НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ БОТАНІЧНИЙ САД ІМЕНІ М.М. ГРИШКА

ЛЮБКА ТІБЕРІЙ ТІБОРОВИЧ

УДК 581.9: 582.594.2 (477.87)

РІД *EPIPACTIS* ZINN (*ORCHIDACEAE* JUSS.) У ФЛОРІ ЗАКАРПАТСЬКОЇ НИЗОВИНИ

03.00.05 – ботаніка

Автореферат
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ – 2019

Дисертацією є рукопис

Роботу виконано в Закарпатському угорському інституті імені Ференца Ракоці ІІ

Науковий керівник: кандидат біологічних наук,
старший науковий співробітник
Шевера Мирослав Васильович
Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України,
провідний науковий співробітник відділу систематики і флористики судинних рослин

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Попович Сергій Юрійович,
Національний університет біоресурсів і природокористування,
професор кафедри ландшафтної архітектури та фітодизайну

кандидат біологічних наук, доцент
Коломійчук Віталій Петрович,
Ботанічний сад імені акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка,
заступник директора з наукової роботи

Захист відбудеться «19» грудня 2019 р. о 10 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.215.01 в Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України за адресою: 01014, м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1.

З дисертацією можна ознайомитись у науковій бібліотеці Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України за адресою: 01014, м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1.

Автореферат розісланий «19» листопада 2019 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради
кандидат біологічних наук Н.І.Джуренко

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Рід *Epipactis* Zinn – одна з найскладніших у таксономічному відношенні група родини *Orchidaceae* Juss., види якої характеризуються варіабельністю морфологічних ознак квітки, що ускладнює їхнє визначення, різними способами запилення, зокрема самозапиленням; в останні роки спостерігається тенденція до опису нових мікровидів, переважно, перехреснозапильних рослин.

Рід *Epipactis* об'єднує дві нерівні за обсягом секції: *Arthrochilium* Irmisch та *Epipactis* s.str., в межах яких виділені морфологічні ряди або "неформальні групи" ("*E. veratrifolia*" та "*E. palustris*" (Ефимов, 2004), але результати філогенетичних досліджень (Tranchida-Lombarto et al., 2011; Delforge, 2016; Zhou, Jin, 2018) не підтверджують монофілетичність внутрішньосекційних таксонів.

Рід *Epipactis* налічує 60–80 видів, поширених переважно у помірній зоні Євразії, а також у Північній та Центральній Африці, Північній Америці. Представники типової секції *Epipactis* (50–65 видів) поширені в Євразії, декілька видів трапляються в Центральній Африці та Південній Америці (Ефимов, 2004; Kreutz, 2004 Delforge, 2006). Центром їхнього різноманіття є Центральна та Південна Європа.

В екологічному відношенні види роду *Epipactis* приурочені до лісових та прибережних зволожених місцезростань (Molnár, 2011).

Для флори України наводилося п'ять видів роду *Epipactis* (Смольянинова, 1976; Протопопова, 1965; 1987; Вахрамеева, 1991; Тимченко, 1996 та ін.). Для порівняння, у флорах Словаччини вказується 19 видів цього роду та один підвид (Vlčko, 2003), Угорщини – 19 (Molnár, 2011), Туреччини – 10 (Kreutz, 2003), Італії – 10 та один підвид (Rossi, 2002) тощо.

У флорі Карпат наводиться вісім видів роду (Tasenkevich, 1998), зокрема з території Українських Карпат за різними флористичними зведеннями – від трьох до шести (Протопопова, 1977, 1987; Tasenkevich, 1998; Лоя 2012; Чопик, Федорончук, 2015). Тривалий час єдиного розуміння статусу окремих таксонів досліджуваного роду та даних щодо їхнього поширення не було.

Усі види роду *Epipactis* належать до рідкісних, включені до Червоних книг і списків рідкісних видів різних країн, зокрема і Червоної книги України (2009).

В Україні і, зокрема, на території Закарпатської низовини, видовий склад роду *Epipactis* є недостатньо вивчений, а відомості щодо особливостей біології, поширення, екологічної приуроченості, статусу рідкісності його представників тощо потребують уточнення. Тому детальне еколого-хорологічне вивчення видів роду на регіональному рівні, зокрема й моделювання потенційного поширення автогамних рослин, є актуальним.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконана у Закарпатському угорському інституті імені Ференца Ракоці II в рамках науково-дослідної теми: «Екологічне та біогеографічне картографування Закарпатської низовини» у 2015–2019 рр. (номер державної реєстрації 0119U103715).

Мета і завдання досліджень. Мета роботи – уточнити видовий склад роду *Epipactis* у флорі Закарпатської низовини та на підставі просторового моделювання потенційного поширення автогамних видів за сучасних умов та майбутніх кліматичних змін з'ясувати еколого-хорологічні особливості його представників.

Для досягнення мети були сформульовані наступні завдання:

– уточнити сучасний видовий склад роду *Epipactis* (*Orchidaceae*) у флорі Закарпатської низовини;

– провести порівняльне макро- та мікро-морфологічне дослідження видів роду *Epipactis* у досліджуваному регіоні;

– здійснити географічний та еколого-фітоценотичний аналізи видів роду *Epipactis* дослідженого регіону;

– за допомогою програмного забезпечення Maxent створити моделі потенційного поширення автогамних видів роду *Epipactis* у Центральній Європі, зокрема й у дослідженому регіоні;

– за допомогою програмних забезпечень Quantum-Gis та Diva-Gis скласти сучасні геоінформаційні карти видів роду *Epipactis* у дослідженому регіоні;

– оцінити загальний стан популяцій *E. tallosii* A. Molnár & Robatsch та *E. albensis* Novákova & Rydlo у дослідженому регіоні.

Методи досліджень. В основу роботи покладено класичний порівняльний морфолого-еколого-географічний метод дослідження. Моделі прогнозу поширення видів виконані із залученням програмного забезпечення Maxent (Xavier & Maarten, 2010).

Наукова новизна отриманих результатів. В результаті проведеного дослідження уточнено видовий склад роду *Epipactis* у флорі Закарпатської низовини, наведено новий для флор України, Сербії, та Хорватії вид *E. tallosii*, у регіоні дослідження виявлено 18 нових локалітетів, зокрема *E. tallosii* (п'ять), *E. albensis* (чотири), *E. helleborine* (L.) Crantz (сім), *E. purpurata* Sm. (два). Досліджено ультраструктуру поверхні насіння видів роду *Epipactis*, відзначено високий ступінь варіювання форми насінин у популяціях в межах одного виду та подібність мікроструктури поверхні. З використанням програмного забезпечення Maxent та еколого-кліматичних шарів Bioclim створено модель потенційного поширення автогамних видів роду *Epipactis* у Центральній Європі, складено сучасні геоінформаційні карти видів. Проаналізовано хорологічні та еколого-ценотичні умови видів дослідженого роду, встановлено приуроченість *E. tallosii* та *E. albensis* до оселищ старовікових вербово-тополевих прибережних лісів, які відрізнюється від описаних у гірських районах Румунії та Угорщини.

Встановлено діапазон pH ґрунту оселищ, до яких приурочені рослини досліджених видів у регіоні.

Практичне значення одержаних результатів. Обґрунтовано створення ботанічного заказника місцевого значення «Чікош-Горонда» (матеріали передані до Департаменту екології та природних ресурсів Закарпатської ОДА) та запропоновано включити *E. tallosii* до наступного видання «Червона книга України» (матеріали передані до підкомісії Рослинного світу Національної комісії з питань Червоної книги України). Результати досліджень використовуються в учбовому процесі у Закарпатському угорському інституті імені Ференца Ракоці ІІ.

Матеріали роботи можуть бути використані при обробці роду для «Флора України», «Екофлора України», «Червона книга України», при складанні регіональних флористичних та фітосозологічних зведень тощо.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є завершеним дослідженням автора. Здобувачем самостійно зібрано фактичний матеріал під час польових досліджень, здійснено його камеральну обробку, моделювання поширення видів, проаналізовано та узагальнено отримані результати досліджень, сформульовано висновки. Наукові положення, винесені на захист, дисертант обґрунтував самостійно. Роботи опубліковані автором одноосібно або у співавторстві, права яких не порушені.

Апробація результатів дисертації. Результати досліджень доповідалися та обговорювалися на засіданнях кафедри біології та хімії Закарпатського угорського інституту імені Ференца Ракоці ІІ, відділу природної флори Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України, міжнародних та вітчизняних наукових конференціях і робочих нарадах: 9th Recent Floristic and Vegetation Research in Carpathian Basin Conference (Gödöllő, 2012), X. Recent Floristic and Vegetation Research in Carpathian Basin Conference (Sopron, 2014), Növénybiológiai Worshop, Haraszty Árpád (1907–1987) születésének 105. Évfordulóján (Debrecen, 2012), Міжнародній науковій конференції, присвяченій 90-річчю від дня народження чл.-кор. НАН України, д.б.н., проф. Т.М. Черевченко (Київ, 25–27 лютого 2019 р.), Міжнародній науково-практичній конференції, присвяченій 30-й річниці Національного природного парку «Синевир» (с. Синевир, 18–20 вересня 2019 р.).

Публікації. Основні положення дисертаційної роботи опубліковані у 13 наукових працях, з яких сім одноосібні; зокрема дев’ять вийшли друком у фахових журналах та тих, що індексуються Scopus та Web of Science, сім – у матеріалах конференцій.

Структура роботи. Дисертація складається зі вступу, семи розділів, висновків, списку використаної літератури та додатків. Загальний обсяг роботи становить 170 сторінок машинного тексту, з яких 110 сторінок основного тексту, рисунків – 38, таблиць – 4. Список використаних джерел – 290, зокрема, 190 латиною.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ІСТОРІЯ ДОСЛІДЖЕННЯ *EPIPACTIS* ZINN. У ФЛОРІ ЗАКАРПАТСЬКОЇ НИЗОВИНИ

У роботі узагальнено відомості щодо історії дослідження роду *Epipactis* та здійснено її періодизацію.

Найбільш ранні відомості про види роду *Epipactis* у флорі досліджуваного регіону знаходимо у працях P. Kitaibel (1803–1812), згодом – місцевих ботаніків-аматорів L. Wagner (1876) та A. Margittai (1911), а також угорських ботаніків L. Thaisz (1909), S. Jávorká (1924, 1926), R. Soó (1930–1940, 1937–1949), G. Ubrizi (1942, 1948) та ін.

Чехословацький період дослідження рослинного покриву Закарпаття пов'язаний з іменами J. Nevole (1924), K. Hruby (1925), K. Domin (1929) та ін., в роботах яких містяться фрагментарні відомості щодо видів роду *Epipactis*.

У другій половині XX ст. дослідження радянських вчених (Ярошенко, 1947; Попов, 1949; Руденко та ін., 1956; Фодор, 1974; Чопик, 1976, 1977; Протопопова, 1965, 1977, 1980, 1986, 1996; Малиновський, 1980, 1998; Стойко, 1981; Комендар, 1985; Загульський, 1987 та ін.) були спрямовані на інвентаризацію флори та рослинності Закарпатської області, зокрема суттєво доповнені відомості щодо поширення та екологічної приуроченості видів роду *Epipactis*; у «Флорі УРСР» та «Визначниках» узагальнені дані щодо видового складу родини *Orchidaceae* (Бордзіловський, 1950а, б) (Протопопова, 1965, 1977, 1987). Розпочато спеціальні дослідження рідкісних видів у зв'язку з підготовкою Червоної книги УРСР (1980).

З кінця XX ст. підвищився інтерес до вивчення рідкісних видів родини *Orchidaceae*, зокрема хорологічних та популяційних (Собко, 1993; Загульський, 1994, 2000; Тимченко, 1996, 1998; Tasenkevich, 1998; Крічфалушій, Будніков, Мигаль, 1999; Кіш, Андрик, Мірутенко, 2006; Власта, 2007, 2008, 2009, 2010, 2012; Ljubka, 2012a, b, 2014; Ljubka et al., 2014; Molnar et al., 2014; Чопик, Федорончук, 2015; Любка, 2018а, б, с, 2019; Тимченко, Любка, 2019; Süveges et al., 2019 та ін.). Накопичені дані були узагальнені у Червоній книзі України (1996, 2009).

Важливим джерелом даних по роду *Epipactis* є матеріали, що зберігаються у Гербаріях BP, PRA, KW, UU, KW, Закарпатського угорського інституту імені Ференца Ракоці II (Ljubka, 2012; Сабадош, 2017; Nótári et al., 2017 та ін.).

ПРИРОДНІ УМОВИ РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕННЯ

Закарпатська (Притисянська) низовина є північно-східною частиною Середньо-Дунайської низовини, займає майже третину території Закарпатської області. З півночі та північного сходу її оточують південні відроги внутрішнього Вигорлат–Гутинського вулканічного хребта, на заході її продовженням є Східнословацька низовина. Східною межею дослідженого

регіону є Хустські ворота, де р. Тиса виходить на рівнину. Рельєф рівнинний. Геоморфологічно низовина розташована в зоні Закарпатського внутрішнього прогину. В його межах виразно виділяються дві великі депресії, розділені поперечним розломом. Теплий клімат та родючі ґрунти сприяють активній господарській діяльності в регіоні. Природний рослинний покрив регіону у значній мірі антропогенно трансформований (Геренчук, 1981; Бучинський та ін. 1971; Вовк, 2004; 2005; Національний Атлас України, 2007).

ОБ'ЄКТ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Об'єктом дослідження обрано види роду *Epipactis* у флорі Закарпатської низовини.

Дослідження проводили у природних умовах маршрутним та напівстаціонарним способами впродовж 2012–2019 рр., а також на підставі вивчення гербарних колекцій та аналізу літературних даних. Критично опрацьовано гербарні матеріали Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (*KW*), Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України (*KWHA*), Ужгородського національного університету (*UU*), Закарпатського угорського інституту імені Ференца Ракоці II, Угорського Природничого музею (*BP*), Університету Лоранда Етвеша (*BPU*), Дебреценського університету (*DE*).

У роботі використано класичний порівняльний морфолого-еколого-географічний метод дослідження, що включає вивчення морфологічних ознак рослин та оцінку їхньої діагностичної значущості. Дослідження макроморфологічних особливостей здійснено за методикою Bateman & Denholm (1983), мікроморфологічних (поверхня насінин під сканувальним електронним мікроскопом, СЕМ) з використанням термінології, узагальненої в низці публікацій (Буюн, 2009; Clifford, Smith, 1969; Arditti et al., 1979, 1980; Arditti, Ghani, 2000; Barthlott, 1981; Cameron, Chase, 1998; Gamarra et al., 2007; Healey et al., 1980 та ін.). Географічний та екологічний аналізи проведені згідно загальноприйнятих методик.

Хімічний аналіз ґрунту проводився згідно методик, які відповідають стандартам ДСТУ 4287:2004, ДСТУ ISO 10390:2001 для визначення pH (ISO 10390:1994 IDT).

Моделі потенційного поширення автогамних видів на території Центральної Європи виконані для *E. albensis* та *E. tallosii* із залученням програмного забезпечення Maxent (Xavier, Maarten, 2010). Для моделювання використовували 20 кліматичних факторів (http://www.worldclim.org/), які характеризують кліматичні умови 1950–2000 рр. Для селекції моделювання використовували інформаційні критерії AUC та Jacknife тест. Картосхеми моделей підготовлені за допомогою програм DIVA-GIS, Quantum-GIS.

ОРФОЛОГО-БІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ВИДІВ РОДУ *EPIPACTIS* ZINN

Морфологічні особливості рослин роду *Epipactis*. У систематиці роду *Epipactis* до діагностичних належать передусім морфологічні ознаки квітки (ступінь розкриття оцвітини, колір та форма епіхілію, мезохілію та гіпохілію тощо), рідше, переважно у перехреснозапильних рослин, також їхній габітус.

Основні морфологічні ознаки рослин видів роду *Epipactis*, отримані на підставі оригінальних даних на території регіону дослідження (Табл. 1).

Табл.1.

Морфологічні ознаки рослин видів роду *Epipactis* Zinn. флори Закарпатської низовини

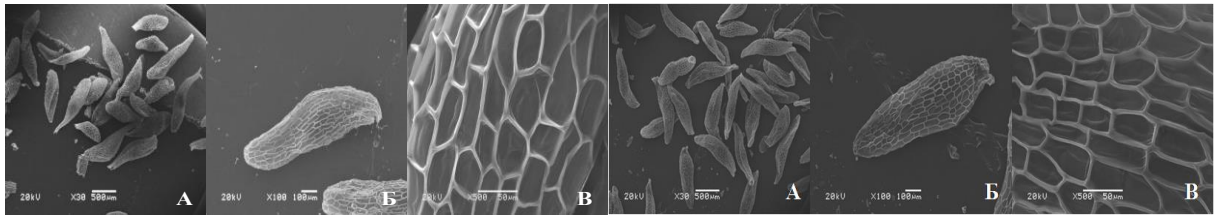
Вид / Ознака	*E. helleborine* (L.) Crantz	*E. albensis* Nová-ková & Rydlo	*E. purpurata* Sm.	*E. tallosii* A.Molnár & Robatsch
Висота стебла	(12) 15–35 (48) см завв.	10–15 (25) см завв.	(15) 20–35(40) см завв.	(8) 10–22 (35) см завв.
Кількість, форма та розміри листків	(2) 4–7, ланцетні або яйцеподібні, 2–3,5 см завд., 1,8–3 см. завш.	1–4 (7), ланцетні або ланцетно-яйцеподібні, 1,1–2,7 см завд., 1,5–2,8 см завш.	2–8, вузькі, видовжені, ланцетні, 3–7 см завд., 1–2 см завш.	(2) 3–7, ланцетні або овальні, 1–4,5 см завд., 1–5 см завш.
Кількість квіток у суцвітті	(3) 7–25	2–7 (15–20)	5–32 (60)	(3) 5–13
Вісцидій	функціональний	відсутній	розвинутий, функціональний	розвинутий, але не функціональний
Епіхілій	яйцеподібний або серцеподібний, представлений двома горбиками зеленуватого або червонуватого кольору, загортаються донизу	серцеподібні або трикутнті, центральна частина зелена, краї білувато зелені, загортаються донизу	серцеподібний, з розовими горбиками на переході до мезохілію	трикутноподібні або округлі, центральна частина зеленувата, а краї білі
Мезохілій	широкий, білуватий, з добре вираженими горбиками червонуваті або зеленуваті	вузький, білі, має V-подібну форму	широкий, переважно білі, іноді з рожевими або зеленуватими горбиками	вузький, білого кольору, має U-подібну форму з дуже вузьким переходом до гіпохілію
Гіпохілій	широкий, червонуватого або зеленуватого кольору	широкий, білувато-зелений ззовні, червонувато-коричневий у середині	широкий, червонуватого кольору	широкий, червонувато-коричневий або зеленуватий

Суцвіття видів дослідженого роду – довга, нещільна, пряма китиця. Квітки відносно великі, пониклі або горизонтально відхилені, на скручених квітконіжках, пурпурові, ясно–фіолетові або зеленуваті. Листочки оцвітини зібрані широким дзвоником або під час цвітіння розспростерті. Губа без шпорки, розділена посередині (мезохілій) глибокою виїмкою на дві частини: задня (гіпохілій) – прикріплена до основи колонки під прямим кутом, передня (епіхілій) – плоска, донизу відігнута, звичайно з двома гладенькими або зморшкуватими горбиками. Колонка коротка, з квадратною приймочкою та широким дзьобиком. Пиляк серцеподібний, прикріплений основою. Полінії з порошкоподібним пилком, дворoздільні, нерівномірно грушоподібні, з'єднані маленькою залозкою. Зав'язь пряма, не скручена (Бордзіловський, 1953; Собко, 1989; Kreutz, 2004a; Molnár, 2011).

Види *E. tallosii* та *E. albensis* найпізньоквітучі (цвітіння триває з липня до кінця вересня) серед інших представників роду.

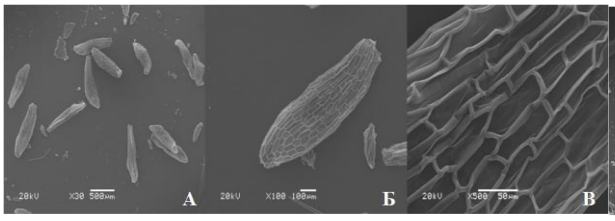
Морфологічні особливості насінин. Плід видів роду *Epipactis*, як і у інших представників родини *Orchidaceae,* коробочка з багатьма дуже дрібними насінинами, здебільшого видовженої форми. Сім'язачаток анатропний, з двома інтегументами. Насіннєва шкірка плівчаста, майже прозора, утворена, головним чином, зовнішнім інтегументом та представлена одним шаром клітин.

Проведено дослідження насінин видів роду *Epipactis* під СЕМ, описано їх ультраструктуру, виявлено спільні для роду ознаки. Основні карпологічні характеристики видів подані на (Рис. 1а–г) та (Табл. 2).

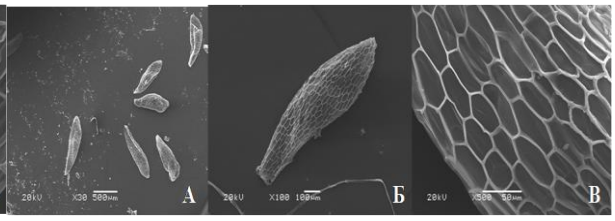


а

б



в



г

Рис. 1а. Насінини *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. Загальний вигляд (А, Б); фрагмент поверхні (В), СЕМ. Рис. 1в. Насінини *Epipactis albensis* Nováková & Rydlo. Загальний вигляд (А, Б); фрагмент поверхні (В), СЕМ.

Рис. 1б. Насінини *Epipactis purpurata* Sm. Загальний вигляд (А, Б); фрагмент поверхні (В), СЕМ. Рис. 1г. Насінини *Epipactis tallosii* A. Molnár & Robatsch. Загальний вигляд (А, Б); фрагмент поверхні (В), СЕМ.

Клітини тести дозрілої насінини позбавлені вмісту. Оболонки клітин дерев'яніють не повністю, потовщені та формують ніби каркас, що дозволяє клітині підтримувати форму. Перисперм відсутній, ендосперм редукований до мінімуму (Буюн, 2009; Лодкина, 1985; Cameron, Chase, 1998).

В результаті проведеного дослідження відзначено високий ступінь варіювання форми насінин у популяцій в межах одного виду та подібність за цією ознакою між насінинами досліджених видів. Не виявлено суттєвих відмінностей і за мікроморфологічними ознаками структури поверхні.

Відзначено, що й кількісні характеристики довжини, ширини, індекс насінини, розміри клітин спермодерми, їхня кількість уздовж осі мікропіле–халаза варіюють, а значення показників для різних видів часто перекриваються, що не може бути надійним критерієм для розмежування досліджених видів.

Табл. 2.

Характеристика насінин видів роду *Epipactis* Zinn. флори Закарпатської низовини

Вид / Ознаки	*E. helleborine* (L.) Crantz	*E. albensis* Nová-ková & Rydlo	*E. purpurata* Sm.	*E. tallosii* A.Molnár & Robatsch
Форма насінини	Видовжено-яйцеподібна, веретеноподібна, довгаста	Видовжено-яйцеподібна, довгаста, веретеноподібна, циліндрично-веретеноподібна	Веретеноподібна, ланцетна, вузько еліптична, довгаста	Веретеноподібна, ланцетна, вузько еліптична, веретеноподібна, довгаста
Розміри насінини	870–1160 мкм, завд., 214–333 мкм завш.,	670–990 мкм завд., 160–270 мкм завш.	880–1700 мкм завд., 180–289 мкм завш.	750–960 мкм завд., 190–250 мкм завш.,
Індекс насінин (співвідношення довжини до ширини)	3,4–7,8	3,1–4,2	4,8–5,9	2,8–3,9
кількість клітин спермодерми вздовж осі халаза-мікропіле	14-20	12-20	20-25	17-23

Біологічні особливості роду *Epipactis* Zinn. На підставі узагальнення літературних даних з'ясовано, що серед представників досліджуваного роду найбільше вивчена екологія запилення *E. helleborine,* у якого значно менше запилювачів ніж у *E. palustris* (Judd, 1971). Нектар *E. helleborine* містить етанол (Müller, 1988), гриби та бактерії (Bodil et al., 1996), а також вторинні метаболіти, частина з яких є етанол, 3-{2-{3-{3-(бензилокси)пропіл}-3-індол, 7,8–дидегідро- 4,5-епокси-3,6-d-морфін і оксикодон, які наркотично діють на комах (Jakubska, 2005), наслідок чого останні стають більш ефективними запилювачами орхідей (Ehlers, 1997). Квітки видів роду виділяють нектар, серед них є як автогамні, так і факультативні (Burns-Balogh, 1987). При цьому іноді один і той же вид може запилюватися алогамно або автогамно залежно

від зовнішніх умов (Jakubska-Buss, 2011; Хомутовський, 2010). Загалом, квітки відвідуються різноманітними запилювачами, однак в окремих видів коло поллінаторів, як правило, вузьке та включає переважно одну групу видів, близьких між собою у систематичному (частіше) або морфологічному (рідше) відношеннях, наприклад, складчастокрилі оси (*Hymenoptera*, *Vespidae*), медоносні бджоли та джмелі (*Hymenoptera*, *Apidae*) або мухи-журчалки (*Diptera*, *Syrphidae*) (Фатерыга и др., 2012). Спосіб запилення інших видів секції *Epipactis* роду *Epipactis*, наприклад, *E. purpurata*, подібний до *E. helleborine*; у запиленні якого велику роль відіграють бджоли. Окрім цього, нектар орхідей може містити різні цукри та широкий діапазон хімічних сполук (Baker, 1978; Baker & Baker, 1975, 1978; Kearns & Inouye, 1993), деякі речовини нектару мають токсичну дію, насамперед для тих комах, які нехтують ним та є їхніми шкідниками, наприклад, для мурашок (Janzen, 1977); проте ці токсичні сполуки не впливають на основних поллінаторів видів роду. Деякі бджоли можуть виробляти речовини, які нейтралізують токсини нектару (Corbet et al., 1984).

Для деяких видів, наприклад, *E. albensis* і *E. tallosii*, властива автогамія та облігатна автогамія, для інших, наприклад, *E. futakii* Meredá & Potůček, – клейстогамія, які часто навіть не переходять до стану цвітіння (Jakubska et al., 2010; Burns-Balogh, 1987; Molnár, 2011).

Симбіотичні зв'язки орхідних. У насінини видів родини *Orchidaceae* ендосперм відсутній або слабо розвинутий і весь запас поживних речовин знаходиться у зародку. Тому для насінин необхідні симбіотичні зв'язки із гіфами грибів, контакт з якими встановлюється під час набубнявіння насінин, тобто до початку морфогенетичної активності зародка. Гіфи мікоризного гриба проникають крізь рубець і оболонку насінини (Царевська, 1975) та стимулюють його морфогенетичну активність у клітинах зародка (Терехин, 1977). На підставі аналізу літературних даних узагальнено відомості про мікоризні зв'язки представників родини *Orchidaceae*, зокрема й видів роду *Epipactis*. Наприклад, *E. microphylla* (Ehrh.) Sw., вступає в симбіоз з видами грибів з роду *Tomentella* (Pers.) Pat. (1887) та *Russula foetens* (Pers.) Pers. (Selosse et al., 2004), *E. atrorubens* (Hoffm.) Besser – представниками порядку *Agaricales* (Bidartondo et al., 2004), *E. helleborine* (Bidartondo et al., 2004) – з видами роду *Wilcoxina* Chin S. Yang & Korf (1985), у кореневищах *E. atrorubens* , *E. helleborine* та *E. microphylla* виявлені види роду *Tuber* P. Micheli ex F.H. Wigg (1780) (Bidartondo et al., 2004; Selosse et al., 2004).

ГЕОГРАФІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ ВИДІВ РОДУ *EPIPACTIS* ZINN. У ФЛОРІ ЗАКАРПАТСЬКОЇ НИЗОВИНИ

Хорологічні та екологічні особливості видів роду *Epipactis* Zinn. Здійснено географічний та екологічний аналіз видів роду *Epipactis* у флорі Закарпатської низовини, з'ясовано їхні хорологічні та еколого-фітоценотичні особливості.

E. albensis. Європейський вид, який в Україні знаходиться на південно-східній межі диз'юнктивного ареалу (Проць, 2009). У регіоні дослідження до недавно вид наводився із території заплави річок Боржава (між селами Великі Береги, та Квасово Берегівського р-ну та Шаланки Виноградівського р-ну Закарпатської обл.), Латориця (с. Малі Геївці Ужгородського р-ну та Чомонин Мукачівського р-ну) та Уж (в межах м. Ужгород). Нами вид був виявлений в кількох нових локалітетах: у 2012 р. – в окол. між селами Четфалва (Берегівський р-н) і Дротинці та с. Фанчиково (Виноградівський р-н) (Ljubka et al., 2014), що підтверджено зборами наступних років; у 2018 р. був виявлений в окол. с. Притисянське (Виноградівського р-ну) у вербово-тополевому заплавному лісі поблизу р. Тиса (Рис. 2).

Гігромезофіт; приурочений до старовікових (≥ 80 років), переважно тополевих, лісів річкових заплав. Виявлений у складі асоціацій *Fraxino pannonicea-Ulmetum* Soó in Aszód 1936 corr. Soó 1963, *Carici remoteae-Fraxinetum* Koch ex Faber 1936, *Fraxino pannoniceae-Ulmetum carpinetosum* (Simon 1957) Džatko 1972, рідко *Fraxino angustifoliae-Alnetum glutinosae* (союз *Alnionincanae* Pawlowski et al. 1928, клас *Carpino-Fagetea sylvaticae* (*Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieg. 1937), *Salici-Populetum* Meijer-Drees (клас *Salicetalia purpureae* Moor 1958) (Проць, 2009). Нами виявлені популяції *E. albensis* у складі асоціації *Salici-Populetum* Meijer Drees (клас *Salicetalia purpureae*), що простягається смугою зі сходу на захід уздовж р. Тиса. Особини виду трапляються переважно поодиноко біля дерев *Populus nigra* L. та *P. alba* L. (окружність стовбурів яких досягала 1,2–1,4 м), зімкнутість деревного ярусу – 0,5–0,7, підріст дерев представлений *P.* × *canadensis* Moench. і *Salix alba* L., чагарниковий ярус, зімкнутість якого 0,2–0,5, утворений *Crataegus monogyna* Jacq., *Cornus sanguinea* L., *Sambucus nigra* L., *Rubus caesius* L., трав'яний – *Circaea lutetiana* L., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *Lysimachia nummularia* L., *Sanicula europaea* L., *Urtica dioica* L., його проективне покриття 5–25%. Визначено pH ґрунту з оселищ за участю рослин виду, яка складає 5,5–6,9, що відповідає відомій для нього амплітуді значень (4,95– 7,65 за Rydlo, 1989 та Molnár, 2011), тобто рослини мають досить високу толерантність до кислотності ґрунту.

Epipactis tallosii. Європейський вид з диз'юнктивним ареалом. Відомий з Угорщини, звідки був описаний (Molnár & Robatsch, 1997), Словаччини (Vlcko et al., 2003), Чехії (Průša, 2005) та, як підвид *E. tallosii* subsp. *zaupolensis* Barbaro & Kreutz, з північної Італії (Barbaro & Kreutz, 2007) й України (Любка, 2018); рослини приурочені до дубових та грабових лісів на низовинних територіях та тополевих насаджень. У регіоні дослідження вперше виявлений на березі р. Тиса та р. Боржава в околицях сіл Притисянське та Квасово (Рис. 2).

Мезофіт; росте у складі асоціацій *Salici-Populetum* Meijer Drees. Особини поодинокі, ростуть біля дерев *Populus tremula* L., *P. alba* L., (окружність стовбурів досягає 90–120 см), а також *P. nigra* L., *P* × *canadensis* Moench., *Salix viminalis* L., *S. alba* L., *Acer negundo* L., у чагарниковому – *Crataegus*

monogina Jacq., *Cornus sanguinea* L., *Sambucus nigra* L., *Rubus caesius* L., у трав'яному – *Arctium lappa* L., *Bellis perennis* L., *Bidens tripartita* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray., *Circaea lutetiana* L., *Lysimachia nummularia* L., *Sanicula europaea* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Urtica dioica* L.; pH ґрунту з оселищ за участю рослин *E. tallosii* складає 6,4–7,9.

Epipactis helleborine. Палеарктичний вид, адвентивний у Північній Америці. В Україні відомий в лісових та лісостепових районах, росте у природних та антропогенно-порушених умовах (Light et al., 2006; Тимченко та ін., 2009).

На території Закарпатської низовини вид зафіксований у Мукачівському та Берегівському р-нах області, де виявлено сім нових локалітетів: в околицях сіл Яноші, Чікош–Горонда та Гать (Берегівського р–ну) та Нижній Коропець (Мукачівського р-ну) (Рис. 2).

Мезофіт; відмічений у складі асоціації *Querco robori–Carpinetum* Br.–Bl. ex R. Tx. 1943 та *Fraxino pannonicae–Ulmetum* (Simon 1957) Džatko 1972, зімкнутість деревостану 85–90%, з оселищ за участю рослин *E. helleborine* складає 4,4–6,1. Переважають *Quercus robur* L. та *Carpinus betulus* L., спорадично *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Tilia cordata* Mill., *Acer campestre* L. та *Ulmus minor* Mill., у трав'яному ярусі – *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *P. chlorantha* (Custer) Rchb., *Neottia nidus–avis* (L.) Rich., *Lathraea squamaria* L., *Pulmonaria mollissima* A. Kern., *Cornus sanguinea* L., *Euonymus europaeus* L., *Galium odoratum* (L.) Scope; pH ґрунту з оселищ за участю рослин *E. helleborine* складає 4,4–6,1.

E. purpurata. Середньоєвропейський вид, в Україні – на східній межі поширення (Тимченко, 2009).

У регіоні дослідження нами виявлено два нові локалітети: Атак–Боржавське (Берегівський р-н) та в околицях села Шаланки (Виноградівський р-н) (Рис. 2). Рослини приурочені до *Ulmenion minoris* Issler 1923 (клас *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968), угрупованнями, що простягаються вздовж р. Боржава, і які зазнають регулярного поверхневого затоплення, внаслідок чого тут утворилися ґрунти алювіального походження.

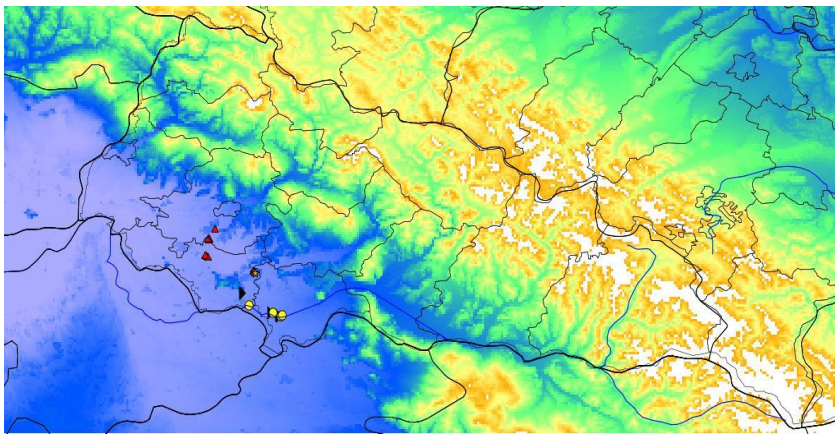


Рис. 2. Поширення видів роду *Epipactis* Zinn на території Закарпатської низовини (● – *E. albensis*, ▶ – *E. tallosii*, ▲– *E. helleborine*, ★ – *E. purpurata*)

Мезофіт; у дерев'яному ярусі домінують *Quercus robur* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl., у підліску відмічені *Crataegus monogyna* Jacq., *Euonymus europaeus* L., *Ulmus laevis* Pall., у чагарниковому – *U. minor* Mill., у трав'яному – домінують *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande, *Ajuga reptans* L., *Glechoma hederaceae* L., *Hedera helix* L., *Lamium galeobdolon* (L.) L.; pH ґрунту з оселищ за участю рослин *E. purpurata* – 5,6–6,7.

ВИКОРИСТАННЯ ПРОГРАМНОГО ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ „MAXENT" ДЛЯ ПРОГНОЗУВАННЯ ПОШИРЕННЯ АВТОГАМНИХ ВИДІВ РОДУ *EPIPACTIS* ZINN.

Трансформація видового складу флори, зокрема і рідкісних видів, внаслідок глобальних змін клімату стимулюють розвиток досліджень у цьому напрямку і є одним із пріоритетних завдань сучасності (Corsi et al., 2009; Peterson, Shaw, 2003; Peterson et al., 2009; Scott et al., 2002; Simpson et al., 2011та ін.), оскільки дозволяє передбачити можливі наслідки, зокрема й поширення в нових умовах та приуроченість видів, оцінити їх та розробити ефективні заходи для збереження.

Прогноз поширення *Epipactis albensis* у Центральній Європі. До моделювання було залучено 43 наразі відомих геокоординат *E. albensis*, зокрема чотири – з України, сім – зі Словаччини, один – з Румунії, 31 – з Угорщини.

У результаті дослідження встановлено, що рівень AUC (площі під кривою) становить 0,96, що відповідає високій прогностичній спроможності моделі потенційного поширення *E. albensis* (Рис. 3а).

Найбільший внесок до прогностичної здатності моделі складають такі кліматичні фактори: BIO13 – кількість опадів найвологішого місяця – 24,9 %, BIO12 – середньорічна кількість опадів – 18,8 %, BIO15 – сезонність опадів – 18,5 %.

За результатами моделювання складена карта поширення *E. albensis*. Встановлено, що північною межею ареалу виду є східні території Польщі. Найпівденніше в європейській частині свого природного ареалу він може траплятися на території Болгарії, зокрема у північно-західних регіонах (Монтанська та Плевенська області), а також у потенційних біотопах прилеглих територій Борського округу в Сербії, а на захід – до східних регіонів Австрії та Німеччини. На південний схід поширюється до Трансільванії в Румунії (на південний захід не поширюється). Модель показала високу ймовірність поширення *E. albensis* в Угорщині, де потенційними місцезростаннями є гірські регіони Баконь, Веспрейм, Ноґрад, Пешт і Боршод-Абау-Земплен, а на сході – райони Саболч-Сатмар-Берег та Гайду-Бігар; а в Словаччині сприятливі умови можуть бути у Кошицькому, Банськобистрицькому, Нітранському та Тренчинському районах. Східною

межою ареалу є Україна, де вид відомий з Закарпатської низовини (Закарпатська обл.) (Любка, 2018).

Прогноз поширення *Epipactis tallosii* у Центральній Європі. Використано 163 наразі відомих геолокацій *E. tallosii*, зокрема, 145 з Угорщини, п'ять – з Чехії, дві – з Румунії, 11 – зі Словаччини.

У результаті дослідження встановлено, що рівень AUC складає 0,93, що також відповідає високій прогностичній спроможності моделі потенційного поширення *E. tallosii*. Найбільший внесок до прогнозтичної здатності моделі дали такі кліматичні фактори: BIO9 – середня температура найсухішого кварталу – 38,8 %, BIO7 – річний температурний діапазон – 23,2%, BIO14 – опади найсухішого місяця – 22,6%, та ALT – висота над рівнем моря – 14,1%.

Результати моделювання показали високу ймовірність поширення *E. albensis* в Угорщині, де він розповсюджений майже по всій території країни, окрім гірських масивів (г. Бюкк та г. Матра у районі Гевеш), у Румунії – в регіонах Сату-Маре та Орадя, на південь до території Крайова (далі на південний схід не поширюється), у східній частині Словаччини – в Кошицькому краї, у західній – у Банськобистрицькому, Братиславському, Нітранському та Тренчинському краях. Найпівденніше в європейській частині свого природного ареалу вид заходить на територію Болгарії, де може траплятися в околицях м. Разград та на Лудогірському плато(Рис. 3б).

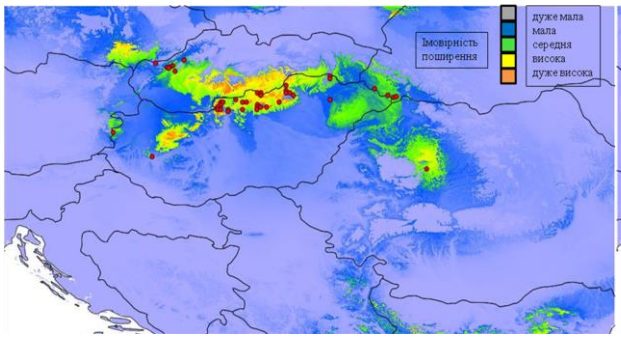


Рис. 3а. Прогноз потенційного поширення *Epipactis albensis* Nováková & Rydlo у Центральній Європі (Ljubka et al., 2014, Любка, 2018).

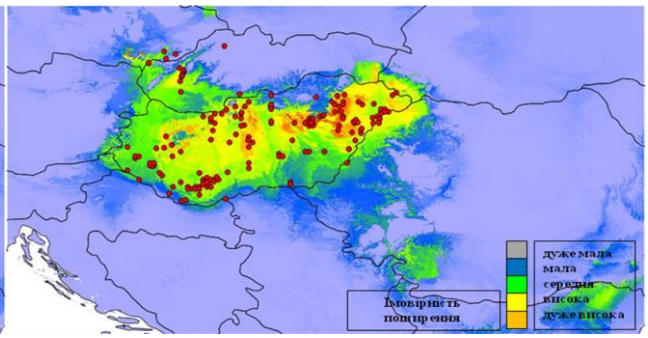


Рис. 3б. Прогноз потенційного поширення *Epipactis tallosii* A.Molnár & Robatsch у Центральній Європі (Ljubka et al., 2014; Любка, 2018).

Потенційні біотопи прогнозуються на територіях, прилеглих до Північного Банату в Сербії та заплаві р. Драва в околицях м. Валпово й Доній Міхоляць в Хорватії. На захід може поширитися до східних регіонів Словенії, зокрема в регіонах Мурська-Собота та Белтинці. Можливими місцезростаннями виду є також в заплавах р. Дунай в Австрії та південні території в околицях м. Бржецлава в Чехії. Східною межею ареалу виду є територія Притисянської низовини в Україні (Ljubka et al., 2014; Любка, 2018а, б).

Для підтвердження предиктивної здатності програми Maxent нами протягом 2013–2015 рр. були проведені експедиційні виїзди у регіони Центральної Європи з високою ймовірністю присутності досліджених видів. Результатом стало виявлення *E. albensis* у більшості прогнозованих локалітетів (за винятком Австрії та Чехії) та *E. tallosii* (зокрема в Україні, Сербії та Хорватії) (Süveges et al., 2019).

ОХОРОНА ВИДІВ РОДУ *EPIPACTIS* ZINN. У ФЛОРІ ЗАКАРПАТСЬКОЇ НИЗОВИНИ

Досліджено та встановлено загальний стан популяцій видів роду *Epipactis* на території Закарпатської низовини. Популяції нечисельні або малочисельні; займають невеликі площі; часто представлені поодинокими особинами, рідше – по кілька або невеликими групами; переважають генеративні особини. Наприклад, кількість особин *E. albensis* у мікропопуляціях значно залежить від вегетаційного періоду рослини та тривалістю повеней (Любка, 2018).

У Західній та Центральній Європі угруповання за участю *S. alba* L., і *Populus nigra* L., до яких приурочені досліджувані види, внесені до Оселищної Директиви Євросоюзу (91E0-1). В регіоні дослідження виявлено нові популяції *E. albensis* та *E. tallosii* (Рис. 4), які ростуть разом з іншими рідкісними видами, наприклад, *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch.

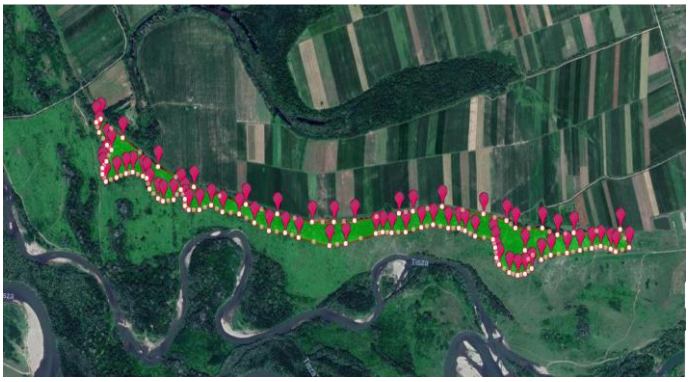


Рис. 4. Поширення *E. albensis* Nováková & Rydlo та *E. tallosii* A.Molnár & Robatsch в околицях с. Притисянське

Проведено аналіз стану охорони видів роду *Epipactis* в регіоні дослідження, оцінено їх охоронний статус. Обґрунтовано створення ботанічного заказника місцевого значення «Чікош-Горонда» за участю *E. helleborine* (L.) Crantz, та *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *P. chlorantha* (Custer) Rchb., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Pulmonaria mollissima* A. Kern., *Crocus heuffelianus* Herb. Оцінюючи стан популяцій *E. tallosii* як загрозливий (EN) та враховуючи обмеженість його поширення в регіоні дослідження, рекомендовано включити його до Червоної книги України.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі наведено результати досліджень видів роду *Epipactis* у флорі Закарпатської низовини, зокрема мікро- та макроморфологічних, хорологічних та еколого-ценотичних, здійснено просторове моделювання потенційного поширення двох видів, з'ясовано стан популяцій рідкісних видів та запропоновано рекомендації щодо їх охорони.

1. За результатами досліджень уточнено склад роду *Epipactis* у флорі Закарпатської низовини, який нараховує чотири види, виявлено новий для флор України, а також Сербії та Хорватії вид *E. tallosii*, підтверджено зростання *E. albensis* в Україні.
2. Досліджено форму та ультраструктуру поверхні насінин видів роду *Epipactis*, відзначено високий ступінь варіювання форми у популяціях в межах одного виду та подібність мікроструктури поверхні, які не можуть бути надійним критерієм для розмежування досліджених видів.
3. Здійснено географічний аналіз видів роду *Epipactis* у регіоні, з'ясовано особливості їхнього поширення, виявлено 18 нових локалітетів видів роду, зокрема *E. tallosii* (5), *E. albensis* (4), *E. helleborine* (7), *E. purpurata* (2).
4. Здійснено еколого-ценотичний аналіз видів роду *Epipactis* у регіоні, встановлено приуроченість видів: *E. helleborine* та *E. purpurata* – асоціацій *Querco robori–Carpinetum* Br.–Bl. ex R. Tx. 1943, *Carpino-Fagetea sylvaticae* (*Querco–Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937), *Fraxino-Quercetum roboris* Gellini, Pedrotti & Venanzoni 1986., а *E. tallosii* та *E. albensis* – *Salici-Populetum* Meijer Drees.
5. Встановлено діапазон pH ґрунту оселищ у регіоні, до яких приурочені рослини досліджених видів, з'ясовано, що вони характеризуються високою толерантністю до кислотності ґрунту, зокрема *E. helleborine* та *E. purpurata* ростуть переважно на підзолистих та підзолисто-буроземних ґрунтах з досить високою кислотністю pH 4,4–6,7, а *E. albensis* та *E. tallosii* – здебільшого на ґрунтах алювіального походження в межах pH 5,5–7,9.
6. За допомогою програмного забезпечення Maxent та еколого-кліматичних шарів Bioclim створено модель потенційного поширення автогамних видів роду *Epipactis* в Центральній Європі та складено сучасні геоінформаційні карти видів, загалом підтверджено представленість видів у більшості прогнозованих регіонів.
7. За умов прогнозованих кліматичних змін (передусім збільшення середньої кількості опадів, річних температурних змін та від інтенсивності затоплення територій) подальше поширення як автогамних так і інших видів роду *Epipactis* у регіоні дослідження, ймовірно, буде відбуватися у північному напрямку, переважно у гірські райони.
8. Встановлено загальний стан популяцій *E. tallosii* та *E. albensis* в регіоні дослідження, оцінено їхній охоронний статус, розроблено рекомендації щодо збереження видів. Враховуючи обмеженість поширення *E. tallosii* в регіоні дослідження рекомендовано включити його до нового видання Червоної

книги України, а також обґрунтовано створення ботанічного заказника місцевого значення.

ПЕРЕЛІК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті в іноземних рецензованих журналах, що індексуються Scopus та Web of Science

1. **Ljubka T.,** Lovas-Kiss Á., Takács A., Molnár A. V. *Epipactis albensis* (*Orchidaceae*) in Ukraine – New data on occurence and ecology. *Acta Botanica Hungarica*, 2014. 56 (3–4). p. 399–408.
2. Süveges K., Löki V., Lovas-Kiss Á., **Ljubka T.,** Fekete R., Takács A., Vincze O., Lukács Balázs A., Molnár A. From European priority species to characteristic apophyte: *Epipactis tallosii* (*Orchidaceae*). *Willdenowia,* 2019, 49 (3): p. 301- 308.

Статті у наукових фахових виданнях:

1. Takács A., Nagy T., Fekete R., Lovas-Kiss Á., **Ljubka T.,** Löki V., Lisztes-Szabó Zs., Molvár V.: "A Debreceni Egyetem Herbáriuma (DE) I. A „Soó Rezső Herbárium". *Kitaibelia*. 2014. 19 (1). p. 142–155.
2. Takács A., Süveges K., **Ljubka T.,** Löki V., Lisztes-Szabó Zs. & Molnár V. A.: "A Debreceni Egyetem Herbáriuma (DE) II.: A „Siroki Zoltán Herbárium". *Kitaibelia*. 2015. 20 (1). p. 15–22.
3. Nótári K., Nagy T., Löki V., **Ljubka T.,** Molnár V., Takács A. "A budapesti Füvészkert herbáriuma (BPU)". *Kitaibelia*. 2017. 22 (1). p. 55–59.
4. **Любка Т.Т.** *Epipactis albensis* (*Orchidaceae*) у Закарпатті. *Український ботанічний журнал*. 2018. 75(6). С. 533–537.
5. **Любка Т.Т.:** Моделювання поширення *Epipactis albensis* (*Orchidaceae*) в Центральній частині Європи. *Науковий вісник Чернівецького університету, Біологія (Біологічні системи)*. 2018. 10 (2). С. 219–223.
6. **Любка Т.Т.** Моделювання поширення *Epipactis tallosii* (*Orchidaceae*) в Центральній частині Європи. *Науковий вісник Ужгородського університету, Серія Біологі*я. 2018. 44 (2). С. 33–37.

Матеріали конференцій та наукових семінарів:

1. **Ljubka T.** „Kárpátalja orchideáinak adatbázisa az Ungvári Nemzeti Egyetem herbáriuma alapján", *Kitaibelia*, Botanikai-Természetvédelmi Folyóirat, XVII. évf., 1. szám, Tuba Zoltán-emlékszám., Debrecen, 2012. p. 382.
2. Molnár V.A., Löki V., Lovass-Kiss Á., Süveges K., **Ljubka T.,** Sramkó G., Lukas B.A., Vincze A., Takács A. Nyár (*Populus*) ültetvények mint orchidea élőhelyek a Kárpát-medencében. *X. Recent Floristic and Vegetation Research in Carpathian Basin Conference* (Sopron, 2014 március 7–9) Sopron, 2014. p. 92–93.
3. **Ljubka T.,** Takács A., Tóth János P., Molnár A. Két Epipactis faj elterjedésének modellezése a Kárpát - medence térségéb. *X. Recent Floristic and Vegetation Research in Carpathian Basin Conference* (Sopron, 2014 március 7–9). Sopron, 2014. p. 95.
4. Takács A., Lovass-Kiss Á., **Ljubka T.,** Lisztes-Szabó Zs., Molnár V. „A Debreceni Egyetem Herbáriumának digitalizálása és adatfeltárása", *X. Recent*

Floristic and Vegetation Research in Carpathian Basin Conference (Sopron, 2014 március 7–9). Sopron, 2014. p. 108–109.

5. **Любка Т.Т.** Рід *Epipactis* Zinn. (Orchidaceae) у флорі Притисянської низовини. Матеріали Міжнародної наукової конференції «Стратегії збереження рослин у ботанічних садах та дендропарках», присвяченої 90-річчю від дня народження професора Тетяни Михайлівни Черевченко (м. Київ, Україна, 25–27 лютого 2019 р.). К.: вид-во Ліра-К, 2019. С. 180–181.

6. Тимченко І.А., **Любка Т.Т.** Поширення та динаміка ареалу *Epipactis albensis* Novakova & Rydlo в Україні. Функціонування природоохоронних територій в сучасних умовах: Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 30-й річниці Національного природного парку «Синевир» (Україна, с. Синевир, 18–20 вересня 2019 р.). Синевир, 2019. С. 181–184.

АНОТАЦІЯ

Любка Т.Т. Рід *Epipactis* Zinn (*Orchidaceae* Juss.) у флорі Закарпатської низовини. – На правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.05 – ботаніка. Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України, Київ, 2019.

Дисертацію присвячено вивченню роду *Epipactis* Zinn (*Orchidaceae* Juss.) у флорі Закарпатської низовини. У роботі уточнено видовий склад роду, проаналізовано морфолого-біологічні, хорологічні та еколого-фітоценологічні особливості його представників. За допомогою програмного забезпечення Maxent та еколого-кліматичним шарам Bioclim створено модель потенційного поширення автогамних видів роду *Epipactis* в Центральній Європі, складено їхні сучасні геоінформаційні карти. Виявлено новий для флори України, Хорватії та Сербії вид *E. tallosii* A. Molnár & Robatsch та 18 нових для України місцезростань видів: *E. tallosii* (5), *E. albensis* Nováková & Rydlo (4), *E. helleborine* (L.) Crantz (7) та *E. purpurata* Sm. (2). Досліджено морфологічні особливості насінин видів роду *Epipactis*, відзначено високий ступінь варіювання їхньої форми у популяцій в межах одного виду та подібність мікроструктури поверхні. З'ясовано, що *E. albensis* і *E. tallosii* приурочені до старовікових ≥80 років заплавних лісів, відмічені у складі асоціації *Salici-Populetum* Meijer-Drees, де переважно трапляються в заплавах р. Тиса й Боржава, які щороку зазнають весняного затоплення. Види *E. helleborine* та *E. purpurata* Sm. відмічені у старовікових дубово-грабових та ясенево-дубово-грабових заплавних лісах, у складі асоціацій клас *Carpino-Fagetea sylvaticae* (*Querco–Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937), *Ulmo laevis-Fraxino oxycarpae* Rameau & Schmitt, 1984, *Fraxino-Quercetum roboris* Gellini, Pedrotti & Venanzoni 1986 та *Alno-Quercion roboris* Horvat (1937), *Querco roboris-Carpinetum betuli* (Soó ex Balacs, 1943) (Brullo & Spampinato, 2011). Встановлено діапазон pH ґрунту оселищ, до яких приурочені рослини досліджених видів. Оцінено загальний стан популяцій *E. tallosii* й *E. albensis*

у регіоні дослідження та відзначено переважання генеративних особин. Обґрунтовано створення ботанічного заказника місцевого значення та запропоновано включити *E. tallosii* до наступного видання «Червона книга України».

Ключові слова: рід *Epipactis* Zinn, морфо-біологічні, хорологічні, еколого-фітоценотичні особливості, модель потенційного поширення, Maxent, Bioclim, AUC, Jacknife, Закарпатська низовина, Україна.

АННОТАЦИЯ

Любка Т.Т. Род *Epipactis* Zinn (*Orchidaceae* Juss.) во флоре Закарпатской низменности. – На правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.05 – ботаника. – Национальный ботанический сад имени Н.Н. Гришко НАН Украины, Киев, 2019.

Диссертация посвящена изучению рода *Epipactis* Zinn (*Orchidaceae* Juss.) во флоре Закарпатской низменности. В работе уточнен видовой состав рода, проанализированы морфолого-биологические, хорологические и эколого-ценотические особенности его представителей. С использованием программного обеспечения Maxent и эколого-климатических слоев Bioclim созданы модели потенциального распространения автогамных видов рода *Epipactis*, сооставлены их современные геоинформационные карты, обнаружен новый для флоры Украины, Хорватии и Сербии вид - *E. tallosii* A. Molnár & Robatsch, выявлены 18 новых для Украины местообитаний видов исследованного рода, в частности *E. tallosii* (5), *E. albensis* Nováková & Rydlo (4), *E. helleborine* (L.) Crantz (7) и *E. purpurata* Sm. (2).

Исследованы морфологические особенности семян видов рода *Epipactis*, отмечен высокая степень варьирования их формы в популяциях в пределах одного вида и сходство микроструктуры поверхности. Установленоа приуроченность *E. albensis* и *E. tallosii* к старовековым, ≥80 лет, заплавным лесам, в составе ассоциации *Salici-Populetum* Meijer-Drees, где преимущественно произрастают в заплавах р. Тиса и Боржава, которые ежегодно подвержены весеннему затоплению. Виды *E. helleborine* и *E. purpurata* преимущественно встречаются в старовозрастных дубово-грабовых и ясенево-дубово-грабовых пойменных лесах, в составе ассоциаций *Carpino-Fagetea sylvaticae* (*Querco–Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937), *Ulmo laevis-Fraxino oxycarpae* Rameau & Schmitt, 1984, *Fraxino-Quercetum roboris* Gellini, Pedrotti & Venanzoni 1986 и *Alno-Quercion roboris* Horvat (1937), *Querco roboris-Carpinetum betuli* (Soó ex Balacs, 1943), (Brullo & Spampinato, 2011). Установлен диапазон pH почв мест произрастания растений исследуемых видов. Оценено общее состояние популяций *E. tallosii* и *E. albensis* в регионе исследования и установлено преобладание генеративных особей. Обосновано создание ботанического заказника местного значения и предложено включить *E. tallosii* в следующее издание «Червона книга України».

Ключевые слова: род *Epipactis* Zinn, морфо-биологические, хорологические, эколого-фитоценотические особенности, модель потенциального распространения, Maxent, Bioclim, AUC, Jacknife, Закарпатская низменность, Украина.

SUMMARY

T. Ljubka. The genus *Epipactis* Zinn (*Orchidaceae* Juss.) in the flora of the Transcarpathian lowlands. - Manuscript.

Thesis for a degree of Candidate of Biological Sciences (Phylosophy Doctor) on the specialty 03.00.05 - Botany. M.M. Grishko National Botanical Garden of NAS of Ukraine, Kyiv, 2019.

The thesis is devoted to the study of the genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae Juss.) in the flora of the Transcarpathian lowlands. Specific composition of the genus is specified in the work, morphological-biological, chorological and ecological-phytocenological features of its representatives are analyzed. With the help of Maxent software and ecologicaly and climatic Bioclim layers created a model of potential distribution of autogamous species of the genus *Epipactis* in Central Europe, and compiled their modern geoinformation maps. A new species of *E. tallosii* A. Molnár & Robatsch has been discovered for the flora of Ukraine, Croatia and Serbia and 18 new species habitats for Ukraine: *E. tallosii* (5), *E. albensis* Nováková & Rydlo (4), *E. helleborine* (L.), *E. helleborine* Crantz (7), and *E. purpurata* Sm. (2), have been identified. Morphological features of seeds species of the genus *Epipactis* were investigated, a high degree of variation of their shape in populations within a single species and the similarity of the microstructure of the surface were noted. It has been found that *E. albensis* and *E. tallosii* date from the ancient ≥80 years of floodplain forests, which are part of the *Salici-Populetum* Meijer-Drees association, where they mostly occur in the floodplains of the Tisza and Borzhava rivers, which are subject to spring floods every year. Species *E. helleborine* and *E. purpurata* noted in ancient oak-hornbeam and ash-oak-hornbeam floodplain forests, in the associations of the class *Carpino-Fagetea sylvaticae* (*Querco–Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937), *Quercetum roboris* Gellini, Pedrotti & Venanzoni 1986 and *Alno-Quercion roboris* Horvat (1937), *Querco roboris-Carpinetum betuli* (Soó ex Balacs, 1943) (Brullo & Spampinato, 2011). The pH range of soil of settlements to which plants of the investigated species are confined is established. The overall population of *E. tallosii* and *E. albensis* in the study area was evaluated and the predominance of generative individuals was noted. The creation of a botanical reserve of local importance is justified and it is proposed to include *E. tallosii* in the next edition of the Red Book of Ukraine.

Key words: genus *Epipactis*, morpho-biological, chorologic, ecological-phytocenotic features, model of potential distribution, Maxent, Bioclim, AUC, Jacknife, Transcarpathian lowland, Ukraine.