

С.М. ЗИМАН, О.В. БУЛАХ

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
ziman2@mail.ru

АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ СУДИННИХ РОСЛИН В УКРАЇНІ: РОЗВИТОК І СУЧАСНИЙ СТАН*

Ключові слова: анатомія рослин, біоморфологія, онтоморфогенез, каріологія, паліноморфологія, карпологи́я, таксономія, еволюція, Україна

Дослідження анато́мо-морфологічних особливостей судинних рослин є не лише важливим джерелом інформації у таксономії, а й має істотне значення для незалежного від систематики вивчення окремих органів рослин. Щоб краще збагнути сутність і перспективи цього актуального напрямку в ботаніці, ми стисло оглянули його розвиток в Україні, внесок конкретних фахівців, передусім за аналізом дисертацій, захищених протягом останніх сорока років, і монографій, які містили результати досліджень із проблем морфології та анатомії.

Анато́мо-морфологічні дослідження судинних рослин активно велися в Україні вже у 1970-ті — 1980-ті роки. Зокрема, вивчалися життєві форми під час регіональних досліджень флор, із з'ясуванням їхньої біоморфологічної структури та зіставленням біоморфологічних спектрів ценотичних комплексів [49, 73 та ін.].

Зростання зацікавленості у вивченні життєвих форм було пов'язане з переїздом до Криму з Росії В.М. Голубєва. Він зосередив дослідницьку увагу на життєвих формах рослин Кримської яйли, створенні їх лінійної системи та проблемі еволюції [15—17 та ін.]. Тим часом у результаті п'ятирічної праці в Донецькому ботанічному саду НАН України С.М. Зиман у 1976 р. опублікувала монографію з проблем життєвих форм і біології 250 видів степових рослин Донбасу, в якій сформулювала можливі напрямки еволюційних перетворень їхніх життєвих форм. У 1984 р. учень В.М. Голубєва Г.С. Лялін завершив цикл біоморфологічних досліджень рослин шибляків Південно-Східного Криму захистом кандидатської дисертації [42]. А.П. Ільїнська [31, 32] почала вивчення анатомічної будови стебел і листків та особливостей опушення у видів роду

Alyssum L. Авторка розглянула життєві форми всіх видів роду, акцентувала увагу на діагностичній значущості додаткових ознак і запропонувала використовувати деякі з них в обговоренні еволюції роду.

На тлі згаданих праць значною подією були дослідження видатного флориста, фітогеографа і систематики М.В. Клокова, який на прикладі роду *Ceratocephala* розглянув морфологічні (аберації) та адаптивні (життєві форми) особливості географічних рас [35]. Коли в Інституті ботаніки постало питання про запровадження в систематиці сучасних експериментальних методів, М.В. Клоков разом із директором Інституту К.М. Ситником стали ініціаторами створення в межах відділу систематики лабораторії біосистематики. Тоді ж у цільову аспірантуру до Ленінграда (в БІН АН СРСР, до А.Л. Тахтаджяна) й Москви (в лабораторію біосистематики, до А.С. Антонова) для оволодіння такими методами були відряджені М.М. Федорончук та Г.П. Кашеваров*, які згодом захистили дисертації із систематики родів *Trinia* Hoffm., *Ledebouriella* Wolff і *Rumia* Hoffm. та з ДНК видів роду *Achillea* L. М.М. Федорончук за результатами кандидатської дисертації опублікував монографію [80], в якій розглянув морфолого-анатомічні особливості плодів, пилкових зерен та черешків листків, також основні числа хромосом і каріотипи всіх 11 видів досліджуваних родів. Крім того, М.М. Федорончук одним із перших в Україні дослідив проростання насіння й морфологію проростків. Отримані результати автор використав для уточнення систематики досліджених таксонів й обговорення їхньої філогенії. У близькому руслі, з еволюційною спрямованістю, була захищена кандидатська дисертація В.Д. Савицьким, також він видав у 1982 р. книгу, присвячену класифікації та еволюції пилкових зерен представників родини жовтецевих [66].

* Стаття написана на основі доповіді, виголошеної на Всеукраїнській науковій конференції «Ботаніка та мікологія», що відбулася у квітні 2011 р. у м. Києві.

* Кашеваров Г.П. Сравнительная характеристика ДНК некоторых видов рода *Achillea* L. (сем. *Asteraceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.03 «Молекулярная биология». — Киев, 1981. — 24 с.

У вищезгаданій лабораторії вперше в Україні було здійснено комплексне мультидисциплінарне дослідження великого й складного роду *Achillea* L. майже в повному обсязі й опубліковано відповідну монографію [78]. В ній були використані паліноморфологічні дані (В.Д. Савицький), результати вивчення анатомічної будови стебла та листка (А.П. Льїнська), а також електрофоретичного дослідження білків (Т.С. Лебедева) та порівняльного аналізу ДНК (Г.П. Кашеваров). Значний інтерес становило каріологічне й цитогенетичне дослідження (О.Ф. Андрощук), що дало підставу авторові висловити припущення про диференціацію й еволюційні зв'язки близьких видів *Achillea*. М.В. Клоков і Л.І. Крицька працювали з генеративними органами *Achillea*, а С.М. Зиман дослідила життєві форми й ознаки біоморфоструктури у повному обсязі роду (близько 120 видів із семи секцій). Наукові результати цих авторів використані у перегляді системи *Achillea* s.l. та складанні ключа для визначення видів.

Перехід від суто біоморфологічних досліджень до розгляду їх як складової порівняльно-морфологічних досліджень засвідчила докторська дисертація С.М. Зиман, яка містила низку відповідних статей [26, 27 та ін.] та невдовзі була опублікована у вигляді монографії «Морфология и филогения семейства Лютиковых» [28].

У 1985 р. А.В. Чернявський узагальнив у кандидатській дисертації результати вивчення видів роду *Salvia* L. у флорі України на підставі аналізу морфології пилкових зерен та будови листкового черешка [86], а С.С. Руденко [64] запропонувала на прикладі роду *Aconitum* L. враховувати в діагностиці таксонів додаткові морфологічні, зокрема паліноморфологічні та анатомічні ознаки. На жаль, важливі дослідження обох авторів не мали продовження.

О.М. Царенко вивчала у видів роду *Gypsophila* L. проростки та морфоструктуру поверхні насіння, крім того, разом із Л.С. Романовою — пилкові зерна, а у співпраці з Т.Б. Берестецькою — анатомічні особливості плодів [83]. Незабаром М.В. Шевера [89] дослідив анатомічну будову черешків та ультраструктуру поверхні листків, пилкових зерен і насіння в межах роду *Chamaecytisus* Link, звернув увагу на додаткові діагностичні ознаки, відтак переглянув видовий склад роду у флорі України з описом двох рядів. Н.М. Драпайло [22] в межах роду *Gentiana* L. теж акцентувала увагу на таксономічній значущості макроморфологічних ознак репродуктивних органів, а разом із В.Д. Савицьким — на мікроморфології пилкових зерен у його видів.

Порівняльно-морфологічні дослідження почали ширше запроваджуватися в ботаніці наприкінці 80-х, особливо — на початку 90-х років, проте здебільшого в інтродукції рослин. Публікації з цього кола проблем [24, 48, 51, 53, 70, 75, 91 та ін.] охоплювали розгляд особливостей онтоморфогенезу, питання розвитку пагонових систем, цвітіння й плодоношення, паліноморфологічні і каріологічні особливості рослин. Однак використання цих даних у систематиці квіткових рослин залишалось фрагментарним.

На початку 1980-х років на кафедрі ботаніки Ужгородського університету було започатковано вивчення життєвих форм із наголосом на онтоморфогенезі, сезонних ритмах та аналізі вікової структури популяцій рідкісних видів з метою їх збереження [20, 46, 65, 80, 90 та ін.]. На жаль, у наш час ця еколого-морфологічна школа майже втратила свої позиції.

На особливу увагу заслуговують анатомічні дослідження, які були розгорнуті у 1980—1990-х роках у Львові під керівництвом С.О. Волгіна. У докторській дисертації [12] він узагальнив результати порівняльно-морфологічного аналізу квітки центронасінних, а побудована ним модель еволюції квітки прояснила розуміння основних еволюційних тенденцій у межах порядку *Caryophyllales*. Незабаром учениця С.О. Волгіна Муна Аль-Талеб [1] разом із вчителем у результаті порівняльного вивчення елементів квітки в родині *Portulacaceae* сформувала уявлення про її вихідний тип квітки. Ще один учень С.О. Волгіна — А.І. Прокопів [60] дослідив моделі пагоноутворення у видів роду *Gentiana*, особливості формування життєвої форми і тканини кореня в модельних видів роду.

У другій половині 1990-х років й особливо на початку нового тисячоліття в Україні паралельно розвивалися декілька напрямків біолого-морфологічних та порівняльно-морфологічних досліджень. З них найчисленнішими були роботи для цілей інтродукції, серед яких заслуговують на увагу результати детального вивчення квіток, пагонів, кореневих систем, онтогенезу окремих органів [7, 30, 39, 41, 61, 71 та ін.]. Тим часом інтенсифікувалися флористичні роботи з використанням елементів біоморфологічного аналізу [38, 43, 56, 68, 69, 77, 85 та ін.], хоча, на жаль, висновки з порівняльного аналізу життєвих форм здебільшого лише підтверджували те, що біоморфологічна структура конкретної флори є типовою для регіону.

Разом з тим активно розвивалися детальні морфологічні дослідження родових груп видів чи окремих видів [2, 25, 37, 63, 75 та ін.], причому значна їх частина здійснювалася на популяційному рівні. Зросла увага до репродуктивної біології, порівняльного вивчення вікових станів та порівняння біоморфологічних особливостей у природі й культурі.

Проте загалом порівняльно-морфологічні дослідження для цілей таксономії і філогенії розвивалися доволі повільно. В цьому напрямку важливими були роботи І.М. Данилика [19], який, окрім критичного перегляду таксонів у родині *Superaceae* за допомогою традиційних у систематиці методів, проаналізував життєві форми видів і звернув увагу на значущість ознак вегетативних органів для видової діагностики. Н.М. Сичак [67] здійснила аналіз таксономічно важливих морфологічних ознак різних органів рослин для уточнення видового складу *Alchemilla* L. у флорі Українських Карпат, І.О. Пестова [59] використала для перегляду таксономії роду *Rumex* L. особливості ультраструктури поверхні плодів і пилкових зерен, здійснила аналіз життєвих форм та переглянула особливості оцвітини, листків й опушення органів. О.В. Булах [8] дослідила порівняльну морфологію квітки видів *Anemone* L. у повному обсязі роду й виявила суттєві ознаки оцвітини, андроцею й гінецею, які використала для діагностики таксонів різного рангу.

У середині 90-х років за ініціативи С.М. Зиман був створений міжнародний колектив для комплексного дослідження роду *Anemone* у світовому масштабі. В ньому працювали О.В. Булах (анатомо-морфологічні особливості квіток) і О.М. Царенко (анатомо-морфологічні особливості плодів), а від інших країн — F. Ehrendorfer (Австрія, молекулярно-біологічні та філогеографічні дослідження), C.S. Keener і B.E. Dutton (США), M. Boscaiu (Іспанія), F. Medail (Франція), Yu. Kadota (Японія), W.T. Wang (Китай), R. Chaudhari (Непал) разом із С.М. Зиман здійснювали польові, зокрема популяційні дослідження, і брали діяльну участь в обговоренні та публікації спільних результатів. Окрім того, в цьому колективі працювали С.Л. Мосякін (спільна з С.М. Зиман робота з типами таксонів), С. Koenig (Австрія, картування), А. Koestner (Німеччина, математична обробка). Монографія з проблем роду *Anemone* обсягом понад 25 друківаних аркушів була опублікована окремими частинами у провідних ботанічних журналах світу [92—95].

Є певні успіхи в царині палиноморфологічних досліджень, а саме захист дисертацій, присвячених

родинам *Amaranthaceae* [45] та *Chenopodiaceae* [84] і спрямованих на з'ясування таксономічної та еволюційної значущості ознак пилку. Прогрес у порівняльній мікроморфології (анатомія в широкому розумінні) засвідчив цикл праць С.О. Волгіна й А.В. Степанової (Одинцової) з питань морфології та провідної системи квітки в родині *Myrtaceae* [72].

Значною подією в сучасній біоморфології був захист Й.М. Берком докторської дисертації за результатами дослідження життєвих форм у родині *Lamiaceae* флори України [5]. Автор звернув увагу на морфогенез монокарпічних пагонів, великий і малий життєві цикли, періодизацію онтогенезу та особливості еволюційних перетворень життєвих форм.

У 2003 р. захистом докторської дисертації було завершено певний етап перспективних досліджень С.Л. Мосякіна, який на прикладі родини *Chenopodiaceae* показав доцільність поєднання даних детального порівняльно-морфологічного аналізу з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень і положень філогеографії [50].

Паралелізм розвитку кількох напрямків анатомо-морфологічних досліджень в Україні зберігся і в останні роки, проте перше місце за чисельністю посідають роботи з флористики, причому в значній їхній частині констатується наявність життєвих форм у певних флорах [10, 14, 40, 52, 74, 76 та ін.]. Життєві форми згадуються як біоморфологічні атрибути флори [87], інколи йдеться про адаптаційний стосовно середовища характер біоморф [33].

Багаторічні дослідження М.М. Федорончуком родини *Caryophyllaceae* завершилися у 2006 р. захистом докторської дисертації. Автор детально вивчив морфологію вегетативних та генеративних органів представників цієї родини [79]. Показано, що гвоздичні характеризуються великим різноманіттям життєвих форм, будови квіток і форми суцвіть, морфологією плодів і насінин, типом зародка тощо, ознаки яких можуть слугувати для діагностики таксонів. Накреслені ймовірні шляхи та напрямки еволюції цих ознак.

Як і в попередні роки, численними є порівняльно-морфологічні дослідження рослин для цілей інтродукції й отримання важливих результатів вивчення біологічних особливостей інтродукованих рослин, з наголосом на репродуктивних властивостях [6, 36, 88 та ін.]. Знаменно, що в усіх рослин детально розглядався онтоморфогенез, досліджувалися фенофази та сезонні ритми, крім того, серйозна увага зверталася на морфологічні особливості більшості

органів, а в деяких рослин також вивчали пилки [34] і біохімічний склад [11, 47].

Вельми цікавими є роботи з інтродукованими декоративними рослинами в захищеному ґрунті [3, 6 та ін.], де, крім вищезгаданих питань, значна увага приділяється біологічним особливостям рослин, їхнім репродуктивним стратегіям та використанню у фітодизайні. Серед цих робіт ми вважаємо надзвичайно важливими результати багаторічних досліджень сукулентів М.М. Гайдаржи, які завершилися захистом докторської дисертації [13]. Авторка, крім розв'язання прикладних інтродукційних питань, детально проаналізувала життєві форми сукулентів та модифікувала класифікацію життєвих форм І.Г. Серебрякова стосовно сукулентів і, що дуже важливо, дослідила еволюційні тенденції життєвих форм в онтоморфогенезі. Вагомими є також роботи В.С. Вахрушкіна з декоративними орхідними, які належать до роду *Paphiopedilum* Pflz. [9]. Протягом багатьох років автор докладав великі зусилля до здійснення детального порівняльного анатомо-морфологічного аналізу всіх органів рослин, їх диференціації за біологічними та декоративними особливостями, вдосконалення методів насінневого та мікроклонального розмноження.

Особливе місце, проміжне між флористичними й інтродукційними роботами, посідають сучасні порівняльно-морфологічні дослідження рідкісних і реліктових видів рослин у природних та інтродукційних умовах [21, 29, 62 та ін.]. Окрім майже традиційних досліджень онтоморфогенезу, вікової та просторової структур популяцій цих рослин у природі, автори зробили спроби їх збереження шляхом вирощування на дослідних ділянках, супроводжуючи це стаціонарним моніторингом у природних та штучних популяціях.

Порівняльно-морфологічні дослідження для цілей таксономії та філогенії останнім часом представлені дисертаційними роботами по родах *Festuca* L. — І.О. Беднарської [4], *Juglans* L. — С.Л. Жигалової [23], *Linum* L. — О.М. Оптасюк [55], *Euphrasia* L. — О.М. Перегрим [58], по родині *Juncaceae* — І.Г. Ольшанського [54]. З огляду на порівняльну морфологію найважливішими складовими цих робіт були порівняльний аналіз таксономічно значущих ознак, анатомо-морфологічні дослідження пилку, насіння, листових пластин та ультраструктури їхньої поверхні, особливостей опушення, визначення варіабельності низки ознак.

Результати спеціальних порівняльно-морфологічних досліджень представлені в роботах О.А. Футор-

ної з питань анатомо-морфологічної будови листків та стебел псамофітів флори України [82], І.Ю. Мальцова [44] — з будови пагонових систем інтродукованих видів роду *Dracaena* Vand. ex L., М.Р. Грицини [18] — зі структури та генезису життєвих форм видів роду *Verbascum* L. флори західного регіону України.

Наш аналіз розвитку анатомо-морфологічних досліджень судинних рослин в Україні протягом останніх майже сорока років показав значні досягнення в цьому напрямку, які відображені у великій кількості наукових публікацій, зокрема захисті 10 докторських та близько 90 кандидатських дисертацій. Окрім того, ми констатуємо серйозні результати з вивчення анатомії та морфології судинних рослин, особливо за останні 15 років, коли увага фахівців зосереджувалася принаймні на трьох напрямках комплексних досліджень із залученням анатомо-морфологічних даних, а саме для цілей таксономії і філогенії, флористики та інтродукції.

Із середини ХХ століття в Україні переважають роботи, пов'язані з використанням морфологічних, у широкому сенсі, ознак як джерела таксономічної інформації. Розвивалася також біоморфологія, результати якої були значущими для вирішення питань популяційної біології і флористики. З 80-х років ХХ століття дедалі більшого значення набувають порівняльно- та еволюційно-морфологічні дослідження рослин на ультра- й мікροструктурному рівнях.

Наш аналіз показав доцільність розвитку порівняльних морфолого-анатомічних досліджень у комплексі з таксономічними, філогенетичними та фізіолого-біохімічними роботами — як доповнення до класичних структурних досліджень.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Аль-Талеб М.* Сравнительная морфология и васкулярная анатомия цветка портулаковых (*Portulacaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1994. — 19 с.
2. *Андрик Є.Й.* Біолого-екологічна характеристика та питання охорони *Fritillaria meleagris* L. (*Liliaceae* Juss.) на Притиснянський низовині: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2003. — 24 с.
3. *Баглай К.М.* Біологічні особливості інтродукованих у захищений ґрунт представників родини *Cactaceae* Juss. та їх практичне використання: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2008. — 22 с.
4. *Беднарська І.О.* Рід *Festuca* L. (*Poaceae*) у флорі західних регіонів України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2007. — 22 с.
5. *Берко Й.М.* Життєві форми губоцвітих України: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 1993. — 40 с.
6. *Бойко Л.І.* Інтродукція тропічних та субтропічних рослин в умовах захищеного ґрунту Криворіжжя та їх ви-

- користання у фітодизайні: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2009. — 20 с.
7. Буйдін Ю.В. Морфобіологічні особливості інтродукованих сортів Астильби (*Astilbe* Buch.-Ham. ex D.Don) в умовах Лісостепу України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2004. — 21 с.
 8. Булах О.В. Порівняльна морфологія квітки видів роду *Anemone* L. (*Ranunculaceae* Juss.) у зв'язку з систематикою: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2003. — 24 с.
 9. Вахрушкін В.С. Представники роду *Paphiopedium* Pfitz. (*Orchidaceae* Juss.): морфологія, екологія, інтродукція: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2010. — 21 с.
 10. Величко М.В. Флора Чивчинських гір (Українські Карпати): аналіз, зоологічна характеристика й охорона: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2006. — 19 с.
 11. Вергун О.М. Морфобіологічні особливості рослин видів роду *Symphytum* L. в зв'язку з інтродукцією в Північному Лісостепу України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2008. — 20 с.
 12. Волгин С.А. Сравнительная морфология цветка и филогения центральных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1990. — 48 с.
 13. Гайдаржи М.М. Життєві форми і онтоморфогенез сукулентних рослин: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2009. — 40 с.
 14. Гайова Ю.Ю. Диференціація рослинного покриву Черкасько-Чигиринського геоботанічного району: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2008. — 20 с.
 15. Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной Лесостепи. Ч. 1. Биоморфология подземных органов. — Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1962. — 511 с.
 16. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ Лесостепи. — М.: Наука. — 1965. — 287 с.
 17. Голубев В.Н. Биоморфология и филогения рода *Clematis* L. // Филогения высших растений. — М.: Наука, 1982. — С. 38—41.
 18. Грицина М.Р. Структура та генезис життєвих форм видів роду *Verbascum* L. флори західного регіону України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2010. — 20 с.
 19. Данилик І.М. Родина *Syringaceae* Juss. флори Українських Карпат (систематика, екологія, хорологія, охорона): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1998. — 18 с.
 20. Дашко-Шпрингвальд Р.Д. Біолого-морфологічне і популяційне дослідження видів роду *Muscari* (L.) Mill. (*Hyacinthaceae* Batsch) в Українських Карпатах: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2000. — 20 с.
 21. Діденко І.П. Види роду *Fritillaria* L. (*Liliaceae*) в Україні (еколого-ценотичні особливості та охорона): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2007. — 20 с.
 22. Дранайло Н.М. Рід *Gentiana* s. l. флори України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1995. — 24 с.
 23. Жигалова С.Л. Рід *Juglans* L. (*Juglandaceae*) в Україні (морфолого-біологічні та географічні особливості, систематичне положення та народногосподарське значення): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2007. — 21 с.
 24. Жула А.І. Біологічні особливості *Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop «Meureri» та *A. densiflorus* f. *sarmentosus* в умовах культури: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1993. — 16 с.
 25. Журавель Т.О. Інтродукція видів роду *Echinacea* Moench на південний схід України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2005. — 22 с.
 26. Зиман С.М. Біоморфологічний аналіз роду *Anemone* L. // Укр. ботан. журн. — 1978. — 35, № 2. — С. 113—121.
 27. Зиман С.М., Савицький В.Д. Аналіз філогенетичних зв'язків у межах роду *Anemone* L. (родина *Ranunculaceae* Juss.) // Укр. ботан. журн. — 1980. — 31, № 5. — С. 9—19.
 28. Зиман С.Н. Морфология и филогения семейства Лютиковых. — Киев: Наук. думка, 1985. — 247 с.
 29. Зубцова Т.В. Біологічні особливості інтродукованих раритетних видів флори південного сходу України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2009. — 20 с.
 30. Іванніков Р.В. Біологія розвитку видів роду *Laelia* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) в умовах оранжерейної культури та культури *in vitro*: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2001. — 22 с.
 31. Ильинская А.Ф. (Якименко А.Ф.) Об анатомическом строении листьев некоторых украинских видов рода *Alyssum* L. // Вопр. физиол., биохим., цитологии флоры Украины. — Киев: Наук. думка, 1974. — С. 19—20.
 32. Ільїнська А.П. Хромосомні числа деяких українських видів роду *Alyssum* L. // Укр. ботан. журн. — 1975. — 32, № 8. — С. 371—372.
 33. Карнатовська М.Ю. Флора та рослинність Нижньодніпровських арен: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2006. — 20 с.
 34. Кикоть Л.М. Біологічні особливості та репродуктивна здатність інтродуцентів роду *Lilium* L. в Лісостепу України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2009. — 20 с.
 35. Клоков М.В. Род рогоглавник (*Ceratocephala* Moench) в аспекте общей биологической дифференциации // Нов. системат. высш. и низш. раст. — Киев: Наук. думка, 1978. — С. 7—73.
 36. Ключенко О.В. Види роду *Rosa* L. природної флори України (система, поширення, біоморфологічні особливості): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2010. — 19 с.
 37. Колесник А.В. Рід *Scilla* L. у флорі Українських Карпат (систематика, еколого-географічні, біологічні та популяційні особливості): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2003. — 24 с.
 38. Контар І.С. Диференціація рослинного покриву відслонень кристалічних порід Полісся та Лісостепу України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2001. — 18 с.
 39. Криклива С.Д. Морфобіологічні особливості однорічних видів роду *Trifolium* L. в зв'язку з введенням в культуру в центральній частині Правобережного Лісостепу України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2004. — 20 с.
 40. Кузьмішина І.І. Флора Волинської височини, її антропогенна трансформація та охорона: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2008. — 20 с.
 41. Кустова О.К. Онтогенез і біоморфологічні особливості *Ocimum basilicum* L. при інтродукції в Донбасі: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 20 с.
 42. Лялин Г.С. Биоморфологические особенности и ритм сезонного развития растений шибляков юго-восточного Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1984. — 17 с.
 43. Малиновський А.К. Лісові флороценотичні комплекси Українських Карпат: Автореф. дис. ... д-ра с.-г. наук. — Ялта, 1997. — 33 с.

44. *Мальцов І.Ю.* Морфологія пагонових систем драцен (*Dracena* Vänd. ex L. (*Draceneae* Salisb.)): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2008. — 21 с.
45. *Мартинюк О.О.* Паліноморфологія родини *Amaranthaceae*: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 14 с.
46. *Мигаль А.В.* Біолого-екологічна характеристика видів роду *Crocus* L. в Українських Карпатах та заходи по їх охороні: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 22 с.
47. *Миколайчук В.Г.* *Syrgeus esculentus* L. у північному Причорномор'ї: інтродукція, біоморфологічні та екологічні особливості: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2008. — 20 с.
48. *Молдованова О.Г.* Біоекологічні особливості *Iris hungarica* Waldst. et Kit. в зв'язку з введенням в культуру: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1995. — 22 с.
49. *Морозюк С.С.* Флора мелових обнажень басейна реки Северский Донец: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Киев, 1971. — 24 с.
50. *Мосякін С.Л.* Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2003. — 32 с.
51. *Музычук Г.М.* Морфобиологические особенности декоративных видов рода *Matthiola* R.Br.: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Киев, 1988. — 15 с.
52. *Никирса Т.Д.* Флора Хотинської височини (Прут-Дністровське межиріччя): аналіз, порівняльна характеристика й охорона: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2007. — 20 с.
53. *Нікіміна В.В.* Біологія видів роду *Kalanchoë* Adans. в умовах захищеного ґрунту та перспективи їх практичного використання: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1994. — 25 с.
54. *Ольшанський І.Г.* Родина *Juncaceae* Juss. у флорі України (критико-таксономічний аналіз): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2010. — 19 с.
55. *Оптасюк О.М.* Рід *Linum* L. у флорі України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2007. — 19 с.
56. *Павлов В.В.* Флора північного Присивашшя: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2003. — 20 с.
57. *Парубок М.І.* Горщівніт весняний (*Adonis vernalis* L.) в Україні (еколого-ценологічні особливості та охорона): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 24 с.
58. *Перегрим О.М.* Рід *Euphrasia* L. (*Orobanchaceae* Vent.) у флорі України: систематика і хорологія: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2009. — 19 с.
59. *Пестова І.О.* Систематика та фітогеографія роду *Rumex* L. (*Polygonaceae*) у флорі України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1997. — 19 с.
60. *Проконів А.І.* Анатомічна організація коренів і структура пагонових систем тирличів (*Gentiana* L., *Gentianeae* Juss.): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1997. — 24 с.
61. *Прокочук В.М.* Інтродукція в Лісостеп України видів квітниково-декоративних рослин родини *Scrophulariaceae* Juss.: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2005. — 20 с.
62. *Птиця В.В.* Біологічні особливості збереження раритетних видів рослин *ex situ* на південному сході України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2008. — 22 с.
63. *Реуцетюк О.В.* Рід *Suipedium* L. (*Orchidaceae* Juss.) в Україні (систематика, хорологія, фітоценологія та охорона його видів *ex situ* та *in situ*): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2003. — 20 с.
64. *Руденко С.С.* Род *Aconitum* L. во флорі України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Киев, 1986. — 16 с.
65. *Сабадош В.И.* Ареал, біоморфологическая характеристика и мероприятия по охране *Leucosium aestivum* L. в СССР: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Днепропетровск, 1988. — 16 с.
66. *Савицький В.Д.* Морфологія, класифікація і еволюція пильці семейства Лютикових. — Киев: Наук. думка, 1982. — 124 с.
67. *Сичак Н.М.* Рід *Alchemilla* L. (*Rosaceae*) у флорі Українських Карпат: таксономія, хорологічні, екологічні, ценологічні особливості та охорона: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1996. — 23 с.
68. *Скиба Ю.А.* Синантропна флора верхньої течії басейну Дністра (Україна): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1999. — 15 с.
69. *Смоляр О.М.* Фіторізноманітність лівобережного Придніпров'я: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2000. — 36 с.
70. *Собко В.Г.* Інтродукція рідких і исчезаючих рослин флори України в зв'язку з їх охороною: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Ялта, 1993. — 38 с.
71. *Солоненко В.І.* *Trifolium ambiguum* Vieb. (*Fabaceae*): біоморфологічні та екологічні особливості, інтродукція в Лісостепу України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2004. — 20 с.
72. *Степанова А.В.* Порівняльна морфологія та організація провідної симтеми квітки миртових (*Myrtaceae* Juss.): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2004. — 19 с.
73. *Тасенкевич Л.А.* Флора і растительность Угольско-Широколужанского заповедного комплексу: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Киев, 1979. — 21 с.
74. *Тертишний А.П.* Луки Північного лівобережного геоботанічного округу: флора, синтаксономія, охорона: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2008. — 20 с.
75. *Тимченко І.А.* Структура ценопопуляцій видів триби *Neottieae* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) флори України і тенденції її зміни в умовах синантропізації: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1996. — 21 с.
76. *Токарюк А.І.* Раритетний компонент флори Буковинського Прикарпаття, його наліз та охорона: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2006. — 20 с.
77. *Тохтарь В.К.* Флора техногенних екотопів та їх розвиток (на прикладі південного сходу України): Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2005. — 35 с.
78. *Тисячелистники* / К.М. Сьтник, М.В. Клоков, А.Ф. Андрощук і др. — Киев: Наук. думка, 1984. — 272 с.
79. *Федорончук М.М.* Родина *Caryophyllaceae* Juss. у флорі України: систематика, географія, історія розвитку: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2006. — 40 с.
80. *Федорончук Н.М.* Систематика, географія і філогенія родів Тринія, Румія і Ледебуриелла. — Киев: Наук. думка, 1983. — 176 с.
81. *Фельбаба-Клушина Л.М.* Біоекологія *Colchicum autumnale* L. та моніторинг стану його популяцій в Українських Карпатах: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Ужгород, 1995. — 25 с.
82. *Футорна О.А.* Морфолого-анатомічна будова листків та стебел псамофітів флори України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2008. — 22 с.
83. *Царенко О.Н.* Род *Gypsophila* L. во флорі України. Критико-систематическое и биоморфологическое исследование

- вание видов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Днепропетровск, 1990. — 14 с.
84. Цимбалюк З.М. Палиноморфология представителей родины *Chenopodiaceae* Vent. (для целей систематики и спорово-пилкового анализа): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — К., 2005. — 21 с.
 85. Цуканова Г.О. Флористичне та ценотичне різноманіття островів Дніпра в межах м. Києва та його охорона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — К., 2005. — 20 с.
 86. Чернявский А.В. Род *Salvia* L. во флоре Украины (критико-систематическое изучение естественно-видовой дифференциации): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1985. — 16 с.
 87. Шаповал В.В. Флора і рослинність депресій Лівобережжя Нижнього Дніпра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ялта, 2007. — 21 с.
 88. Швець Т.А. Біологічні особливості видів роду *Iris* L. у зв'язку з інтродукцією в умовах Правобережного Лісостепу України: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — К., 2006. — 20 с.
 89. Шеєра М.В. Род *Chamaecytisus* Link. (*Fabaceae* Lindl.) флори України: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1990. — 16 с.
 90. Шманова И.В. Биоморфологический анализ *Filipendula vulgaris* Moench и *F. denudata* (J. et C. Presl.) в Закарпатье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1992. — 19 с.
 91. Юдин С.И. Биологические особенности интродуцированных видов рода *Aconitum* L. флоры горного Алтая в условиях Правобережной Лесостепи Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Алма-Ата, 1988. — 16 с.
 92. Ehrendorfer F, Ziman S. N., Konig C. et al. Taxonomic revision, phylogenetics and transcontinental distribution of *Anemone* section *Anemone* (*Ranunculaceae*) // Bot. J. Linnean Soc. — 2009. — 160. — P. 312—354.
 93. Ziman S., Sytnik K., Ehrendorfer F. et al. Taxonomy and evolution of the *Anemone narcissiflora* complex. — Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine, 1997. — 38 p.
 94. Ziman S., Bulakh E., Kadota Y., Keener C. Modern view on the taxonomy of the genus *Anemone* L. sensu stricto (*Ranunculaceae* Juss.) // J. Jap. Bot. — 2008. — 83(3). — P. 1—29.
 95. Ziman S.N., Ehrendorfer F., Keener C.S., et al. Revision of *Anemone* sect. *Himalayicae* (*Ranunculaceae*) with three new series. // Edinburgh J. Bot. — 2007. — 64(1). — P. 51—99.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 17.01.2012 р.

С.Н. Зиман, Е.В. Булах

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного
НАН Украины, г. Киев

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В УКРАИНЕ: РАЗВИТИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

Статья представляет собой текст доклада на Всеукраинской научной конференции «Ботаника и микология» (Киев, апрель 2011 г.) и содержит результаты сжатого анализа развития в Украине анатомо-морфологических исследований сосудистых растений и вклад в эти исследования конкретных специалистов на протяжении последних 40 лет.

К л ю ч е в ы е с л о в а: анатомия растений, биоморфология, онтоморфогенез, кариология, палиноморфология, карпология, таксономия, эволюция, Украина.

S.M. Ziman, O.V. Bulakh

M.G. Kholodnyi Institute of Botany, National Academy
of Sciences, Kyiv

ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL STUDIES OF THE VASCULAR PLANTS IN UKRAINE: DEVELOPMENT AND MODERN STATE

The article is based on report at the Ukrainian Scientific Conference «Botany and mycology» in Kiev in April 2011. It includes a comprehensive analysis of anatomical and morphological studies of the vascular plants in Ukraine and outlines of valuable contributions into that field of some botanists during the last 40 years.

К е у в о р д s: plant anatomy, biomorphology, ontomorphogeny, carpology, palynomorphology, caryology, taxonomy, evolution, Ukraine.