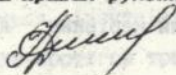


НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г.ХОЛОДНОГО

На правах рукопису



Д Р А П А Й Л О  
НАТАЛІЯ МИКОЛАЇВНА

РІД GENTIANA s.l. ФЛОРИ УКРАЇНИ

(03.00.01.- ботаніка)

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

дисертації на здобуття вченого ступеня  
кандидата біологічних наук

КИЇВ - 1995

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у відділі систематики та флористики су-  
динних рослин Інституту ботаніки ім.М.Г.Холодного НАН Ук-  
раїни

Науковий керівник - доктор біологічних наук С.М.ЗИМАН

Офіційні опоненти -доктор біологічних наук, професор

В.І.КОМЕНДАР

кандидат біологічних наук

В.І.МЕЛЬНИК

Провідна організація - Інститут екології Карпат НАН  
України

Захист відбудеться " " 199 р. на засіданні спе-  
ціалізованої вченої ради Д 50.06.01 при Інституті ботаніки  
ім.М.Г.Холодного НАН України за адресою: 252601, Київ-1,  
МПС-1, вул.Терещенківська, 2

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту  
ботаніки ім.М.Г.Холодного НАН України (Київ, вул. Вел. Дито-  
мирська, 28)

Автореферат розісланий " " 199 р.

Учений секретар Спе-  
ціалізованої вченої ради  
канд. біол. наук

І.Л.Навронська

ЛННБ України ім.В.Стефаніка



00779402 (Т)

В С Т У П

Актуальність теми. *Gentiana* L. - типовий рід родини Gentianaceae Juss., який налічує близько 300 видів трав'янистих рослин, поширених в гірських і рівнинних районах на всіх континентах крім Африки. Це складний в систематичному відношенні таксон, чим і пояснюється відсутність загально-визнаної системи даного роду ось уже протягом трьох століть його дослідження. Остаточного не вирішеними залишаються питання обсягу роду *Gentiana*, систематичної цінності макро- і мікроморфологічних ознак, ступеня їх мінливості та таксономічного статусу окремих поліморфних видів. У зв'язку з цим, не існує єдиного погляду і на проблеми еволюції, філогенії та генезису у межах *Gentiana* s.l.

Для флори України наводиться від 13 до 16 видів *Gentiana* s.l., які відносять до одного (Барбарич, 1950; Віскліна, 1957) або до трьох родів (Чопик, 1987). Більшість представників роду флори України є цінними лікарськими та декоративними рослинами, що знаходяться під загрозою зникнення внаслідок неконтрольного використання їх природних запасів. Таким чином, поглиблене критико-систематичне вивчення та уточнення видового складу роду *Gentiana* s.l. флори України є актуальним.

Мета та завдання дослідження. Метою нашої роботи був критичний перегляд складу *Gentiana* s.l. флори України:

- Для досягнення цієї мети були визначені такі завдання:
- вивчити еколого-географічні та фітоценологічні особливості видів роду *Gentiana* s.l. флори України;
  - провести порівняльно-морфологічний аналіз ознак органів

вегетативної та генеративної сфери з використанням даних анатоμο-морфологічних та палинологічних досліджень;

- встановити особливості біології видів *Gentiana s.l.* флори України;
- провести біометричний аналіз популяцій досліджуваних представників роду з метою встановлення структури окремих поліморфних видів;
- з'ясувати основні тенденції морфологічної еволюції і філогенетичні взаємозв'язки таксонів у межах *Gentiana s.l.*

Наукова новизна роботи. Вперше складені карти поширення 13 видів *Gentiana s.l.* флори України; встановлені фітоценологічні, екологічні та біологічні особливості досліджених видів; уточнено таксономічну цінність анатомічних, макро- та мікроморфологічних ознак видів *Gentiana s.l.*; запропоновані можливі морфогенетичні ряди ознак та ймовірні шляхи морфологічної еволюції в межах досліджуваної групи.

Практична цінність роботи полягає в уточненні видового складу роду *Gentiana s.l.* у флорі України, встановленні нових діагностичних ознак. Матеріали роботи можуть бути використані при підготовці "Визначників", "Флор" та інших регіональних зведень. Отримані дані з екології, фітоценології, хорології та біології можуть бути застосовані для природоохоронних і ресурсознавчих досліджень та в навчально-виховному процесі.

Публікації. По темі дисертації опубліковано 4 роботи.

Об'єм роботи та її структура. Дисертація складається з вступу, 8 розділів, висновків, списку літератури та додатка (загальний обсяг - 334 стор.). Основний зміст роботи викладено на 167 сторінках машинописного тексту. В дисертації

міститься 23 таблиці та 35 малюнків. Список літератури включає 204 назви, в тому числі 108 іноземних робіт.

## Розділ 1. ІСТОРІЯ КРИТИКО-СИСТЕМАТИЧНОГО ВИВЧЕННЯ РОДУ *GENTIANA* s.l.

Вперше рід *Gentiana* був описаний Ж. Турнефором (Turnefort, 1700). К. Лінней (Linnaeus, 1737, 1753), встановлюючи роди рослинного царства, дещо розширив об'єм даного роду, але наведений ним опис був досить схематичним. Тому до середини XIX ст. сформувались три основні підходи до систематики *Gentiana* s.l. Так, ряд авторів (Necker, 1790; Borkhausen, 1796; Don, 1837) ділили його на декілька вузьких родів (на сьогодні ці ідеї знайшли підтримку в роботах В.В. Зуєва (Зуев, 1986, 1992), Ж. Достала (Dostal, 1989) та ін). З іншого боку, такі монографи роду як Ж. Фроеліх (Froelich, 1796), О.О. Бунге (Бунге, 1824), С. Ендліхер (Endlicher, 1836) визнавали поділ роду на секції. Ще один підхід до систематики *Gentiana* s.l. полягав у тому, що увесь рід ділили на дві критичні групи, які відповідали сучасному уявленню про "підрід", визнаючи або не визнаючи *G. lutea* L. у складі *Gentiana* s.l. (Ruppius, 1718; Schmidt, 1796; Link, 1821, 1829).

М.І. Кузнецов (Кузнецов, 1894), критично переглянув відомі на той час системи роду *Gentiana* s.l. і запропонував систему, у якій даний рід був розділений на два підроди - *Eugentiana* Kuzn. та *Gentianella* Kuzn., кожен з яких складався з ряду секцій. Ним же був детально опрацьований підрід

*Eugentiana*, який він розділив на 10 секцій; крім того, автор розглянув схеми можливих філогенетичних зв'язків у межах цього підроду. Досить складний в систематичному плані підрід *Gentianella* декількома роками пізніше опрацювали Р.Веттштейн (Wettstein, 1900, 1901) та С.Голдшмідт (Goldschmidt, 1900).

Ма Ю-Хуан (Ma Yu-Chuan, 1951) запропонував розділити *Gentiana s.l.* на три самостійні роди: *Gentiana s.str.*, *Gentianella* та *Gentianopsis*, обґрунтувавши доцільність виділення останнього роду на анатомічному та морфологічному рівнях. Погляди цього дослідника знайшли підтримку і були розвинуті в роботах М.М.Цвельова (Цвелев, 1978, 1994).

Останні крупні обробки роду *Gentiana s.l.* є у "Флоре СССР" (Гроссгейм, 1952) та та у "Flora Europaea" (Tutin, Neuwold, 1972). Система роду *Gentiana s.l.*, покладена в основу "Флори СССР", майже повністю відповідає системі М.І.Кузнецова з деякими уточненнями та доповненнями. І.Тутін та В.Хейвуд у "Flora Europaea" повернулись до ідеї про поділ даного роду на два самостійні роди *Gentiana* та *Gentianella*.

Що стосується вивчення *Gentiana s.l.* флори України, то остання монографічна обробка була виконана О.Д.Віслюніною для "Флори УРСР" (1957), де система роду подана за О.А.Гроссгеймом.

## Розділ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

Під час виконання роботи були використані матеріали, зібрані нами в експедиціях з 1992-1993 рр., та матеріали

гербарних колекцій Ботанічного інституту ім.В.Л.Комарова РАН (LE), Інституту ботаніки ім М.Г.Холодного НАН України (KW), Львівського державного Університету (LW), Львівського Природничого музею (LWS) та інших установ. У ході комплексного вивчення *Gentiana s.l.* флори України застосовані систематико-географічний, анатомічний, палиноморфологічний, біометричний, фітоіндикаційний та деякі інші методи дослідження.

### Розділ 3. ЕКОЛОГО-ГЕОГРАФІЧНІ ТА ФІТОІНДИКАЦІЙНІ ОСОБЛИВОСТІ ВИДІВ РОДУ *GENTIANA s.l.* ФЛОРИ УКРАЇНИ

Уточнення видового складу *Gentiana s.l.* для флори України показало, що на сьогодні у межах досліджуваної території зростає 13 видів цього роду, причому найбільше їх різноманіття характерне для Карпат і прилеглих до них територій, які, згідно з геоботанічним районуванням України (Шеляг-Сосонко, 1989), входять до Центральноєвропейської провінції Європейської широколистяно-лісової області. Тут трапляється 13 видів *Gentiana s.l.*, вісім з них є вузькоареальними європейськими видами, які у межах згаданої провінції зростають на межі свого ареалу. З віддаленням від гірських районів кількість представників даного роду різко зменшується. Тут зростають ті види роду *Gentiana s.l.*, загальний ареал яких охоплює як Європу так і Азію. Так, у Східноєвропейській провінції цієї ж геоботанічної області зростає п'ять видів цього роду (*Gentiana pneumonanthe* L., *G. asclepiadea* L., *G. cruciata* L., *G. lingulata* (Agardh) Pritchard і *G. amarella* (L.) Boerh.), а в флорі Європейсько-Сибірської області досліджу-

ваний рід представлений лише трьома видами (*Gentiana pneumonanthe*, *G. cruciata*, *G. lingulata*); у флорах Європейсько-Азіатської степової та Середземноморської лісової областей нараховується по два види *Gentiana* s.l. - *Gentiana pneumonanthe* та *G. cruciata*, *G. cruciata* та *G. amarella*, відповідно.

Частина загального ареалу роду *Gentiana* s.l., яка припадає на територію України, характеризується нерівномірними розподілом видів як по горизонталі, так і по вертикалі. Так до альпійського флороценотичного комплексу належить лише один вид - *G. lasiniata* Kit. et Kuntz., ендемік Українських Карпат; до субальпійського комплексу входять *G. lutea*, *G. punctata* L. та *G. asaulis* L., а до монтанно-субальпійського - *G. asclepiadea*, *G. verna* L., *G. ciliata* (L.) Ma Yu-Chuan, *G. lutescens* (Velen.) Holub та *G. carpatica* Wettst. Група рівнинних видів складається з *Gentiana pneumonanthe*, *G. cruciata*, *G. lingulata* та *G. amarella*.

Внаслідок аналізу 224 геоботанічних описів фітоценозів, до складу яких входили представники роду *Gentiana* s.l., встановлено, що більшість досліджуваних видів даного роду в умовах України є асектаторами багатьох рослинних угруповань від передгір'я до альпійського поясу Карпат (за виключенням *G. lutea*, *G. asclepiadea* та *G. pneumonanthe*, які іноді можуть виступати у ролі субдомінантів). Асоціації з участю представників *Gentiana* s.l. в основному є багатовидовими (20-36, зрідка 7-10 видів для альпійського поясу і 30-60 для субальпійського поясу та рівнин). Загальний список так званих супроводжуваних видів налічує 584 види а 267 родів. Домінантами та субдомінантами є близько 70 видів з 27 родів. Найбільше

видів відноситься до 4 родів - Carex (27), Festuca (12), Poa та Ranunculus (по 10 видів).

На основі фітоіндикаційного аналізу вищезагаданих геоботанічних описів за методикою Я.П.Дідуха (1994) були розраховані основні едафічні та кліматичні характеристики біотопів, у яких зростають представники *Gentiana s.l.* флори України. Встановлено, що досліджувані види роду зустрічаються як на бідних, так і на досить забезпечених азотом та мінеральними солями ґрунтах, кислотність яких коливається від 4,9-5,9 (*G.punctata*) до 6,8-7,0 (*G.amarella*). Лімітуючими екологічними факторами для видів *Gentiana s.l.* виявились вологість та режим освітлення. Так досліджувані види в умовах України можуть траплятися в біотопах з ступенем освітлення вищим 10% та режимом вологості від лучностепоного (*G.cruciata*) до сиролісолучного (*G.lingulata*), при цьому потребуючи від 26,0 (*G.acaulis*) до 49,0 ккал/см<sup>2</sup> на рік (*G.cruciata*).

#### Розділ 4. МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ВИДІВ РОДУ GENTIANA s.l.

##### 4.1. МАКРОМОРФОЛОГІЧНІ ОЗНАКИ РЕПРОДУКТИВНИХ ОРГАНІВ

Переглянувши таксономічну значущість макроморфологічних ознак репродуктивних органів, ми дійшли висновку, що їх слід згрупувати таким чином: ознаки надсекційного рівня, ознаки секційного рівня та видові ознаки. До першої групи належать спосіб з'єднання чашолистків у чашечці, наявність або відсутність складок та війок між лопатями віночка й у його зіві, особливості будови нектарників та їх розміщення в квіт-

ці. Для розмежування секцій можна використовувати такі особливості будови чашечки, як зигоморфність та актинморфність, ступінь розвитку зубців, форму складки віночка та нектарників, спосіб прикріплення пиляків до тичинкової нитки, форму приймочки, форму коробочки, особливості поверхні насіння й характер насиченості суцвіття. Видовими ознаками у межах *Gentiana s.l.* є: форма чашечки, у тому числі форма зубців, коефіцієнт співвідношення довжин зубців і чашечки, ступінь опушеності зубців, особливість її трубочки. Серед ознак віночка як видові можна використовувати: кількість, розміри, форму та колір пелюсток, особливості форми лопатей віночка, розміри тичинок та форму їх пиляків. Особливості поверхні плодів, форма та розміри насіння також можуть бути використані як систематичні ознаки на видовому рівні.

#### 4.2. МОРФОЛОГІЯ ПИЛКОВИХ ЗЕРЕН

В ході палиноморфологічного аналізу встановлено, що однією з важливих діагностичних ознак секційного рівня для видів *Gentiana s.l.* флори України є структура поверхні екзини. Ізомерні триборозно-порові одинарні підкові зерна, характерні для представників цього роду, у межах досліджуваної групи за особливостями поверхні екзини належать до двох типів - струменевого та сітчастого. В межах першого типу будови екзини виділено три підтипи. У видів підтипу "*Gentiana punctata*" (*G. lutea*, *G. punctata* та *G. acaulis*) поверхня екзини короткоструменева. До підтипу "*Gentiana pneumonanthe*" відносяться види з щільноструменевою поверхнею екзини

(*G. asclepiadea*, *G. pneumonanthe* та *G. cruciata*). Третій підтип "*Gentiana laciniata*" характерний тільки для однойменного виду, в якого спостерігається струменево-сітчаста поверхня пилоквих зерен.

Для сітчастого типу характерна наявність на поверхні екзани отворів різного діаметру. На мезокольпіумах вони більш крупні, а ближче до борозен і на апокольпіумах - дрібні і майже округлі. За формою отворів та характером їх розміщення у межах цього типу поверхні екзани нами виділено два підтипи. Пилкові зерна в підтипі "*Gentiana ciliata*" (*G. verna* та *G. ciliata*) мають отвори великого діаметру. Підтип "*Gentiana lutescens*" (*G. amarella*, *G. lingulata*, *G. lutescens* та *G. carpatica*) характеризується невеликими овальними або округлими отворами, розміщеними на мезокольпіумах вздовж полярної осі неправильними рядами.

У результаті статистичної обробки даних нами встановлено, що середні значення екваторіального діаметру не корелюють з середніми значеннями полярної осі, тому вони не можуть бути використані для діагностики у межах досліджуваної групи. Низьку інформативність в цьому ж плані мають і такі параметри, як товщина екзани та діаметр пори, які у більшості випадків виявились близькими за своїми величинами.

В ході кластерного аналізу, який дав змогу порівняти досліджувані види за чотирма палинометричними параметрами без урахування їх таксономічних взаємин, була підтверджена доцільність виділення у межах вихідного роду таких сегрегативних родів: *Gentiana s. str.*, *Gentianopsis* та *Gentianella*.

#### 4.3. МОРФОЛОГО-АНАТОМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ВЕГЕТАТИВНИХ ОРГАНІВ

Дослідження анатомо-морфологічної будови вегетативних органів 13 видів *Gentiana s.l.* показало, що в межах роду спостерігаються двічі-однолакунні (більшість видів), двічі-трилакунні (*G.punctata*, *G.asclepiadea*) та двічі-п'ятилакунні вузли (*G.lutea*). Вихідним, очевидно, є двічі-трилакунний вузол, оскільки у *G.lutea* такий тип вузла спостерігається у проростків до двох років життя, пізніше змінюючись на двічі-п'ятилакунний (Neubauer, 1984), а у дорослих екземплярів *G.asclepiadea* верхні вузли суцвіть часто бувають двічі-однолакунними. В цілому діагностичними ознаками на рівні секцій у межах досліджуваного роду можна вважати вищегадані особливості будови вузла, а також кількість провідних пучків в основі листка та "швидкість" відділення провідної системи листка від провідної системи стебла. Такі анатомо-морфологічні ознаки, як кількість жилок листка, наявність чи відсутність трихом, кількість шарів метаксилеми, тощо, можуть бути використані на видовому рівні.

#### Розділ 5. БІОМЕТРИЧНИЙ АНАЛІЗ ПОПУЛЯЦІЙ ВИДІВ РОДУ *GENTIANA s.l.* ФЛОРИ УКРАЇНИ

За допомогою біометричного аналізу ми вивчали мінливість ознак вегетативної та генеративної сфери популяцій 12 видів *Gentiana s.l.* флори України. Встановлено, що переважна більшість морфологічних ознак видів *Gentiana s.str.* має середній рівень варіювання (11-20 %), у той час як у видів

секцій *Crossopetalae* та *Endotricha* він вищий за середній (>20 %). В цілому, у досліджуваних видів для віночка показник мінливості становить 5-15 %, в той час як для чашечки він складає 14-36 %, а для вегетативних ознак - 15-46 %. Розрахунки коефіцієнтів дивергенції між популяціями для кожного з розглянутих видів *Gentiana s.l.*, за виключенням *G. pneumonanthe*, продемонстрували однорідність внутрішньовидової структури цих видів, що вказує на високу консервативність їх морфологічної будови. Неоднорідність внутрішньої структури нами виявлена для *G. pneumonanthe*, в результаті чого було підтверджено існування двох форм цього виду - *G. pneumonanthe f. minor* Brot. та *G. pneumonanthe f. latifolia* Scholler.

#### Розділ 6. БІОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ РОДУ *GENTIANA s.l.*

##### ФЛОРИ УКРАЇНИ

Досліджена група видів представлена виключно травами. Внаслідок вивчення особливостей онтогенезу представників *Gentiana s.l.* в природних умовах та узагальнення літературних даних ми встановили, що ці види належать до шести життєвих форм: 1) симподіальні напіврозеткові літньозелені полікарпики (*G. lutea*, *G. punctata*), 2) симподіальні довгопагонові літньозелені полікарпики (*G. asclepiadea*), 3) моноподіальні умовнорозеткові літньозелені полікарпики (*G. pneumonanthe*), 4) моноподіальні розеткові літньозелені полікарпики (*G. cruciata*), 5) симподіальні довгопагонові зимовозелені полікарпики (*G. ascaulis*, *G. laciniata*, *G. verna*) та 6) стрижнево-

кореневі монокарпичи (*G. amarella*, *G. lingulata*, *G. lutescens*, *G. carpatica*).

Види роду *Gentiana s.l.* флори України відносяться до трьох з чотирьох моделей пагоноутворення, запропонованих Т.І.Серебряковою (Серебрякова, 1977, 1979, 1981) для багаторічних трав, а саме: 1) симподіальної напівроеткової та її похідної моноподіальної умовнорозеткової, 2) симподіальної довгопагонової, 3) моноподіальної умовнорозеткової та її похідної моноподіальної умовнорозеткової. На нашу думку моделі пагоноутворення та деякі інші особливості вікових груп (наприклад, характер наростання та поновлення головного пагона на різних етапах онтогенезу) можуть бути використані в систематиці роду *Gentiana s.l.* як додаткові діагностичні ознаки на рівні секцій.

## Розділ 7. МОЖЛИВІ НАПРЯМКИ ЕВОЛЮЦІЇ ВИДІВ РОДУ GENTIANA s.l.

В роботі запропоновані морфогенетичні ряди ознак видів роду *Gentiana s.l.* і на підставі їх аналізу переглянуті можливі філогенетичні взаємозв'язки в межах дослідженої групи таксонів.

### Квітка і суцвіття

Чашечка: з добре розвиненими чашолистками —————> півчаста  
Віночок: п'ятилопатевий —————> чотирилопатевий  
          колесовидний —————> дзвоникovidний —————> лілководний

віночок → віночок із складкою  
без складки → віночок з війками      війчасте кільце  
   між лопатями      → в зіві віночка  
складка віночка: мала → велика  
   симетрична → несиметрична  
Нектарники: горбкуваті → кільцьові  
   епіпетальні → дисковидні  
   непарні → парні  
Тичинки: вільні → зрослі  
Пилляки: рухомі → нерухомі  
Поверхня підкових зерен: струменяста → сітчаста  
Маточка: стовпчик: довгий → короткий  
   прийомочка: лінійна → лійковидна → тарілковидна  
Суцвіття: багатоквіткове → поодинокі квітка

Насіння

без крила → з крилом → без крила  
округле → дисковидне → веретеновидне

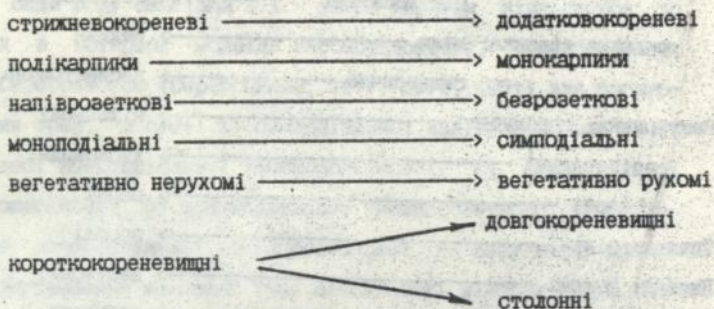
Стебло

Бузол:  
двічі-трилакуний → двічі-однолакуний  
   → двічі-п'ятилакуний

Листок

широка листкова пластинка → вузька листкова пластинка  
5-7 жилок → 1 жилка  
листок з нечітковоїдежю-  
   → сидячі листки  
ваним черешком

Литтєва форма та моделі пагоноутворення



Порівняльний аналіз відомих філогенетичних схем у межах роду *Gentiana* s.l. (Nuxley, 1878; Кузнецов, 1894; Ma Yu-Chuan, 1951; Зуев, 1992) та морфологічних особливостей видів *Gentiana* s.l. з урахуванням наведених морфогенетичних рядів дає можливість реконструювати основні риси предкової групи. Найвірогідніше, що предок роду *Gentiana* s.l. належав до трав'янистих рослин з широкими листковими пластинками, його стебла мали двічі-трилакунні вузли, а насичені закриті тирсоїдні суцвіття складались з численних квіток з колесо-видними віночками. Вважається, що ці рослини зростали в умовах вологого теплого клімату (Зуев, 1992) і рання історія розвитку цієї групи була пов'язана з передгір'ями Тибету та Гімалаїв (Толмачев, 1974). Пристосування вихідної групи до аридних умов йшло, очевидно, шляхом зменшення розмірів листкової пластинки та подальшого ускладнення будови віночка, яке відбувалося двома шляхами: з одного боку розвивався віночок з складкою між лопатями (напрямок умовно названо "Gentiana"), з другого боку - формувався віночок з війками

(напрямок "Gentianella").

У ході розвитку напрямку "Gentiana" виникли види *Gentiana s.str.* Серед них найближчою до анцестральної групи за сукупністю ознак є *G. lutea* - єдиний вид з *Gentiana s.l.*, який має колесовидний віночок з відкритими горбкуватими нектарниками. За цими важливими, з точки зору систематики даної групи, ознаками *Gentiana lutea* стоїть окремо не лише у межах *Gentiana s.l.*, але і значно відрізняється від усіх інших представників секції *Coelanthae* Kuzn., тому ми вважаємо правильним виділення цього виду в самостійну секцію *Gentiana* (Цвелев, 1978). *G. lutea* разом з видами секції *Campanulatae* Lebert (*G. punctata*, *G. purpurea* та ін.) утворюють "широколистний" напрямок розвитку гілки "Gentiana", але наявність двониковидного віночка у представників останньої секції свідчить про більш пізній час їх виникнення порівняно з *G. lutea*.

Подальший розвиток напрямку "Gentiana" пов'язаний насамперед з появою групи видів, що поширились в передгір'ях та заходили невисоко в гори. Саме вони дали початок видам, які пристосувались до рівнинних умов зростання, причому одні види освоїли посушливі місцезростання (більшість представників секції *Erythaliae* Bunge), інші - вологі (європейські представники секції *Pneumonantheae* Bunge). Частина рівнинних видів вторинно пристосувалась до гірських умов (цим шляхом виникли види секції *Grandiflorae* Lebert). У той же час у гірських видів вихідної ланки відбулася подальша спеціалізація як пагонової системи, так і будови квітки, в результаті чого сформувались види секцій *Pugnaicae* (Grossh.) Tzvel. (в горах Азії) та *Calathia* DC (в горах Європи).

Другий напрямок розвитку досліджуваного роду ("Gentianella") пов'язаний з появою між лопатями віночка вільчастої складки. Найвірогідніше, що нащадком предків з таким віночком є сучасний рід *Gentianopsis*. Подальший розвиток цієї гілки дав початок роду *Gentianella*.

Отже, підсумовуючи отримані результати дослідження видів *Gentiana* s.l. флори України, ми підтвердили, що даний рід є агрегатним родом і його представники відносяться до трьох самостійних родів: *Gentiana*, *Gentianopsis* та *Gentianella*.

Genus 1 GENTIANA L.

Sectio 1 *Gentiana*

1 *Gentiana lutea* L.

Sectio 2 *Campanulatae* Lebert

2 *G. punctata* L.

Sectio 3 *Pneumonanthe* Bunge

3.1 *G. pneumonanthe* f. *pneumonanthe*

3.2 *G. pneumonanthe* f. *diffusa* Griseb.

3.3 *G. pneumonanthe* f. *latifolia* Scholler

3.4 *G. pneumonanthe* f. *minor* Brot.

4 *G. asclepiadea* L.

Sectio 4 *Erythaliae* Bunge

5 *G. cruciata* L.

Sectio 5 *Grandiflorae* Lebert

6 *G. acaulis* L.

Sectio 6 *Pyrenaicae* (Grossh.) Tzvel.

7 *G. laciniata* Kit. et Kaniz.

Sectio 7 *Calathia* DC



8 *G. verna* L.

Genus 2 *GENTIANOPSIS* (L.) Ma Yu-Chuan

1.1 *Gentianopsis ciliata* (L.) Ma Yu-Chuan

f. *ciliata*

1.2 *Gentianopsis ciliata* (L.) Ma Yu-Chuan

f. *multiflora* (Gaudin) Drapailo, comb.

nov., provis

Genus 3 *GENTIANELLA* Moench.

1 *Gentianella amarella* (L.) Boern.

2 *G. lingulata* (Agardh) Pritchard

3 *G. lutescens* (Velen.) Holub

4 *G. carpatica* Wettst.

## ВИСНОВКИ

1. У результаті критико-систематичного вивчення видів роду *Gentiana* s.l. флори України встановлено, що поділ на три самостійні роди, *Gentiana*, *Gentianella* та *Gentianopsis*, відображає природну диференціацію в межах цієї групи.

2. У флорі України рід *Gentiana* представлений 8 видами і 3 формами, рід *Gentianopsis* - 1 видом і 1 формою, а рід *Gentianella* - 4 видами. Новими для даної території виявились: *G. pneumonanthe* f. *diffusa* Griseb., *G. pneumonanthe* f. *latifolia* Scholler та *Gentianopsis ciliata* (L.) Ma Yu-Chuan f. *multiflora* (Gaudin) Drapailo, comb. nov., provis (остання номенклатурна комбінація наводиться вперше для роду *Gentianopsis*).

3. Найбільше різноманіття видів роду *Gentiana* s.l. для

України характерне для Карпат і прилеглих до них територій, де трапляються всі 13 видів і 4 форми, причому 8 видів з 6 секцій роду *Gentiana* в Україні за межами цієї території не зростають. Тут переважають вузькоареальні види (8 видів - 61,5 %), які в Україні знаходяться на межі свого ареалу, в той час рівнинну групу складають види, поширені в Європі і в Азії.

4. Аналіз 224 геоботанічних описів фітоценозів з участю представників родів *Gentiana*, *Gentianopsis* та *Gentianella* показав, що усього в асоціаціях за участю досліджуваних видів зустрічається 584 види з 267 родів. Домінантами та субдомінантами тут виступають близько 70 видів з 27 родів, а постійними та характерними для цих фітоценозів є 78 видів з 41 роду. Найбільшими за кількістю видів є роди *Carex* (27 видів), *Festuca* (12 видів), *Ranunculus* (10 видів) та *Poa* (10 видів). Представники родів *Gentiana*, *Gentianopsis* та *Gentianella* - це, переважно, асекатори багатьох рослинних угруповань, і лише *Gentiana lutea*, *G. pneumonanthe* та *G. asclepiadea* іноді виступають у ролі субдомінантів.

5. В результаті фітоценотичного аналізу вищезгаданих угруповань, проведеного за дев'ятьма екологічними факторами, встановлено, що нерівномірний розподіл досліджених видів в Україні, в основному, обумовлений гідрологічним та термічним режимами біотопів.

6. Внаслідок критичного перегляду морфологічних ознак репродуктивних органів видів *Gentiana* s.l. встановлено, що діагностичними є: на секційному рівні - спосіб з'єднання чашолистків у чашечці, наявність або відсутність складок або війок між лопатами віночка та у його зіві, особливості будо-

ви та розміщення нектарників у квітці; на секційному рівні - особливості будови чашечки, нектарників, насіння, спосіб прикріплення пиляків до тичинкової нитки, форма приймочки, ступінь насиченості суцвіття, форма коробочки; на видовому рівні - наявність чи відсутність опушення на зубцях чашечки, форма трубочки чашечки, форма та розміри допатеї віночка, форма та ступінь розсіченості складок.

7. Проведений вперше детальний аналіз кількісних та якісних ознак пилкових зерен 13 видів *Gentiana s.l.* показав, що діагностичними на секційному рівні у межах цієї групи є особливості скульптури екзани. Багатомірний кластерний аналіз підтвердив на палисметричному рівні доцільність виділення родів *Gentiana*, *Gentianopsis* та *Gentianella*.

8. Вивчення морфолого-анатомічних особливостей вегетативних органів показало, що більшість ознак (будова продигового апарату, відсутність включень в паренхімі листка, наявність інтраксіялярної флоєми тощо) спільні для усіх видів роду. Діагностичними на рівні секцій виявились особливості провідної системи вузла. Деякі морфолого-анатомічні ознаки (кількість шарів метаксеми, тощо) доцільно використовувати для розмежування видів.

9. Результати біометричного аналізу популяцій 12 досліджуваних видів, свідчать про консервативність їх морфологічної будови. Неоднорідність внутрішньовидової структури у межах досліджуваної групи виявлена лише для *Gentiana pneumonanthe*, на основі чого підтверджено існування в природі таких форм цього виду, як *G. pneumonanthe f. diffusa* Griseb., *G. pneumonanthe f. latifolia* Scholler та *G. pneumonanthe f. minor* Brot.

10. У результаті вивчення онтоморфогенезу представників вищевказаних родів встановлено, що ряд ознак їх біоморфоструктури у різних вікових групах (особливості формування пагонової системи, наявність чи відсутність роетки, тощо) можуть бути використані як додаткові діагностичні ознаки на рівні секцій.

11. Аналіз морфогенетичних рядів ознак дав можливість переглянути можливі філогенетичні взаємини у межах досліджуваної групи. Вважаємо, що пристосування вихідної групи до аридних умов йшло шляхом зменшення розмірів листкової пластинки та ускладнення будови віночка, яке відбувалося двома шляхами: утворення складки між лопатями віночка (напрямок "Gentiana") та утворення війок у віночку (напрямок "Gentianella"). У межах першого напрямку сформувались види роду *Gentiana*, у межах другого - *Gentianopsis* та *Gentianella*.

По темі дисертації опубліковано 4 роботи.

1. Шиян (Драпайло) Н.М. Еколого-географічні особливості роду *Gentiana* s.l. флори України // Актуальні питання ботаніки та екології: Тези доп. наук. конф. молод. вчених та спеціалістів. Ялта, 19-21 жовтня 1993 р. - Ялта, с.126
2. Шиян (Драпайло) Н.М. Особливості ареалу *Gentianopsis ciliata* (L.) Ma в Україні // Охорона генофонду рослин в Україні: Тези доп. наук. конф. Донецький бот. сад АН України; Ред. кол.: Р.І.Бурда (відп. ред.) та ін. - Донецьк, 1994, с.208
3. Шиян (Драпайло) Н.М., Савицький В.Д. Паліноморфологія ви-

дів роду *Gentiana* s.l. (Gentianaceae) флори України // Укр. ботан. журн. - 1994. - 51, N 5. - с.47-56

4. Шиян (Драпайло) Н.М. Про застосування морфометричного аналізу пилюкових зерен представників роду *Gentiana* s.l. флори України // Укр. ботан. журн. - 1995. - 52, N 1. - с.52-67

Ключові слова: *Gentiana* s.l., Україна, морфологія, анатомія, палинологія, систематика, хорологія, екологія, біологія

Драпайло Н.Н.

Род *Gentiana* s.l. флори України. Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.01 - ботаника. Институт ботаники им. Н.Г.Холодного НАН Украины, Киев, 1995.

Критически пересмотрен систематический состав рода *Gentiana* s.l. флоры Украины. Уточнена таксономическая ценность морфологических, анатомических и палинологических признаков, а также предложены их морфогенетические ряды и вероятные направления морфологической эволюции в пределах исследуемой группы. В результате подтверждена правильность выделения из состава рода *Gentiana* s.l. самостоятельных родов *Gentianopsis* и *Gentianella*. Род *Gentiana* s.str. во флоре Украины представлен восемью видами и тремя формами, род *Gentianopsis* - одним видом и одной формой, а род *Gentianella* - четырьмя видами. *G.pneumonanthe* f.*diffusa* Griseb., *G.pneumonanthe* f.*latifolia* Scholler и *Gentianopsis ciliata* (L.) Ma Yu-Chuan f.*multiflora* (Gaudin) Drapailo, comb. nov.,

provis для флоры Украины наводятся впервые. В диссертации рассмотрены хорологические, экологические, фитоценотические и биологические особенности видов вышеуказанных родов во флоре Украины.

Drapailo N.N.

Genus *Gentiana* s.l. in the flora of Ukraine. Ph.D. thesis. Speciality 03.00.01 - Botany. M.G.Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 1995.

Systematics of the genus *Gentiana* s.l. within the Ukrainian flora, was revised. Taxonomic significance of the morphological, anatomical and palinological characters were defined more exactly, possible morphogenetical series and probable trends of morphological evolution within *Gentiana* s.l., are suggested. As a result, the separation of the genera *Gentianopsis* and *Gentianella* from the genus *Gentiana* s.l. was confirmed. The genus *Gentiana* s.str. in the flora of Ukraine is presented by 8 species and 3 forms, genus *Gentianopsis* - 1 species and 1 form, genus *Gentianella* - 4 species. *G.pneumonanthe* f.*diffusa* Griseb., *G.pneumonanthe* f.*latifolia* Scholler and *Gentianopsis ciliata* (L.) Ma Yu-Chuan f.*multiflora* (Gaudin) Drapailo, comb. nov., provis is brought of the first time for the flore of Ukraine. In the thesis geographical, ecological, phytocoenotic and biological peculiarities of the species of these genera within the flora of Ukraine.

Підписано до друку 27.10.95. Формат 60x84/16

Папір офсетний. Умовн.-друк.аркуш. 10.

Об.-вид.аркуш 10. Тираж 100. Замовл. 464.

---

Поліграф. дільн. Інституту електродинаміки АН України,  
252680, Київ-57, проспект Перемоги, 56

привести до конца. Вспомогательные материалы, в частности, фотографии, подготовленные автором, хранятся в архиве Института ботаники НАН Украины.

**Детальні дані.**

Світлана Гентієва - І., in the Flora of Ukraine. Ph.D. thesis, Speciality 09.02.01 - Botany, M.S. Sholohov Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 1995.

Systematics of the genus *Gentiana* L. within the Ukrainian flora, was revised. Taxonomic significance of the morphological, anatomical and palynological characters were defined more exactly, possible morphogenetical series and probable trends of morphological evolution within *Gentiana* L. are suggested. As a result, the separation of the genera *Gentianopsis* and *Gentianella* from the genus *Gentiana* L. was confirmed. The genus *Gentiana* L. in the flora of Ukraine is represented by 5 species and 2 forms, genus *Gentianopsis* - 1 species and 1 form, genus *Gentianella* - 1 species, *G. polyantha* f. *diffusa* Griseb., *G. polyantha* f. *latifolia* Schaller and *Gentianopsis ciliata* (L.) M. R. Chou f. *multiflora* (Guss.) Despalis, comb. nov., species is brought of the first time for the flora of Ukraine. In the text there are detailed morphological, anatomical and palynological descriptions of the species and forms of the genus *Gentiana* L. and the genera *Gentianopsis* and *Gentianella*. The illustrations of the species and forms of the genus *Gentiana* L. and the genera *Gentianopsis* and *Gentianella* are given in the form of line drawings. The keys for the determination of the species and forms of the genus *Gentiana* L. and the genera *Gentianopsis* and *Gentianella* are given. The list of the localities of the species and forms of the genus *Gentiana* L. and the genera *Gentianopsis* and *Gentianella* in Ukraine is given. The list of the localities of the species and forms of the genus *Gentiana* L. and the genera *Gentianopsis* and *Gentianella* in the flora of Ukraine is given. The list of the localities of the species and forms of the genus *Gentiana* L. and the genera *Gentianopsis* and *Gentianella* in the flora of Ukraine is given.

Handwritten text at the top of the page, possibly a title or header, appearing as "A. 2008" or similar.

AB 33.747