, стрипська світа дністровської серії.

Мірна лінійка на всіх зображеннях = 1 см.

Геологія. На території Волино-Поділля виходи відкладів нижнього девону на поверхню спостерігаються лише вздовж берегових схилів Дністра та його лівих приток. Залягання девонських відкладів в цілому збігається з нахилом всього палеозойського комплексу порід на захід – південний захід.

Тиверська серія в стратотиповому розрізі на Дністрі – це товща сіроколірних аргілітів і глинистих мергелів, а у верхній частині – і алевролітів з проверстками кристалічних органогенних вапняків. Вгорі породи все більше збагачуються домішками алеврито-піщаного матеріалу і місцями мають нерівномірне червонувато-буре забарвлення. Ця поступова зміна літофаціального характеру відкладів за часом супроводжується відповідною якісною зміною складу органічного світу: багаті ранньотиверські брахіоподові комплекси своїм панівним положенням поступаються в середній частині розрізу пелециподам і тентакулітам, а у верхній – порівняно дрібним формам пелеципод і великим остракодам (лепердиціям), скупчення яких також утворюють органогенні проверстки. Поряд з цим вапнистість та морська фауна з розрізу зовсім зникають і тиверська серія змінюється червоноколірними пісковиками дністровської серії [19].

Палеогеографічна обстановка. Територія Волино-Поділля в силурійському періоді була шельфовою зоною великого геосинклінального моря, поширеного на захід – південний захід від Східноєвропейської платформи. На Поділлі в кінці силуру (скальський час) відбулося значне обміління моря внаслідок підняття території. Послідовне підняття кінця силуру майже раптово змінюється на послідовні значні опускання території, що протягом майже всього борщівського часу компенсується осадонагромадженням. Відклади борщівського часу характерні для моря з нормальною солоністю і багатою фауною брахіопод, серед яких є види значного географічного поширення.

Обмін фауною міг тривати до початку раннього девону, коли море Волино-Поділля поступово втрачає звязки з басейном південної Прибалтики, які були протягом всього раннього палеозою, від кембрію до силуру включно. Починаючи з кінця борщівського, і протягом всього наступного часу (чортківського та іванівського) аж до кінця тиверу і далі, осадонагромадження на території Волино-Поділля поступово починає переважати над опусканням, від чого море тут поступово міліє. Відбувається також поступове його розпріснення – результат надходження у прибережні мілини прісних наземних вод [19].

На початку дністровського часу відбувається поступове опріснення вод тимчасових водойм, які втратили зв'язок з морем. В устечківський час переважає лагуново-дельтова обстановка осадонагромадження і середня інтенсивність надходження теригенного матеріалу, в принесенні якого постійне і суттєве значення має еоловий фактор. Осадонагромадження у хмелівський час відбувалось, ймовірно, в умовах проточних озер, які періодично оживлялись напливом вод з області зносу, поступово перетворюючись в широкі русла рік, які мігрували, часом змінюючи свій напрямок. Найбільший розвиток алювіальних руслових фацій, які також виникають на фоні проточних озер спостерігається в розрізі стрипської світи [13].

Морські відклади силуру (глибоководні фації). Найдавніші рештки іхтіофауни на Поділлі на даний час представлені у верхах скальського горизонту силуру фрагментом панцира *Irregulareaspis skalskiensis* з Дністрового [15] та

нечисленними шкірними зубчиками акантод (Pisces) з Мишківців. Водночас вони представляють найдавніші рештки хребетних тварин з території України.

Відносна рідкість знахідок і бідність видового складу силурійської іхтіофауни на Поділлі зумовлена, як це вже зазначалось вище, їхньою фаціальною приуроченістю [7]. Наприкінці силуру (скальський час) відбулося значне обміління моря внаслідок підняття території. Не виключено, що ця обставина і зробила можливими перші знахідки решток іхтіофауни. У зв'язку з цим вивчення відкладів верхнього силуру Поділля на предмет виявлення нових знахідок іхтіофауни уявляється перспективним.

Морські відклади девону (шельфові фації) [нижня частина тиверської серії]. На межі силурійського та девонського періодів режим глибин палеобасейну почав зазнавати змін – з одного боку спостерігаються значні опускання території палеобасейну, з іншого – ці опускання компенсуються осадонагромадженням. Проте у відкладах борщівського горизонту – найстаршого підрозділу нижнього девону, знайдені лише нечисленна луска телодонтів, шкірні зубчики та плавцеві шипи акантод. Слід зазначити, що всі рештки іхтіофауни з цих відкладів представлені мікрорештками.

З обмілінням палеобасейну кількість та розмаїтість решток вертебрат у відкладах зростають [7]. З'являються нові таксони, в тафокомплексах відмічені дрібні пластинки артродір (*Tyriolepis radiata*) і луска *Polymerolepis whitei* (кл. Chondrichthyes) (Табл. II, фіг. 4). Циатаспіди чортківського часу представлені вже макрорештками – фрагментарно збереженими щитами *Seretaspis zychi* (єдиний відомий екземпляр) та *Poraspis sturi* [15].

Перші знахідки подільських птераспід, причому, як у вигляді луски та фрагментів панцира (Табл. II, фіг. 3), так і макрорешток – ядер дорзальних та вентральних щитів (Табл. II, фіг. 2) теж належать до чортківських відкладів. А. Блік ([22]: фіг. 23) наводить зображення добре збереженого зразка *Larnovaspis kneri*, що належить колекції Інституту геології та географії Литви (Вільнюс) і походить з Городка. Ймовірно, вказівки з чортківського горизонту знахідок *Pteraspis* (=*Larnovaspis*) (?) *kneri* [17], *Pteraspis* (=*Podolaspis*) *lerichei* та *Pteraspis* (=*Larnovaspis*) *major* [20] стосуються цього зразка і подібних (неопублікованих) матеріалів. Тим не менше, у морських відкладах дуже рідкісні рештки птераспід, які збережені достатньо для встановлення видової належності. З решток інших гетеростраків тут відмічені окремі тессери *Traquairaspis* (можливо, *Lepidaspis*) sp. ind. З цього ж горизонту в списках фауни вперше вказуються рештки остеостраків [7].

Морські відклади девону (прибережні мілководні фації) [верхня частина тиверської серії]. Відклади іванівського горизонту формувалися у прибережній зоні мілководного моря, яке поступово починало опріснюватись [13]. Для них характерна вже досить численна і розмаїта іхтіофауна, в першу чергу, циатаспід, відомих в кількості 6 видів [7]. Ні до, ні після цього циатаспіди не були представлені на Поділлі в такому розмаїтті. Єдиний представник подільських корваспід, *Corvaspis kingi* (Табл. II, фіг. 1), трапляється лише в іванівському горизонті. Вперше для цього горизонту виявлено також макрорештки *Weigeltaspis brotzeni* (Табл. III, фіг. 1).

Поширення птераспід у відкладах іванівського горизонту, наскільки це відомо на сьогоднішній день, вже описано в літературі [7, 15]. Варто лише додати, що все ще не знайдено однозначної відповіді на питання про присутність на Поділлі *Belgicaspis crouchi*, який є однією з провідних зональних форм у кореляційних схемах нижнього девону Західної Європи. Прийнято вважати [15, 18], що він поширений в іванівських відкладах, а пізніше переходить у низи дністровської серії. Досі цей вид відомий на

Поділлі "за поодинокими фрагментарними знахідками", і описаний [15] за деформованою ростральною пластинкою з Печірної. Можливо цією ж частиною панцира *Belgicaspis* представлений і у колекції ДПМ (Табл. III, фіг. 2). А. Блік [22] відносить до *Rhinopteraspis* (=*Belgicaspis*) *crouchi* деякі з дорзальних щитів, що зображені в старих публікаціях В. Зиха [32] та Ф. Бротцена [24] і походять з верхів іванівського горизонту – низів устечківської світи. Подібні щити знайдені в Устечку (в низах хмелівської світи) і визначені як "*Pteraspis*" *angustata* (Табл. III, фіг. 3) [29]. Можливо зазначені ростральні пластинки та дорзальні щити є складовими панцира *Belgicaspis crouchi*. Однак для вирішення цього питання бракує знахідок, які демонстрували б зчленований панцир тварини, а не поодинокі його елементи. Тим часом слід констатувати, що досі не знайдено решток, які можна було б розглядати, як незаперечний доказ присутності *Belgicaspis crouchi* у подільській іхтіофауні.

Серед мікрорешток у вапняках іванівського горизонту відмічено велику кількість решток птераспід у вигляді луски (Табл. I, фіг. 3) та фрагментів панцира, однак, поки що їх не вдається прив'язати до відомих на Поділлі таксонів видового або родового рангів.

Найдавнішим видом з цефаласпід Поділля наразі є єдиний їхній представник у іванівській іхтіофауні *Parameteoraspis dobrovlensis* [1], названий за місцем знахідки.

У відкладах іванівського горизонту найбільшої кількості та розмаїтості в порівнянні з іншими частинами розрізу досягають телодонти та риби [7, 10, 11, 12].

Слід зауважити, що ранньодевонські відклади з рештками іхтіофауни в басейні середньої течії Серету (одна з найбільших приток Дністра на Поділлі) формувалися в іванівський час, однак в умовах, аналогічних умовам дністровського часу (опріснені лагуни чи озера). Тому до складу (скорше прісно- ніж солоноватоводної) іхтіофауни іванівського часу належать птераспіди *Alaeckaspis verbivciensis*, *Zascinaspis heintzi*, *Larnovaspis mogielnensis*, *Djurinaspis* sp., а також *Pattenaspis rogalai* – з остеостраків, та *Ericaspis zychi* – з плакодерм.

Теригенні відклади девону (фації прісних або опріснених водойм). На зміну глинисто-вапняковим утворенням іванівського горизонту з настанням дністровського часу приходять теригенні червоноколірні аргіліто-алевролітові та піщані відклади.

Відклади устечківської світи накопичувалися в умовах опріснених прибережних лагун [13], і містять рештки порівняно багатої іхтіофауни. Втім, зі складу гетеростраків циатаспіди випадають майже повністю, залишається лише *Poraspis sturi*. Птераспіди представлені не менше, ніж п'ятьма видами [7]. Твердження, що з устечківськими відкладами пов'язані перші знахідки *Brachipteraspis latissima* [15], не підтверджується фактичним матеріалом [5].

Хоча рештки остеостраків загалом трапляються рідше від птераспідних [6], в устечківській світі вони розмаїті як за чисельністю, так і за видовим складом. Згадані відклади містять скам'янілості 10, можливо, 11 видів [7]. Серед решток остеостраків з Городниці під питанням ідентифіковано *Machairaspis* sp. [27]. Можливо, до цього ж віку приурочений і *Tegaspis waengsjoei*, рештки якого знайдені у Застіночому [21]. *Machairaspis* і *Tegaspis* цікаві зокрема тим, що мають споріднені форми у фауні Шпіцбергена.

Незважаючи на те, що в устечківських відкладах знайдено луску представників родів *Turinia* та, можливо, *Nikolivia* [11], точніше відстежити дальший розвиток фауни телодонтів на Поділлі складно через проблеми отримання належно збереженого матеріалу [7].

З плакодерм для устечківської світи характерні *Ericaspis zychi* та *Kujdanowiaspis podolica*. Рештки обох видів трапляються і вище, у хмелівській світі [26].

Відмічено різницю між фауністичними комплексами низів (приблизно межа між устечківською та хмелівською світами) та середини (низи хмелівської світи) розрізу на лівому березі Дністра на північний захід від Устечка, яка полягає у зникненні з молодшого комплексу решток циатаспід [7, 16]. За сукупністю відомих на сьогодні даних однією з ознак межі між устечківською та хмелівською світами можна вважати зникнення з розрізу решток пораспід.

Низи хмелівської світи (Устечко, лівий берег Дністра) відзначаються великою кількістю решток вертебрат. Біля підошви світи відомі представники родів *Poraspis, Pavloaspis, Ukrainaspis,* трохи вище — *Alaeckaspis, Dnestraspis, "Pteraspis", Weigeltaspis, Zychaspis, Mimetaspis, Benneviaspis* та *Wladysagitta*. З устечківської світи сюди переходять не менше семи видів. Іхтіофауна середини – верхів світи (шари, які мали б відповідати 2-й фауністичній зоні олд-реду за Бротценом) недостатньо відома, зокрема через те, що немає певності стосовно кореляції хмелівських відкладів [7]. Крім того, скам'янілості хребетних з цієї частини світи зазвичай рідкісні і погано збережені. Тим не менше, відмічено принаймні чотири види остеостраків - "*Cephalaspis*" *dniestrensis* (= *Pattenaspis rogalai*) [28], *Zychaspis elegans, Stensiopelta pustulata* та *Zenaspis podolica* у відкладах в околицях Хмелевої. З них *Zychaspis elegans* представлений єдиним екземпляром (голотипом) [30, 31], і отже може вважатися характерним для другої фауністичної зони видом. Серед відомих птераспід тут знайдений тим часом лише *Zascinaspis heintzi*.

Відклади стрипської світи, головним чином, кварцитовидні пісковики [8], сформувалися в умовах дельтових потоків [13]. Це, як вже зазначалося вище, негативним чином відбилося на чисельності та стані збереження решток вертебрат. З каменоломні (у її нижній та середній частинах) між селами Киданів та Сапова [15] відомі характерні представники 3-ї фауністичної зони олд-реду, птераспіди – *Althaspis elongata, A. sapovensis* (Табл. IV, фіг. 1), *Brachipteraspis latissima, Europrotaspis arnelli* (Табл. IV, фіг. 2), та остеостраки – *Benneviaspis zychi* і *Citharaspis junia* [1]. У верхній частині згаданого розрізу відмічено кілька екземплярів *Althaspis longirostra*, який описаний В. Зихом також з Копачинців на Дністрі, та *A. sapovensis* [15]. Фауна птераспід 3-ї зони доповнюється незвичним за будовою рострума видом *Miltaspis*? (*Althaspis*?) *spatulirostrata*, відомим за єдиним екземпляром [22]. Ще одному (неописаному) крупному широкорилому виду належить відбиток ростральної пластинки з Чехова (Табл. IV, фіг. 4) [29]. До остеостраків стрипської світи (= 3-ї фауністичної зони) належить, очевидно, і *Citharaspis polonica* з Бучача. З плакодерм тут зрідка ще трапляються види з нижчих верств – *Ericaspis zychi* та *Kujdanowiaspis podolica,* а також новий, характерний лише для відкладів стрипської світи *Kujdanowiaspis buczacziensis* [25].

Відкладами смерклівської світи завершується відслонений на Поділлі розріз дністровської серії. Вони поширені по Дністру від Смерклова до Нижнева, частково по р. Коропцю [8], можливо також у невеликому відслоненні в Завадівці. Однак достовірних даних про знахідки решток іхтіофауни у цій світі немає. Лише П.П. Балабай [3] вказував на присутність у Завадівці решток *Brachipteraspis latissima* [6].

Тенденції зміни тафоіхтіокомплексів та їхня інтерпретація. Достатньо очевидно, що силурійська іхтіофауна у подільській частині палеобасейну була не біднішою, ніж, наприклад, у прибалтійській (Естонія, о. Сааремаа), де відмічені [17] телодонти, численні примітивні остеостраки, анаспіди (Anaspida), акантоди та променепері (Actinopterygii). Свідченням цього є випадкова знахідка у відкладах скальського горизонту силуру частини щита *Irregulareaspis,* явно занесеної з

мілководдя. Однак на сьогоднішній день до рук дослідників подільського розрізу потрапили свідчення лише про мізерну її частину через несприятливі умови захоронення у глибоководних фаціях.

Зменшення глибини палеобасейну наприкінці силурійського періоду та її коливання у борщівський час суттєво не вплинуло на кількість та стан збереження решток викопної іхтіофауни – глибини залишались все ще надто великими. Проте маємо перші свідчення присутності у фауні телодонтів.

Поступове обміління моря у чортківський час було головною причиною наближення складу палеобіо- і тафокомплексів, і, як результат, помітного збагачення останніх у порівнянні з давнішими. Можливо, вже чортківські тафоіхтіокомплекси містили як нормальноморську (акантоди), солоноватоводну (телодонти?), так і прісноводну (птераспіди) складову. Проте цілком ймовірно, що збагачення складу тафокомплексів було також і результатом розвитку розмаїття самої іхтіофауни.

Всі зазначені тенденції найповніше виявились в іванівський час. Захоронення решток відбувалось у наймілкішій прибережній частині моря, що, з одного боку, скоротило відстань від місця відмирання тварин до місця захоронення їхніх решток, з іншого – при зростаючій прісноводній складовій тафокомплексів (ймовірно, птераспіди та цефаласпіди) все ще мала місце, на відміну від дністровського часу, і морська складова (більшість подільських циатаспід та корваспіди). На прикладі тафокомплексів у пісковиках басейну середньої течії Серету можна оцінити багатство фауни хребетних прісноводних водойм іванівського часу з крупними птераспідами, широко поширеним *Pattenaspis* та першим відомим представником плакодерм – *Ericaspis zychi*.

При зміні тиверського часу дністровським, коли формування відкладів стало відбуватись в умовах прісних або опріснених (часто тимчасових) водойм, які втратили зв'язок з морем, тафоіхтіокомплекси позбавились у своєму складі суто морських мешканців. Єдиним, можливо, евригалінним видом циатаспід, рештки якого ще присутні у відкладах устечківської світи, є *Poraspis sturi*. Натомість, в устечківський час різко зростає розмаїтість остеостраків (14 форм), в меншій мірі, птераспід, у ще меншій — плакодерм. Телодонти, навпаки, скорочують свою присутність у тафокомплексах, правда, з ними картина не цілком ясна, оскільки з теригенних порід важко отримати достатньо збережені для вивчення мікрорештки.

В устечківській світі часто трапляються лінзоподібні костеносні брекчії, які, можливо, виникли в результаті масової загибелі безщелепних та риб у нестійких озерах дельтової площі при раптових спадах водного рівня після періодів розливу.

Якщо дотримуватись думки про наявність в Городниці та Устечку відкладів нижньої частини хмелівської світи [8, 9], то склад тафокомплексів, що утворились на початку хмелівського часу, є достатньо багатим [4]. Це спостереження стосується обох головних таксономічних груп подільських викопних безщелепних – остеостраків та птераспід. Плакодерми представлені двома видами з чотирьох, відомих на сьогодні для раннього девону Поділля. Фауна агнат характеризується максимальним спектром форм, з ознаками різного ступеня спеціалізації. Ймовірно, всі види хмелівського часу були мешканцями прісних, в основному, спокійних вод.

В хмелівській світі переважають захоронення окремих неорієнтованих кісток риб в більш тонкозернистих осадах – глинах і алевролітах. Ступінь збереженості викопного матеріалу часто недостатній для визначення решток. Крім того, немає певності щодо належності їх саме до хмелівської світи. Тому склад іхтіофауни 2-ї фауністичної зони подільського олд-реду (що відповідає відкладам середини - верхів хмелівської світи)

залишається значною мірою білою плямою для науки. Ситуацію ускладнює також різне розуміння стратиграфічного діапазону, що має належати до 2-ї фауністичної зони.

Відклади стрипського часу утворювались в умовах дельт з потужними течіями, і, ймовірно, на невеликих відстанях від берега, про що свідчать крупні зерна піску. Грубозернистий пісок, як наждак, стирав панцирні покриви так, що рештки іхтіофауни захоронялися вже, як правило, грубо пошліфованими. Крім того, швидка вода, очевидно, не сприяла утворенню помітних скупчень решток, як це спостерігається, наприклад, у низах дністровської серії. Іхтіофауна (тафофауна) цього часу програє попередній за кількісними показниками, однак є винятково спеціалізованою, пристосованою для проживання в умовах динамічних проточних вод [7].

Вище за розрізом відклади нижнього девону формувалися в умовах інтенсивного осадонагромадження, проте їхні потужні товщі не зберегли жодних решток не лише іхтіофауни, але і фауни безхребетних.

1. Афанасьева О.Б. Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha). – М.: Наука, 1991. – 144 с.
2. Афанасьева О.Б. Подкласс Osteostraci // Новицкая Л.И., Афанасьева О.Б. (ред.). Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – Москва: ГЕОС, 2004. – С. 210-268.
3. Балабай П.П. До вивчення птераспід нижнього девону Поділля. Повідомлення 2 // Наук. зап. Природозн. музею АН УРСР. – 1960. – Т. 8. – С. 124-133.
4. Войчишин В.К. Ранньодевонські тафоіхтіокомплекси Поділля // Вестн. зоол. – 1997. – 31(3). – С. 33-39.
5. Войчишин В.К. Панцирні безщелепні (Agnatha) раннього девону Поділля (морфологія, систематика, особливості тафокомплексів та стратиграфічне значення) (дисертація). – Державний природознавчий музей НАН України. – Львів, 1998. – 187 с.
6. Войчишин В.К. Місцезнаходження іхтіофауни раннього девону на Поділлі //Палеонтологічний збірник. – 2001. – 33. – С. 134-143.
7. Войчишин В.К. Поширення Agnatha та супутніх груп хребетних у відкладах нижнього девону Поділля //Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2001. – Т. 16. – С. 47-58.
8. Дикенштейн Г.Х. Палеозойские отложения юго-запада Русской платформы. – М.: Гостоптехиздат, 1957. – 154 с.
9. Дригант Д.М. Девонські відклади Волино-Поділля (стратиграфія, кореляція розрізів). – Львів, 1988. – 46 с. (Препринт / АН УРСР. Ін-т геології і геохімії горючих копалин; № 88-1).
10. Каратаюте-Талимаа В.Н. Новые телодонты, гетеростраки и артродиры из чертковского горизонта Подолии // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. – М.: Наука, 1968. – Вып. 1. – С. 33-42.
11. Каратаюте-Талимаа В.Н. Телодонты силура и девона СССР и Шпицбергена. – Вильнюс: Мокслас, 1978. – 336 с.
12. Каратаюте-Талимаа В.Н., Мярсс Т. Подкласс Thelodonti. Телодонты // Новицкая Л.И., Афанасьева О.Б. (ред.) Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – Москва: ГЕОС, 2004. – С. 12-68.
13. Нарбутас В.В. Красноцветная формация нижнего девона Прибалтики и Подолии. – Вильнюс: Мокслас, 1984. – 135 с.
14. Новицкая Л.И. О диагностической оценке орнамента бесчелюстных и рыб // Палеонтол. журн. – 1971. – 4. – С. 82-96.
15. Новицкая Л.И. Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды. – М.: Наука, 1986. – 160 с.

16. Новицкая Л.И. Эволюция таксономического разнообразия бесчелюстных позвоночных на родовом и видовом уровнях (Heterostraci: отряды Cyathaspidiformes, Pteraspidiformes) // Палеонтол. журн. – 2007. – 3. – С. 33-46.
17. Обручев Д.В. Значение позвоночных для корреляции силурийских и нижне-среднедевонских отложений СССР // Тр. III Междунар. симпоз. по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Т.2. – Л.: Наука, 1973. – С. 189-197.
18. Обручев Д.В., Каратаюте-Талимаа В.Н. Фауны позвоночных и корреляция лудловских и нижнедевонских отложений Восточной Европы // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. – М.: Наука, 1968. – Вып. 1. – С. 63-70.
19. Помяновська Г.М., Хижняков А.В. Основні риси закономірностей осадконагромадження та палеогеографія території Волино-Поділля в девонському періоді // Стратиграфія УРСР. т. IV, ч. 2. Девон. – К.: Наук. думка, 1974. – С. 99-120.
20. Талимаа В.Н. Ихтиофауна. Нижний девон // Девон и карбон Прибалтики. – Рига: Зинантне, 1981. – С. 361-367.
21. Belles-Isles M., Janvier P. Nouveaux Ostéostracés du Dévonien inférieur de Podolie (RSS D'Ukraine) // Acta Palaeontol. Polonica. – 1984. – 29(3-4). – P. 195-208.
22. Blieck A. Les Hétérostracés Pteraspidiformes. Systématique, phylogénie, biostratigraphie, biogéographie. – Paris: CNRS, 1984. – 199 p.
23. Bone Q., Moore R.H. Biology of Fishes, 3rd ed. – New York: Taylor & Francis, 2008. – 478 p.
24. Brotzen F. Die silurischen und devonischen Fischvorkommen in Westpodolien. I // Palaeobiologica. – 1933. – 5(3). – S. 423-466.
25. Dupret V. Etude anatomique des genres *Kujdanowiaspis* Stensio 1942 et *Erikaspis* nov. gen. (Placodermi Arthrodira “Actinolepida”) du Dévonien inférieur de Podolie (Ukraine) (these). Museum National d’Histoire Naturelle, Laboratoire de Paléontologie. – Paris, 2003. – 403 p.
26. Dupret V. and Blieck A. The Lochkovian-Pragian boundary in Podolia (Lower Devonian, Ukraine) // Comptes Rendus Geoscience. – 2009. – 341(1).. – P. 63-70.
27. Janvier P. Preliminary description of Lower Devonian Osteostraci from Podolia (Ukrainian S.S.R.) // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol. – 1985. – 38(5). – P. 309-334.
28. Janvier, P. Un nouveau Cephalaspide (Osteostraci) du Devonien inferieur de Podolie (R.S.S. d'Ukraine) // Acta Palaeontologica Polonica. – 1988. – 33(4). – S. 353-358.
29. Voichyshyn V.K. The new forms of pteraspids (Agnatha, Heterostraci) from Podolian Early Devonian // Vestn. zool. – 1999. – 33(3). – P. 47-56.
30. Voichyshyn V. On the revision of P.Balabai’s collection of Early Devonian Osteostraci (Agnatha) from Podolia (Ukraine) // Р.Й. Годунько, В.К. Войчишин, О.С. Климишин та ін. Наук. колекції Держ. природозн. музею НАН України. Номенклатурні типи і типові серії (1). – Львів, 2006. – Вип. 2. – С. 9-25.
31. Voichyshyn V. Name-bearing types and type series of fossil agnathans (Agnatha: Heterostraci, Osteostraci) // Р.Й. Годунько, В.К. Войчишин, О.С. Климишин та ін. Наук. колекції Держ. природозн. музею НАН України. Номенклатурні типи і типові серії (1). – Львів, 2006. – Вип. 2. – С. 26-40.
32. Zych W. Old-Red Podolski // Pr. Polsk. Inst. Geol. – 1927. – 2, zesz. 1. – 65 s.

Державний природознавчий музей НАН України, Львів
e-mail: victor@museum.lviv.net

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 26 Львів, 2010 С. 113-122

УДК 582.32 (477)

О.Т. Кузярін

МОХОПОДІБНІ (MARCHANTIOPHYTA, BRYOPHYTA) ТЕРИТОРІЇ ТОРФОВИЩА "БІЛОГОРЩА" (РОЗТОЧЧЯ)

Кузярин А.Т. **Мохообразные (Marchantiophyta, Bryophyta) территории торфяника "Белогорща" (Расточье)** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26.– С. – 113-122.

Приведен список мохообразных для территории торфяника "Белогорща", относящегося к геоморфологическому району Расточья. На исследуемой территории выявлено 102 вида мохообразных, в т.ч. 8 печеночников (Marchantiophyta) и 94 вида мхов (Bryophyta). Они относятся к 58 родам, 30 семействам, 13 порядкам, 5 классам и 2 отделам. Изучена частота встречаемости, а также приуроченность видов к биотопам и субстратам. Проведен анализ распределения мохообразных по ведущим семействам и родам, эволюционно-географическим элементам, гидроморфам. Указан новый локалитет *Helodium blandowii* (F.Weber & D.Mohr) Warnst., гляциального реликта.

Kuzyarin O.T. **Bryobionta (Marchantiophyta, Bryophyta) for the territory of the peatbog "Bilohorshcha" (Roztochya)** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. – . 113-122.

The floristic list of the Bryobionta (Marchantiophyta, Bryophyta) for the peatbog "Bilohorshcha", belonging to Roztochya region, has been compiled. In total 102 species were recorded, including 8 species of the Marchantiophyta and 94 species of the Bryophyta. They belong to 58 genera, 30 families, 13 orders, 5 classes and 2 divisions. The frequency of the occurrence and the relation of the species with biotopes and substrates have been studied. The Bryobionta distribution to the leading families and genera, their evolutionary geographical elements and hydromorphs have been analyzed. The relict species *Helodium blandowii* (F.Weber & D.Mohr) Warnst. is registrated.

У зв’язку з всеєвропейською стратегією збереження біологічного та ландшафтного різноманіття, а також з ренатуралізацією порушених територій в напрямі покращення екологічної ситуації в регіоні важливе значення мають бріофлористичні дослідження колишніх торфокар’єрів.

До таких територій належить низове торфовище "Білогорща" в західній околиці м. Львова. Цей цікавий природний об’єкт до початку промислового видобування торфу (1950-ті рр.) відзначався локалітетами низки раритетних видів рослин (*Betula humilis* L., *Saxifraga hirculus* L., *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb., *Salvinia natans* (L.) All., *Swertia perennis* L., *Pedicularis sceptrum-carolinum* L. тощо), а також оригінальною фауною та зараховувався до однієї з найцінніших пам’яток природи. Фрагментарні дані щодо бріофлори цієї території наведено у публікації В. Тимракевича [16], що присвячена палінологічному аналізу торфовища "Білогорща". В ній, окрім 13 видів мохоподібних, зокрема *Aulacomnium palustre, Physcomitrium eurystomum, Philonotis marchica* тощо, згадано поширені та рідкісні види судинних рослин.

Тому метою нашого дослідження було визначити сучасний склад мохоподібних території торфовища "Білогорща", вивчити частоту трапляння та приуроченість видів до певних біотопів і субстратів, проаналізувати їхній розподіл за еволюційно-географічними елементами, гідроморфами.

Рис. 1 Великомасштабне космічне зображення території торфовища "Білогорща" в західній околиці м. Львова (крапчастою лінією позначено межі виділів району дослідження, опис яких наведено в розділі "Матеріал і методика досліджень"). Джерело інформації: Google Планета Земля: Бесплатная версия – www.earth.google.com

Матеріал і методика досліджень

Дослідження мохоподібних проводили впродовж 2008-09 рр. на території низового торфовища "Білогорща" в західній околиці м. Львова. Торфовище розміщене в північно-східній частині Білогорсько-Мальчицької прохідної долини водно-льодовикового походження. Зазначена територія відокремлює Розточчя (геоморфологічний район Горбистого пасма Розточчя підобласті Подільської височини області Волино-Поділля) від Львівського плато і з'єднує Львівську улоговину та долину р. Полтви з широтним відрізком долини р. Верещиці [13]. За районуванням боліт України [7] це торфовище належить до торфово-болотної області Малого Полісся з Розточчям. Його площа дорівнює близько 730 га. Максимальна глибина торфового покладу до початку промислових торфорозробок становила 7,25 м [16].

На сьогодні в межах території торфовища представлено широкий спектр вторинних біотопів. Для вивчення частоти трапляння та з'ясування еколого-фітоценотичної приуроченості видів, територію торфовища поділено на 10 виділів (сегментів) з урахуванням домінуючих біотопів, ступеня антропогенної трансформації рослинного і ґрунтового покриву, сучасного використання тощо (рис. 1): 1 – мезофільні наземнокуничникові та нітрофільні рудеральні луки, а також городи з фрагментами сміттєзвалищ та деревних насаджень; 2 – вологі та болотисті сінокісно-пасовищні луки з гігрофільними чагарниковими ценозами та поодинокими кар'єрами-смітниками; 3 – піонерні ліси з домінуванням *Betula pendula* L., трав'яні та трав'яно-мохові болота на місці торфокар'єру; 4 – молоді деревно-чагарникові ценози та болотисті луки на місці торфокар'єру; 5 – городи, перелоги та вторинні болотисті і вологі луки з фрагментами деревно-чагарникових ценозів; 6 – паркові деревні насадження з городами та фрагментами очеретяних боліт; 7 – деградовані пасовища та сінокісні (вологі, болотисті) луки з поодинокими кар'єрами-смітниками; 8 – болотисті сінокісні луки та пасовища; 9 – перелоги на піщаних еолових відкладах; 10 – вторинні антропогенні біотопи (рудеральні, лучні, чагарникові, болотні, водні угруповання) вздовж залізниці. Під час збору польового матеріалу (фітосозологічні описи, гербаризація) та камерального етапу (ідентифікація зразків мохоподібних та рослинних угруповань, розподіл бріобіонти за частотою (класами) трапляння, приуроченості до субстратів, екоморфами тощо) застосовано відомі визначники та класичні ботанічні, геоботанічні методики [1-4, 10-12]. Зведений список мохоподібних для досліджуваної території складено на підставі польових (оригінальних) та фрагментарних літературних [16] даних згідно з сучасною таксономією [6, 15]. У списку після видової назви наводяться в дужках номери виділів, у межах яких виявлено цей вид або в разі відсутності польових даних – посилання на літературне джерело.

Результати досліджень

На підставі опрацьованих польових матеріалів (всього зібрано та ідентифіковано 420 зразків мохоподібних, що передано до бріологічного гербарію Державного природознавчого музею НАН України) та аналізу літературних джерел складено список мохоподібних для території торфовища "Білогорща". Зазначений список

налічує 102 види, що входять до 58 родів, 30 родин, 13 порядків, 5 класів та 2 відділів. З них переважають представники відділу Bryophyta (94 види) і лише 8 видів належать до відділу Marchantiophyta.

Список мохоподібних території торфовища "Білогорща"

BRYOBIONTA
MARCHANTIOPHYTA
Marchantiopsida
Marchantiales
Marchantiaceae (Bisch.) Lindley
1. *Marchantia polymorpha* L. (1-8, 10)

Ricciaceae Reichenb.
2. *Riccia fluitans* L. emend. Lorbeer (10)

Jungermanniopsida
Fossombroniales
Pelliaceae Klinggr.
3. *Pellia epiphylla* (L.) Corda (3)

Metzgeriales
Aneuraceae Klinggr.
4. *Aneura pinguis* (L.) Dum. (3)

Lepicoleales
Ptilidiaceae Klinggr.
5. *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vainio (3)
Jungermanniales
Geocalycaceae Klinggr.
6. *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort. (3-6, 10)

Cephaloziaceae Migula
7. *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort.

Cephaloziellaceae Douin
8. *Cephaloziella rubella* (Nees) Warnst. (3)

BRYOPHYTA
Sphagnopsida
Sphagnales
Sphagnaceae Dumort.
9. *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. (3-5, 7)
10. *S. centrale* C.E.O.Jensen (3)
11. S. fallax (H.Klinggr.) H.Klinggr. (3, 5, 7)
12. *S. fimbriatum* Wilson (1, 3-5)
13. *S. flexuosum* Dozy & Molk. (2)
14. *S. magellanicum* Brid. (3)
15. *S. palustre* L. (1-5, 7)
16. *S. squarrosum* Crome (1-5)
17. *S. subsecundum* Nees (2, 3, 7)
18. *S. teres* (Schimp.) Ångstr. (3)

Polytrichopsida
Polytrichales
Polytrichaceae Schwägr.
19. *Atrichum undulatum* (Hedw.) P.Beauv. (1-10)
20. *Polytrichastrum longisetum* (Sw.ex Brid.) G.L.Sm. (1-5, 8)
21. *Polytrichum commune* Hedw. (1, 3-5, 7)
22. *P. juniperinum* Hedw. (3-7)
23. *P. piliferum* Hedw. (3, 7)
24. *P. strictum* Menzies ex Brid. (3-5)

Bryopsida
Funariales
Funariaceae Schwägr.
25. *Funaria hygrometrica* Hedw. (1-10)
26. *Physcomitrium eurystomum* Sendtn. (Tymrakiewicz,1928)

Grimmiales
Grimmiaceae Arn.
27. *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. (3)
28. Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. (3)
29. *Schistidium apocarpum* (Hedw.) Bruch & Schimp. (3, 10)

Dicranales
Ditrichaceae Limpr.

30. Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. (1-10)

Dicranaceae Schimp.
31. *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp. (1-8)
32. *D. heteromalla* (Hedw.) Schimp. (3)
33. *Dicranum bonjeanii* De Not. (3, 7)
34. *D. montanum* Hedw. (3, 6)
35. *D. polysetum* Sw. ex anon. (3)
36. *D. scoparium* Hedw. (3, 6)

Pottiales
Pottiaceae Schimp., nom. cons.
37. *Barbula convoluta* Hedw. (5, 6, 10)
38. *B. unguiculata* Hedw. (1-3, 7-10)
39. *Syntrichia ruralis* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr (3, 7)
40. *Tortula muralis* Hedw. (1-3, 6, 10)

Splachnales
Meesiaceae Schimp.
41. *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson (2-4)

Orthotrichales
Orthotrichaceae Arn.
42. *Orthotrichum affine* Schrad. ex Brid. (1, 6)
43. *O. diaphanum* Schrad. ex Brid. (1, 3, 6)
44. *O. speciosum* Nees (3, 6)
45. *Ulota crispa* (Hedw.) Brid. (6)

Bryales
Bartramiaceae Schwägr.
46. *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. (2)
47. *P. marchica* (Hedw.) Brid. (Tymrakiewicz,1928)

Bryaceae Schwägr.
48. *Bryum argenteum* Hedw. (1-10)
49. *B. caespiticium* Hedw. (1, 6, 8)
50. *B. capillare* Hedw. (3, 5)
51. *B. creberrimum* Taylor (1, 5-8, 10)
52. *B. dichotomum* Hedw. (7, 10)
53. *B. moravicum* Podp. (1, 6)
54. *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) P.Gaertn. et al. (2-8)
55. *B. turbinatum* (Hedw.) Turner (3)
56. *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. (2-7, 10)
57. *P. wahlenbergii* (F.Weber & D.Mohr) A.L.Andrews (2-4, 7)
Plagiomniaceae T.J.Kop.
58. *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck) T.J.Kop. (1, 3, 7)
59. *P. cuspidatum* (Hedw.) T.J.Kop. (1, 3, 6, 10)
60. *P. ellipticum* (Brid.) T.J.Kop. (1-3, 5-8, 10)
61. *P. undulatum* (Hedw.) T.J.Kop. (2)

Aulacomniaceae Schimp.
62. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. (2-5)

Hypnales
Climaciaceae Kindb.
63. *Climacium dendroides* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr (1-8, 10)

Amblystegiaceae Kindb.
64. *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. (1-10)
65. *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. (1-8, 10)
66. *D. polygamus* (Schimp.) Hedenäs (2, 5)
67. *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs (3)
68. *Hygroamblystegium humile* (P.Beauv.) Vanderp., Goffinet & Hedenäs (2-6)
69. *H. varium* (Hedw.) Mönk. (3, 5, 6, 10)
70. *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. (5, 6)
71. Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske (3, 6)
72. Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske (2)

Calliergonaceae (Kanda) Vanderp., Hedenäs, C.J.Cox & A.J.Shaw
73. *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. (2-6, 10)

Leskeaceae Schimp.
74. *Leskea polycarpa* Hedw. (1, 3, 6, 10)

Thuidiaceae Schimp.
75. *Abietinella abietina* (Hedw.) M.Fleisch. (7)
76. *Helodium blandowii* (F.Weber & D.Mohr) Warnst. (3-5)
77. *Thuidium assimile* (Mitt.) A.Jaeger (2, 3, 7)
78. *T. recognitum* (Hedw.) Lindb. (2)

Brachytheciaceae Schimp.
79. *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen (3-6, 10)
80. *Brachythecium albicans* (Hedw.) Schimp. (2, 3, 7, 9, 10)
81. *B. campestre* (Müll.Hal.) Schimp. (3, 5, 6, 9, 10)
82. *B. glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp. (8, 10)
83. B. mildeanum (Schimp.) Schimp. (3, 6, 8)
84. *B. rivulare* Schimp. (1-8)
85. *B. rutabulum* (Hedw.) Schimp. (1-10)
86. *B. salebrosum* (Hoffm. ex F.Weber & D.Mohr) Schimp. (1-10)
87. *Eurhynchium striatum* (Hedw.) Schimp. (5)
88. *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske (1-3, 6, 9, 10)
89. *Sciuro-hypnum oedipodium* (Mitt.) Ignatov & Huttunen (5, 6)
90. *S.-h. populeum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen (1, 6)
91. *S.-h. reflexum* (Starke) Ignatov & Huttunen (6)

Hypnaceae Schimp.
92. *Callicladium haldanianum* (Grev.) H.A.Crum (3, 6)
93. *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske (1-8, 10)
94. *Hypnum cupressiforme* Hedw. (1-6)
95. *H. pallescens* (Hedw.) P.Beauv. (1, 3, 6, 7, 10)
96. *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp. (1, 3, 6, 10)

Hylocomiaceae (Broth.) M.Fleisch.
97. *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. (7)
98. *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. (3, 4, 7)
99. *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. (3, 7)

Plagiotheciaceae (Broth.) M.Fleisch.
100. *Herzogiella seligeri* (Brid.) Z.Iwats. (3, 6)
101. *Plagiothecium laetum* Schimp. (3, 6)

Pylaisiadelphaceae Goffinet & W.R.Buck
102. *Platygyrium repens* (Brid.) Schimp. (1, 3, 6)

Провідні родини (табл. 1) охоплюють 75 видів, що дорівнює 73,5% від загальної кількості мохоподібних території торфовища. Вони є типовими для Голарктики політипними родинами [5]. За складом провідних родин досліджувана територія відповідає еколого-топологічній бріофлорі лісових рівнинних районів Палеарктики (сильвапалеарктичному типу) з панівною роллю бореальних та неморальних видів таких родин, як Sphagnaceae, Polytrichaceae, Dicranaceae, Hypnaceae, Plagiomniaceae, Thuidiaceae та Orthotrichaceae. Родина Amblystegiaceae, що посідає перші місця у бріофлорах перезволожених територій (гумідних областей Голарктики), за видовим різноманіттям поступається перед родинами Brachytheciaceae та Bryaceae. Наявність значної кількості видів цих родин можна пояснити істотною трансформацією первинних біотопів торфовища внаслідок осушувальної меліорації та дії інших

антропогенних чинників, що призвело певною мірою до збільшення спектра еколого-фітоценотичних умов та синантропізації рослинного покриву.

Таблиця 1

Провідні родини мохоподібних території торфовища "Білогорща"

Родини	Види			Роди		
	кількість	%	місце	кількість	%	місце
Brachytheciaceae	13	12,7	1	5	8,6	2
Sphagnaceae	10	9,8	2-3	1	1,7	10-11
Bryaceae	10	9,8	2-3	2	3,4	7-9
Amblystegiaceae	9	8,8	4	7	12,1	1
Polytrichaceae	6	5,9	5-6	3	5,2	4-6
Dicranaceae	6	5,9	5-6	2	3,4	7-9
Hypnaceae	5	4,9	7	4	6,9	3
Plagiomniaceae	4	3,9	8-11	1	1,7	10-11
Thuidiaceae	4	3,9	8-11	3	5,2	4-6
Orthotrichaceae	4	3,9	8-11	2	3,4	7-9
Pottiaceae	4	3,9	8-11	3	5,2	4-6
Разом:	75	73,5	-	33	56,9	-

До провідних родів мохоподібних, що в цілому вказують на синантропізований варіант бріофлори сильвапалеарктичного типу, належать: *Sphagnum* (10 видів, 9,8%), *Bryum* (8; 7,8), *Brachythecium* (7; 6,9), *Plagiomnium*, *Dicranum*, *Polytrichum* (по 4; 3,9), *Sciuro-hypnum* та *Orthotrichum* (по 3 види; 2,9%). Роди *Drepanocladus*, *Dicranella*, *Hypnum*, *Philonotis*, *Hygroamblystegium*, *Barbula*, *Thuidium* та *Pohlia* налічують по 2 (2,0%), решта родів – по одному виду.

Серед мохоподібних території торфовища переважають види бореального та неморального еволюційно-географічних елементів (рис. 2). Значна представленість видів космополітного елемента (11 видів; 10,8%) та наявність аридних видів (4 види; 3,9%) свідчить про істотні антропогенні зміни первинних біотопів, ценотичним реліктом яких виступає вид гіпоарктичного елемента – *Helodium blandowii*.

Згідно з існуючою диференціацією мохоподібних за приуроченістю до певних субстратів на досліджуваній території трапляються облігатні і факультативні представники всіх відомих груп (рис. 3): епігеї, з яких 50 таксонів відмічено на торфоґрунті, епіліти – на каменистому субстраті антропогенного походження, зокрема на бетоні, цеглі, щебені, асфальті тощо, епіфіти (у т. ч. 13 – епіризи), епіксили та інші (на сорочці водогону, паралоні та ін. штучних матеріалах).

Епіфіти виявлені на оголеному корінні, корі стовбурів та скелетних гілок 11 деревних видів, максимальний вік яких зазвичай не перевищує 30 (40) років. Найбільше епіфітних видів (24) відмічено на корі стовбурів та оголеному корінні *Betula pendula* L.

За зволоженістю субстрату переважають представники чотирьох екоморф: ксеромезофіти (26), мезофіти (23), гігрофіти (22) та гігромезофіти (20). Інші екоморфи представлені незначною кількістю видів, зокрема ксерофіти (7 видів),

гідрогігрофіти (3) та гідрофіти (1 вид). При цьому провідна роль у формуванні вторинного рослинного покриву торфовища належить гігрофітам та гігромезофітам.

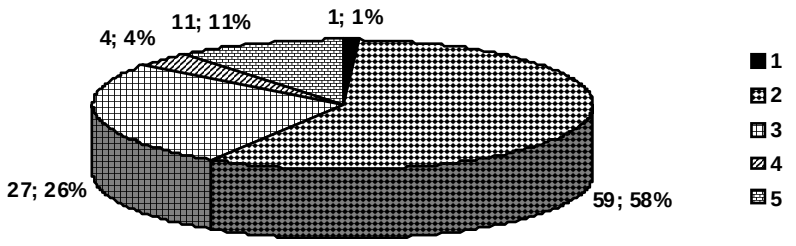


Рис. 2. Спектр еволюційно-географічних елементів у бріофлорі території торфовища. Елементи: 1 – гіпоарктичний; 2 – бореальний; 3 – неморальний; 4 – аридний; 5 – космополітний.

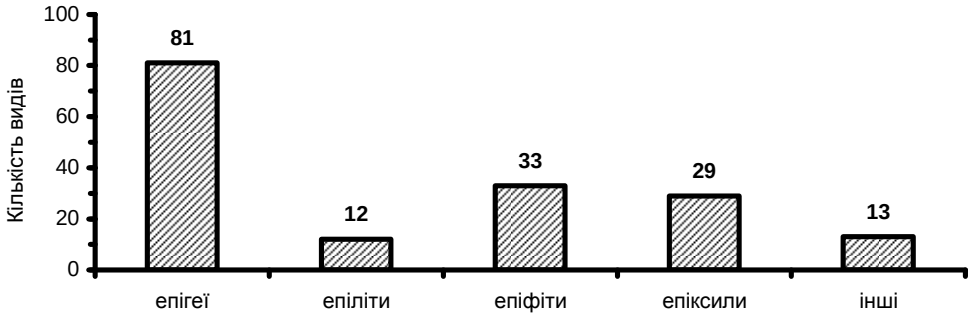


Рис. 3. Розподіл мохоподібних території торфовища за приуроченістю до субстратів.

Мохоподібні території дослідження беруть участь у складі різних біотопів: мілких водойм (4), трав'яних та трав'яно-мохових боліт (24), пасовищ (25), сінокосів (22), деревних насаджень (33), піонерних лісів (68), залізничних шляхів (17), узбіч ґрунтових (польових) доріг і стежок (12), перелогів (8), сміттєзвалищ (6 видів) тощо.

За частотою (класами) трапляння в межах досліджуваної території мохоподібні розподіляються на дуже рідкісні (I клас трапляння) – 45 видів, з них 6 печіночників (*Riccia fluitans, Ptilidium pulcherrimum, Pellia epiphylla* тощо), болотні, лісові та нехарактерні (випадкові) види (*Ulota crispa, Hamatocaulis vernicosus, Sphagnum magellanicum, Tomentypnum nitens, Sciuro-hypnum reflexum, Plagiomnium undulatum, Grimmia pulvinata* та ін.); відносно рідкісні (II) – 22 (*Helodium blandowii, Thuidium assimile, Sphagnum subsecundum* тощо); спорадичні (III) – 16; відносно звичайні (IV) – 6 та звичайні (V клас трапляння) – 11 видів. Серед мохоподібних з найбільшою частотою трапляння переважають космополітні та евритопні види (*Bryum argenteum,*

Funaria hygrometrica, Ceratodon purpureus, Amblystegium serpens, Brachythecium salebrosum та ін.). Місцевиростання 11 видів мохоподібних (*Aulacomnium palustre, Atrichum undulatum* (*Catharinea undulata*), *Calliergon cuspidatum, Tomentypnum nitens* (*Camptothecium trichodes*), *Ceratodon purpureus, Climacium dendroides, Dicranum bonjeanii, Hamatocaulis vernicosus* (*Drepanocladus vernicosus*), *Funaria hygrometrica, Pohlia wahlenbergii* (*Mniobryum albicans*), *Polytrichum strictum*), що зазначалися для досліджуваної території 80 років назад [16], підтверджені нашими зборами.

Висновки

Вперше для території торфовища "Білогорща" наведено зведений список мохоподібних, що налічує 102 види з 58 родів, 30 родин, 13 порядків, 5 класів та 2 відділів. З них 9 видів є новими для Українського Розточчя [9], а один вид (*Helodium blandowii*) згідно з "Чеклістом мохоподібних України" [6] є новим для Львівської області. За таксономічним складом мохоподібних, зокрема за спектром провідних родин та родів, досліджена територія відповідає синантропізованому варіанту еколого-топологічної бріофлори лісових рівнинних районів Палеарктики з панівною роллю бореальних та неморальних видів.

Созологічне значення серед мохоподібних дослідженої території має *Helodium blandowii*, гляціальний релікт (релікт дніпровського зледеніння), субарктично-бореальний зникаючий вид на південній межі поширення [8], що занесений до Червоної книги України [14]. Зазначений вид трапляється тут відносно рідко з покриттям переважно менше 5% на вторинно заболочених ділянках піонерних деревно-чагарникових угруповань, болотистих луках та трав'яно-мохових болотах.

1. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 1. – К.: Наук. думка, 1987. – 180 с.
2. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 2. – К.: Наук. думка, 1988. – 179 с.
3. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 3. – К.: Наук. думка, 1989. – 176 с.
4. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 4. – К.: Академперіодика, 2003. – 256 с.
5. Бойко М.Ф. Анализ бриофлоры степной зоны Европы. – К.: Фитосоциоцентр, 1999. – 180 с.
6. Бойко М.Ф. Чекліст мохоподібних України. – Херсон: Айлант, 2008. – 232 с.
7. Брадіс Є.М. Торфово-болотна область Малого Полісся // Торфово-болотний фонд УРСР, його районування та використання. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 102-123.
8. Вірченко В.М. Поширення і ценологія *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst. на Україні // Укр. ботан. журн. – 1985. – 42, № 4. – С. 47-49.
9. Данилків І.С., Лобачевська О.В., Мамчур З.І., Сорока М.І. Мохоподібні Українського Розточчя. – Львів, 2002. – 319 с.
10. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1.: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. – М.: КМК, 2003. – С. 1-608.
11. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 2.: Fontinaliaceae – Amblistegiaceae. – М.: КМК, 2004. – С. 609-944.
12. Лазаренко А.С. Определитель лиственных мхов Украины. – К.: Изд-во АН УССР. – 466 с.
13. Природа Львівської області / За ред. К.І. Геренчука. – Львів: Вища школа, 1972. – 151 с.

14. Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
15. Hill M.O. et al. Bryological Monograph. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macronesia // J. of Bryology. – 2006. – 28. – P. 198-267.
16. Tymrakiewicz W. Analiza pyłkowa torfowiska Biłohorszczy // Kosmos. – Ser. A. – 1928. – R. 53. – S. 656-668.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: kuzyarin@gmail.com