

Київський національний університет імені Тараса Шевченка  
Міністерство освіти і науки України  
Київський національний університет імені Тараса Шевченка  
Міністерство освіти і науки України

Кваліфікаційна наукова  
праця на правах рукопису

**МАРТИНЮК ВІКТОРІЯ ОЛЕКСАНДРІВНА**

УДК 582.669.26:[ 577.212.3+581.331.2+581.48+581.45]:581.961

**ДИСЕРТАЦІЯ**  
**МОЛЕКУЛЯРНА АНОТАЦІЯ РАРИТЕТНИХ ВИДІВ**  
**ТРИБИ *SILENEAE* DC. ФЛОРИ УКРАЇНИ**

03.00.05 – ботаніка

біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

\_\_\_\_\_ В. О. Мартинюк

Науковий керівник: Костіков Ігор Юрійович, доктор біологічних наук, професор

Київ – 2018

## АНОТАЦІЯ

Мартинюк В. О. Молекулярна анотація раритетних видів триби Sileneae DC. флори України. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.05 «Ботаніка». – Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Міністерство освіти і науки України, Київ, 2018.

Дисертаційна робота присвячена молекулярно-філогенетичному аналізу дев'яти раритетних видів триби Sileneae DC. флори України, з'ясуванню їх таксономічного статусу та пошуку фенотипних ознак, що узгоджуються з молекулярно-генетичною відокремленістю певних таксонів. Отримано 19 нуклеотидних послідовностей ITS1-5,8S-ITS2 кластеру ядерних рибосомальних генів для 17 таксонів триби Sileneae, для семи таксонів – вперше. Критично проаналізовано систему триби із застосуванням молекулярно-філогенетичного підходу. За маркерними послідовностями ITS1 та ITS2 проведено молекулярну анотацію раритетних видів, реконструкцію вторинних структур цих послідовностей та їх порівняльний аналіз з такими близьких таксонів. Особливу увагу приділено критичним у систематичному відношенні таксонам – *Atocion hypanicum* (Klok.) Tzvel., *A. lithuanicum* (Zapał.) Tzvel., *Silene sytnikii* Krytzka, Novosad et Protopopova та *S. syreistschikowii* P. Smirn. Для них, окрім молекулярно-генетичних даних, в порівняльно-морфологічному аспекті методами світлової та сканувальної електронної мікроскопії вивчено мікроморфологічні особливості пилкових зерен (п. з.), насінин та поверхні листкової пластинки.

На основі філогенетичного аналізу проведено оцінку і верифікацію різних систем триби. Показано, що топологія на рівні родів (макроклад) в цілому збігається з системою Oxelman зі співавт. (2000) та включає п'ять макроклад – *Atocion*, *Viscaria*, *Heliosperma*, *Lychnis* та *Silene*. При цьому, в більшості випадків отримана нами філогенетична реконструкція на нижчих рівнях (мікроклади) співпадає з

класичними морфологічними системами (Клоков, 1952; Цвельов, 2001; Федорончук, 2016), хоча таксономічний ранг деяких таксонів (*Otites* Adans., *Oberna* Adans., *Cucubalus* L., *Coccyganthe* (Reihenb.) Reichenb., *Melandrium* Röhl., *Pleconax* Raf., *Elisanthe* (Fenzl) Fenzl) у фенотипних системах є завищеним.

Оцінку рангу досліджуваних таксонів проводили шляхом визначення типів відмін у вторинній структурі ITS-послідовностей, що узгоджуються з біологічною концепцією виду (Coleman, 2009). Згідно з цією концепцією, таксони, що різняться наявністю хоча б однієї компенсаторної заміни (CBC) у вторинній структурі ITS2, репродуктивно є повністю ізольованими, оскільки їх гамети не здатні до розпізнавання одна одної і, відповідно, до статевої взаємодії; рівень відмін між такими таксонами відповідає відмінам на рівні роду. Таксони, відміни між якими у послідовностях ITS пов'язані з наявністю напівкомпенсаторних (hCBC) чи відмін у вторинній структурі (sst), мають репродуктивні обмеження, і розглядаються як різні види одного роду. Заміни в одноланцюгових ділянках (nst) оцінюються як певні часові маркери розходження двох таксонів, між якими генетично детермінована репродуктивна ізоляція відсутня; такі таксони розглядаються як такі, що мають ранг нижче виду, або як близькі види. Щодо іншого типу відмін, а саме наявності поліморфних сайтів, які інколи можуть розглядатися як однонуклеотидні поліморфізми (SNP), однозначної таксономічної інтерпретації не розроблено. У різних джерелах SNP в ITS-послідовностях оцінюються як ознаки гібридів, таксонів гібридогенного походження, близьких видів або різних популяцій одного виду. Для уточнення статусу операційних одиниць, відмінних лише за наявністю SNP, нами було проведено гібридизаційні експерименти по схрещуванню представників триби, зокрема *A. lithuanicum* та *A. armeria* (L.) Raf., та встановлено, що поява SNP в цьому випадку є наслідком гібридизації і представляє собою комбінацію батьківських алелей. Тобто, у межах дослідженої групи наявність SNP у послідовностях ITS1-5,8S-ITS2 може свідчити про гібридне походження таксону.

Нами встановлено, що серед представників триби Sileneae флори України раритетними є сім видів, що належать до двох родів. До роду *Atocion* Adans. належать два раритетні види – *A. lithuanicum* та *A. hypanicum*. До роду *Silene* L. входять п'ять раритетних видів, що належать до двох підродів, а саме *Behenantha* (Otth) Schur. (*S. zawadzki* Herbich) та *Silene* (*S. viridiflora* L., *S. frivaldszkyana* Hampe, *S. cretacea* Fisch. ex Spreng., *S. jailensis* N. I. Rubtzov).

В дисертації наводяться дані щодо оцінок унікальності, статусу та раритетності кожного з цих видів, особливу увагу приділено критичним видам.

***Atocion*.** Ендемік *A. lithuanicum* є критичним у систематичному відношенні та інколи наводиться як синонім *A. armeria* або його різновид. За молекулярно-генетичними даними, ці таксони розрізняються наявністю СВС, чотирьох hСВС та трьох sst в послідовностях ITS1. В результаті порівняльного аналізу мікроморфологічних особливостей досліджених таксонів був виявлений ряд нових ознак, пов'язаних з характеристиками п. з. (край п. з., діаметр пори, кількість скульптурних елементів на оперкулюмі, скульптура екзини, розміри перфорацій) та насінин (розміри, форма, розміри клітин екзотести дистального ряду, кількість та розміри зубців антиклинальної стінки, наявність папіл на периклинальній стінці латеральної та дорзальної поверхонь), що дозволяють розрізнити *A. lithuanicum* та *A. armeria*. Отже, ці таксони суттєво відрізняються, що підтверджує самостійний видовий статус *A. lithuanicum*.

Вузьколокальний ендем *A. hypanicum* є критичним таксоном і в деяких джерелах наводиться як синонім *A. compactum* (Fisch.) Tzvel. Проте згідно з результатами молекулярно-генетичних досліджень, ці таксони суттєво розрізняються наявністю sst в четвертій спіралі послідовності ITS1. Проведені мікроморфологічні дослідження також підтвердили наявність відмін між *A. hypanicum* та *A. compactum*. Діагностичними ознаками цих таксонів є: кількість зерен і шипиків на порі та відстань між порами п. з., а також наявність папіл на периклинальній стінці

екзотестальних клітин насінин. Таким чином, *A. hypanicum* суттєво відрізняється від *A. compactum* і не може вважатися його синонімом.

***Silene* subgen. *Behenantha*.** Ендемік Південних та Східних Карпат *S. zawadzki* є сестринським до *S. viscosa* Pers. та розміщується в межах мікроклади «Elisanthe». Самостійність *S. zawadzki* сумнівів не викликає, оскільки за вторинними структурами послідовностей ITS1 та ITS2 він суттєво відрізняється від найбільш близьких за молекулярно-генетичними особливостями видів.

*Silene vulgaris* є сестринським до *S. pendula* L. і розміщується в межах мікроклади «Oberna» роду *Silene*. Вісім досліджених сиквенсів представляють шість різних унікальних ITS-послідовностей. Український зразок є найбільш подібним до зразків з Росії, менш подібними є зразки з Марокко, Іспанії, Швейцарії та Великобританії. Тобто, *S. vulgaris* є збірним видом.

***Silene* subgen. *Silene*.** Вузьколокальний український ендемік *S. sytnikii* є критичним в систематичному відношенні: за одними джерелами вважається синонімом до *S. frivaldszkyana*, за іншими – самостійним видом, близьким до *S. chlorantha* (Willd.) Ehrh. Відміни в ITS послідовностях між *S. sytnikii* та *S. frivaldszkyana* пов'язані лише з наявністю одного сайту з SNP. На мікроморфологічному рівні ці таксони розрізняються лише незначним варіюванням морфометричних показників. Це підтверджує припущення М. М. Цвельова (2004) про те, що *S. sytnikii* повинен розглядатися як молодший синонім *S. frivaldszkyana*. Натомість *S. frivaldszkyana sensu lato* суттєво відрізняється від *S. chlorantha* за вторинними структурами послідовностей ITS1 (sst, двома hCBC) та ITS2 (hCBC та індель), а також кількістю пор п. з., розміром насінин, довжиною екзотестальних клітин дистального ряду латеральної поверхні насінини та довжиною трихом по краю листкових пластинок. Крім того, на філогенетичній реконструкції ці види розміщуються в різних мікрокладах. Таким чином, *S. sytnikii* повинен розглядатися як молодший синонім *S. frivaldszkyana*; останній, у свою чергу, не може вважатися близьким до *S. chlorantha*.

Кримський ендемік *S. syreistschikowii* є критичним таксоном, що інколи наводиться як молодший синонім *S. supina*. Згідно з молекулярно-генетичним аналізом, *S. syreistschikowii* відрізняється від *S. supina* лише трьома сайтами, що містять SNP. Ці відміни не дозволяють розглядати таксони як окремі види. Мікроморфологічні відміни між ними також незначні і пов'язані з морфометричними показниками: діаметром пор п. з., шириною клітин екзотести дистального ряду латеральної поверхні насінин та довжиною трихом листкових пластинок. Отже, самостійний видовий статус *S. syreistschikowii* не підтверджено.

Ендемічний *S. cretacea* є сестринським таксоном по відношенню до групи видів з мікроклади «Otitae», від яких суттєво відрізняється як за молекулярно-генетичними, так і за біоморфологічними характеристиками. Тобто, *S. cretacea* представляє відособлену філогенетичну групу, яка не демонструє близької спорідненості з жодним видом в системі підроду *Silene*. Самостійний видовий статус *S. cretacea* сумніву не підлягає.

Ендемік Гірського Криму *S. jailensis* вважається близьким до *S. caryophylloides* (Poir.) Otth та, за деякими джерелами, має сумнівний видовий статус. За проведеними дослідженнями, *S. jailensis* відрізняється від близького *S. caryophylloides* наявністю sst у послідовності ITS2, що є діагностичною ознакою видового рівня. Натомість показано, що *S. jailensis* є близьким до групи видів з Близького Сходу, відміни між якими у послідовності ITS2 є несуттєвими: *S. brevistaminea* Gilli (три SNP), *S. gertraudiae* Melzh. (чотири SNP) та *S. sisianica* Boiss. et Buhse (nst та три SNP). Тобто, *S. jailensis*, *S. brevistaminea*, *S. gertraudiae* та *S. sisianica* є агрегатом близькоспоріднених таксонів, проте для уточнення їх таксономічного статусу необхідно провести додаткові дослідження із залученням зразків цих видів з Близького Сходу.

Рідкісний в Україні *S. viridiflora* є сестринським таксоном до *S. nutans* L., та розміщуються в межах мікроклади «Italicae & Viridiflorae». Вісім наявних у GenBank сиквенсів раритетного *S. viridiflora* представляють чотири різних операційних

таксономічних одиниці (ОТО). Подібними між собою є зразки з Франції, Туреччини, Італії та Греції. Окремі ОТО представляють зразки з Румунії, Болгарії та культивар зі Швеції. Ймовірно, цей вид є збірним таксоном та потребує додаткового вивчення із залученням матеріалу на рівні локальних географічних популяцій.

Запропоновано до охорони на національному рівні *A. lithuanicum*, *A. hypanicum*, *S. zawadzki*, *S. cretacea*, *S. frivaldszkyana*, *S. jailensis* та *S. viridiflora*. До Європейського червоного списку запропоновано включити *A. hypanicum*, *S. zawadzki*, *S. cretacea* та *S. jailensis*. Охорони на міжнародному рівні потребує *A. hypanicum*, *S. zawadzki* та *S. cretacea*.

**Ключові слова:** *Silene* L., *Atocion* Adans., анотація, філогенія, гібридизація, ITS, сканувальна електронна мікроскопія, ендемік.

## SUMMARY

Martyniuk V. O. Molecular annotation of rare *Sileneae* DC. species in the Ukrainian flora. – Qualifying scientific work on the rights of the manuscript.

Thesis for a candidate degree in biological sciences on specialty 03.00.05 – botany. – Taras Shevchenko National University of Kyiv, Taras Shevchenko National University of Kyiv, Ministry of Education and Science of Ukraine, Kyiv, 2018.

The thesis elucidates the molecular analysis of nine rare *Sileneae* DC. taxa of the Ukrainian flora and the ascertainment of their taxonomical status. 19 ITS1-5,8S-ITS2 nrDNA sequences of 17 *Sileneae* taxa have been obtained, including sequences of seven taxa determined for the first time. Critical analysis of the tribe system using molecular phylogenetic approach has been carried out. Using molecular markers ITS1 and ITS2, molecular annotation of rare species has been conducted, their secondary structures have been modeled and compared to the ones of related taxa. Special reference is made to controversial species – *Atocion hypanicum* (Klok.) Tzvel., *A. lithuanicum* (Zapał.) Tzvel., *Silene sytnikii* Krytzka, Novosad et Protopopova, and *S. syreistschikowii* P. Smirn. Besides molecular genetic data, micromorphological traits of pollen grains, seeds, and leaf surface

structure have been studied for these species with use of light and scanning electron microscopy in comparison with closely related species.

Based on the phylogenetic analysis, assessment and verification of different Sileneae systems have been conducted. It has been shown that in general tree topology on genera level (macroclades) coincides with the system of Oxelman et al. (2000) and includes five macroclades – *Atocion*, *Viscaria*, *Heliosperma*, *Lychnis*, and *Silene*. Also, in most cases, obtained phylogenetic tree at lower levels (subclades) matches morphological systems (Klokov, 1952; Tzvelev, 2001; Fedoronchuk, 2016), but taxonomic ranks of some groups (*Otites* Adans., *Oberna* Adans., *Cucubalus* L., *Coccyganthe* (Reichenb.) Reichenb., *Melandrium* Röhl., *Pleconax* Raf., *Elisanthe* (Fenzl) Fenzl) in those systems are overestimated.

The assessment of taxonomical rank has been conducted by determination of different changes in the secondary structure of ITS sequences, which correlates with biological species concept (Coleman, 2003, 2009). According to this concept, taxa that differ at least by one compensatory base change (CBC) in the ITS2 secondary structures, are sexually isolated, because their gametes do not interact; such taxa are considered as ones that belong to different genera at least. Taxa that differ by hemicompensatory base changes (hCBC) or structural substitutions (sst) in ITS sequences have some reproductive limitations and are considered as different species within one genus. Differences in single-stranded regions (non-structural substitutions – nst) are considered as time markers of divergence between the studied taxa, and genetically determined reproductive isolation between them is absent; the taxonomic ranks of those taxa are considered as intraspecific or they are treated as closely related taxa. Regarding another type of differences, namely the presence of polymorphic sites that sometimes can be considered as single-nucleotide polymorphisms (SNPs), unambiguous taxonomic interpretations have not been developed yet. According to different literature sources, SNPs in ITS sequences can be considered as markers of hybrids, taxa of hybrid origin, closely related species, or as different populations within the same species. In an attempt to clarify the status of operational

taxonomic units (OTU), which differ only by SNPs, experimental crossing between the representatives of the tribe, in particular between *A. lithuanicum* and *A. armeria* (L.) Raf., was carried out. It was found that SNPs, in this case, represent a combination of parental alleles and therefore can be considered as hybridization markers. Thus within the investigated group of taxa SNPs in ITS1-5.8S-ITS2 may be considered as markers of the hybrid origin of the taxa.

It was found out that the tribe Sileneae in the Ukrainian flora includes seven, but not nine, rare species belonging to two genera. Taxonomical status of separate species has not been confirmed for *S. syreistschikowii*; it has been shown that this taxon should be treated as a junior synonym of *S. supina* M.Bieb., which is not rare. Genus *Atocion* Adans. includes two species – *A. lithuanicum* and *A. hypanicum*. The genus *Silene* L. contains five rare species belonging to two subgenera: *Behenantha* (Otth) Schur. (*S. zawadzki* Herbich) and *Silene* (*S. viridiflora* L., *S. sytnikii*, *S. cretacea* Fisch. ex Spreng., *S. jailensis* N. I. Rubtzov).

In the thesis data on assessment of uniqueness, status and rarity of each of these species are provided, controversial species were studied in more detail.

***Atocion*.** Endemic species *A. lithuanicum* has critical taxonomic status and sometimes is considered as a junior synonym of *A. armeria* or its variety. Based on molecular genetic data, these taxa differ in one CBC, four hCBC and three sst in ITS1. Resulting from the comparative analysis of micromorphological traits of the investigated taxa, a number of new features associated with the characteristics of pollen grains (edge, pore diameter, microechinate number on the operculum, exine microsculpture, perforation diameter) and seeds (size, shape, size of exotestal cells at the distal row, number and size of anticlinal teeth, papilla presence on periclinal walls of lateral and dorsal surfaces) have been revealed, which also differentiate *A. lithuanicum* and *A. armeria*. Hence, these taxa differ significantly, which confirms the taxonomic status of *A. lithuanicum* as a separate species.

Narrow endemic *A. hypanicum* is morphologically similar to *A. compactum* (Fisch.) Tzvel. and is considered as its junior synonym in some literature. As the results of

molecular genetic investigations indicate, these taxa are separated because their ITS1 secondary structures differ in one sst in the fourth helix. The micromorphological studies also confirmed differences between *A. hypanicum* and *A. compactum*. Diagnostic traits of these taxa are the number of grains and microspinulae on the pore of pollen grains and interpore distance, as well as the presence of papillae on the periclinal walls of seed exotesta cells. Thus, *A. hypanicum* clearly differs from *A. compactum* and cannot be considered its synonym.

***Silene* subgen. *Behenantha*.** Endemic to Southern and Eastern Carpathians *S. zawadzki* is a sister species to *S. viscosa* Pers. and placed within «Elisanthe» microclade. Taxonomical status of *S. zawadzki* as separate species is undoubtful because it clearly differs from the most closely related species by ITS1 and ITS2 secondary structures.

*Silene vulgaris* is sister to *S. pendula* L. and is placed within «Oberna» subclade within the genus *Silene*. Eight investigated sequences of this species represent six unique ITS sequences. Sample from Ukraine is the most similar to specimens from Russia and less similar to samples from Morocco, Spain, Switzerland, and Great Britain. Thus, *S. vulgaris* is segregate species.

***Silene* subgen. *Silene*.** Ukrainian local endemic species *S. sytnikii* is a taxon with ambiguous taxonomic status: in some taxonomic literature it is considered as a synonym to *S. frivaldszkyana* Hampe, in other is treated as a separate species, closely related to *S. chlorantha* (Willd.) Ehrh. In ITS sequences, *S. sytnikii* and *S. frivaldszkyana* differ only by one SNP. On micromorphological level, these taxa differ only by insignificant variation of morphometric parameters. These facts contribute to N. N. Tzvelev's (2004) assumption that *S. sytnikii* should be treated as a junior synonym of *S. frivaldszkyana*. Also, *S. frivaldszkyana* sensu lato significantly differs from *S. chlorantha* by the secondary structure models of the ITS1 (sst, two hCBC) and ITS2 (hCBC and indel) sequences, as well as the pore number on pollen grains, seed size, exotesta cells length of the distal row on the seed lateral surface, and trichomes length along the edge of leaves. Moreover, these species are placed within different microclades on the phylogenetic tree. Thus, *S. sytnikii*

should be regarded as a junior synonym of *S. frivaldszkyana*; the latter, in turn, cannot be considered as closely related to *S. chlorantha*.

Crimean endemic species *S. syreistschikowii* is a species with an ambiguous taxonomic status, and sometimes is considered as a junior synonym of *S. supina*. According to molecular genetic analysis, *S. syreistschikowii* differs from *S. supina* by three SNP. These differences are not enough to consider investigated taxa as separate species. Micromorphological differences between *S. syreistschikowii* and *S. supina* are also insignificant and associated with morphometrical parameters: pore diameter of pollen grains, the width of exotesta cells in the distal row of lateral seed surface, and trichome length on leaves. Consequently, the independent species status of *S. syreistschikowii* is not confirmed.

Endemic species *S. cretacea* is sister to «Otites» microclade, but significantly different from them by molecular and biomorphological characteristics. Thus, *S. cretacea* represents a separate phylogenetic group that does not have close relationships to any species within the *S.* subgen. *Silene*. The independent species status of *S. cretacea* is undoubtful.

Endemic to the Crimean Mountains *S. jailensis* is considered to be closely related to *S. caryophylloides* (Poir.) Otth and, according to some literature sources, has a doubtful species status. According to the obtained results, *S. jailensis* differs from *S. caryophylloides* by sst in the ITS2 sequence, which is diagnostic feature of the species level. Instead, it has been shown that *S. jailensis* is closely related to a group of Middle East species, and the differences between them in the ITS2 sequence are insignificant: *S. brevistaminea* Gilli (three SNPs), *S. gertraudiae* Melzh. (four SNPs) and *S. sisianica* Boiss. et Buhse (nst, three SNPs). That is, *S. jailensis*, *S. brevistaminea*, *S. gertraudiae*, and *S. sisianica* are an aggregate of closely related taxa, but in order to clarify their taxonomic status, further studies should be carried out with samples of these species from the Middle East.

*Silene viridiflora*, which is rare in Ukraine, is sister to *S. nutans* L., and both of them are placed within «Italicae & Viridiflorae» group. Eight GenBank sequences of *S. viridiflora* represent four different operating taxonomic units (OTUs). Specimens from France, Turkey, Italy, and Greece are similar among themselves. Separate OTUs represent samples from Romania, Bulgaria and Swedish cultivar. This species is likely to be segregate and therefore needs to be further explored using specimens from local geographic populations.

It has been offered to protect *A. lithuanicum*, *A. hypanicum*, *S. zawadzki*, *S. cretacea*, *S. frivaldszkyana*, *S. jailensis* and *S. viridiflora* in Ukraine. It has been proposed to include *A. hypanicum*, *S. zawadzki*, *S. cretacea* and *S. jailensis* to The European Red List. *Atocion hypanicum*, *S. zawadzki* and *S. cretacea* need to be protected at the international level (included to IUCN Red List).

**Keywords:** *Silene* L., *Atocion* Adans., annotation, phylogeny, hybridization, ITS, scanning electron microscopy, endemic species

## ПЕРЕЛІК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### Статті в наукових періодичних іноземних виданнях, що входять до

#### наукометричних баз даних:

1. Resolving the position of *Astragalus borysthenicus* Klokov within the *Astragalus* L. species / [N. Karpenko, V. Martyniuk, O. Tyshchenko et al.] // Turk. J. Bot. – 2018. – Vol. 42, № 5. – P. 623–635.

### Статті у наукових виданнях України, що входять

#### до наукометричних баз даних:

2. Differences of *Atocion lithuanicum* from *A. armeria* and their hybrid (Sileneae, Caryophyllaceae) by ITS1-ITS2 sequences and secondary structure of their transcripts / V. O. Martyniuk, N. I. Karpenko, A. S. Tarieiev, I. Yu. Kostikov // Ukr. Bot. J. – 2018. – Vol. 75, № 4. – P. 322–334.

3. Мартинюк В. О. Деякі мікроморфологічні особливості *Atocion lithuanicum* (Zapal.) Tzvel. та *A. armeria* (L.) Raf. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького. – 2015. – Т. 5, №1. – С. 8–23.

#### Статті у наукових фахових виданнях:

4. Мартинюк В. О. Молекулярно-філогенетичний аналіз раритетних видів триби Sileneae флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, І. Ю. Костіков // Наукові доповіді НУБіП України. Серія: Біологія, біотехнологія, екологія. – 2018. – Т. 73, № 3. – URL:

<http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/dopovidi2018.03.002>.

5. Мартинюк В. О. Нарис історії таксономічного вивчення триби Sileneae DC. (Caryophyllaceae) / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко // Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна. – 2016. – Вип. 64. – С. 71–78.

6. Taxonomic status of *Atocion hypanicum* (Klokov) Tzvelev (Caryophyllaceae) inferred from analysis of ITS1 and ITS2 secondary structure / [V. O. Martynyuk, O. V. Tyshchenko, N. I. Karpenko et al.] // Chornomors'k. bot. z. – 2014. – Vol. 10, № 4. – P. 416–425.

#### Статті в інших наукових періодичних виданнях України:

7. Мартинюк В. О. Мікроморфологічні особливості вузьколокального ендема *Silene sytnikii* (Caryophyllaceae) в порівнянні з близькими видами / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Вісник Київського нац. ун-ту. Серія: Біологія. – 2017. – Т. 73, № 1. – С. 25–31.

8. Мартинюк В. О. Мікроморфологічні особливості пилкових зерен, насінин та листової поверхні *Atocion hypanicum* (Klok.) Tzvel. та *A. compactum* (Fisch.) Tzvel. / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Modern Phytomorphology. – 2015. – Т. 7. – С. 95–101.

9. Мартинюк В. О. Уведення в асептичну культуру рідкісної ендемічної рослини *Atocion lithuanicum* (Zapal.) Tzvel. / В. О. Мартинюк, А. В. Голубенко, Г. Б. Гуменюк

// Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. пр. – К.: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова, 2014. – Т. 15. – С. 102–106.

**Матеріали та тези наукових та науково-практичних конференцій:**

10. Мартинюк В. О. Питання таксономічного статусу *Silene syreistschikowii* (Caryophyllaceae) за результатами аналізу вторинних структур ITS1- та ITS2- послідовностей / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, І. Ю. Костіков // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: матер. V міжнар. конф. (25–28 червня 2018 р.). – Херсон, 2018. – С. 58–61.

11. Мартинюк В. А. Вторичная структура ITS2-последовательности *Silene sytnikii* (Caryophyllaceae) в сравнении с близкими видами / В. А. Мартинюк, Н. И. Карпенко, И. Ю. Костиков // Современные проблемы экспериментальной ботаники: матер. I междунар. научной конф. (27–29 сентября 2017 г.). – Минск, 2017. – С. 48–50.

12. Особливості вторинної структури ITS2-послідовності ендема Криму *Silene jailensis* N. Rubtz. / [В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. В. Тищенко та ін.] // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (22 червня – 3 липня 2016 р.). – Херсон, 2016. – С. 84.

13. To the question of the endemic *Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. taxonomical status inferred from ITS2 secondary structure / [V. Martynyuk, N. Karpenko, O. Tyshchenko et al.] // Молодь і поступ біології: збірник тез XII міжнар. наук. конф. студентів і аспірантів (19–21 квітня 2016 р.). – Львів, 2016. – С. 120–121.

14. Мартинюк В. О. Паліноморфологія видів роду *Atocion* Adans. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я: збірка тез доповідей (19 травня 2015 р.). – Херсон, 2015. – С. 62–63.

15. Мартинюк В. О. Морфологія насінин та проростків видів роду *Atocion* Adans. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Шевченківська весна: біологія-2015: матер. XIII міжнар. наук. конф. молодих науковців (1–3 квітня 2015 р.). – Київ, 2015. – С. 74.

16. Мартинюк В. О. Рослинний світ південної частини Загальновійськового полігону військової частини А4152 (Рівненська область) / В. О. Мартинюк, О. В. Тищенко // Природа Полісся: дослідження та охорона: матер. міжнар. наук.-практ. конф. (3–5 липня 2014 р.). – Сарни–Рівне, 2014. – С. 355–360.

17. To the question of *Silene hypanica* Klokov taxonomical status as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS1-ITS2 sequence data / V. O. Martynyuk, A. S. Tarieiev, O. V. Tyshchenko, N. I. Karpenko // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (18–22 червня 2013 р.). – Щолкіне, 2013. – С. 109–110.

18. Идентификация критических в систематическом отношении и раритетных таксонов флоры и микобиоты Украины молекулярно-генетическими методами / [А. С. Тареев, С. В. Скребовская, В. А. Мартынюк и др.] // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии: матер. междунар. науч. конф. (25–29 марта 2013 г.). – Ростов-на-Дону, 2013. – С. 97.

19. Мартинюк В. О. Раритетні види роду *Silene* L. s.l. флори України / В. О. Мартинюк, О. В. Тищенко, Н. І. Карпенко // Шевченківська весна 2013: біологічні науки: матер. XI міжнар. наук. конф. студентів та молодих науковців (18–22 березня 2013 р.). – Київ, 2013. – С. 74.

20. Мартинюк В. О. Загальновійськовий полігон військової частини А4152 (Рівненська область) як об'єкт для проведення ботанічних досліджень / В. О. Мартинюк, О. В. Тищенко // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (19–23 вересня 2012 р.). – Ужгород, 2012 – С. 94–96.

## ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ.....	18
ВСТУП .....	19
РОЗДІЛ 1. ІСТОРІЯ ТАКСОНОМІЧНОГО ВИВЧЕННЯ ТРИБИ <i>SILENEAE</i> DC. ТА ЇЇ МІСЦЕ В СИСТЕМІ ПОКРИТОНАСІННИХ .....	24
РОЗДІЛ 2. РАРИТЕТНІ ВИДИ ТРИБИ У ФЛОРИ УКРАЇНИ .....	33
РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ .....	39
3.1. Молекулярно-генетичний аналіз .....	39
3.2. Мікроморфологічні дослідження критичних таксонів .....	44
РОЗДІЛ 4. МОЛЕКУЛЯРНА АНОТАЦІЯ ТА ФІЛОГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ РАРИТЕТНИХ ТАКСОНІВ .....	49
4.1. Молекулярна анотація раритетних таксонів .....	49
4.2. Молекулярно-філогенетичний аналіз представників триби.....	53
РОЗДІЛ 5. ТАКСОНОМІЧНИЙ СТАТУС <i>ATOCION LITHUANICUM</i> (ZARAF.) TZVEL. ....	60
5.1. Молекулярно-генетичний аналіз .....	60
5.2. Аналіз мікроморфологічних особливостей пилкових зерен, насінин та поверхні листкової пластинки .....	66
5.3. Аналіз SNP-сайтів послідовностей ITS1 та ITS2 гібриду між <i>A. lithuanicum</i> (Zaraf.) Tzvel. та <i>A. armeria</i> (L.) Raf. ....	74
РОЗДІЛ 6. ТАКСОНОМІЧНИЙ СТАТУС <i>ATOCION HYPANICUM</i> (KLOK.) TZVEL.....	79
6.1. Молекулярно-генетичний аналіз .....	79
6.2. Аналіз мікроморфологічних особливостей пилкових зерен, насінин та поверхні листкової пластинки .....	84
РОЗДІЛ 7. ТАКСОНОМІЧНИЙ СТАТУС <i>SILENE SYTNIKII</i> KRYTZKA, NOVOSAD ET PROTOROVA.....	91

	17
7.1. Молекулярно-генетичний аналіз .....	91
7.2. Аналіз мікроморфологічних особливостей пилкових зерен, насінин та поверхні листкової пластинки .....	97
<b>РОЗДІЛ 8. ТАКСОНОМІЧНИЙ СТАТУС <i>SILENE SYREISTSCHIKOWII</i></b>	
P. SMIRN. ....	107
8.1. Молекулярно-генетичний аналіз .....	107
8.2. Аналіз мікроморфологічних особливостей пилкових зерен, насінин та поверхні листкової пластинки .....	110
<b>РОЗДІЛ 9. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ІНШИХ РАРИТЕТНИХ ВИДІВ ТРИБИ SILENEAE</b> .....	
9.1. <i>Silene zawadzki</i> Herbich .....	117
9.2. <i>Silene cretacea</i> Fisch. ex Spreng .....	124
9.3. <i>Silene jailensis</i> N. I. Rubtzov .....	132
9.4. <i>Silene viridiflora</i> L. ....	136
9.5. <i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke .....	141
<b>РОЗДІЛ 10. ПИТАННЯ ОХОРОНИ РАРИТЕТНИХ ТАКСОНІВ ТРИБИ SILENEAE ФЛОРИ УКРАЇНИ</b> .....	
ВИСНОВКИ.....	150
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	152
ДОДАТОК А. Нуклеотидні послідовності ITS1-5,8S-ITS2 з GenBank, залучені до філогенетичного аналізу та аналізу вторинних структур .....	184
ДОДАТОК Б. Анотовані вторинні структури ITS1, 5,8S та ITS2 раритетних таксонів триби Sileneae .....	192
ДОДАТОК В. Список публікацій за темою дисертації та відомості про апробацію результатів досліджень .....	213

## ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

МСОП	– Міжнародний союз охорони природи
н. р. м.	– над рівнем моря
ОТО	– операційна таксономічна одиниця
обл.	– область
п. з.	– пилкове зерно
п. н.	– пара нуклеотидів
р-н	– район
СЕМ	– сканувальна електронна мікроскопія
Ab	– абаксіальна поверхня листкової пластинки
Ad	– адаксіальна поверхня листкової пластинки
bas.	– базионім
BLAST	– засіб пошуку основного локального вирівнювання (Basic Local Alignment Search Tool)
CBC	– компенсаторна заміна основи (compensatory base change)
Det.	– визначив
hCBC	– напівкомпенсаторна заміна основи (hemicompensatory base change)
ITS	– внутрішній транскрибований спейсер (Internal transcribed spacer)
Leg.	– зібрав
NCBI	– Міжнародна база біотехнологічної інформації (National Center for Biotechnology Information)
nst	– non-structural substitution (неструктурна заміна)
SNP	– однонуклеотидний поліморфізм (Single Nucleotide Polymorphism)
sst	– структурна заміна (structural substitution)
TBO	– чиста лінія (True Breeding Organism)

## ВСТУП

**Актуальність теми.** У зв'язку з постійно зростаючим антропогенним тиском на природні і напівприродні екосистеми світу і України зокрема, значної актуальності набуває проблема вивчення і охорони біологічного різноманіття, в тому числі її рослинної компоненти [12, 124, 156, 190]. Особливий суспільний, науковий та практичний інтерес викликають рідкісні та зникаючі види [103, 124, 280], збереження яких є неможливим без вивчення їх таксономії [186, 220, 237, 290].

Родина Caryophyllaceae за кількістю видів входить до десяти провідних родин флори України, а триба Sileneae є однією з найбільших в родині. Систематика триби є досить складною, що пояснюється паралелізмом морфологічних характеристик, різними оцінками їх важливості, недостатньою вивченістю певних ознак, гетеробатмією та частою гібридизацією [40, 56, 57, 100, 172].

Чимала кількість представників триби в Україні є ендемічними чи рідкісними видами та потребують охорони і додаткового вивчення. Крім того, чотири раритетні види триби, а саме *Atocion hypanicum* (Klok.) Tzvel., *A. lithuanicum* (Zapał.) Tzvel., *Silene sytnikii* Krytzka, Novosad et Protopopova та *S. syreistschikowii* P. Smirn., є критичними в систематичному відношенні і часто наводяться як синоніми широко розповсюджених видів, що призводить до їх виключення з державних та міжнародних природоохоронних списків.

Морфологічна подібність критичних таксонів та відсутність гіатусів, що виявляється при дослідження їх ознак, не дозволяє їх чітко розмежувати. Натомість використання сучасних молекулярно-генетичних методів дозволяє створити спектр додаткових ознак, адже кількість варіабельних нуклеотидів в послідовностях ДНК значно перевищує кількість гіатусів морфологічних характеристик [1, 202, 240].

Для молекулярно-генетичного аналізу таксонів часто використовуються нуклеотидні послідовності внутрішніх транскрибованих спейсерів – ITS1 і ITS2 кластеру ядерних рибосомальних генів, оскільки ці послідовності містять велику

кількість копій в геномі і, відповідно, добре піддаються ампліфікуванню, характеризуються узгодженою еволюцією та при цьому мають високий ступінь мінливості [76, 120, 126, 208, 293]. Крім того, послідовності ITS1 та ITS2 беруть участь у процесингу рРНК і, відповідно, характеризуються певною вторинною структурою [76, 149, 203, 219, 221, 261, 272], відміни у якій дозволяють розмежувати таксони різного рангу та навіть визначити ступінь їх репродуктивної ізоляції [74, 146–148, 150, 151, 164, 207, 209, 258, 269, 271]. Дані послідовності розглядаються також як зручні маркери для ДНК-штрихкодування [153, 173, 302, 303].

Порівняльний аналіз мікроморфологічних особливостей близьких таксонів також дозволяє знайти додаткові ознаки для їх розмежування. При цьому для таксономічних цілей у родині *Caryophyllaceae*, в тому числі трибі *Sileneae*, особливо успішно застосовуються і мають важливе діагностичне значення аналіз поверхні пилкових зерен (п. з.) [80, 85, 178, 292, 311], насінин [14, 37, 79, 96, 123, 229] та дещо в меншій мірі листкових пластинок [13, 127, 169, 288].

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертаційна робота виконувалася в рамках держбюджетних наукових тем 11БФ036-02 «Збереження біорізноманіття та комплексне дослідження стратегій адаптації фіто-, зоо- та віробіоти України з використанням біоінформаційних технологій» та 16КФ036-07 «Інноваційні підходи вирішення проблемних питань різноманітності флори та мікобіоти України».

**Мета і завдання дослідження.** Мета дослідження – на основі молекулярно-генетичних даних в поєднанні з фенотипними підходами з'ясувати таксономічний статус раритетних таксонів триби *Sileneae* флори України.

Для досягнення мети було поставлено наступні завдання:

- отримати маркерні послідовності ITS1-5,8S-ITS2 кластеру ядерних рибосомальних генів раритетних таксонів;

- на основі молекулярно-філогенетичного аналізу здійснити інтеграцію раритетних таксонів у філогенетичну систему триби;
- використовуючи аналіз вторинних структур маркерних послідовностей ITS1 та ITS2 на основі молекулярної концепції виду встановити таксономічний ранг раритетних представників триби;
- для критичних таксонів та близьких до них видів здійснити пошук додаткових фенотипних ознак (в першу чергу, пов'язаних з мікроморфологічними особливостями пилкових зерен, насінин та листкових пластинок), які узгоджуються з молекулярно-генетичними даними щодо статусу цих операційних одиниць.

*Об'єкт дослідження:* раритетні таксони триби Sileneae та близькі до них види.

*Предмет дослідження:* молекулярно-генетичні особливості раритетних таксонів; морфологія п. з., насінин та листкових пластинок критичних у систематичному відношенні таксонів та близьких до них видів.

*Методи дослідження:* класичні методи систематики, порівняльної географії рослин, молекулярно-генетичні, біометричні, статистичні, польові, методи світлової та сканувальної електронної мікроскопії (СЕМ).

*Матеріали дослідження.* Дослідження базуються на матеріалах гербаріїв (KW, KWU, YALT, LW, LWKS) та власних польових зборів і спостережень, а також на критичному аналізі літературних даних.

**Наукова новизна одержаних результатів.** В ході роботи отримано 19 послідовностей регіону ITS1-5,8S-ITS2 кластеру ядерних рибосомальних генів представників триби Sileneae, для семи таксонів – вперше. Вперше проведено реконструкцію вторинної структури послідовностей ITS1, 5,8S та ITS2 всіх досліджених таксонів. Вперше за допомогою СЕМ досліджено п. з. (*S. sytnikii*), поверхню насінин (*A. lithuanicum*, *A. hypanicum*, *S. syreistschikowii*, *S. sytnikii*) та поверхні листкових пластинок (*A. lithuanicum*, *A. armeria*, *A. hypanicum*, *S. sytnikii*, *S. chlorantha*, *S. frivaldszkyana* Hampe, *S. syreistschikowii* та *S. supina* M. Bieb.) Набула

подальшого розвитку молекулярно-філогенетична система триби, в якій встановлено місце українських раритетних видів та визначено їх таксономічний статус. Розроблено перелік видів, що потребують охорони на державному, європейському та світовому рівнях.

**Практичне значення одержаних результатів.** Результати досліджень показали, що *A. lithuanicum* та *A. hupanicum* є самостійними видами, а, отже, потребують включення до «Флор» і «Визначників» та охорони на регіональному, державному й міжнародному рівнях. *Silene sytnikii* слід вважати синонімом *S. frivaldszkyana*, причому останній потребує охорони на території України. Таксономічний статус *S. syreistschikowii* не підтверджено, його слід розглядати як молодший синонім *S. supina*. Отримані електронно-мікроскопічні зображення можуть бути використані при створенні атласів, палінологічних зведень, а нуклеотидні послідовності – для молекулярно-генетичної ідентифікації цих видів. Матеріали досліджень використані при підготовці методичних рекомендацій для студентів, що проходять практику в Канівському природному заповіднику «Визначати гвоздичні – легко!».

**Особистий внесок здобувача.** Дисертаційна робота є самостійним завершеним дослідженням. Спільно з керівником розроблено наукову концепцію дослідження, сформульовано мету та визначено задачі. Обробка матеріалів, аналіз результатів і формулювання висновків здійснені автором самостійно. Молекулярно-генетичні дослідження проведено на кафедрі біології рослин Київського національного університету імені Тараса Шевченка, дослідження п. з., насінин та поверхні листкових пластинок – в лабораторії електронної мікроскопії Інституту ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України. Наукові статті та матеріали конференцій підготовлені у співавторстві та містять пропорційний внесок здобувача. Права співавторів не порушені.

**Апробація результатів дисертації.** Основні положення дисертації були представлені на засіданнях кафедри біології рослин Київського національного

університету імені Тараса Шевченка та на міжнародних наукових та науково-практичних конференціях «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Ужгород, 2012), «Шевченківська весна: біологія-2015» (Київ, 2015), «Природа Полісся: дослідження та охорона» (Сарни, 2014), «Молодь і поступ біології» (Львів, 2016), «Современные проблемы экспериментальной ботаники» (Мінськ, 2017).

**Публікації.** За матеріалами дисертаційної роботи опубліковано 20 наукових праць (з них 1 стаття в закордонному виданні, що входить до міжнародних наукометричних баз даних, 2 – у вітчизняних виданнях, які входять до наукометричних баз даних, 3 – у фахових наукових виданнях, 3 – в інших наукових періодичних виданнях України, а також 11 – матеріали конференцій та з'їздів).

**Структура та обсяг роботи.** Дисертаційна робота складається із вступу, 9 розділів (з підрозділами) основної частини, висновків, списку використаних літературних джерел (315 найменувань, з них 113 українською та російською, 202 – іноземними мовами) та трьох додатків (А – Нуклеотидні послідовності ITS1-5,8S-IT2 з GenBank, залучені до філогенетичного аналізу та аналізу вторинних структур ITS1- та ITS2-послідовностей; Б – Анотовані вторинні структури ITS1, 5,8S та ITS2 раритетних таксонів триби Sileneae; В – Список публікацій за темою дисертації та відомості про апробацію результатів досліджень). Повний обсяг дисертації становить 217 стор., основний текст займає 121 стор. Робота містить 57 рисунків та 28 таблиць.

## РОЗДІЛ 1

### ІСТОРІЯ ТАКСОНОМІЧНОГО ВИВЧЕННЯ ТРИБИ *SILENEAE* DC. ТА ЇЇ МІСЦЕ В СИСТЕМІ ПОКРИТОНАСІННИХ

Родина гвоздичних (*Caryophyllaceae* Juss.) входить до десяти найбільших за кількістю видів родин квіткових рослин України та Євразії в цілому [40, 92]. Триба Смілкових (*Sileneae* DC., = *Lychnideae* A. Braun) є однією з найбільших в родині та налічує близько 700 видів світової флори [229].

В таксономічних системах триба *Sileneae*, як правило, розміщується в межах родини *Caryophyllaceae* порядку *Caryophyllales* (надпорядок *Caryophyllanae*), класу *Magnoliopsida* (підклас *Caryophyllidae*) відділу *Magnoliophyta* [131, 158, 159, 285, 200]. Розташування триби в межах родини *Caryophyllaceae* та її монофілетичність підтверджуються також численними філогенетичними реконструкціями [115, 166, 181, 192, 235, 265, 283]. В системі APG IV (Angiosperm Phylogeny Group, Група філогенії покритонасінних) триба розміщується в межах порядку *Caryophyllales* (суперастериди, еудікоти) і разом ще з 10-ма трибами складає родину *Caryophyllaceae* [291].

Представники триби розповсюджені переважно в Північній півкулі, хоча ареал деяких видів охоплює Африку та Південну Америку; як культивари вони трапляються навіть в Австралії [89, 117, 236, 259]. Головними центрами різноманіття представників триби вважаються Східне Середземномор'я та Південно-Західна Азія [117, 195, 196].

Значна кількість видів має важливе господарське, декоративне та лікувальне значення [6, 19, 75, 78, 215, 222, 284]. Деякі представники триби активно використовуються як модельні об'єкти для вивчення процесів змін клімату та генетичних механізмів еволюції [262, 273, 274]. Таксони триби характеризуються великою різноманітністю статевих систем (одно/дводомність, гінодієція, гіномоноєція, андромоноєція, тримonoєція), еволюція яких активно досліджується

на прикладі *Sileneae* [136, 137, 161, 174, 175]. Крім того, деякі види мають XX/XY-систему визначення статі, подібну до ссавців. Відкриття цього феномену призвело до активного вивчення генів нео-статевих хромосом [176, 179, 281] та механізму їх виникнення [205, 307].

Таксони триби також характеризуються великою різноманітністю життєвих форм та морфологічних ознак вегетативних і генеративних органів. Різні погляди на значущість цих ознак, недостатня вивченість деяких характеристик таксонів, криптичне видоутворення, гетеробатмія та часта гібридизація ускладнюють систематику триби [40, 56, 57, 100, 172, 195, 278].

Так, наприклад, ще К. Лінней у відомій праці «*Genera Plantarum*» [218] відносив роди, які наразі належать до *Sileneae*, до двох різних груп – *Trygynia* (*Drypis* L., *Cucubalus* L., *Silene* L.) та *Pentagynia* (*Agrostemma* L., *Lychnis* L.), тим самим започаткувавши поділ триби на роди за кількістю стовпчиків маточки. Ця ознака широко використовувалася як систематична, проте молекулярно-філогенетичними реконструкціями показано, що перехід від трьох до п'яти стовпчиків гінецею не є одноразовою еволюційною подією в трибі [185].

Крім того, роди описані ще в XVIII–XIX ст. М. Адансоном (*Atocion* Adans., *Oberna* Adans., *Otites* Adans.), Е. Фенцлем (*Elisanthe* (Fenzl) Fenzl, *Silenanthe* (Fenzl) Griseb. et Schenk), Й. Ф. Клоцшем (*Carpophora* Klotzsch), К.-С. Рафінеском (*Xamilenis* Rafin., *Ebraxis* Rafin.), Г. Г. Райхенбахом (*Gastrolychnis* (Fenzl) Reichenb.), Г. В. Шоттом, К. Ф. Ньюманом та Т. Кочі (*Polyschemone* Schott, Nym. et Kotschy) [119, 177, 214, 255, 270], впродовж XX ст. залишались поза увагою переважної більшості систематиків, а представники цих родів наводились переважно в межах *Silene*.

Загалом найбільш дискусійними питаннями систематики триби є кількість родів та, відповідно, їх об'єм (табл. 1.1).

Таблиця 1.1

## Об'єм родів триби Sileneae у класифікаціях різних авторів

Західна Європа				Східна Європа			
Рорбах, 1869	Вільямс, 1896	Човдхурі, 1957	Гройтер, 1995	Шишкін, 1936	Клоков, 1952	Цвельов, 2001	Лазьков, 2002
<i>Agrostemma</i>	<i>Agrostemma</i>	<i>Agrostemma</i>	<i>Agrostemma</i>	<i>Agrostemma</i>	<i>Agrostemma</i>	<i>Agrostemma</i>	<i>Agrostemma</i>
<i>Petrocoptis</i>	<i>Petrocoptis</i>	<i>Petrocoptis</i>	-	-	-	-	-
<i>Uebelinia</i>	-	-	-	-	-	-	<i>Uebelinia</i>
<i>Lychnis</i>	<i>Coronaria</i>	<i>Lychnis</i>	<i>Silene</i>	<i>Coronaria</i>	<i>Coronaria</i>	<i>Coronaria</i>	<i>Coronaria</i>
	<i>Lychnis</i>			<i>Lychnis</i>	<i>Lychnis</i>	<i>Coccyganthe</i>	<i>Lychnis</i>
<i>Viscaria</i>	<i>Viscaria</i>			<i>Viscaria</i>	<i>Viscaria</i>	<i>Steris</i>	<i>Steris</i>
<i>Silene</i>	<i>Eudianthe</i>		-	-	-	<i>Polyschemone</i>	<i>Eudianthe</i>
<i>Heliosperma</i>	<i>Heliosperma</i>	<i>Silene</i>	<i>Silene</i>	-	<i>Heliosperma</i>	<i>Ixoca</i>	<i>Ixoca</i>
<i>Silene</i>	<i>Eudianthe</i>		-	-	-	<i>Eudianthe</i>	<i>Eudianthe</i>
	<i>Silene</i>		<i>Silene</i>	<i>Silene</i>	<i>Otites</i>	<i>Otites</i>	<i>Silene</i>
					<i>Silene</i>	<i>Pleconax</i>	<i>Pleconax</i>
					<i>Silene</i>	<i>Silene</i>	
					<i>Oberna</i>		
					<i>Atocion</i>		
					-	<i>Minjanevia</i>	
					-	<i>Ebraxis</i>	
				<i>Silene</i>	-	<i>Xamilenis</i>	
<i>Melandrium</i>	<i>Melandrium</i>		<i>Silene</i>	<i>Melandrium</i>	<i>Elisanthe</i>	<i>Elisanthe</i>	<i>Elisanthe</i>
						<i>Silenanthe</i>	
						<i>Carpophora</i>	
			-		-	<i>Gastrolychnis</i>	<i>Gastrolychnis</i>
			<i>Silene</i>		<i>Melandrium</i>	<i>Melandrium</i>	<i>Melandrium</i>
<i>Cucubalus</i>	<i>Cucubalus</i>	<i>Cucubalus</i>		<i>Cucubalus</i>	<i>Cucubalus</i>	<i>Cucubalus</i>	<i>Cucubalus</i>
<i>Silene</i>	-	-	-	<i>Petrocoma</i>	-	-	-

Примітка. (-) означає, що таксон не розглядається автором

Відомо близько тридцяти різних варіантів системи триби [18]. При цьому східноєвропейські автори, на відміну від західноєвропейських, більш схильні до вузького розуміння окремих родів, особливо *Silene*. Це досить яскраво простежується в кінці ХХ – на початку ХХІ ст., коли система В. Гройтера (Greuter) [194–196] налічувала два роди, тоді як система М. М. Цвельова – 23 [100].

Триба *Sileneae* була описана О. П. Декандром (De Candolle) [160] в 1824 р. на основі зрослих в циліндричну трубочку чашолистиків, на верхівці 4–5-зубчастих, і включала наступні роди: *Gypsophila* L., *Banffya* Baumg., *Dianthus* L., *Saponaria* L., *Cucubalus*, *Silene*, *Lychnis*, *Vevezia* L. та *Drypis*. Під *Drypis* (не представлений у флорі України) включався до складу триби цілим рядом авторів, проте В. Біттріх (Bittrich) [131] виділив його в окрему трибу на основі відмінного від решти таксонів триби основного хромосомного числа ( $x=15$ , а не 12).

Більш подібним до сучасного є систематичний склад триби П. Рорбаха (Rohrbach) [266, 267]. Його система базується на особливостях будови плоду і включає наступні роди: *Agrostemma*, *Petrocoptis* A. Braun, *Lychnis*, *Viscaria* Bernh., *Silene*, *Heliosperma* Rchb., *Melandrium* Röhl., *Cucubalus* та *Uebelinia* Hochst. Система Й. К. Дьолля (Döll), описана у «Рейнській флорі» [165], відрізняється від решти вище зазначених систем іншим вибором типового роду – *Lychnis* і, відповідно, назвою – *Lychnideae*, в якій наводяться наступні роди: *Cucubalus*, *Silene*, *Viscaria*, *Lychnis* (включаючи *Melandrium*, *Eudianthe*, *Agrostemma*).

А. Брауном (Braun) [133] було запропоновано поділ *Sileneae* за характером жилкування чашечки, в цій системі триба включала роди *Drypis*, *Cheliaia*, *Agrostemma*, *Coronaria* Guett., *Lychnis*, *Petrocoptis*, *Melandrium*, *Heliosperma*, *Silene*, *Viscaria* та *Cucubalus*. Подібного об'єму триби в подальшому притримуються інші автори і виключають зі складу триби *Gypsophila*, *Saponaria* та деякі інші роди.

Досить подібною до неї є система Ф. Вільямса (Williams) [308], розроблена на основі типу плоду, розташування карпел у квітці, способу розкривання коробочки та її внутрішньої будови (наявність перегородок). Проте, на відміну від П. Рорбаха, він

виокремлює рід *Coronaria* з *Lychnis* на основі згортання пелюсток віночка у квітковій брунці, та рід *Eudianthe* Rchb. – з *Silene* через наявність п'яти стовпчиків маточки замість трьох.

З другої половини ХХ століття після виходу «*Studies in the Genus Silene*» П. Човдхурі (Chowdhuri) [141] в західноєвропейській літературі з'явилася тенденція до «укрупнення» *Silene*. До цього роду він включив *Eudianthe*, *Melandrium* та *Heliosperma*, а до *Lychnis* – *Viscaria* та *Coronaria*. При розробці системи триби ним було використано більше ознак, порівняно з Ф. Вільямсом. Діагностичними ознаками родового рівня П. Човдхурі вважав також характеристики чашечки та поверхні насінини.

У системі В. Гройтера (Greuter) *Silene* розглядається ще ширше, включаючи *Lychnis* і *Cucubalus*, що відрізняється від решти триби ягідноподібним плодом [194]. В такому об'ємі рід *Silene*, як зазначав М. М. Цвельов [100], «втратив природність».

У Східній Європі (в т. ч. і в Україні) тенденція є протилежною – з *Silene* різні автори виділяють окремі, часто описані у XVIII–XIX століттях, роди. Наприклад, Б. К. Шишкін [109] в межах *Sileneae* розглядав роди *Silene*, *Lychnis*, *Agrostemma*, *Viscaria*, *Coronaria*, *Melandrium*, *Cucubalus*, *Petrocoma* Rupr. У «Флорі Української РСР» М. В. Клоков [34] наводить вже десять родів: *Agrostemma*, *Coronaria*, *Cucubalus*, *Elisanthe*, *Heliosperma*, *Lychnis*, *Melandrium*, *Silene*, *Otites* та *Viscaria*. М. В. Клоков [34, 35] також зробив великий внесок в дослідження триби та описав десять нових видів.

На основі детального аналізу морфологічних характеристик, в тому числі плацентації та епідермісу листка, З. І. Гвініанідзе [13, 15] виділяв у трибі *Lychnideae* наступні роди: *Agrostemma*, *Coronaria*, *Viscaria*, *Melandrium*, *Charesia* E. Busch., *Silene*, *Petrocoma*, *Cucubalus*.

В системі С. С. Іконнікова [29] роди в трибі розглядаються ще вужче. Зокрема, С. С. Іконніков виокремлював описаний ще Г. Райхенбахом і згодом забутий рід *Coccyganthe* (Reihenb.) Reichenb., зазначаючи, що від найближчих *Coronaria* та

*Lychnis* він відрізняється глибоко чотирироздільною пластинкою пелюстки, привіночком з двох придатків та змішаним типом розкривання коробочки (спершу зубчиками, потім стулками). Він, як і К.-С. Рафінеск (Rafinesque) [257], на основі відсутності анастомозуючих жилок чашечки та хромосомного набору ( $2n=20$ , а не 24), виділяв із *Silene* рід *Pleconax* Raf. [28]. Ще одним виокремленим ним родом є *Oberna* (= *Behenantha* (Otth) Schur), який був описаний в ще XVIII столітті і потім забутий [27]. С. С. Іконніков виділив навіть окрему підтрибу *Schischkiniellinae* Ikonn. з одним монотипним родом *Schischkiniella* Steen., який відрізняється від *Silene sensu stricto* і *Melandrium* нерозкривною однонасінною коробочкою, формою насінини та вираженою дводомністю квіток [28].

Г. А. Лазьков [40] в межах триби *Sileneae* розглядає наступні роди: *Pleconax*, *Silene* (включаючи *Atocion*, *Minjaevia* Tzvel., *Otites*, *Petrosilene* Fourr., *Oberna*, *Schischkiniella*), *Agrostemma*, *Melandrium*, *Cucubalus*, *Lychnis*, *Gastrolychnis*, *Uebelina*, *Eudianthe*, *Steris*, *Elisanthe*, *Ixoca* (= *Heliosperma*) та *Coronaria*.

Найбільш вузько роди розглядаються у системі триби, розробленій М. М. Цвельовим [100], який для Східної Європи наводить 23 роди, в Україні представлено 16 з них. Він, як і С. С. Іконніков, вважав доцільним виділяти з *Silene* роди *Pleconax* та *Oberna*. Крім того, М. М. Цвельов виокремлює з *Elisanthe* ще два давно описані і забуті роди – *Carpophora* (відрізняється видовженими багатоквітковими тирсоїдними суцвіттями, трикутно-ланцетними зубцями чашечки, сильно розсіченими пластинками пелюсток, позбавленими коронки та порівняно довгими стовпчиками маточки, майже майже позбавленими папіл) та *Silenanthe* (характеризується добре розвиненим каудексом та прикореневою розеткою листків, малоквітковим дихазіальним суцвіттям та чашечкою, що розширюється після завершення квітання). Також з *Lychnis* він виділяє новий рід – *Sofianthe* Tzvel. Цей рід є близьким до групи північноамериканських видів *Silene*, які іноді виділяють в окремий рід *Anotites* Greene [193], і які за фенотипними ознаками є схожими до представників роду *Stellaria* L. *sensu lato*, але відрізняються зрослолистою

чашечкою, п'ятьма стилодіями та коробочкою з п'ятьма зубцями. Ще одним описаним М. М. Цвельовим родом є *Minjaevia*, що є близьким до *Heliosperma* (= *Ixosa*).

Детально для території України систему триби, що також характеризується тенденцією до виділення дрібних родів, розробив М. М. Федорончук [93]. Для флори України ним наводяться наступні роди: *Viscaria*, *Coccyganthe*, *Coronaria*, *Agrostemma*, *Lychnis*, *Atocion*, *Melandrium*, *Elisanthe*, *Carpophora*, *Silenanthe*, *Heliosperma*, *Cucubalus*, *Oberna*, *Silene*, *Otites*, *Pleconax*.

Перші філогенетичні реконструкції, отримані на основі аналізу внутрішніх спейсерів, що транскрибуються (internal transcribed spacers – ITS), кластеру ядерних рибосомальних генів, показали, що філогенетичні зв'язки представників триби не співпадають з системами, що базуються на морфологічних ознаках [161, 245].

При встановленні об'єму триби з'ясувалося, що рід *Drypis* розташований далеко за межами триби [245], що підтверджує правильність виключення його з триби В. Біттріхом [131]. Роди *Dianthus*, *Saponaria* та *Velezia* розміщуються в межах триби Caryophylleae [301].

Рід *Agrostemma* на перших філогенетичних реконструкціях розміщується або за межами клади *Silene* (разом з *Saponaria* та *Dianthus*) [161], або є сестринською групою по відношенню до решти видів триби [245]. Проте подальші дослідження із залученням аналізу хлоропластних (матурази К – *matK*, інтронів гену *rps16*) та мітохондріальних (дев'ятої субодиниці NADH дегідрогенази – *nad9*, третьої субодиниці цитохром оксидази – *cox3* та субодиниць АТФази – *atp1*, *atp9*) послідовностей підтверджують розташування *Agrostemma* як сестринської гілки до решти таксонів *Sileneae* [115, 181, 244, 250].

Добре відокремленим родом також є *Eudianthe* [117, 174, 245]. Відомо лише 2–3 види цього роду, які до початку молекулярних досліджень часто розглядали в межах *Silene*, *Lychnis* або *Agrostemma* [117, 139].

Від решти таксонів триби також відділяється монофілетичний ендемічний рід

Піренейського півострова *Petrocoptis* [143, 183, 245]. Цей рід представлений хазмофітами крейдяних гір і характеризується унікальною насінною, що має сильно опушений (бородатий) рубчик [225].

На сьогоднішній день підтверджено монофілетичність роду *Heliosperma*, проте на одних реконструкціях він є сестринським до *Eudianthe*, на інших – до *Viscaria* group та *Lychnis* group, на третіх – до родів *Petrocoptis*, *Eudianthe* та *Viscaria* [61, 182, 183]. Це пояснюється сітчастою еволюцією, причому вважається, що до формування *Heliosperma* були залучені дві предкові форми: першою є предкова форма *Atocion* та *Viscaria*, а другою – *Eudianthe* та/або *Petrocoptis* [182].

Решта видів на реконструкціях як ядерної (ITS), так і рибосомальної (rps16) послідовностей утворює три макроклади: «*Viscaria* group», «*Lychnis* group» та «*Silene* group» [244, 245].

*Viscaria* group. Деякі види з *Silene* sect. *Rupifraga* Otth та *Compactae* (Boiss.) Schischk виявилися розташованими за межами клади *Silene* і є сестринською групою до *Viscaria* [172, 185]. Тому ці види наразі виокремлюють в рід *Atocion*, що був описаний ще М. Адансоном. За філогенетичними даними [185] до *Atocion* також входять види, які М. М. Цвельов виділяв в окремий рід *Minjaevia*. Таким чином, до *Viscaria* group входять два роди – *Atocion* (включаючи *Minjaevia*) та *Viscaria* (=Steris).

*Lychnis* group утворює монофілетичну кладу з досить високою підтримкою і, окрім *Lychnis*, включає також роди *Coronaria* та *Coccyganthe* [58, 61, 245]. До цієї клади потрапив ендемічний для тропічної Африки монтанний рід *Uebelinia* [243], хоча традиційно вважалося, що він є більш близьким до *Agrostemma* [245]. Всі ці таксони об'єднують в єдиний рід *Lychnis* [117].

*Silene* group включає всі інші роди триби. Рід *Cucubalus*, який виділявся більшістю авторів через ягодоподібний плід, теж виявився розташованим в межах клади *Silene* [117, 254, 296]. Види, які в Україні та східноєвропейських країнах традиційно відносять до окремого роду *Otites*, розміщуються в межах *Silene* і є близькими до секцій *Siphonomorpha* Otth та *Nanosilene* Otth на одних філогенетичних

реконструкціях [161] або до секцій *Nanosilene* і *Paradoxae* Greuter – на інших [192]. Більше того, *Pleconax*, *Ebraxis*, *Xamilenis*, *Elisanthe*, *Silenanthe*, *Schischkiniella*, *Carpophora*, *Oberna*, *Melandrium* та *Polyschemone* також розміщуються всередині класу *Silene* [58, 59, 117, 188, 242, 252, 253, 255]. Крім того, стало відомо, що дводомність у секціях *Otites* та *Melandrium* виникла незалежно [247]. Хоча філогенетичні зв'язки всередині роду залишаються з'ясованими не повністю, власне *Silene* на реконструкціях розділяється на дві великі субклади, що співпадають з підродами, які виділяв П. Порбах [267]: *Silene* subgen. *Behen* (Dumort.) Rohrb. та *S.* subgen. *Silene* [117, 182, 188, 249].

Таким чином, класичні морфологічні системи триби *Sileneae* різних дослідників відрізняються між собою і не співпадають з філогенетичними реконструкціями. У свою чергу, система триби на основі філогенетичних даних залишається не до кінця розробленою. Тому таксономія триби потребує подальших досліджень з комплексним застосуванням морфологічних та молекулярно-генетичних даних.

Далі в цій роботі система родів триби подана за В. Охелман зі співавт. (2000) [117].

При написанні цього розділу були використані наступні посилання:

48. Мартинюк В. О. Нарис історії таксономічного вивчення триби *Sileneae* DC. (*Caryophyllaceae*) / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко // Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна. – 2016. – Вип. 64. – С. 71–78.

## РОЗДІЛ 2

### РАРИТЕТНІ ВИДИ ТРИБИ У ФЛОРИ УКРАЇНИ

Згідно з даними М. М. Федорончука [90] та М. М. Цвельова [98], на території України зростає 16 ендемічних таксонів триби Sileneae (близько 27% загального об'єму триби), велика частина з яких (*A. hypanicum* (Klok.) Tzvel., *S. jailensis* N. I. Rubtzov, *S. syreistschikowii* P. Smirn., *S. artemisetorum* (Klok.) Czerep., *S. dolichocarpa* (Klok.) Cherep., *S. krymensis* Kleopow) є виключно вузьколокальними ендеміками України. Чимала кількість цих таксонів є критичними в систематичному відношенні і охороняються лише на регіональному рівні або не охороняються взагалі (*S. artemisetorum*, *S. dolichocarpa*, *S. donetzica* Kleopow, *S. hellmannii* Claus, *S. krymensis*, *S. maeotica* (Klok.) Czerep., *S. dubia* Herbich, *S. jundzillii* Zapał., *S. syreistschikowii*).

В цій роботі ми розглядаємо раритетні види, що наразі охороняються на державному та міжнародному рівнях (табл. 2.1). До Червоної книги України (2009) [103] включено сім видів триби. З них один – *S. cretacea* Fisch. ex Spreng. – охороняється також і на міжнародному рівні: Європейським Червоним Списком та Додатком I Конвенції про охорону дикої флори та фауни і природних середовищ існування в Європі [130, 155]. Ще один вид (*S. vulgaris* (Moench) Garcke) включено до Червоного списку Міжнародного союзу охорони природи (МСОП) (ver. 3.1) [295]. До числа основних об'єктів досліджень додано також *S. syreistschikowii*, що був включений до попереднього видання Червоної книги України (1996) та є критичним у систематичному відношенні. Види, що наводились в попередніх виданнях Європейського Червоного Списку та Червоного Списку МСОП до числа основних об'єктів дослідження не включали.

*Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. (базионім (bas.) – *Silene lithuanica* Zapał.) – ендемік Полісся, що охороняється в Україні [103] та Литві [216]. Ареал виду охоплює Польщу, Литву, Україну та Білорусь [34, 77, 94, 216, 304]. Цей вид розсіяно

трапляється на Поліссі, переважно Правобережному, і зростає на сухих, бідних, часто кислих дерново-підзолистих ґрунтах, на пісках, у борах, на галявинах і узліссях [19, 67, 69, 94, 97].

Таблиця 2.1

Раритетні види триби *Sileneae* флори України

№	Назва виду	Охорона	Ендемізм
1	<i>Atocion hypanicum</i>	ЧКУ	Південнобузький ендемік
2	<i>A. lithuanicum</i>	ЧКУ	Сарматський (в основному поліський) ендемік
3	<i>Silene sytnikii</i>	ЧКУ	Південнобузький ендемік
4	<i>S. syreistschikowii</i>	ЧКУ (1996)	Кримський ендемік
5	<i>S. jailensis</i>	ЧКУ	Кримський ендемік
6	<i>S. cretacea</i>	ЧКУ, ЄЧС, БК1	Нижньодонсько-сіверсько-донський ендемік
7	<i>S. viridiflora</i>	ЧКУ	–
8	<i>S. zawadzki</i>	ЧКУ	Карпатський ендемік
9	<i>S. vulgaris</i>	ЧС МСОП	–

Примітки: ЧКУ – Червона книга України (2009), ЄЧС – Європейський червоний список судинних рослин (2011); БК1 – Додаток 1 Бернської конвенції, ЧС МСОП – Червоний список МСОП

За літературними даними [34, 69, 94] *A. lithuanicum* є морфологічно подібним до *A. armeria* (L.) Raf. (bas. *S. armeria* L.). Природний ареал цього виду охоплює Південну та Центральну Європу [139, 230], проте він широко культивується, або трапляється як заносний (Європа, Мала Азія, Сибір, Індія, Китай, Далекий Схід, Північна Америка, Бразилія, Австралія) [25, 94, 139, 140, 157, 217, 236, 259, 279]. В

Україні цей вид також зростає як культивар, іноді дичавіє [34, 94].

Морфологічна подібність цих видів призводить до різного розуміння об'єму *A. armeria* і, відповідно, самотійності ендемічного *A. lithuanicum*. У вітчизняних виданнях [34, 69, 94, 103, 238] видова самотійність ендеміка не спростовується. При цьому у «Flora Europaea» [139] та інших західноєвропейських публікаціях [184, 185] *S. lithuanica* наводиться як синонім *S. armeria*. Існує ще й трактування *A. lithuanicum* як різновиду *A. armeria*: *A. armeria* (L.) Raf. var. *lithuanicum* (Zapał.) Niketić et Stevanović (bas. *S. armeria* var. *lithuanica* (Zapał.) Graebner et Graebner fil.) [241]. Тобто, питання таксономічного статусу *A. lithuanicum* потребує подальшого опрацювання.

*Atocion hupanicum* (bas. *Silene hupanica* Klokov) – вузьколокальний південнобузький (причорноморський) ендемік, трапляється лише на південних відрогах Придніпровської височини, в долині р. Південний Буг [19, 69, 103, 113]. *Atocion hupanicum* зростає на сухих, бідних, кислих кристалічних відслоненнях та гранітних відшаруваннях, скелях, кам'янисто-щебенистих ґрунтах і осипищах, поблизу джерел [19, 102, 113].

М. В. Клоков в першоописі зауважив, що раніше ця рослина на території України визначалась як *S. compacta* Fisch. (= *A. compactum* (Fisch.) Tzvel.) – вид, який у 1812 р. був описаний Ф. Фішером з території Кавказу, проте має значно ширше поширення (Іран, Ірак, Туреччина, Греція, Болгарія, Македонія) [17, 157, 184, 229, 282]. Наразі у вітчизняній літературі *Atocion hupanicum* вважається вузьколокальним південнобузьким ендеміком, який включений до українських природоохоронних видань [69, 102, 103]. У західноєвропейській літературі *A. hupanicum* розглядається як молодший синонім *A. compactum* [139, 184, 185].

Таким чином, таксономічний статус *A. hupanicum* наразі залишається невизначеним.

*S. sytnikii* Krytzka, Novosad et Protoporova – вузьколокальний понтичний палеоендемік, що трапляється лише в південній частині Придніпровської височини

(Гранітно-степове Побужжя, Інгульсько-Єланецьке межиріччя) [64, 65, 103]. Цей вид зростає на гранітних відслоненнях та кам'янистих ґрунтах, в петрофітних і петрофітно-степових фітоценозах з розрідженим трав'яним покривом [19, 64, 65, 69, 103, 113].

*S. sytnikii* є критичним у систематичному відношенні, у «Флоре Восточной Европы» [98] наводиться як синонім до балканського виду *S. frivaldszkyana* Hampe [30]. Обидва ці види є близькими до *S. chlorantha* (Willd.) Ehrh, що зростає в Центральній та Східній Європі, Передкавказзі, Сибіру та Середній Азії [94].

*S. syreistschikowii* (= *S. supina* var. *foliis lactioribus planis* Vieb.) – вузьколокальний ендемік Криму, включений до першого видання Червоної книги України [102]. Особини цього виду зростають поодинокі або нечисленими групами у розщілинах скель, на сухих кам'янистих, вапнякових та піщаних відслоненнях та осипищах східних відрогів Гірського Криму [19, 32, 38, 68, 102]. Вважається, що цей вид є критичним таксоном, дуже близьким до *S. supina* Vieb. і за морфологічними ознаками ці види розрізнити фактично неможливо [87, 94, 139], інколи їх розглядають як синоніми [21, 93]. *Silene supina* має значно ширший ареал (Балкани, Причорномор'я, Мала Азія, Кавказ, басейни Волги та Дону, північний захід Ірану) і не є рідкісним таксоном [94, 98, 229]. Критичність у систематичному відношенні *S. syreistschikowii*, ймовірно, і є головною причиною його виключення з останнього видання Червоної книги України (2009).

Крім того, *S. supina* інколи вважається синонімом *S. spergulifolia* (Willd.) Vieb. [139, 226], що поширений в Туреччині, Ірані, на півночі Іраку та на Кавказі [109, 157]. *Silene spergulifolia* у свою чергу є дуже подібним до *S. cappadocica* Boiss. et Heldr. Останній зростає в Туреччині, Грузії та Ірані [157, 229].

*S. jailensis* – вузьколокальний кримський ендемік, доплейстоценовий релікт, що трапляється лише на південному макросхилі Головного пасма (кліфи у верхів'ях р. Арвунда, Гурзуфська та Нікітська яйли, г. Парагельмен) [20, 62, 69, 103]. Зростає на вапнякових кліфах з північною експозицією, осипах та алювіальних шлейфах,

приблизно 800–1400 м над рівнем моря (н. р. м.), в тріщинах скель з незначною кількістю ґрунту [102, 103].

Вважається, що цей вид є морфологічно подібним до ендеміка Кавказьких гір *S. linearifolia* Otth, проте не є з ним близькоспорідненим [81, 87]. Крім того, М. М. Цвельов [98] висловив сумнів у самостійності цього виду і вважав, що він можливо не відрізняється від *S. caryophylloides* (Poir.) Otth.

*S. cretacea* – реліктовий ендемік, поширений в басейнах Сіверського Дінця, Дону, Нижньої Волги [101–103]. На території України цей вид трапляється в південній частині Середньоруської височини в межах Луганської, Донецької та Харківської обл. [11, 82, 103]. Зростає на сухих, бідних, часто безгумусних крейдяних схилах, переважно з північною орієнтацією, в нижній частині схилів – в розрідженому трав'яному покриві [10, 19, 71, 82, 103]. Вид охороняється на державному та на міжнародному рівнях [103, 130, 155].

*S. viridiflora* L. – середземноморсько-панонський вид, трапляється на півдні Європи (Іспанія, Франція, Італія, Туреччина, Молдова, Румунія, Словаччина, балканські країни, острови Корсика, Сардинія, Сицилія) [139, 140, 154, 157, 230]. В Україні цей вид знаходиться на північно-східній межі ареалу і зростає в Закарпатті і Кримських горах та включений до Червоної книги України [98, 103, 110]. Зростає на сухуватих, збіднених на гумус, іноді збагачених карбонатами ґрунтах на узліссях букових та дубових лісів, серед чагарників, інколи на степових ділянках [19, 68, 103, 111].

*S. zawadzki* Herbich (bas. *Elisanthe zawadzki* (Herbich) Klokov, *Silenanthe zawadzki* (Herbich) Griseb. et Schenk., *Melandrium zawadzki* (Herb.) A. Br.) – ендемічний вид, що трапляється виключно в Східних та частково Південних Карпатах [125, 139, 211, 213], в Україні – в Чивчинах, верхів'ї Білого Черемошу та на г. Мокринів камінь [8, 23, 36, 102, 103, 107, 202]. Цей вид зростає на вапнякових скелях та відшаруваннях південної та південно-східної орієнтації у поясі криволісся [9, 19, 33, 103, 106, 187].

*S. vulgaris* (bas. *S. latifolia* (Mill.) Rendle et Britt., *Oberna behen* (L.) Ikonn., *Behen vulgaris* Moench, *Cucubalus behen* L., *C. latifolius* Miller) включений до Червоного списку МСОП (статус найменшої загрози, популяційний тренд стабільний) [295]. *Silene vulgaris* досить широко розповсюджений: трапляється по всій Європі (за винятком кількох північних островів), на Кавказі, Далекому Сході, в Північній Африці, Сибіру, Алтаї, Малій та Середній Азії, Гімалаях, Китаї, Індії, Японії, як заносний – в Північній та Південній Америці [5, 7, 25, 34, 41, 72, 104, 109, 139, 157, 189, 217, 236]. Крім того, цей вид є досить варіабельним, особливо це стосується таких ознак як наявність чи відсутність стolonів, кількість стебел особини та їх висота, забарвлення віночка (білий чи рожевуватий), розмір коробочки та, особливо, форма і розміри стеблових листків [34, 95, 139]. За цими ознаками виділяють до восьми внутрішньовидових таксонів [34, 139, 236], деякі з них іноді розглядають як окремі види, наприклад, як *S. commutata* Guss. (bas. *Oberna commutata* (Guss.) Ikonn.), *S. carpatica* (Zapał.) Czopik (bas. *O. carpatica* (Zapał.) Czer.)

В Україні *S. vulgaris* зростає майже по всій її території, на сухих луках і трав'янистих схилах, в розріджених лісах і по узліссях, по чагарниках та залізничних насипах, на полях як бур'ян [34, 69, 95].

При написанні цього розділу були використані наступні посилання:

73. Перегрим М. М. Смілка крейдяна – *Silene cretacea* Fisch. ex Spreng. / М. М. Перегрим, В. О. Мартинюк // Судинні рослини Смарагдової мережі України під охороною Бернської конвенції. – Житомир: Вид-во О. О. Євнюк, 2017. – С. 108–109.

## РОЗДІЛ 3

### МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

#### 3.1. Молекулярно-генетичний аналіз

**Матеріалом** для проведення молекулярно-генетичних досліджень слугували оригінальні збори, вирощені нами рослини та гербарні зразки з Національного гербарію України (KW), гербаріїв Київського національного університету імені Тараса Шевченка (KWU) та Нікітського Ботанічного саду – Національного наукового центру (YALT) (табл. 3.1.1). Акроніми гербаріїв подані за Н. М. Шиян [16].

Таблиця 3.1.1

#### Зразки для проведення молекулярно-генетичних досліджень

Назва таксону	Походження зразка
<i>Atocion armeria</i>	Росія, Ставропольський край, м. Кисловодськ, присадибна ділянка. 08.08.2013. Зібрав (Leg.), визначив (Det.): Мартинюк В. О.
<i>A. compactum</i>	Росія, Карачаєво-Черкеська республіка, смт. Домбай, на камінні біля р. Аманауз. 03.08.2013. Leg., Det.: Мартинюк В. О.
<i>A. huranicum</i>	KW №081628. Миколаївська обл., Домашівський р-н, околиці с. Богданівка, гранітні відслонення. 01.07.2006. Leg., Det.: Щербакова О. Ф., Новосад В. В., Крицька Л. І., Воронова С. М.
<i>A. lithuanicum</i>	KWU №59457. Рівненська обл., Гощанський р-н, околиці с. Кринички, військовий полігон, на пісках. 17.07.2011. Leg.: Мартинюк В. О., Det.: Мартинюк В. О., Тищенко О. В.
<i>A. lithuanicum</i> × <i>A. armeria</i>	Зразок, отриманий внаслідок пророщення насіння F1 гібриду <i>A. lithuanicum</i> та <i>A. armeria</i>

## Продовження таблиці 3.1.1

<i>Lychnis chalconica</i> L.	Рівненська обл., Гощанський р-н, с. Тучин, культивар (вирощено з насіння торгової марки «Семена України»)
<i>L. flos-cuculi</i> L.	Рівненська обл., Гощанський р-н, с. Тучин, пасовищні луки, 06.07.2015 Leg., Det.: Мартинюк В. О.
<i>Silene baccifera</i> (L.) Roth	Рівненська обл., Гощанський р-н, с. Тучин, схил біля лук, 26.07.2013 Leg., Det.: Мартинюк В. О.
<i>S. chlorantha</i>	Черкаська обл., Корсунь-Шевченківський р-н, Різаний яр, лучно-степовий схил. 1.09.2012, Leg., Det.: Тищенко О. В.
<i>S. cretacea</i>	Харківська обл., НПП «Дворічанський», 25.07.2016, Leg., Det.: Тупіков А. І.
<i>S. frivaldszkyana</i>	Проростки, отримані з насіння Ботанічного саду Віденського університету (Австрія) Проростки, отримані з насіння Ботанічного саду Латвійського університету
<i>S. jailensis</i>	Нікітський ботанічний сад. 18.12.12. Leg.: Корженевський, Мартинюк, Det.: Корженевський В. В.
<i>S. sytnikii</i>	KW №080657. Миколаївська обл., Новобузький р-н, околиці с. Софіївка, гранітні відслонення. 03.07.2004. Leg.: Воронова С. М., Щербакова О. Ф., Det.: Воронова С. М.
<i>S. syreistschikowii</i>	YALT. Крим, околиці Опукського природного заповідника. 08.08.2009. Leg.: Едигарян А. А. та ін., Det.: Корженевський В.В.
<i>S. supina</i>	Харківська обл., Дворічанський р-н, околиці с. Западне, крейдяні схили, 26.06.16. Leg., Det.: Мартинюк В. О.
<i>S. vulgaris</i>	м. Київ, Голосіївський район. Leg., Det.: Мартинюк В. О.
<i>S. zawadzki</i>	Ботанічний сад Чернівецького національного університету (насіння з г. Великий Камінь, Путильського району Чернівецької обл.)

Виділення тотальної ДНК проведене ЦТАБ-методом [167, 168] з модифікацією для гербарних зразків [60]. Для ампліфікації та сиквенування використано універсальні евкаріотичні праймери ITS1, ITS4, ITS5, ITS6 та ITS9 [121] (табл. 3.1.2).

Таблиця 3.1.2

Послідовності праймерів, використаних для ампліфікації та сиквенування

Назва праймера	Послідовність
ITS1 – прямий	5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3'
ITS5 – прямий	5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3'
ITS9 – прямий	5'-CCGCTTATTGATATGCTTAAAC-3'
ITS4 – зворотній	5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'
ITS6 – зворотній	5'-TCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGA-3'

Ампліфікація проводилась за стандартною методикою на термоциклері Techne. Склад суміші для ПЛР (полімеразної ланцюгової реакції): 39,75 мкл води, 5 мкл Dream Taq буферу, по 0,25 мкл кожного дезоксирибонуклеотиду (аденіну, гуаніну, тиміну та цитозину), 0,25 мкл Taq-полімерази, праймери (ITS1, ITS5, ITS4, ITS6, ITS9 в різних комбінаціях) (по 1 мкл концентрацією 20 пМоль/мкл) та 2 мкл виділеної тотальної ДНК. Умови ампліфікації: початкова денатурація при 95°C протягом 3 хв., 35 циклів ампліфікації (денатурація – 45 с при 95°C, випал праймерів – 45 с при 53°C, елонгація – 90 с при 72°C) та термінальна елонгація при 72°C протягом 5 хвилин. По закінченні ампліфікації встановлювали температуру 18°C.

ДНК візуалізували за допомогою електрофорезу в 1% агарозному гелі при 100 В з використанням трисборатного буферу: тотальну ДНК – упродовж 30 хв, амплікони – 60 хв. Для приблизної оцінки кількості нуклеотидів в ампліконі використовували DNA LadderMix (100–10000 bp.), Fermentas. Гель фотографували на транслюмінаторі Biometra цифровою камерою Canon Power Shot A640.

Сиквенування ампліфікованих послідовностей здійснювали на комерційній

основі в компанії MacroGen Inc. (<http://www.MacroGen.com/>, Нідерланди) з тими ж праймерами. Редагування здійснювали вручну, використовуючи програму BioEdit [197], шляхом порівняння хроматограм прямої та зворотної послідовностей. Неоднозначно ідентифіковані нуклеотиди наведені за нуклеотидним кодом IUPAC.

Неоднозначно ідентифіковані нуклеотиди можуть з'являтися через помилки ампліфікації чи сиквенування [248, 309], або можуть розглядатися як прояв інтрагеномного поліморфізму. Ще однією причиною появи неоднозначно ідентифікованих нуклеотидів є гібридизація [294], особливо зважаючи на той факт, що за різними оцінками від 30 до 70% видів рослин мають гібридогенне походження [263]. В таких випадках, неоднозначно ідентифіковані нуклеотиди можуть виступати ознаками гібридизаційних подій і, відповідно, розглядатися як одонуклеотидний поліморфізм (SNP). Натомість сиквенси таксонів, які не містять сайтів з SNP у послідовностях ITS1 та ITS2, є своєрідними «чистими лініями» і в термінах класичної генетики [212] можуть бути названі ТВО.

Анотація послідовності ITS2 проведена шляхом реконструкції засобами Mfold [315] спіралі B9 (відповідно до термінології Caisová зі співавт. [135]), що являє собою термінальну ділянку 5,8S та комплементарну до неї стартову ділянку 26S відповідно до моделей Gottschling та Plötner, а також Keller зі співавт. [114, 191].

Анотація послідовності ITS1 виконана шляхом пошуку в сиквенованій послідовності регіону, гомологічного до анотованої в Міжнародному банку біотехнологічної інформації (NCBI) повної послідовності ITS1 *A. compactum* (FJ384030).

Скринінг колекції нуклеотидних послідовностей, депонованих в NCBI, здійснено за допомогою засобу пошуку основного локального вирівнювання (BLAST), доступного з [blast.ncbi.nlm.nih.gov](http://blast.ncbi.nlm.nih.gov) [129]. Вирівнювання послідовностей проводили за допомогою алгоритму ClustalW [297] в програмі BioEdit [197].

Матрицю даних для порівняння вторинних структур транскриптів РНК (рибонуклеїнова кислота) та філогенетичного аналізу формували з отриманих нами

сиквенсів, а також послідовностей, імпортованих з GenBank (додаток А).

**Філогенетичний аналіз.** Вирівнювання послідовностей проводили з використанням алгоритму ClustalW [145, 297]. Вирівняну та редаговану вибірку конвертували у формат nexus в програмі MEGA5 [227]. Реконструкцію філогенетичного дерева на основі Баєсового розподілу з використанням методів Монте-Карло для марковських ланцюгів [199, 223, 224, 260, 310] проводили в програмі MrBayes 3.2 [206, 239, 268] з використанням GTR+I+G філогенетичної моделі [287] та наступних рекомендованих для неї параметрів: нуклеотидна модель – 4by4, Nst – 6, гамма розподіл, samplefreq=100 printfreq=100 diagnfreq=1000. Кількість ітерацій для філогенетичних реконструкцій на рис. 5.3.2 та 5.2.3 становила 20000, на рис. 4.2.1 – 150000 для отримання стандартного відхилення в межах 0,01.

**Реконструкція вторинних структур транскриптів послідовностей ITS1, 5,8S та ITS2.** Вторинні структури РНК-транскриптів ITS1 та ITS2 побудовано за допомогою Mfold [315] та візуалізовано за допомогою PseudoViewer 3.0 [134]. Реконструкцію ITS1-послідовностей розпочинали з третьої спіралі, шляхом пошуку консервативного мотиву GGCRY-(4–7 п. н.)-GYGYCAAGGAA [219]. Першу, другу та четверту спіралі визначали за А-збагаченими ділянками, розташованими між петлями [272]. Крім того, ITS1-послідовності досліджених видів містили дві додаткові спіралі. Реконструкцію ITS2-послідовності проводили за допомогою стандартних критеріїв (наявність чотирьох спіралей, з яких найдовшою є третя; піримідин-піримідиновий місматч в базальній частині другої спіралі; консервативний мотив NRUGGU в субапикальній частині третьої спіралі) [149, 221]. Реконструкцію гену 5,8S проводили відповідно до універсальної моделі [118] з урахуванням консервативних для покритонасінних мотивів (CGAUGAAGAACGyACG – у спіралях B4 та B5, GAAUUGCAGAAUCC – у петлі спіралі B6 та UUUGAAyGCA – в спіралях B4 та B7) [198, 210].

### 3.2. Мікроморфологічні дослідження критичних таксонів

Рослинний матеріал (зрілі насінини, п. з. та фрагменти листових пластинок) наклеювали на латунні столики, попередньо знежирені 70%-м етиловим спиртом. Після напилення шаром золота матеріал досліджували та фотографували під сканувальним електронним мікроскопом (SEM, JSM-6060 LA). Прискорююче напруження дорівнювало 30 кВ. Зразки, використані для мікроморфологічних досліджень, наведені у табл. 3.2.1.

Таблиця 3.2.1

#### Зразки видів триби, використані для мікроморфологічних досліджень

Назва виду	Походження зразка
<i>A. lithuanicum</i>	KWU №59457. Рівненська обл., Гощанський р-н, околиці с. Кринички, загальновійськовий полігон, на пісках. 17.07.2011. Leg.: Мартинюк В.О., Det.: Мартинюк В.О., Тищенко О.В.
	KWU №019709. Київська обл., Чорнобильський р-н, с. Губин, у сосновому лісі. 09.10.1976. Leg., Det.: Бортняк М. М.
	KWU №019174. Київська обл., Києво-Святошинський р-н., біля р. Сухолуччя, бір. 29.07.1965. Leg., Det.: Голуб Т.
<i>A. armeria</i>	KWU №z_703. Російська Федерація, Ставропольський край, м. Кисловодськ, присадибна ділянка. 08.08.2013. Leg., Det.: Мартинюк В. О.
	KWU №019115. м. Київ, Микільська слобідка, заплава Дніпра, біля дороги. 02.06.1955. Leg., Det.: Бортняк М. М.
<i>A. hyrpanicum</i>	KW №081628. Миколаївська обл., Домашівський р-н, околиці с. Богданівка, гранітні відслонення. 01.07.2006. Leg., Det.: Щербакова О. Ф., Новосад В. В., Крицька Л. І., Воронова С. М.
	KW №081635. Миколаївська обл., Арбузинський р-н, околиці м. Южноукраїнськ, гранітні відслонення. 22.06.2006. Leg., Det.: Щербакова О. Ф., Крицька Л. І., Новосад В. В.

<i>A. hypanicum</i>	Ділянка рідкісних рослин Ботанічного саду ім. акад. О. Фоміна. 19.11.2013. Leg., Det.: Перегрим М. М., Мартинюк В. О.
	KWU №019207. Миколаївська обл., Арбузинський р-н, с. Костянтинівка, на кам'янистому схилі до р. Південний Буг. 24.07.1979. Leg., Det.: Бортняк М.М.
	Миколаївська обл., Первомайський р-н, лівий берег р. Південний Буг в околиці с. Куріпчине. 01.06.2013. Leg., Det.: Костіков І. Ю.
<i>A. compactum</i>	Російська Федерація, Карачаєво-Черкеська республіка, смт. Домбай, на каменях біля р. Аманауз. 03.08.2013. Leg., Det.: Мартинюк В. О.
	KWU №z_701. Російська Федерація, Краснодарський край, Адлерський р-н, околиці Красноі Поляни, правобережжя р. Мзимті. 22.06. 1956. Leg.: невідомо, Det.: Мартинюк В. О., Карпенко Н. І.
<i>S. sytnikii</i>	KWU №019213. Миколаївська обл., Арбузинський р-н, с. Костянтинівка, на кам'янистому схилі до р. Південний Буг. 24.07.1979. Leg.: Бортняк М. М., Det.: Бортняк М. М. (як <i>S. chlorantha</i> ), Мартинюк В. О. (як <i>S. sytnikii</i> )
	KWU №019214. Миколаївська обл., Арбузинський р-н, с. Богданівка, на кам'янистому схилі до р. Південний Буг. 25.07.1979. Leg.: Бортняк М. М., Det.: Бортняк М. М. (як <i>S. chlorantha</i> ), Мартинюк В. О. (як <i>S. sytnikii</i> )
	KWU №019216. Миколаївська обл., Арбузинський р-н, с. Костянтинівка, на кам'яному схилі до р. Південний Буг. 24.07.1979. Leg.: Бортняк М. М., Det.: Бортняк М. М. (як <i>S. chlorantha</i> ), Мартинюк В. О. (як <i>S. sytnikii</i> )
<i>S. frivaldszkyana</i>	Австрія, Ботанічний сад Віденського університету. Насіння замовлене за делектусом з подальшим вирощуванням рослин в умовах закритого ґрунту
	Ботанічний сад Латвійського університету, м. Рига. Насіння замовлене за делектусом з подальшим вирощуванням рослин в умовах закритого ґрунту
	KWU. Болгарія, г. Люпін на захід від м. Софія, андезитові скелі біля залізниці над с. Княжево, 700 м н. р. м. 25.07.1958. Leg., Det.: Виходцевський М. М.

## Продовження таблиці 3.2.1

<i>S. chlorantha</i>	KWU №019719. Київська обл., Києво-Святошинський р-н, с. Ходосівка, на схилі кручі. 25.08.1980. Leg., Det.: Бортняк М. М.
	KWU №019043. Луганська обл., Міловський район, заповідник «Стрільцівський степ». 22.06.1957. Leg., Det.: Шамринська Г.
	KWU №019721. Київська обл., Миронівський р-н, с. Маслівка, на супіщаному схилі горбка. 31.07.1980. Leg., Det.: Бортняк М. М.
	KWU № 019041. Вінницька обл., Гайсинський р-н, с. Харпачка, біля польової дороги на пісках. 25.06.1956. Leg., Det.: Бортняк М. М.
	KWU №019212. Миколаївська обл., Арбузинський р-н, с. Костянтинівка, щербенистий степ до р. Південний Буг. 22.05.1979. Leg., Det.: Бортняк М. М.
	KWU №020663. Черкаська обл., Канівський р-н, Михайлівський ліс, свіжий субір. 26.06.1991. Leg., Det.: група студентів
	KWU №019723. Київська обл., Обухівський р-н, с. Деремезна, на схилі балки. 26.07.1984. Leg., Det.: Бортняк М. М.
<i>S. supina</i>	KW №123481. Запорізька обл., Мелітопольський р-н, західні околиці с. Троїцьке, урочище Троїцька балка, вапнякові відслонення на горбах вздовж залізничної колії Федорівка–Світлодолинське. 23.09.2016. Leg., Det.: Коломійчук В. П.
	KW №036349. Херсонська обл., Генічеський р-н, Азово-Сиваський заповідник, о. Бірючий. 12.06.1953. Leg., Det.: Доброчаєва Д. М.
	KW №036363. Запорізька обл., Оріхівський р-н, с. Комишуваха, степові схили біля р. Конки. 11.08.1979. Leg.: Крицька Л. І., Акопянц, Det: Крицька Л. І.
	KWU №019097. Донецька обл., Волноваський р-н, околиці с. Миколаївка, на скелястих схилах виходів гранітів. 18.08.1971. Leg., Det.: Бортняк М. М.

<i>S. supina</i>	KWU №019094. Луганська обл., Біловодський р-н, с. Городище, крейда. 09.07.1959. Leg., Det.: Романчук
	KWU №019189. Донецька обл., Старобешівський р-н, с. Соснове, на кам'яному схилі до р. Кальміус. 30.07.1976. Leg., Det.: Бортняк М. М.
	KWU №019241. Луганська обл., Сватівський р-н, схил яру, виходи крейди. 26.07.1971. Leg., Det.: Мусієнко Г.
<i>S. syreistschikowii</i>	KW №090589. Крим, околиці м. Судак, хребет Токлук-Сирт, серед томілярів. 11.06.2007. Leg.: Кузьменко О., Det: Дідух Я. П.
	YALT. Крим, г. Свята, Leg., Det.: 26.06.1981, Косих В.
	YALT. Крим, Карадаг, Карадазька долина, 19.06.1958.
	YALT. Крим, північний схил г. Пласка. 07.07.1958. Leg.: Косих В., Усачова О., Det: Косих В.

Паліноморфологічний аналіз. Для опису п. з. використано загальноприйнятту термінологію [39, 84, 171], враховувались наступні параметри: форма п. з., розмір, кількість пор, кількість елементів мікроскульптури на оперкулумі, відстань між порами, розмір порового отвору, скульптура екзини, тощо. Ширину шипиків вимірювали при основі.

Порівняльна морфологія насінини. Для дослідження використовували лише зріле недеформоване насіння. При проведенні СЕМ насінини розміщували в латеральному, дорзальному та вентральному напрямках. Опис проводили за загальноприйнятною термінологією [3, 127, 128], використовуючи такі ознаки, як розміри насінини та співвідношення довжини і ширини, форма, характеристика латеральної та дорзальної поверхонь, розміри, форма і характер поверхні клітин екзотести, наявність або відсутність папіл, їх діаметр, кількість, форма та розміри зубців антиклинальної стінки. Довжиною насінини вважали відстань від основи насінини, тобто насінного рубчика, до протилежного боку – спинки; шириною –

найбільшу відстань між боковими сторонами, що перпендикулярна довжині [31]. Ширину клітин екзотести вимірювали посередині клітини, з урахуванням зубців.

Ультраструктура поверхні листкової пластинки. Фрагменти центральної частини листкових пластинок розміром близько  $0,25 \text{ см}^2$  досліджували за допомогою СЕМ як з абаксіальної (Ab), так і адаксіальної (Ad) поверхонь. Описи проводили за загальноприйнятою термінологією [4, 13, 22, 127, 144], враховували розташування продихів, наявність чи відсутність кутикулярного валика біля замикаючих клітин продихів, а також структуру епікутикулярного воску.

Для дослідження листкової пластинки *S. sytnikii*, *S. chlorantha* та *S. frivaldszkyana* використовували листки прикореневої розетки, оскільки вони добре розвинені у досліджуваних видів на відміну від дрібних листків середнього та верхнього ярусів. Трихоми по краю листкової пластинки вимірювали вздовж середньої лінії. За довжину епідермальної клітини приймали вісь, паралельну середній жилці, за ширину – перпендикулярну.

Додатково для встановлення розмірів насінин, п. з. та листкових шипів, а також для підрахунку кількості пор п. з. та кількості клітин трихом використовували світловий мікроскоп Carl Zeiss Primo Star. П. з. зафарбовували 0,01% розчином метиленового синього, насінини та трихоми обробці не підлягали. Вимірювання проводили за допомогою окулярної мікрометричної лінійки або при обробці мікрофотографій, зроблених з використанням фотокамери Canon Power Shot G6, у програмі AxioVision 4.8.

Усі морфометричні характеристики розраховували як середнє значення не менш як 30 вимірів. Числові дані наведено у форматі «мінімум–максимум», в дужках подано середнє значення та стандартне відхилення.

## РОЗДІЛ 4

### МОЛЕКУЛЯРНА АНОТАЦІЯ ТА ФІЛОГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ РАРИТЕТНИХ ТАКСОНІВ

#### 4.1. Молекулярна анотація раритетних таксонів

Нами були отримано 19 нуклеотидних послідовностей ITS1-5,8S-ITS2 для 17 таксонів та проведено їх анотацію (табл. 4.1.1). Довжина гену 5,8S є однаковою в усіх досліджених представників (163 п. н.), тоді як довжина ITS1 варіює в межах 241–245 п. н., а ITS2 – 212–216 п. н.

***Atocion lithuanicum*** та близький до нього ***A. armeria***. Сиквенс ITS1-5,8S-ITS2-послідовності раритетного *A. lithuanicum* не містить сайтів з неоднозначно ідентифікованими нуклеотидами, тобто є ТВО. Крім того, сиквенс цього виду є унікальним (представлені в NCBI послідовності схожі не більше, ніж на 98,4%). Найбільш подібними до *A. lithuanicum* виявилися сиквенси *A. lerchenfeldianum* (Baumg.) M. Popp (FJ384033 – на 98,36%), *A. armeria* (FJ384026) та *A. compactum* (FJ384031) – на 98,03%.

Сиквенс *A. armeria* також є ТВО. Він виявився найбільш подібним (при 100%-му перекритті) до послідовностей *A. armeria* (FJ384027) – 98,76% та *A. lerchenfeldianum* (FJ384033 – 98,29%).

***Atocion hupanicum*** та близький до нього ***A. compactum***. *Atocion hupanicum* не є ТВО, оскільки містить SNP (130. Y) у послідовності 5,8S. За результатами пошуку в NCBI сиквенс *A. hupanicum* показав найбільшу схожість (понад 98%) до п'яти послідовностей, депонованих як *A. compactum* (коди доступу – FJ384028, FJ384029, FJ384030, FJ384031, FJ384032). Найвищу подібність до *A. hupanicum* мали послідовності FJ384031 та FJ384029 – 99,69% та 99,36% відповідно. Послідовності FJ384030 та FJ384032 були менш схожими (98,76% та 99,07% відповідно). Останній зразок (FJ384028) відрізнявся на 98,89%, проте всі сім відмінних позицій містили неоднозначно ідентифіковані нуклеотиди.

## Довжина сиквенованих послідовностей

Назва таксону	Код доступу GenBank	Довжина сиквенсу, п. н.	Довжина фрагменту, п. н.				
			18S	ITS1	5,8S	ITS2	26S
<i>A. armeria</i>	KY989963	645	15 (ч.)	241	163	214	12 (ч.)
<i>A. compactum</i>	KM975935	628	–	239 (ч.)	163	214	12 (ч.)
<i>A. hypanicum</i>	KJ616753	646	14 (ч.)	241	163	214	12 ч.)
<i>A. lithuanicum</i>	KY989962	666	15 (ч.)	241	163	214	33 (ч.)
<i>A. lithuanicum</i> ×	KY989964	660	39 (ч.)	241	163	214	3 (ч.)
<i>A. armeria</i>	KY989965	671	41 (ч.)	241	163	214	12 (ч.)
<i>L. chalcedonica</i>	MH307957	633	–	245	163	213	12 (ч.)
<i>L. flos-cuculi</i>	MH299878	671	36 (ч.)	245	163	213	14 (ч.)
<i>Silene baccifera</i>	MH312029	678	41 (ч.)	245	163	215	14 (ч.)
<i>S. chlorantha</i>	MH333071	679	41 (ч.)	243	163	215	17 (ч.)
<i>S. cretacea</i>	MH340547	678	46 (ч.)	243	163	214	12 (ч.)
<i>S. frivaldszkyana</i>	MH320790	675	41 (ч.)	243	163	214	14 (ч.)
	MH333087	683	46 (ч.)	243	163	214	17 (ч.)
<i>S. jailensis</i>	MK084861	230	–	–	–	212	18 (ч.)
<i>S. supina</i>	MH333090	675	46 (ч.)	242	163	212	12 (ч.)
<i>S. syreistschikowii</i>	MH341924	675	46 (ч.)	242	163	212	12 (ч.)
<i>S. sytnikii</i>	MH329676	693	19 (ч.)	243	163	214	54 (ч.)
<i>S. vulgaris</i>	MH333099	681	46 (ч.)	244	163	216	12 (ч.)
<i>S. zawadzki</i>	MH333104	662	36 (ч.)	243	163	213	6 (ч.)

Примітки: ч. – послідовність є частковою

Сиквенс *A. compactum* є ТВО. Він є найбільш подібним до послідовностей *A. compactum*: FJ384031 – на 99,7%, FJ384032 – 99,1%, FJ384030 – 98,79%, FJ384029

– 99,68% та FJ384028 – 98,87%.

***Silene sytnikii*** та близькі до нього ***S. frivaldszkyana*** та ***S. chlorantha***. Отриманий сиквенс *S. sytnikii* містить один SNP (209. R) і, відповідно, не може розглядатися як ТВО. За результатами BLAST-пошуку *S. sytnikii* при 100%-му перекритті є найбільш подібним до послідовностей *S. multicaulis* Guss. (KX757468) – 98,56%; *S. multicaulis* (KX757491) та *S. chlorantha* (KX757527) – 98,41%; *S. multicaulis* (KX757469, KF267891) – 98,27%.

Сиквенс *S. frivaldszkyana* з Латвії має 1 SNP (29. K) у ITS2, тоді як зразок з Австрії є ТВО. Сиквенс *S. frivaldszkyana* з Австрії є найбільш подібним до послідовностей *S. multicaulis* (KX757491, KX757468) та *S. chlorantha* (KX757527) – 98,67%. Сиквенс *S. frivaldszkyana* з Латвії є подібним до цих же послідовностей: *S. multicaulis* (KX757491, KX757468) – 98,54%, *S. chlorantha* (KX757527) – 98,39%.

Сиквенс *S. chlorantha* не має SNP і є ТВО. При 100%-му перекритті послідовність цього виду є подібною на 99% до наступних таксонів: *S. chlorantha* (KX757527) – 99,56%, *S. multicaulis* (KX757491, KX757468) – 99,12%.

***Silene zawadzki***. Отриманий нами сиквенс цього виду SNP не містить, а отже може вважатися ТВО. За результатами BLAST-пошуку нуклеотидна послідовність цього зразка є повністю ідентичною до *S. zawadzki* KX757364 та лише одним нуклеотидом відрізняється від сиквенсу KX757363 цього ж виду. Решта таксонів є значно менш подібними, схожість не є вищою за 98%. Зокрема, сиквенс *S. violascens* (Tolm.) Petrovsky et Elven (KX757343) є подібним на 97,73%, послідовності *S. uralensis* (Ruprecht) Vocquet (KX757345, KX757342, AJ831784, AJ831781) – на 97,57%, *S. uralensis* (KX757344) – на 97,42%, *S. occidentalis* S. Watson (KX757349) та *S. uralensis* (KX757346, AJ831785) – 97,27%, *S. uralensis* (KX757347) та *S. nigrescens* (Edgeworth) Majumdar (X86858) – 97,12%.

***Silene vulgaris***. Сиквенс цього виду містить ряд сайтів з SNP у послідовності ITS1 (81.K, 100.Y, 103.S, 136.Y). Найвищу схожість (при 100%-му перекритті) цей

сиквенс має до послідовностей *S. vulgaris* (KJ918500 – 99,56%, HE687365 – 99,26%, HE602468 – 99,24%) та *S. vulgaris* subsp. *angustifolia* FN821149 – 99,27%.

***Silene jailensis*.** ITS2-послідовність *S. jailensis* містить три сайти з SNP (99.K, 167.R, 202.R). За результатами BLAST-пошуку отриманий сиквенс виявився найбільш подібним (98,7%) до *S. brevistaminea* Gilli (EF060235, KX757444). Дещо менш подібними (98,26%) були: *S. gertraudiae* Melzh. KX757454, *S. sisianica* Boiss. et Buhse KX757448, *S. erysimifolia* Stapf KX757440, *S. caryophylloides* KX757438, *S. brevistaminea* Gilli KX757434, *S. eriocalycina* Boiss. KX757432, *S. dieterlei* Podlech KX757431, *S. albescens* Boiss. KX757430, *S. rhynocarpa* Boiss. KU170064.

***Silene cretacea*.** Сиквенс *S. cretacea* містить ряд SNP у ITS1 (85.Y, 126.Y, 127.S, 224.K); у послідовностях 5,8S та ITS2 неоднозначно ідентифіковані нуклеотиди відсутні. Нуклеотидна послідовність цього виду є унікальною, схожість з іншими видами є нижчою 98%: *S. sibirica* (L.) Pers. (JX274521) – 97,62%; *S. stenophylla* Ledeb. (KX757536), *S. leptoclada* Boiss. (KX757520, KX757517, KF267892) – 97,35%, *S. esquamata* W. W. Smith (KX757528), *S. flavescens* Waldst. et Kit. (KX757516), *S. fissipetala* Turcz. (KX757529) – 97,2%. Це підтверджує унікальність ендемічного *S. cretacea*.

***Silene syreistschikowii* та близький до нього *S. supina*.** Сиквенс *S. syreistschikowii* має один сайт з SNP у послідовності ITS1 (102.R ) та один – у ITS2 (87.Y). Сиквенс цього виду є найбільш подібним (99,41%) до послідовностей *S. cappadocica* KX757457 та KX757458.

Сиквенс *S. supina* містить один сайт з SNP у послідовності ITS1 (233.Y). Неоднозначно ідентифіковані нуклеотиди у послідовностях 5,8S та ITS2 відсутні. Сиквенс цього виду також є найбільш подібним до *S. cappadocica* KX757457 та KX757458 – на 99,56%.

#### 4.2. Молекулярно-філогенетичний аналіз представників триби

Вирівняна вибірка для філогенетичного аналізу (51 сиквенс) мала довжину 600 п. н. і містила 211 (35,17%) варіабельних сайтів.

На отриманому нами філогенетичному дереві представників триби *Sileneae* (рис. 4.2.1) більшість клад мають досить високі значення апостеріорної ймовірності (0,9–1). На дереві виокремлюються п'ять макроклад: *Atocion*, *Viscaria*, *Heliosperma*, *Lychnis* та *Silene*. Отримана нами загальна топологія філогенетичних взаємовідносин узгоджується з опублікованими раніше реконструкціями [161, 244, 245].

*Agrostemma* є сестринською гілкою до всіх інших представників триби [244, 245], нами він був обраний як аутгрупа.

Макроклада «*Atocion*» характеризується високим значенням апостеріорної ймовірності і є монофілетичною. Раритетними видами цієї кледи є *A. hypanicum* та *A. lithuanicum*. Макроклада «*Viscaria*» включає види роду *Viscaria* (= *Steris*) і характеризується високим значенням апостеріорної ймовірності – 0,97. В Україні поширений лише один цього роду – *V. vulgaris* [34, 69].

Макроклада «*Heliosperma*» має високу статистичну підтримку (0,99) і, згідно реконструкції, є сестринською до *Atocion* та *Viscaria*. Цей рід у флорі України представлений лише одним видом – *H. carpaticum* (Zapał.) Klok. [34]. Згідно з реконструкцією, він є сестринським до *H. alpestre* (Jacq.) Griseb., що зростає в Східних Альпах. Ще один український ендемічний вид – *H. arcanum* Zapał. – вважається зниклим [86].

Макрокладою з високою підтримкою також є «*Lychnis*». В деяких системах [34, 69, 109] з роду *Lychnis* часто виокремлюють *Coronaria*, до якого відносять *L. coriacea* та *L. flos-cuculi*. Останній інколи розглядають в межах окремого роду *Coccyganthe* [91, 93, 100, 238]. За результатами аналізу до кледи *Lychnis* входить не тільки *L. chalydonica*, що є типовим видом роду, а й *L. flos-cuculi* та *L. coriacea*. Розташування цих таксонів в межах *Lychnis* підтверджується численними молекулярно-філогенетичними реконструкціями [58, 244, 245].

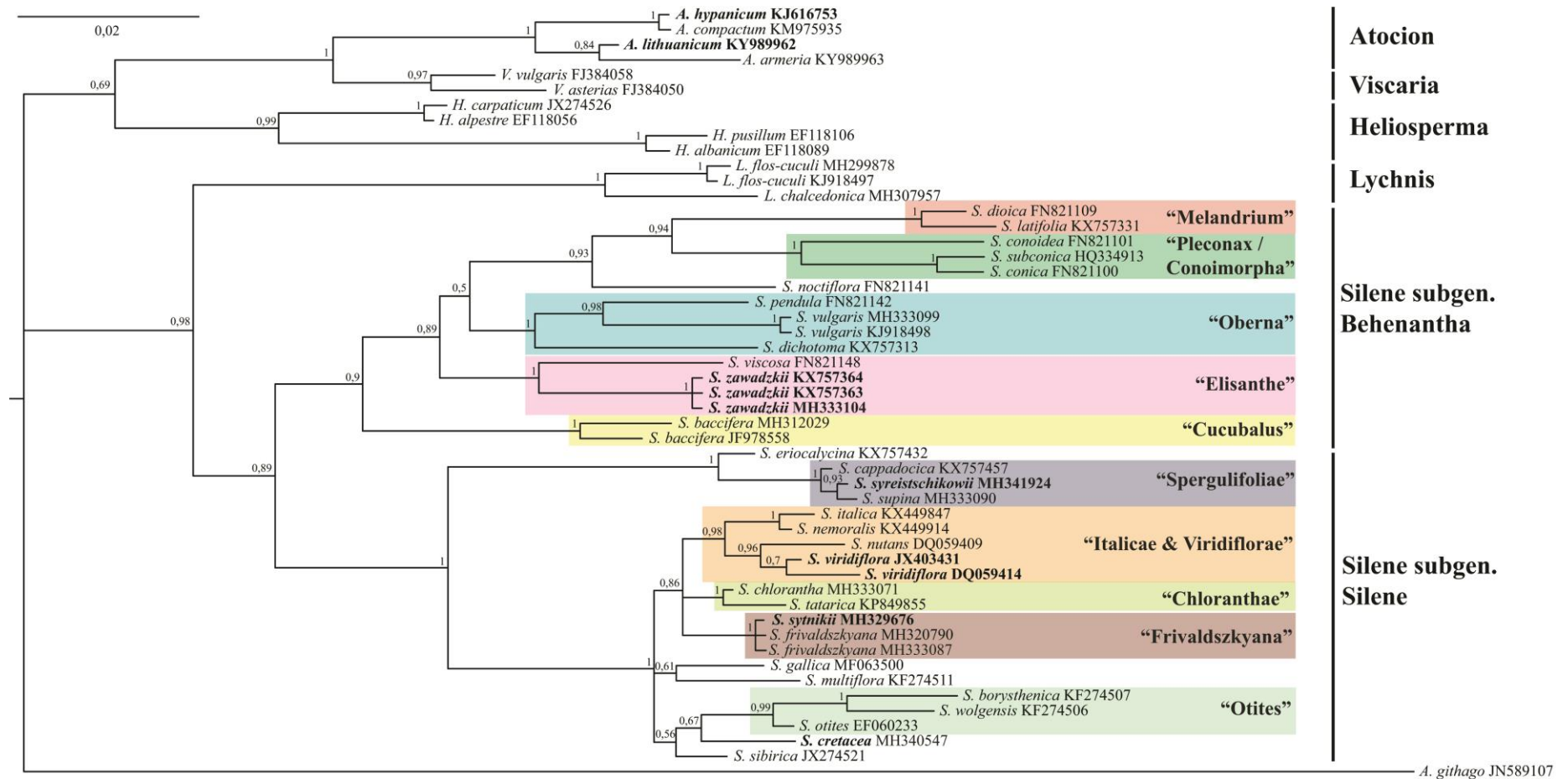


Рис. 4.2.1. Філогенетичний аналіз представників триби Sileneae за послідовностями ITS1-5,8S-ITS2, побудована з застосуванням Баєсового розподілу. Цифрові позначення над гілками – апостеріорна ймовірність. Після назви кожного таксону наводиться код доступу GenBank. Раритетні таксони наведені напівжирним шрифтом. Внутрішні мікроклади з високою підтримкою та відповідними назвами, що пропонуються в різних системах, виділені кольоровими блоками.

Решта таксонів на філогенетичному дереві утворюють макрокладу «*Silene*» з досить високою підтримкою (0,89). Вона розділяється на дві великі субклади з високими апостеріорними ймовірностями. Таке розділення співпадає з останніми публікаціями [188, 252, 253], де *Silene* пропонують розділяти на два підроди – *Behenantha* (Otth) Endl. (= *S.* subgen. *Behen*) та власне *Silene*. Таке розділення на два підроди в цілому<sup>1</sup> співпадає з низкою класичних морфологічних систем роду [93, 100]. В межах кожного з підродів виділяються окремі стійкі мікроклади.

*Silene* subgen. *Behenantha*. В межах цієї класифікації виділяється п'ять мікрокладів з високим значенням апостеріорної ймовірності: «*Melandrium*», «*Pleconax / Conoimorpha*», «*Oberna*», «*Elisanthe*» та «*Cucubalus*».

До мікроклади «*Melandrium*» належать два види – *S. latifolia* та *S. dioica*. Вони характеризуються дводомністю, пелюстками з двороздільною пластинкою і привіночком, п'ятьма стилодіями та коробочкою, що розкривається подвійними зубцями [34, 100]. Такі унікальні морфологічні особливості, очевидно, і призвели до розгляду цієї секції як окремого роду *Melandrium* в цілій низці праць [34, 69, 91, 93, 100]. Проте, згідно з отриманими даними, цю групу більш доцільно розглядати подібно до західноєвропейських систем – як представників секції *Melandrium* (Röhl.) Rabeler роду *Silene*. Розміщення цих таксонів в межах *Silene* підтверджуються і проведеними раніше філогенетичними реконструкціями [58, 174, 188].

Сестринською до «*Melandrium*» є мікроклада «*Pleconax / Conoimorpha*», що представлена *S. subconica*, *S. conica* та *S. conoidea*. Традиційно цю групу розглядають в межах окремого роду *Pleconax*. Ці види також мають ряд унікальних особливостей: однорічники; квітки двостатеві; чашечка з 20–30 жилками без анастомозів, при плодах її нижня частина розширена, а верхня залишається звуженою;  $2n=20$ , тоді як у більшості представників триби  $2n=24$  [34, 100, 109]. Наразі за результатами

<sup>1</sup> За винятком таксонів, які відносять до окремих родів (*Melandrium*, *Pleconax*, *Oberna*, *Elisanthe*, *Silenanthe*, *Carpophora*, *Cucubalus*), а також *S. gallica*

філогенетичних досліджень види цього роду розглядають в межах роду *Silene* – як *Silene* sect. *Conoimorpha* Otth [58, 184, 252].

Сестринською гілкою до «*Melandrium*» та «*Plesonax / Conoimorpha*» згідно реконструкції є *S. noctiflora* (апостеріорна ймовірність – 0,93). Спорідненість цього виду до секцій *Melandrium* та *Conoimorpha* підтверджується і проведеними раніше реконструкціями [58, 188, 245, 252]. *Silene noctiflora* інколи розглядають в межах роду *Melandrium* [109], оскільки він також має одностатеві квітки. Проте стилодіїв у нього три, а коробочка розкривається шістьма зубцями, і, відповідно, цей вид часто виокремлюють в самостійний рід *Elisanthe* [34, 91, 93, 100]. Варто зазначити, що припущення щодо віддаленості *S. noctiflora* від інших видів секції *Elisanthe* було описане ще до молекулярно-філогенетичних досліджень, оскільки цей вид, на відміну від інших, не гібридує з таксонами цієї секції [256].

Третьою стійкою мікрокладом у підроді *Behenantha* є «*Oberna*». Ця група включає види, що за традиційними системами розглядаються як у межах роду *Oberna* (зокрема, *S. vulgaris*), так і *Silene* s. str. (*S. pendula* L. та *S. dichotoma* Ehrh.). *Silene vulgaris* характеризується сильно здutoю голою чашечкою з анастомозуючими жилками [34, 69, 100, 139, 157]; ця морфологічна особливість, очевидно, і призвела до виокремлення *S. vulgaris* та низки близьких видів (з них на території України трапляються *S. commutata* Guss., *S. cserei* Baumg, *S. crispata* Steven) у рід *Oberna* [91, 93, 100]. Сестринською гілкою до *S. vulgaris* та *S. pendula* з високою підтримкою є *S. dichotoma*. Спорідненість цих трьох видів підтверджується також опублікованими раніше філогенетичними реконструкціями [58, 174, 188, 252].

Невелика мікроклада «*Elisanthe*» (значення апостеріорної ймовірності – 1) включає *S. viscosa* Pers. та сестринський до нього ендем *S. zawadzki*. Обидва види інколи розглядають в межах роду *Elisanthe* [34, 69]. До цього роду також включали *S. noctiflora*, але за філогенетичним аналізом він виявився більш близьким до видів з мікроклад «*Melandrium*» та «*Plesonax / Conoimorpha*». В деяких джерелах [93, 100] всі три види розглядали як окремі роди: *S. zawadzki* – як *Silenanthe zawadzki*,

*S. viscosa* – як *Carpophora viscosa* (L.) Tzvelev, а *S. noctiflora* – як *Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr.

Окремою гілкою («Cucubalus») з високою підтримкою є *S. baccifera* (bas. *Cucubalus baccifer* L.). Цей вид характеризується унікальною ягодоподібною коробочкою, що і стало причиною його розгляду в межах окремого роду *Cucubalus* в цілій низці праць [34, 91, 93, 100, 109, 139, 157]. Дійсно, згідно з реконструкцією, ця мікроклада є досить віддаленою від інших таксонів у субкладі «*Silene* subgen. *Behenantha*», що підкреслює його унікальність, проте ранг таксону, очевидно, є дещо нижчим. Розташування *S. baccifera* в межах роду *Silene* підтверджується також численними молекулярно-філогенетичними реконструкціями [58, 174, 183, 245].

*Silene* subgen. *Silene*. В цьому підроді виділяються дві чіткі гілки. Перша філогенетична лінія складає мікрокладу «*Spergulifoliae*», друга включає щонайменше чотири близькоспоріднені мікроклади – «*Italicae & Viridiflorae*», «*Chloranthae*», «*Friwaldszkyana*» та «*Otites*».

Найбільш віддаленою у підроді *Silene* є група «*Spergulifoliae*» та *S. eriocalycina*. Ця мікроклада співпадає з традиційними морфологічними системами роду [34, 93, 100, 139], де *S. cappadocica*, *S. supina* та *S. syreistschikowii* розглядають у межах секції *Spergulifoliae* Boiss., дещо відокремленим від них є *S. eriocalycina* (sect. *Auriculatae* Boiss.), що зростає в Ірані та Іраку [229]. Ендемік *S. syreistschikowii* є сестринським до *S. supina* (апостеріорна ймовірність 0,93). Близьким до них також є *S. cappadocica*.

Другою мікрокладою підроду *Silene* є група «*Italicae & Viridiflorae*», в якій *S. italica* є сестринською до *S. nemoralis* (апостеріорні ймовірність – 1), а *S. viridiflora* – до *S. nutans* L. (апостеріорна ймовірність – 0,93). За нещодавно опублікованими реконструкціями [116], перші два види належать до секції *Italicae* (Rohrb.) Schischk., інші – до *Siphonomorpha* Otth. s. str.

Третя мікроклада – «*Chloranthae*» – включає *S. chlorantha* та сестринський до нього *S. tatarica* Pers. За системою М. В. Клокова [34] ці таксони належать до секції *Chloranthae* (Rohrb.) Schischk. Четверта стійка група – «*Friwaldszkyana*» – включає

два близькі таксони – *S. frivaldszkyana* та ендем *S. sytnikii* (апостеріорна ймовірність становить 1). Варто також зазначити, що всі ці три групи («*Italicae & Viridiflorae*», «*Chloranthae*» та «*Frivaldszkyana*») були досить вдало згруповані М. М. Федорончуком [93] в секцію *Siphonomorpha* s. l. (за винятком *S. tatarica*).

Ще однією стійкою мікрокладою в межах «*Silene* subgen. *Silene*» є «*Otites*», що включає *S. otites*, *S. borysthenica* та *S. wolgensis*. Ці види є унікальною групою, що характеризуються дрібними одностатевими квітками [34]. Види з цієї мікроклади розглядають або як окремий рід *Otites* [34, 93, 100], або, що підтверджено також раніше опублікованими реконструкціями [58, 161, 175], в межах роду *Silene* – як секцію *Otites* (Adans.) Otth [139, 157].

Розташування типового виду роду *Silene* – *S. gallica* – не є остаточно з'ясованим через низьку підтримку. Це ж стосується і *S. sibirica*, який інколи вважається проміжною ланкою між *Otites* та видами роду *Silene*, оскільки він також має дрібні квітки, які, проте, зазвичай є двостатевими [34, 94, 100].

Розташування раритетного виду *S. cretacea* в межах *S.* subgen. *Silene* сумнівів не викликає, проте його розміщення як сестринської гілки до групи «*Otites*» не можна вважати переконливим через низьке значення апостеріорної ймовірності (0,67). Можливо, *S. cretacea* представляє окрему групу.

Таким чином, побудована нами філогенетична реконструкція за загальною топологією та об'ємом родів співпадає з системою В. Oxelman зі співавт. [117]. Більшість критичних таксономічних груп, що у традиційних морфологічних системах [34, 93, 95, 100] виділялись у окремі роди, за проведеним нами аналізом мають дещо нижчий таксономічний ранг – підродів, секцій, рядів чи ін. Це стосується *Coccyganthe* і *Coronaria*, що увійшли до *Lychnis*, та цілої низки родів (*Melandrium*, *Pleconax*, *Oberna*, *Elisanthe*, *Silenanthe*, *Cucubalus*, *Otites*), що, згідно з філогенетичним аналізом, розміщуються у роді *Silene*. Натомість виокремлення роду *Atocion* із *Silene* деякими авторами [93, 98, 100] підтверджується проведеним нами аналізом.

Отже, результати молекулярно-філогенетичних досліджень показали, що раритетні види триби Sileneae відносяться до різних клад: *A. lithuanicum* та *A. hupanicum* розміщуються в межах макроклади *Atocion*, решта раритетних видів – в межах *Silene*. Ендемічний *S. syreistschikowii* є сестринським до *S. supina*; *S. viridiflora* – до *S. nutans*, а *S. zawadzki* – до *S. viscosa*. *Silene sytnikii* утворює єдину мікрокладу з близьким до нього *S. frivaldszkyana*. Розміщення *S. cretacea* потребує уточнення.

При написанні цього розділу були використані наступні посилання:

46. Мартинюк В. О. Молекулярно-філогенетичний аналіз раритетних видів триби Sileneae флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, І. Ю. Костіков // Наукові доповіді НУБіП України. Серія: Біологія, біотехнологія, екологія. – 2018. – Т. 73, № 3. – URL:

<http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/dopovidi2018.03.002>.

26. Идентификация критических в систематическом отношении и раритетных таксонов флоры и микобиоты Украины молекулярно-генетическими методами / [А. С. Тареев, С. В. Скребовская, В. А. Мартинюк и др.] // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии: матер. междунар. науч. конф. (25–29 марта 2013 г.). – Ростов-на-Дону, 2013. – С. 97.

## РОЗДІЛ 5

ТАКСОНОМІЧНИЙ СТАТУС *ATOCION LITHUANICUM* (ZAPAL.) TZVEL.

## 5.1. Молекулярно-генетичний аналіз

Для уточнення таксономічного статусу *A. lithuanicum* використовували порівняльний аналіз вторинних структур послідовностей ITS1 та ITS2 (рис. Б 2, Б 10). До аналізу залучені сиквенси, близькі до *A. lithuanicum* за результатами BLAST-пошуку, а також близького за літературними даними *A. armeria*.

Загалом у вибірці виявлено 29 варіабельних сайтів, з них 22 – в ITS1 та 13 – в ITS2. Найбільш інформативні варіабельні сайти представлені в табл. 5.1.1 та 5.1.2.

Таблиця 5.1.1

## Найбільш інформативні варіабельні сайти ITS1-послідовностей

*A. lithuanicum* та близьких до нього видів

Назва таксону та код доступу послідовності	Номер сайту									
	58	65,75	66, 74	77	99	107	108	119	123	126
<i>A. lithuanicum</i> KY989962	C	U C	G–C	C	G	C	U	C	C	U
<i>A. armeria</i> KY989963 - RU	U	C–G	A–U	U	U	C	U	U	U	U
<i>A. armeria</i> FJ384027 - SI	Y	C–G	A–U	U	U	C	U	K	U	U
<i>A. armeria</i> X86880 - SE	U	C–G	A–U	U	U	C	U	U	U	U
<i>A. armeria</i> FJ384026 - BG	C	Y S	R Y	S	K	C	U	C	Y	U
<i>A. compactum</i> FJ384031	C	U C	C–C	C	G	C	C	C	C	C
<i>A. lerchenfeldianum</i> FJ384033	C	C–G	G–U	U	U	U	U	C	C	U
Типи зміни вторинної структури	hCBC	sst	CBC, hCBC, SNP	hCBC, SNP	sst, SNP	hCBC	sst	hCBC, SNP	hCBC, SNP	hCBC

Примітки: RU – зразок з Росії, SI – зі Словенії, SE – Швеції, BG – Болгарії

### Найбільш інформативні варіабельні сайти ITS2-послідовностей

#### *A. lithuanicum* та близьких до нього таксонів

Назва таксону та код доступу послідовності у GenBank	Номер сайту			
	30	54, 65	99	104
<i>A. lithuanicum</i> KY989962	A	G-U	C	C
<i>A. armeria</i> KY989963 – RU	A	G-U	C	C
<i>A. armeria</i> FJ384027 – SI	A	G-U	C	C
<i>A. armeria</i> X86880 – SE	A	S U	C	C
<i>A. armeria</i> FJ384026 – BG	A	G-U	C	C
<i>A. compactum</i> FJ384031	G	G-C	U	U
<i>A. lerchenfeldianum</i> FJ384033	A	A-U	C	C
Типи зміни вторинної структури	sst	hCBC, CBC	hCBC	hCBC

Примітки: RU – зразок з Росії, SI – зі Словенії, SE – Швеції, BG – Болгарії

Сиквенси *A. lithuanicum* та *A. armeria* відрізняються 11 сайтами. З них найбільше відмін – дев'ять – міститься у некодуєчій послідовності ITS1, і по одній – у послідовностях ITS2 та 5,8S.

Вторинні структури послідовності ITS1 відрізняються в усіх досліджених нами сиквенсів, окрім *A. armeria* зі Швеції (X86880), вторинна структура якого ідентична такій отриманого нами сиквенсу *A. armeria* (рис. 5.1.1). Подібною є також реконструкція ITS1-послідовності *A. armeria* зі Словенії (FJ384027), за винятком низки неоднозначно ідентифікованих нуклеотидів (58.Y, 84.Y, 98.M, 117.R, 119.K, 140.R). Від решти *A. armeria* (але не від *A. lithuanicum*, *A. compactum* та *A. lerchenfeldianum*) відрізняється зразок з Болгарії (FJ384026) наявністю двох напівкомпенсаторних змін – hCBC (58,83.U-G→C-G; 106,119.G-U→G-C). Крім того, в ITS1-послідовності цього виду наявний цілий ряд неоднозначно ідентифікованих нуклеотидів (65.Y, 66.R, 74.Y, 75.S, 77.S, 99.K, 123.Y, 199.Y).

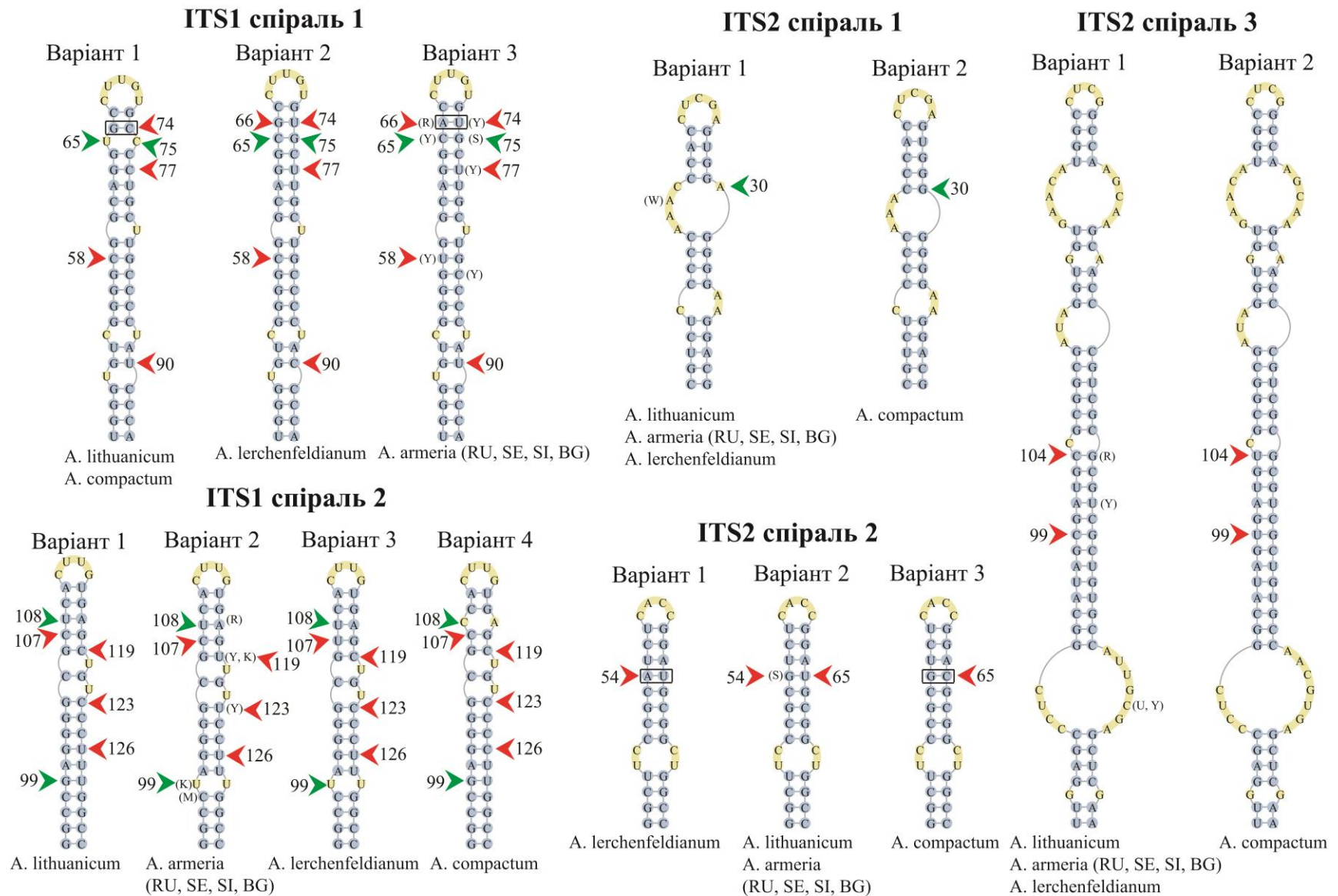


Рис. 5.1.1. Варіанти вторинних структур спіралей ITS1 та ITS2-последовностей *Atocion lithuanicum* та близьких до нього таксонів. Червоними стрілками позначено hCVC, зеленими – sst, чорними прямокутниками виділено CVC; RU – зразок з Росії, SI – зі Словенії, SE – Швеції, BG – Болгарії

Отже, за вторинною структурою ITS1-послідовності *A. lithuanicum* суттєво відрізняється від *A. armeria* (крім зразка з Болгарії) наявністю компенсаторної зміни основ – CBC (66,74.G–C→A–U), чотирьох напівкомпенсаторних змін – hCBC (58,83.C–G→U–G; 63,77.G–C→G–U; 106,119.G–C→G–U; 104,123.G–C→G–U) та змін, що призводять до порушення вторинної структури спіралей – sst (65,75.U...C→C–G; 99.G→U). *Atocion compactum* відрізняється від усіх таксонів вибірки наявністю hCBC (126.G–U→G–C), sst (108.U→C) та унікальною структурою другої спіралі. *Atocion lerchenfeldianum*, який за результатами BLAST-пошуку виявився найбільш подібним до *A. lithuanicum*, відрізняється від усіх досліджуваних таксонів наявністю двох hCBC (51,90.G–U→G–C; 107,118.C–G→U–G), а від *A. lithuanicum* також двома hCBC (66,74.G–C→G–U; 63,77. G–C→G–U) та двома sst (65,75.U–C→C–G; 99.G→U).

Також вторинна структура висококонсервативної послідовності 5,8S *A. lithuanicum* (рис. Б 18) та отриманого нами сиквенсу *A. armeria* відрізняються однією заміною. Ця заміна є напівкомпенсаторною (G–C у *A. lithuanicum*, G–U у *A. armeria*) і розташована у 133-му сайті третьої (B8) спіралі (рис. 5.1.2), яка представляє єдину варіабельну ділянку гену. Зразок зі Словенії у цьому сайті містить неоднозначно ідентифікований нуклеотид (Y), а решта зразків *A. armeria* співпадає з отриманим нами сиквенсом *A. armeria*; досліджені послідовності *A. lerchenfeldianum* та *A. compactum* в цьому сайті співпадають з *A. lithuanicum*. Відміну між *A. lithuanicum* та *A. armeria* у гені 5,8S, зміни у якому накопичуються порівняно повільно, можна розглядати як молекулярну синапоморфію, що підкреслює відокремленість *A. lithuanicum* від *A. armeria*.

Вторинні структури ITS2-послідовності різних сиквенсів *A. armeria* є подібними між собою і відрізняються лише неоднозначно ідентифікованими нуклеотидами (15.W, 54.S, 155.R, 172.Y, 193.Y).

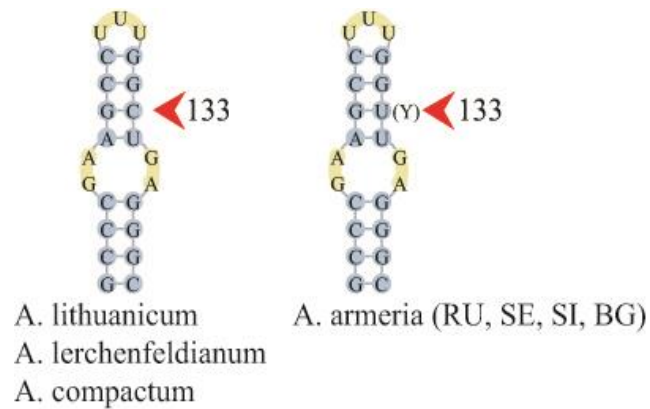


Рис. 5.1.2. Вторинні структури спіралі B8 гену 5,8S *Atocion lithuanicum* та близьких видів. Червоними стрілками позначено hCBC. RU – зразок з Росії, SI – зі Словенії, SE – Швеції, BG – Болгарії

Вторинні структури послідовностей *A. armeria* відрізняються від *A. lithuanicum* лише наявністю неструктурної зміни – nst (172.C→U). *Atocion compactum* добре відрізняється від усіх інших таксонів наявністю трьох hCBC (54,65.G–U→G–C; 99,160.C–G→U–G; 104,155.C–G→U–G) та однієї заміни (30.A→G), що призводить до порушення вторинної структури першої спіралі. *Atocion lerchenfeldianum* добре відрізняється від решти послідовностей, в тому числі і від *A. lithuanicum*, наявністю hCBC (54,65.G–U→A–U). Крім того, *A. lerchenfeldianum* та *A. compactum* відрізняються наявністю CBC (54,65.A–U→G–C), а отже згідно CBC-концепції [151], не можуть вільно схрещуватися.

Оскільки в послідовності ITS2 у сиквенсів *A. lithuanicum* та *A. armeria* відсутні компенсаторні заміни, то, згідно концепції А. Колеман [151], ці види можуть вільно схрещуватися. Відповідно, наявність CBC у вторинній структурі ITS1-послідовності не є маркером статевої несумісності. Проте, ITS1 виявився більш варіабельним порівняно з ITS2, що має важливе значення при розгляді близьких, а особливо спірних видів.

Консервативна, напівконсервативні заміни та заміни, що призводять до порушення вторинної структури, що наявні у послідовностях і ITS1, і ITS2,

дозволяють розмежувати досліджувані таксони (табл. 5.1.3).

Таблиця 5.1.3

**Операційні таксономічні одиниці досліджуваних таксонів**

Назва таксону	ITS1		ITS2			ОТО
	спіраль 1	спіраль 2	спіраль 1	спіраль 2	спіраль 3	
<i>A. lithuanicum</i>	варіант 1	варіант 1	варіант 1	варіант 2	варіант 1	ОТО1
<i>A. armeria</i> – RU	варіант 3	варіант 2				ОТО2
<i>A. armeria</i> – SE						
<i>A. armeria</i> – SI						
<i>A. armeria</i> – BG						
<i>A. lerchenfeldianum</i>	варіант 2	варіант 3	варіант 1	ОТО3		
<i>A. compactum</i>	варіант 1	варіант 4	варіант 2	варіант 3	варіант 2	ОТО4

Примітки: RU – зразок з Росії, SI – зі Словенії, SE – Швеції, BG – Болгарії

Окремими операційними таксономічними одиницями (ОТО) виступають *A. lerchenfeldianum* та *A. compactum*. В одну таксономічну одиницю (ОТО2) об'єднуються сиквенси *A. armeria* з Росії, Болгарії, Швеції та Словенії. Сиквенси культиварів з Росії та Швеції є досить подібними, тоді як сиквенс зі Словенії (природний ареал) відрізняється наявністю більшої кількості неоднозначно ідентифікованих нуклеотидів. *Atocion armeria* з Болгарії (FJ384026) містить багато сайтів з SNP. Ця послідовність, ймовірно, є таксоном гібридогенного походження, утвореного шляхом схрещування класичного *A. armeria*, можливо, з іншими видами роду *Atocion*, що зростають на Балканах.

Вторинна структура ITS1-послідовності *A. lithuanicum* суттєво відрізняється від решти послідовностей. Це дозволяє стверджувати, що він є самостійним видом і не може відноситися до синонімів *A. armeria* або розглядатися як його підвид.

## 5.2. Аналіз мікроморфологічних особливостей пилкових зерен, насінин та поверхні листкової пластинки

**Мікроморфологічні особливості пилкових зерен.** П. з. *A. lithuanicum* (рис. 5.2.1) багатопорові, сфероїдальні, в обрисі округлі, по краю рівні,  $26\text{--}54,9$  ( $36,81\pm 8,56$ ) мкм у діаметрі, тобто згідно термінології П. Ердтмана [171] середнього розміру. Пори в кількості  $15\text{--}30$  (36), округлі,  $3,04\text{--}5,22$  ( $3,96\pm 0,57$ ) мкм у діаметрі, закриті зернисто-шипикуватою кришечкою, зернистість та шипики розташовані нерівномірно, від 11 до 20 (25). Відстань між порами –  $3,48\text{--}6,96$  ( $4,71\pm 0,87$ ) мкм. Скульптура екзини дрібношипикувато-перфорована, шипики загострені, ширококонічні; перфорації дрібні, округлі, близько  $0,1$  мкм у діаметрі. Досить часто трапляються п. з. великого розміру з кількістю пор до 36.

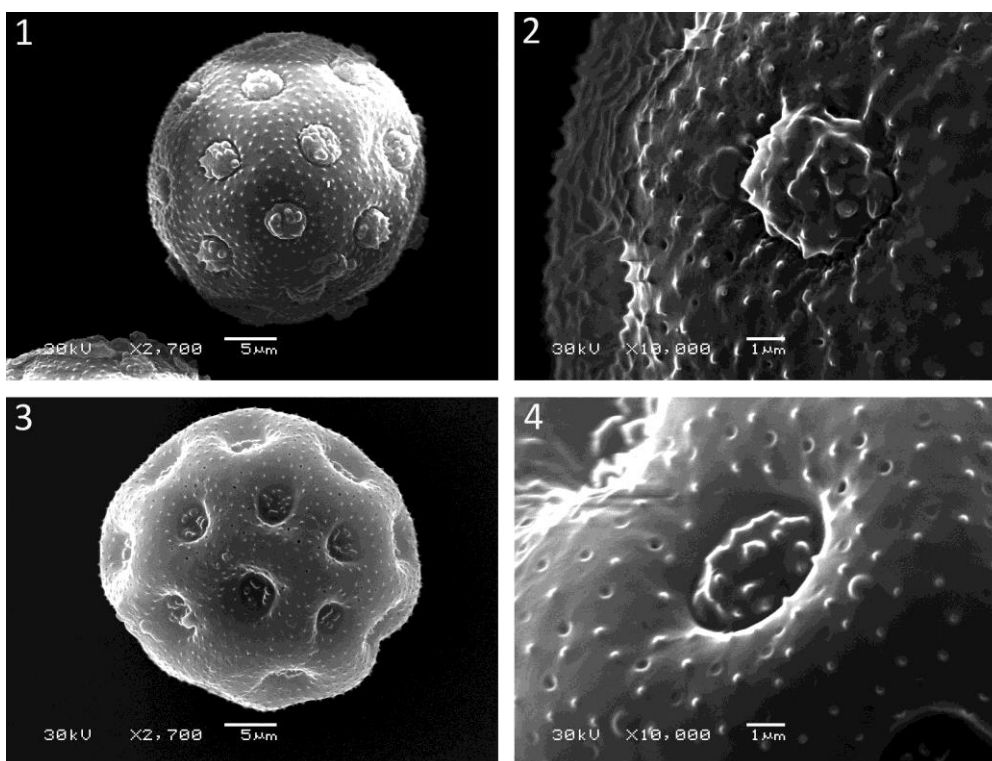


Рис. 5.2.1. Пилкові зерна *Atocion lithuanicum* (1, 2) та *A. armeria* (3, 4): 1, 3 – загальний вигляд, 2, 4 – пора з кришечкою

П. з. *A. armeria* (див. рис. 5.2.1) багатопорові, сферичні, в обрисі округло-кутасті, середнього розміру (28,52–51,24 ( $38,3 \pm 5,45$ ) в діаметрі). Пори в кількості 18–27, глибоко занурені, без обідка, округлі, 2,62–4,15 ( $3,47 \pm 0,32$ ) мкм в діаметрі, закриті дрібнозернисто-шипуватим оперкульюмом, зернистість та шипи (в кількості 7–14 на 1 порі) розташовані нерівномірно. Відстань між порами складає 3,77–5,95 ( $4,68 \pm 0,7$ ) мкм. Скульптура екзени дрібношипикувато-зерниста, шипики тупувато-конічні, покрив тонкий, перфорований, перфорації більші, округлі, 0,2–0,3 мкм в діаметрі.

Таким чином, п. з. *A. lithuanicum* відрізняються від *A. armeria* краєм, діаметром пори, кількістю зерен (шипів) на оперкульюмі, скульптурою екзени та розмірами перфорацій.

**Мікроморфологічні особливості насінин.** Насінина *A. lithuanicum* (рис. 5.2.2) дуже дрібна, 350–570 ( $468,78 \pm 49,2$ ) мкм завдовжки, 450–630 ( $544,84 \pm 51,39$ ) мкм завширшки (співвідношення довжини та ширини становить  $0,86 \pm 0,065$ ), округло-ниркоподібної форми. Насінина двоввігнута чи пласка, латеральна та дорзальна поверхні увігнуті (помітний жолобок на спинці). Дорзальний бік насінини містить три ряди екзотестальних клітин. Добре виражений округлий заглиблений рубчик.

Клітини екзотести дистального ряду латеральної поверхні в обрисі витягнуті, полігональні (розміри варіюють в межах  $69\text{--}160 \times 13\text{--}28,6$  ( $116,52 \pm 21,9 \times 20,72 \pm 3,99$ ) мкм), проте ближче до рубчика вони стають менш витягнутими, дрібнішають і набувають ізодіаметричної форми. Периклинальна стінка клітин екзотести випукла, гранулярна. Розмір кутикулярних гранул, рівномірно розташованих по всій поверхні насінини, складає 1,25–3,75 ( $2,16 \pm 0,54$ ) мкм.

Периклинальна стінка переважно без папіли, рідко вона слабо виражена, проте папіли діагностуються з вентрального боку насінини в області рубчика, де набувають округлої форми (5,3–7 мкм в діаметрі). Звивистість антиклинальних стінок клітин екзотести у вигляді зубців найбільше проявляється в області спинки, а найменше виражена в області рубчика та ділянок, що до нього прилягають.

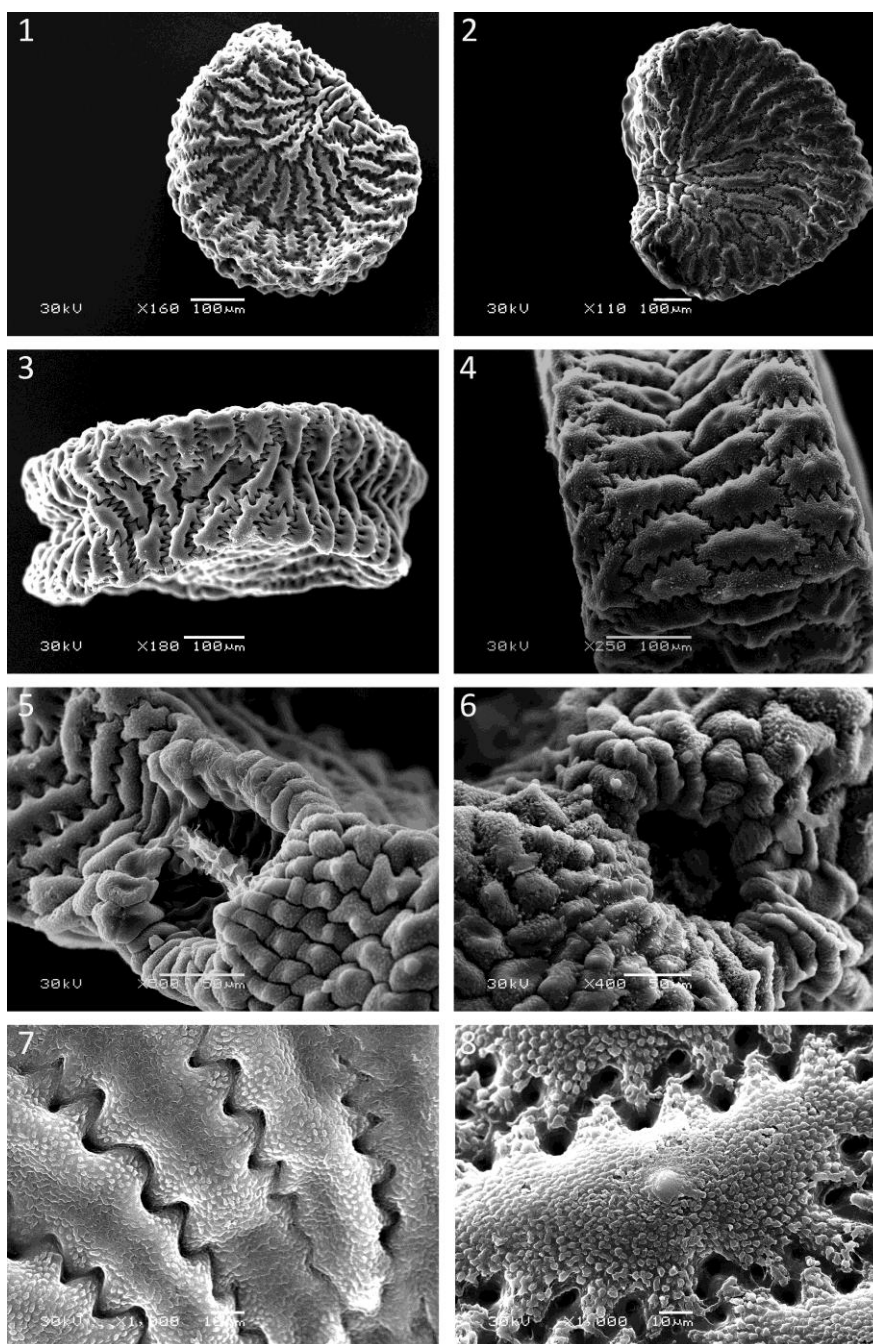


Рис. 5.2.2. СЕМ насінин *Atocion lithuanicum* (1, 3, 5, 7) та *A. armeria* (2, 4, 6, 8): 1, 2 – латеральна поверхня; 3, 4 – дорзальна поверхня; 5, 6 – вигляд з боку рубчика; 7, 8 – клітини екзотести

Зубці антиклинальних стінок дистального ряду екзотестальних клітин ширококонічні, тупі (7,64–12,94 (10,93±1,42) мкм завдовжки, 7,65–12,35 (10,11±1,39) мкм завширшки при основі), їх кількість варіює в межах 15–24.

Насінини *A. armeria* (див. рис. 5.2.2) дуже дрібні, 480–670 (595,67±48,04) мкм завдовжки, 600–800 (706,67±50,26) мкм завширшки (співвідношення довжини та ширини становить  $0,8 \pm 0,068$ ), округло-ниркоподібної чи трикутно-ниркоподібної форми. Насінина пласка, дорзальна поверхня увігнута, латеральна – дещо увігнута чи пряма. Дорзальний бік містить два–три ряди екзотестальних клітин. Добре виражений округлий заглиблений рубчик.

Клітини екзотести дистального ряду латеральної поверхні в обрисі витягнуті, полігональні (розміри варіюють в межах  $95,6\text{--}202,7 \times 7,8\text{--}40,5$  ( $143,31 \pm 27,3 \times 28,76 \pm 5,05$ ) мкм), проте ближче до рубчика вони стають менш витягнутими, в області рубчика дрібнішають і набувають ізодіаметричної форми. Периклиальна стінка екзотестальної клітини випукла, гранулярна. Розмір кутикулярних гранул, рівномірно розташованих по всій поверхні насінини, складає  $1,42\text{--}2,68$  ( $2,08 \pm 0,59$ ) мкм. Периклиальна стінка з добре вираженою округлою (9–10 мкм в діаметрі) папілою, переважно поблизу центру клітини. Загалом, на латеральній поверхні папіли розташовані концентричними рядами. Звивистість антиклинальних стінок найбільше проявляється в області спинки, а найменше виражена в області рубчика та ділянок, що до нього прилягають. Зубці антиклинальних стінок дистального ряду екзотестальних клітин ширококонічні, тупі ( $10,32\text{--}16,47$  ( $13,03 \pm 1,81$ ) мкм завдовжки,  $11,18\text{--}19,0$  ( $13,89 \pm 2,55$ ) мкм завширшки при основі), їх кількість варіює в межах 19–29.

Таким чином, насінини *A. lithuanicum* є дрібнішими і мають менші за розміром екзотестальні клітини порівняно з *A. armeria*. Також насінина *A. lithuanicum* відрізняється округло-ниркоподібною формою (у *A. armeria* форма варіює від округло-ниркоподібної до трикутно-ниркоподібної). Зубці антиклинальних стінок в обох таксонів не розрізняються за формою, проте є дещо крупнішими у *A. armeria*. Кількість зубців в порівнюваних видів є майже однаковою (*A. lithuanicum* – 15–24, *A. armeria* – 19–29). Папіли на периклиальній стінці латеральної та дорзальної поверхонь у насінин *A. lithuanicum* слабо виражені або найчастіше взагалі відсутні,

тоді як у *A. armeria* – чітко виражені. Згідно з «Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora» [132] насінини *A. lithuanicum* теж не мають папіл на латеральній поверхні.

**Мікроморфологічні особливості поверхні листкової пластинки.** Листок *A. lithuanicum* (рис. 5.2.3) амфістоматичний (продихи спостерігаються на адаксіальній та абаксіальній поверхнях), продихи розташовані більш-менш рівномірно по всій поверхні листкової пластинки, приблизно на одному рівні з основними клітинами епідерми, не орієнтовані своєю довшою віссю вздовж середньої жилки листка. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком або необлямовані. Кутикула добре розвинена, контури епідермальних клітин не проглядаються. Опушення відсутнє.

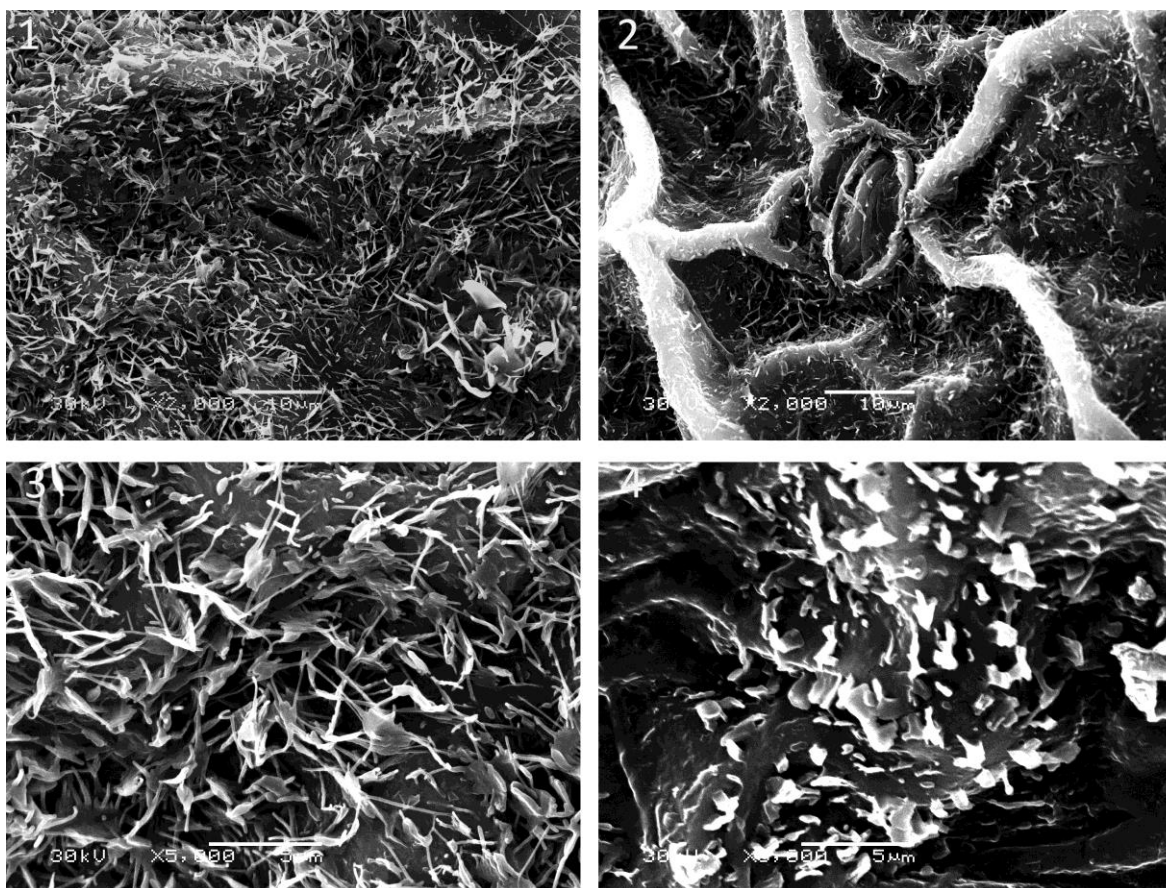


Рис. 5.2.3. Ультраскульптура листкової пластинки *Atocion lithuanicum* (1, 3) та *A. armeria* (2, 4): 1–2 – продих (Ad), 3–4 – скульптура епікутикулярного воску (Ab)

Епікутикулярний віск структурований по-різному: у вигляді більш-менш цілокраїх пластинчастих, лопатеподібних пластинчастих та загострених чи тупих на кінцях стрижнеподібних кристалоїдів, нерівномірно розташованих по всій поверхні листкової пластинки, іноді чергуючись з ділянками, де кристалоїди відсутні як на адаксіальній, так і на абаксіальній поверхнях.

Листок *A. armeria* амфістоматичний: продихи спостерігаються як на адаксіальній, так і на абаксіальній поверхнях; розташовані більш-менш рівномірно по всій поверхні листкової пластинки, не орієнтовані своєю довшою віссю вздовж середньої жилки листка та розміщені приблизно на одному рівні з основними клітинами епідерми. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула добре розвинена, контури епідермальних клітин не простежуються. Опущення відсутнє. Епікутикулярний віск у вигляді загострених чи тупих на кінцях стрижнеподібних, рідше пластинчастих кристалоїдів, нерівномірно розташованих по поверхні листка з обох його боків. Часто трапляються ділянки без кристалоїдів.

Аналіз поверхні листкової пластинки показав, що різні структурні типи епікутикулярних восків трапляються не лише в межах виду чи однієї рослини, а, навіть, і в межах однієї листкової пластинки. Суттєвих відмін у мікрорельєфі нами також не відмічено. Тому, на нашу думку, мікроскульптура листкової пластинки не є чітким діагностичним критерієм для розмежування *A. lithuanicum* та *A. armeria*.

Опущення листків відсутнє на більшості етапів онтогенезу, проте у проростків трапляються намистоподібні волоски на перших молодих листках: вздовж середньої жилки та по краю листкової пластинки і черешка. У *A. lithuanicum* волоски 4–5-клітинні, у *A. armeria* – як правило 3–4-клітинні (рис. 5.2.4).



Рис. 5.2.4. Багатоклітинні намистоподібні волоски на краю листкової пластинки проростків *Atocion lithuanicum* (1) та *A. armeria* (2)

Проведені мікроморфологічні дослідження дозволили знайти ряд нових ознак, пов'язаних з мікроморфологічними та морфометричними характеристиками п. з. (край п. з., діаметр пори, кількість скульптурних елементів на порі, скульптура екзини, розміри перфорацій) та насінин (розміри, форма, розміри клітин екзотести дистального ряду, кількість та розміри зубців антиклинальної стінки, наявність папіл на периклинальній стінці латеральної та дорзальної поверхонь), що дозволяють розмежувати близькі види *A. lithuanicum* та *A. armeria*. Діагностична значущість ознак мікроскульптури листкової пластинки (в т. ч. епікутикулярних восків) не встановлена.

Таким чином, за результатами порівняльного аналізу вторинних структур, мікроморфологічними ознаками, а також за філогенетичними реконструкціями

*A. lithuanicum* суттєво відрізняється від *A. armeria* і не може розглядатися як його синонім. Тобто, нашими дослідженнями підтверджено самостійність *A. lithuanicum*.

За літературними даними *A. lithuanicum* відрізняється від *A. armeria* наявністю прикореневої розетки листків, загорнутістю листкової пластинки стеблових листків, менш вираженою виїмкою відгину пелюстки, довшими коробочки та карпофором [34, 88, 94, 314].

Нашими дослідженнями підтверджено літературні дані щодо того, що *A. lithuanicum* має менш виражену виїмку пластинку пелюстки порівняно з *A. armeria* (рис. 5.2.5).

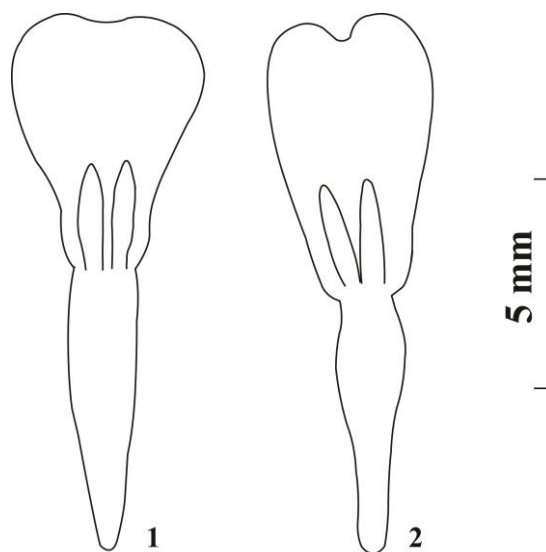


Рис. 5.2.5. Пелюстка *A. lithuanicum* (1) та *A. armeria* (2)

Крім того, за нашими спостереженнями, *A. lithuanicum*, як правило, є дворічником, при цьому на першому році формується розетка листків, які на другому році засихають. Натомість *A. armeria* є однорічником і прикоренева розетка у нього не формується.

### 5.3. Аналіз SNP-сайтів послідовностей ITS1 та ITS2 гібриду між *A. lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. та *A. armeria* (L.) Raf.

Отримані нами ITS1-5,8S-ITS2 сиквенси *A. lithuanicum* та *A. armeria* є унікальними. При цьому, вони не містять сайтів з неоднозначно ідентифікованими нуклеотидами, а отже, згідно з термінологією класичної генетики [212], є ТВО. Сиквенс *A. lithuanicum* відрізняється від *A. armeria* за 13-ма сайтами (97,98% подібності).

На наступному етапі дослідження було проведене схрещування екземплярів цих видів. З проростків гібридного насіння було отримано два сиквенси ITS1-5,8S-ITS2 послідовності. Обидва сиквенси *A. lithuanicum* × *A. armeria* є ідентичними між собою. Як видно з рис. 5.3.1, сиквенси гібриду мають SNP, що є комбінацією батьківських алелей в усіх 13-ти сайтах, за якими розрізняються батьківські форми – *A. lithuanicum* та *A. armeria*. Цікаво, що згідно з результатами BLAST-пошуку сиквенс гібриду *A. lithuanicum* × *A. armeria* є найбільш подібним до послідовностей *A. armeria* з Болгарії (FJ384026), Словенії (FJ384027) та *A. lerchenfeldianum* з Сербії (FJ384033), що містять від 1 до 14 неоднозначно ідентифікованих сайтів.

Нами було проведено два філогенетичних аналізи. При побудові першого дендриту (рис. 5.3.2) були використані ті сиквенси родів *Atocion* та *Viscaria*, що є ТВО або мають лише один поліморфний сайт. В останньому випадку, сиквенс був розкладений на дві алелі.

Згідно з реконструкцією, *Atocion* та *Viscaria* є сестринськими та формують монофілетичні групи з високою підтримкою. Що стосується *Atocion*, *A. rupestre* є базальним видом, тоді як інші таксони формують дві субклади. Перша включає *A. lithuanicum* та *A. compactum* з Туреччини, Македонії та культивару з України. Друга субклада включає *A. armeria* та зразки *A. lerchenfeldianum* з Греції і Сербії. *Atocion lithuanicum* є сестринським до *A. compactum*.

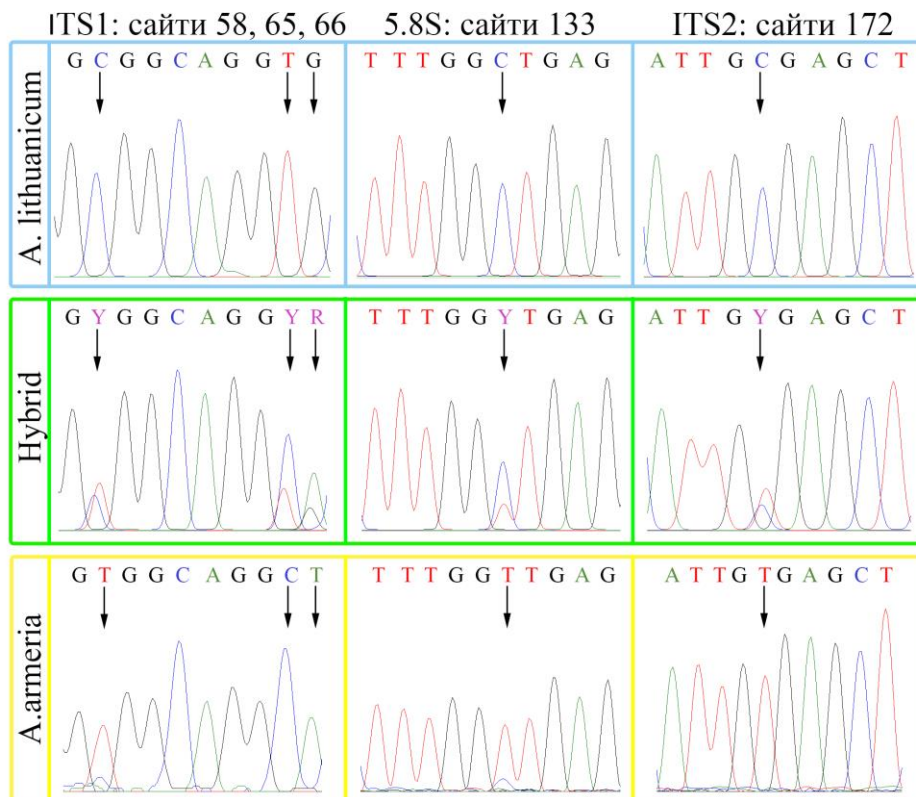


Рис. 5.3.1. Приклади хроматограм, що демонструють наявність SNP в послідовностях гібриду *A. lithuanicum* × *A. armeria* в сайтах, що диференціюють батьківські форми (*A. lithuanicum* та *A. armeria* TBO)

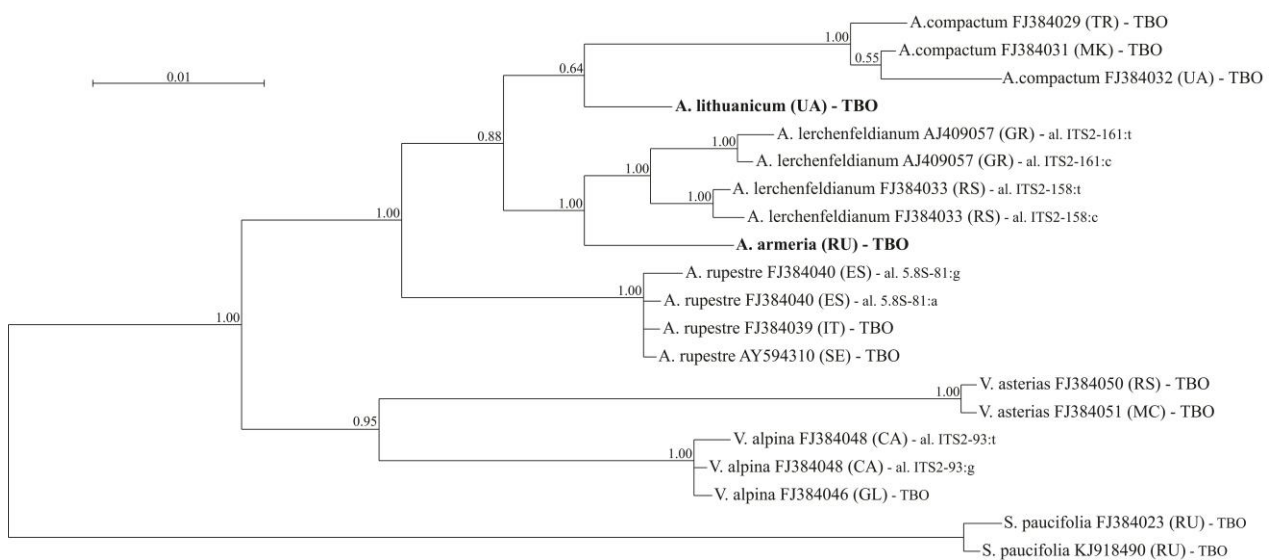


Рис. 5.3.2. Філогенетична реконструкція ITS1-5,8S-ITS2 послідовностей *Atocion* та *Viscaria* на основі Баєсового розподілу (TBO та таксоми з поодинокими SNP).

Цифрові позначення над гілками – апостеріорна ймовірність. Після назви кожного таксону наводиться код доступу в GenBank, в дужках – географічне походження зразків (CA, Канада; ES, Іспанія; GL, Гренландія; GR, Греція; IT, Італія; МК, Македонія; RS, Сербія; RU, Росія; SE, Швеція; TR, Туреччина; UA, Україна).

Друге філогенетичне дерево (рис. 5.3.3) було побудоване з використанням всіх доступних послідовностей ITS1-5,8S-ITS2 роду *Atocion*, в тому числі тих, що містять велику кількість неоднозначно ідентифікованих нуклеотидів та включаючи отримані нами послідовності гібриду *A. lithuanicum* × *A. armeria*.

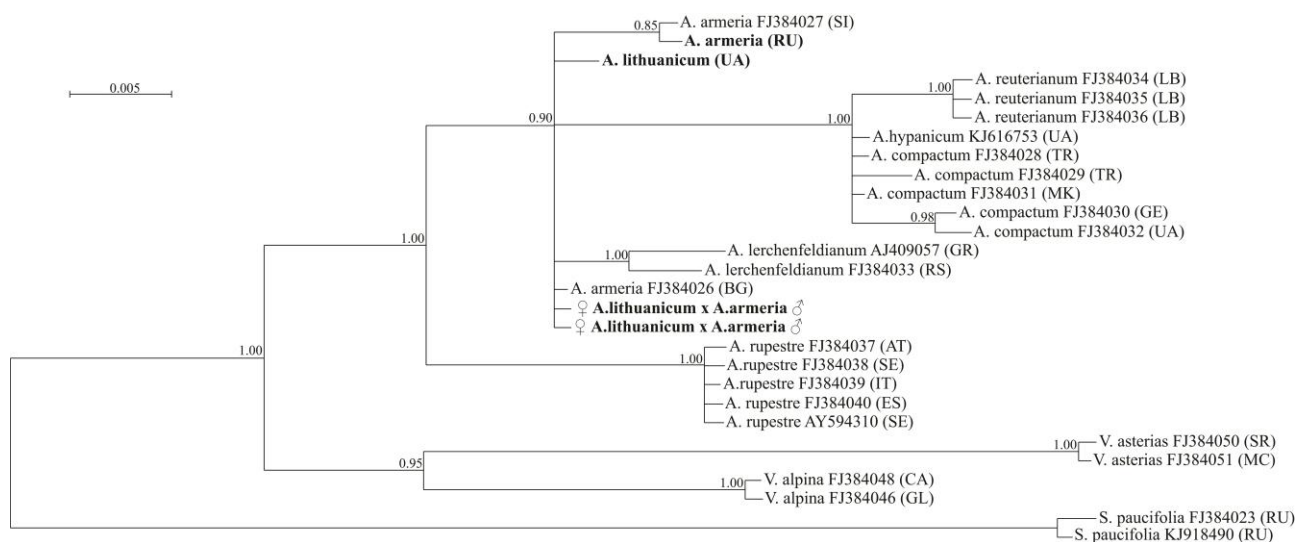


Рис. 5.3.3. Філогенетична реконструкція ITS1-5,8S-ITS2 послідовностей *Atocion* та *Viscaria* на основі Баєсового розподілу (з урахуванням сайтів з SNP). Цифрові позначення над гілками – апостеріорна ймовірність. Після назви кожного таксону наводиться код доступу в GenBank, в дужках – географічне походження зразків (AT, Австрія, BG, Болгарія; CA, Канада ES, Іспанія; GE, Грузія; GL, Гренландія; GR, Греція; IT, Італія; LB, Ліван; МК, Македонія; RS, Сербія; RU, Росія; SE, Швеція; SI, Словенія; TR, Туреччина; UA, Україна)

Як видно з рисунку 5.3.3, монофілетичні клади утворені лише сиквенсами, що не містять SNP або мають їх невелику кількість. Наприклад, клади з високою підтримкою формують *A. rupestre* (0–6 SNP), *A. reuterianum* (3–4 SNP) та *A. lerchenfeldianum* (1 SNP). Таксони з більшою кількістю SNPs (7–14), подібно до гібриду *A. lithuanicum* × *A. armeria*, не утворюють клад.

Тобто, додавання до вибірки сиквенсів, що містять SNP, при реконструкції філогенетичного дерева призводить до формування дерева, що погано розв'язує філогенетичні взаємозв'язки. Але при виключенні поліморфних сайтів з вибірки при побудові філогенетичних дерев (що, зазвичай, є рутинною процедурою), втрачається важлива інформація про таксони гібридогенного походження. В подібних випадках порівняльний аналіз вторинних структур послідовностей ITS1 та ITS2 дозволить проаналізувати в тому числі сиквенси таксонів з SNP, які в деяких випадках можуть розглядатися як такі, що мають гібридогенне походження.

При написанні цього розділу були використані наступні посилання:

42. Мартинюк В. О. Деякі мікроморфологічні особливості *Atocion lithuanicum* (Zarad.) Tzvel. та *A. armeria* (L.) Raf. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького. – 2015. – Т. 5, №1. – С. 8–23.

43. Мартинюк В. О. Загальновійськовий полігон військової частини А4152 (Рівненська область) як об'єкт для проведення ботанічних досліджень / В. О. Мартинюк, О. В. Тищенко // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (19–23 вересня 2012 р.). – Ужгород, 2012 – С. 94–96.

47. Мартинюк В. О. Морфологія насінин та проростків видів роду *Atocion* Adans. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Шевченківська весна: біологія-2015: матер. XIII міжнар. наук. конф. молодих науковців (1–3 квітня 2015 р.). – Київ, 2015. – С. 74.

49. Мартинюк В. О. Паліноморфологія видів роду *Atocion* Adans. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я: збірка тез доповідей (19 травня 2015 р.). – Херсон, 2015. – С. 62–63.

53. Мартинюк В. О. Рослинний світ південної частини Загальновійськового полігону військової частини А4152 (Рівненська область) / В. О. Мартинюк, О. В. Тищенко // Природа Полісся: дослідження та охорона: матер. міжнар. наук.-практ. конф. (3–5 липня 2014 р.). – Сарни–Рівне, 2014. – С. 355–360.

54. Мартинюк В. О. Уведення в асептичну культуру рідкісної ендемічної рослини *Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. / В. О. Мартинюк, А. В. Голубенко, Г. Б. Гуменюк // Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. пр. – К.: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова, 2014. – Т. 15. – С. 102–106.

162. Differences of *Atocion lithuanicum* from *A. armeria* and their hybrid (Sileneae, Caryophyllaceae) by ITS1-ITS2 sequences and secondary structure of their transcripts / V. O. Martyniuk, N. I. Karpenko, A. S. Tarieiev, I. Yu. Kostikov // Ukr. Bot. J. – 2018. – Vol. 75, № 4. – С. 322–334.

299. To the question of the endemic *Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. taxonomical status inferred from ITS2 secondary structure / [V. Martyniuk, N. Karpenko, O. Tyshchenko et al.] // Молодь і поступ біології: збірник тез XII міжнар. наук. конф. студентів і аспірантів (19–21 квітня 2016 р.). – Львів, 2016. – С. 120–121.

## РОЗДІЛ 6

ТАКСОНОМІЧНИЙ СТАТУС *ATOCION HYRANICUM* (KЛОК.) TZVEL.

## 6.1. Молекулярно-генетичний аналіз

Для з'ясування таксономічного статусу *A. hyranicum* використовували порівняльний аналіз вторинних структур послідовностей ITS1 та ITS2 (рис. Б 9, Б 1). До аналізу залучені сиквенси близького (за результатами BLAST-пошуку та літературними даними) до *A. hyranicum* виду – *A. compactum*. Загалом для вибірки виявлено десять варіабельних сайтів у послідовності ITS1 та чотири – у ITS2, найбільш інформативні з них наведені у табл. 6.1.1.

Таблиця 6.1.1

**Найбільш інформативні варіабельні сайти ITS1 та ITS2 послідовностей  
*A. hyranicum* та *A. compactum***

Назва таксону та код доступу послідовності у GenBank	ITS1				ITS2
	74	80	210	216	189
<i>A. hyranicum</i> KJ616753	C	C	C	G	U
<i>A. compactum</i> KM975935 – RU	C	C	G	G	U
<i>A. compactum</i> FJ384030 – GE	C	Y	G	G	Y
<i>A. compactum</i> FJ384031 – MC	C	C	G	G	U
<i>A. compactum</i> FJ384029 – TR2	U	C	G	U	U
<i>A. compactum</i> FJ384028 – TR1	C	C	G	G	U
<i>A. compactum</i> FJ384032 – UAc	C	U	G	G	C
Тип зміни вторинної структури	hCBC	hCBC, SNP	sst	sst	sst, SNP

Примітки: RU – оригінальний сиквенс *A. compactum* з Російської Федерації, GE – зразок з Грузії, MC – з Македонії, TR1 та TR2 – зразки з Туреччини FJ384028 та FJ384029, UAc – культивар *A. compactum*, що, можливо, походить з України

Результати порівняння вторинних структур транскрипту послідовності ITS1 отриманих нами сиквенсів *A. hypanicum* та *A. compactum*, а також депонованих в NCBI послідовностей *A. compactum* показали, що проаналізовані сиквенси є гетерогенними за даною послідовністю: наявні дві hCBC (в 74-му сайті у зразка *A. compactum* FJ384029, у 80-му – у зразка FJ384032) та заміна, що не призводить до порушення вторинної структури, розташована в термінальній петлі першої спіралі у послідовності *A. compactum* FJ384032 (69-та позиція) (рис. 6.1.1). Також наявний цілий ряд неоднозначно ідентифікованих нуклеотидів (сайти 58, 69, 77, 80, 125 та 133) в окремих сиквенсах *A. compactum*.

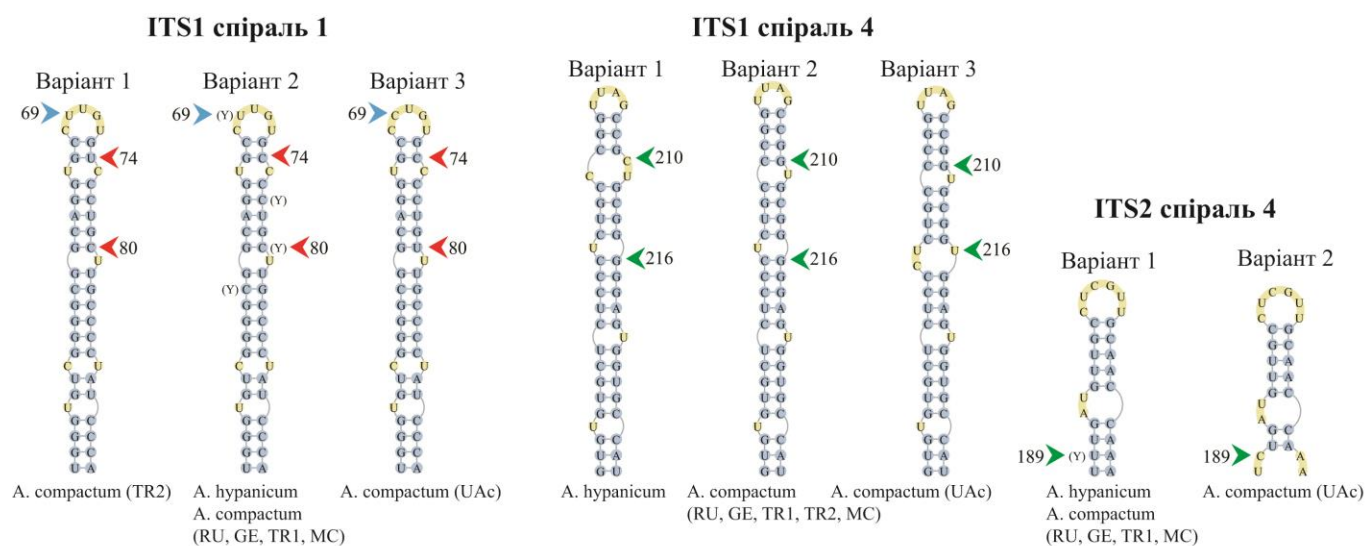


Рис. 6.1.1. Варіанти вторинних структур спіралей ITS1 та ITS2, що мають діагностичні відміни, *Atocion hypanicum* та *A. compactum*. Червоними стрілками позначено hCBC, зеленими – sst, блакитними – nst; RU – оригінальний сиквенс *A. compactum* з Російської Федерації, GE – зразок з Грузії, MC – з Македонії, TR1 та TR2 – зразки з Туреччини FJ384028 та FJ384029, UAc – культивар *A. compactum*, що, можливо, походить з України

Від усіх досліджуваних сиквенсів *A. compactum* послідовність *A. hypanicum* відрізняється заміною у 210-му сайті послідовності ITS1 – наявністю цитозину

замість гуаніну. Наявність мінорного піку G в послідовності *A. hypanicum* (рис. 6.1.2) може бути проявом полікопійності рибосомальних генів. Заміна 210.C→G є структурною (sst) і призводить до зміни вторинної структури четвертої спіралі ITS1.

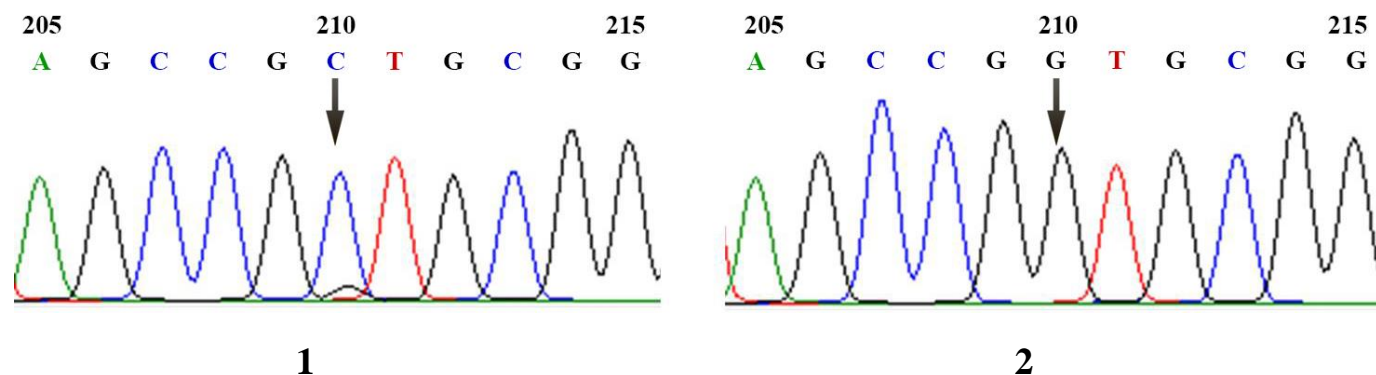


Рис. 6.1.2. Фрагменти хроматограм, що ілюструють абсолютне переважання цитозину в 210-му сайті послідовності ITS1 *Atocion hypanicum* (1) та гуаніну в *A. compactum* (2)

Відміни у вторинній структурі 5,8S *A. hypanicum* (див. рис. Б 18) та досліджуваних послідовностей пов'язані лише з наявністю неоднозначно ідентифікованих нуклеотидів.

Результати аналізу вторинних структур транскрипту послідовності ITS2 *A. hypanicum* та *A. compactum* показали повну ідентичність як первинної, так і вторинної структур першої та другої спіралей у межах усієї вибірки. У зразка з Туреччини (FJ384028) наявні два неоднозначно ідентифіковані нуклеотиди – 40.Y (перша спіраль) та 80.W (між другою та третьою спіралями).

У варіабельній ділянці третьої спіралі транскрипту (130-й сайт послідовності ITS2) наявна нуклеотидна заміна (U) у двох зразків *A. compactum* (FJ384030, Грузія та FJ384032, “український культивар”), проте вторинна структура третьої спіралі в обох групах залишилась однаковою.

За нуклеотидною послідовністю четвертої спіралі транскрипту послідовності ITS2 вибірка розділяється на три групи, які відрізняються нуклеотидами у 189-му

сайті. Так, *A. hyrunicum* та послідовності *A. compactum* з Туреччини (FJ384028, FJ384029), Македонії (FJ384031) та оригінальний сиквенс з Російської Федерації в 189-му сайті містять U, тоді як “український культивар” *A. compactum* (FJ384032) у цій позиції містить C, а зразок з території Грузії (FJ384030) – неоднозначно ідентифікований нуклеотид – C або U.

Відсутність відмін між *A. hyrunicum* та *A. compactum* на рівні компенсаторних змін нуклеотидів (CBC), згідно до концепції А. Колеман [146, 147, 149], свідчить про відсутність генетичних бар’єрів для схрещування цих таксонів.

Аналіз вторинних структур транскриптів послідовностей ITS1 та ITS2 показав, що існує три варіанти укладки першої та два варіанти четвертої спіралей послідовності ITS1, а також два варіанти четвертої спіралі послідовності ITS2 (див. рис. 6.1.1). Відповідно, вибірка розділяється на чотири окремі ОТО (табл. 6.1.2).

Таблиця 6.1.2

**Варіанти вторинних структур спіралей ITS1 і ITS2 послідовностей та операційні таксономічні одиниці, що їм відповідають**

Назва таксону	ITS1-h1	ITS1-H4	ITS2-H4	ОТО
<i>A. hyrunicum</i> KJ616753	вар. 2	вар. 1	вар. 1	ОТО1
<i>A. compactum</i> KM975935 – RU	вар. 2	вар. 2	вар. 1	ОТО2
<i>A. compactum</i> FJ384031 – MC	вар. 2	вар. 2	вар. 1	
<i>A. compactum</i> FJ384030 – GE	вар. 2	вар. 2	вар. 1/2	
<i>A. compactum</i> FJ384028 – TR1	вар. 2	вар. 2	вар. 1	
<i>A. compactum</i> FJ384029 – TR2	вар. 1	вар. 2	вар. 1	ОТО3
<i>A. compactum</i> FJ384032 – UAc	вар. 3	вар.2	вар. 2	ОТО4

Примітки: h – спіраль, вар. – варіант; RU – оригінальний сиквенс *A. compactum* з Російської Федерації, GE – зразок з Грузії, MC – з Македонії, TR1 та TR2– зразки з Туреччини FJ384028 та FJ384029, UAc – культивар *A. compactum*, можливо з України

Унікальна нуклеотидна заміна (сайт 210 послідовності ITS1) *A. hupanicum* призводить до зміни вторинної структури четвертої спіралі і, таким чином, відокремлює її від решти сиквенсів *A. compactum*. Друга ОТО представлена оригінальним сиквенсом *A. compactum* з Росії та зразками з Македонії (FJ384031) і Туреччини (FJ384028). Третя ОТО представлена зразком з Туреччини (FJ384029), а четверта – «українським культиваром» (FJ384032). Хоча зразок із Грузії (FJ384030) в 189-му сайті ITS2-послідовності містить Y (C або U) і за цією відміною може бути віднесений як до першого, так і до другого варіанту структури спіралі, проте вірогіднішим є його приналежність до ОТО2, ніж до ОТО4, оскільки остання суттєво відрізняється від решти послідовностей третім варіантом першої спіралі ITS1.

Отже, приналежність *A. hupanicum* до окремої ОТО, а також наявність морфологічних відмін від *A. compactum* свідчить про самостійний видовий статус *A. hupanicum* і, відповідно, його ендемізм.

Оскільки *A. compactum* був описаний з Росії [109], то друга ОТО, найімовірніше, представляє собою класичний *A. compactum*. Зразок *A. compactum* (FJ384029), що походить з території Туреччини, не є ідентичним до іншого турецького зразка (FJ384028) і представляє окрему ОТО. Можливо, цей зразок відповідає *S. vandasii*, який наразі розглядається як синонім *A. compactum*, проте, на жаль, типові або інші екземпляри *Atocion* з locus classicus *Silene vandasii* молекулярно-генетичними методами не досліджувалися.

Окремою ОТО також виступає т. зв. «український культивар» (FJ384032), проте походження цього зразка є невідомим [185]. Зважаючи на те, що в Національному гербарії України зберігається зразок, зібраний в околицях м. Севастополь (KW №014166), який за проведеним нами аналізом морфологічних ознак співпадає з *A. compactum* з території Кавказу, можна припустити, що в Україні цей вид дійсно культивується. Проте, походження зразка FJ384032 як «українського культивару» [185] саме з території України залишається під питанням.

Наявність нуклеотидної заміни в четвертій спіралі послідовності ITS1, яка

призводить до заміни її вторинної структури, відокремлює *A. huranicum* від досліджених послідовностей *A. compactum* як самостійну ОТО.

## 6.2. Аналіз мікроморфологічних особливостей пилкових зерен, насінин та поверхні листкової пластинки

**Мікроморфологічні особливості пилкових зерен.** П. з. *A. huranicum* (рис. 6.2.1) багатопорові, сферичні, в обрисі округлі, з рівним краєм, середнього розміру (діаметром 25,3–31,45 ( $28,4 \pm 2,05$ ) мкм). Пори округлі, в кількості 20–25, діаметром 2,47–5,75 ( $3,84 \pm 0,58$ ) мкм, оперкулум дрібнозернисто-шипикуватий, шипики та зернистість нерівномірно розподілені, в кількості 6–15 на порі. Відстань між порами становить 4,26–8,94 ( $6,72 \pm 1,2$ ) мкм. Скульптура екзини п. з. дрібношипикувато-зерниста, шипики ширококонічні, тупі, покрив екзини з округлими заглибленнями чи перфораціями, 0,2–0,3 мкм в діаметрі.

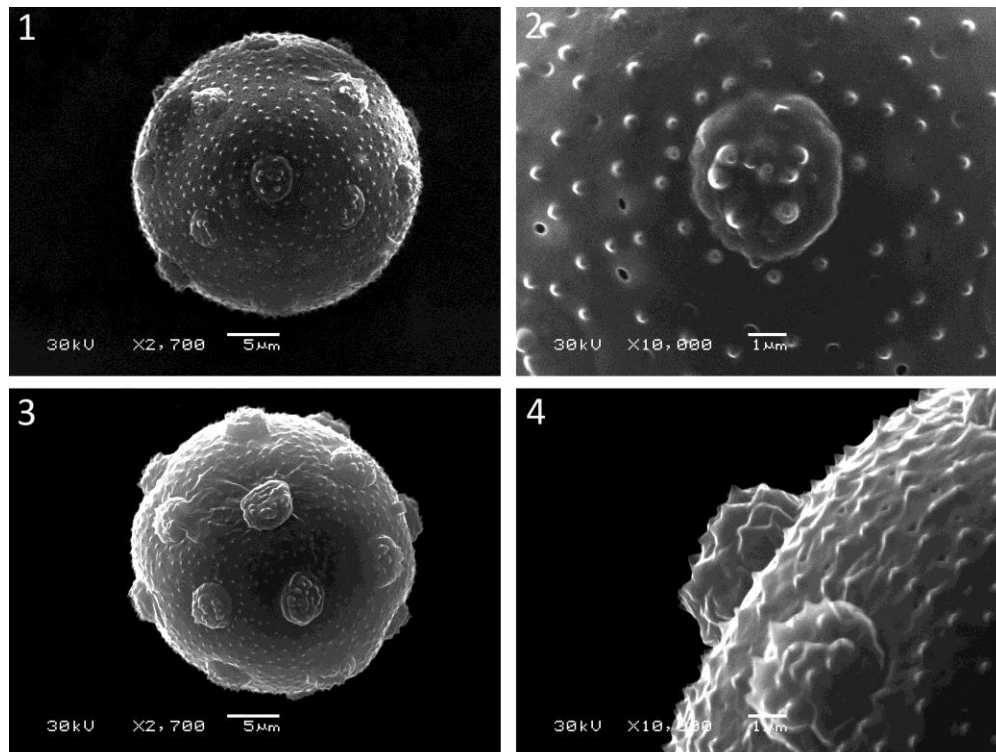


Рис. 6.2.1. Пилкові зерна *Atocion huranicum* (1, 2) та *A. compactum* (3, 4): 1, 3 – загальний вигляд; 3, 4 – пора

П. з. *A. compactum* (див. рис. 6.2.1) сферичні, багатопорові, в обрисі округлі чи округло-кутасті, по краю рівні, середнього розміру (24,8–43,9 (33,96±6,58) мкм в діаметрі). Пори округлі, в кількості 18–25, діаметром 3,65–5,1 (4,41±0,39) мкм. Оперкулум дрібнозернисто-шипикуватий, зернистість та шипики (в кількості 11–26) нерівномірно розташовані на порі. Міжпорова відстань складає 3,4–8,4 (5,19±1,22) мкм. Скульптура екзани п. з. дрібношипикувато-зерниста, шипики ширококонічні, тупі. Екзина перфорована, діаметр перфорацій складає 0,1–0,3 мкм.

Проведений паліноморфологічний аналіз показав, що п. з. *A. hypanicum* та *A. compactum* відрізняються кількістю зерен та шипиків на порі, а також відстанню між порами.

**Мікроморфологічні особливості насінин.** Насінини *A. hypanicum* (рис. 6.2.2) дуже дрібні, 410–590 (498,12±39,6) мкм завдовжки, 500–750 (662±59,05) мкм завширшки (відношення довжини до ширини становить 0,76±0,075), округло-ниркоподібної форми. Насінина пласка або двоввігнута, дорзальна та латеральна поверхні злегка увігнуті, на спинці неглибокий жолобок. Дорзальний бік насінини містить чотири ряди екзотестальних клітин. Добре виражений округлий заглиблений рубчик.

Клітини екзотести дистального ряду в обрисі витягнуті, полігональні. Їх розміри варіюють в межах 95–175 × 14,3–27,8 (128,24±20,72 × 21,55±3,59) мкм, ближче до рубчика вони стають менш витягнутими, в області рубчика дрібнішають і набувають ізодіаметричної форми. Периклинальна стінка екзотестальних клітин випукла, гранулярна. Розмір кутикулярних гранул, рівномірно розташованих по всій поверхні насінини, складає 0,8–4,0 мкм.

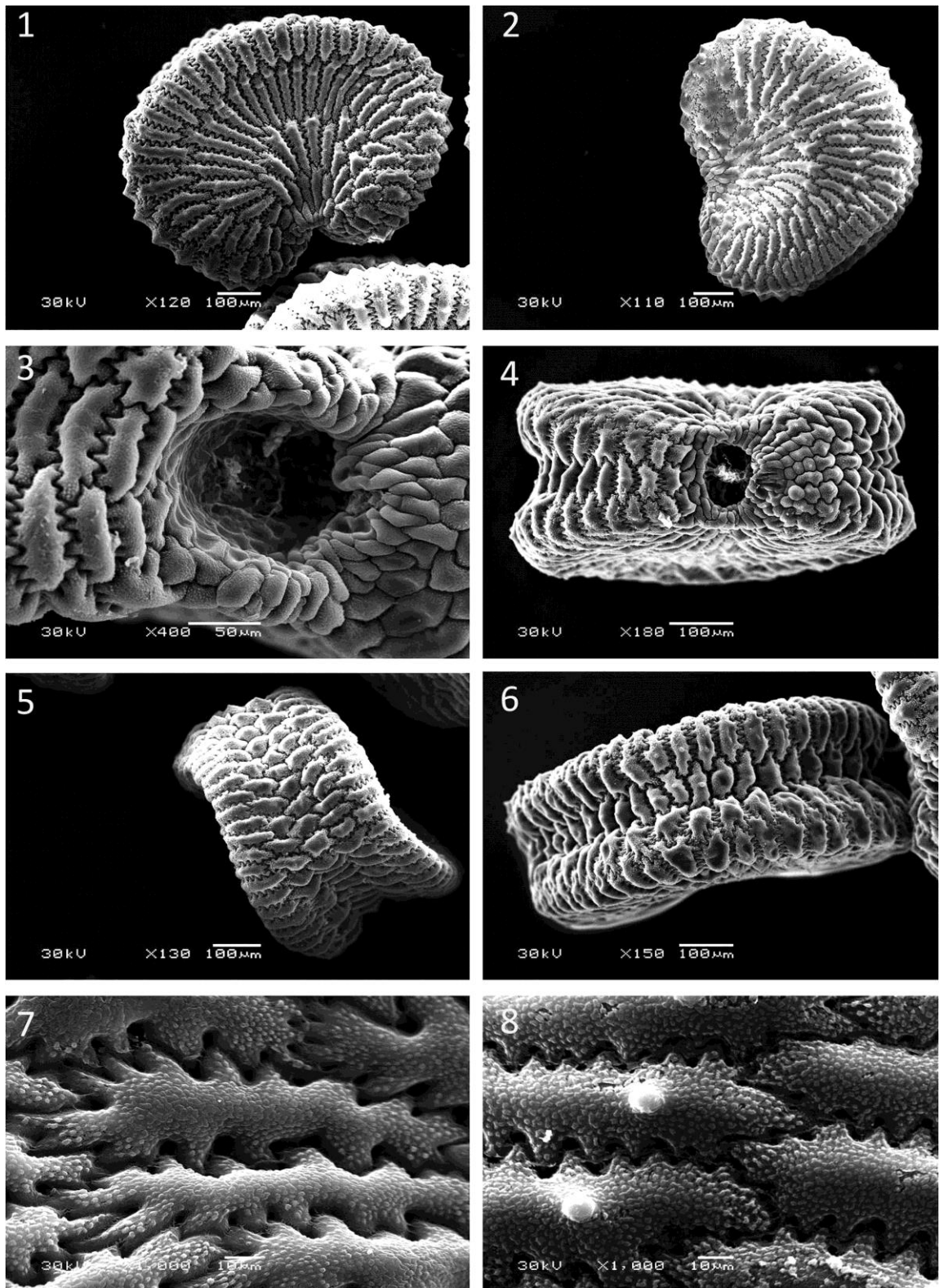


Рис. 6.2.2. СЕМ насінин *Atocion hypanicum* (1, 3, 5, 7) та *A. compactum* (2, 4, 6, 8):  
 1, 2 – латеральна поверхня; 3, 4 – вигляд з боку рубчика; 5, 6 – дорзальна поверхня; 7,  
 8 – клітини екзотести латеральної поверхні

Периклинална стінка без папіли, інколи з незначним підвищенням на дистальному краї клітини, до того ж папіла ледве простежується або зовсім відсутня з вентрального боку насінини в області рубчика. Звивистість антиклинальних стінок найменше виражена в області рубчика та ділянок, що до нього прилягають, а найбільше – в області спинки. Зубці антиклинальних стінок дистального ряду екзотестальних клітин ширококонічні, тупі (довжина складає 6,5–14,1 ( $10,46 \pm 1,51$ ) мкм, ширина при основі – 5,9–11,8 ( $8,94 \pm 1,45$ ) мкм), в кількості 18–30.

Насінини *A. compactum* (див. рис. 6.2.2) дуже дрібні, 420–600 ( $519,6 \pm 37,74$ ) мкм завдовжки, 550–790 ( $689 \pm 52,64$ ) мкм завширшки (відношення довжини до ширини становить  $0,76 \pm 0,05$ ), округло-ниркоподібної форми. Насінина пласка, дорзальна поверхня увігнута, з чітко вираженим жолобком, латеральна – пряма. Дорзальний бік насінини містить три–чотири ряди екзотестальних клітин. Добре виражений округлий заглиблений рубчик.

Клітини екзотести дистального ряду в обрисі витягнуті, полігональні (розміри варіюють в межах  $78,6\text{--}144 \times 16,7\text{--}31$  ( $115,35 \pm 14,18 \times 22,9 \pm 3,75$ ) мкм), ближче до рубчика вони стають менш витягнутими і в області рубчика дрібнішають і набувають ізодіаметричної форми. Периклинална стінка екзотестальної клітини випукла, гранулярна. Розмір кутикулярних гранул, рівномірно розташованих по всій поверхні насінини, складає 0,77–2,9 мкм. Периклинална стінка з чітко вираженою округлою (8,3–10,7 мкм в діаметрі) папілою. В цілому, на латеральній поверхні насінини папіли розміщуються концентричними рядами.

Звивистість антиклинальних стінок найбільше проявляється в області спинки, а найменше виражена в області рубчика та ділянок, що до нього прилягають. Зубці антиклинальних стінок дистального ряду екзотестальних клітин ширококонічні, тупі (довжиною 8,42–14,34 ( $10,3 \pm 1,3$ ) мкм, ширина при основі складає 7,1–13,2 ( $8,84 \pm 1,28$ ) мкм), їх кількість варіює в межах 17–25.

Таким чином, насінина *A. compactum* відрізняється від насінини *A. huranicum* наявністю чітко вираженої папіли на периклинальній стінці екзотестальних клітин латеральної та дорзальної поверхонь.

**Мікрморфологічні особливості поверхні листкової пластинки.** Листок *A. huranicum* (рис. 6.2.3) амфістоматичний, продиhi розташовані більш-менш рівномірно, на одному рівні з основними епідермальними клітинами. Замикаючі клітини облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула добре розвинена, контури епідермальних клітин не простежуються. Епікутикулярний віск структурований у вигляді цілокраїх чи лопатеподібних пластинчастих та стрижнеподібних (більш-менш тупих на кінцях) кристалоїдів як на адаксіальній, так і на абаксіальній поверхнях листкової пластинки. Опушення відсутнє.

Листок *A. compactum* (див. рис. 6.2.3) амфістоматичний, продиhi розташовані більш-менш рівномірно на всій поверхні листкової пластинки, приблизно на однаковому рівні з основними клітинами епідерми. Замикаючі клітини продиhів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула добре розвинена, контури клітин епідерми не простежуються. Епікутикулярний віск у вигляді стрижнеподібних (з тупими кінцями) та цілокраїх чи лопатеподібних пластинчастих кристалоїдів на обох поверхнях листкової пластинки. Опушення відсутнє.

Таким чином, за наявністю кутикулярного валика біля продиhu, формою кристалоїдів та особливостями їх розміщення ультраскульптура листкових пластинок *A. huranicum* та *A. compactum* є досить подібною.

Отже, підтверджено наявність мікрморфологічних відмін між *A. huranicum* та *A. compactum*: кількість зерен і шипиків на порі та відстань між порами п. з., наявність папіл на периклинальній стінці екзотестальних клітин насінин. Суттєвих відмін в ультраскульптурі листкових пластинок не виявлено.

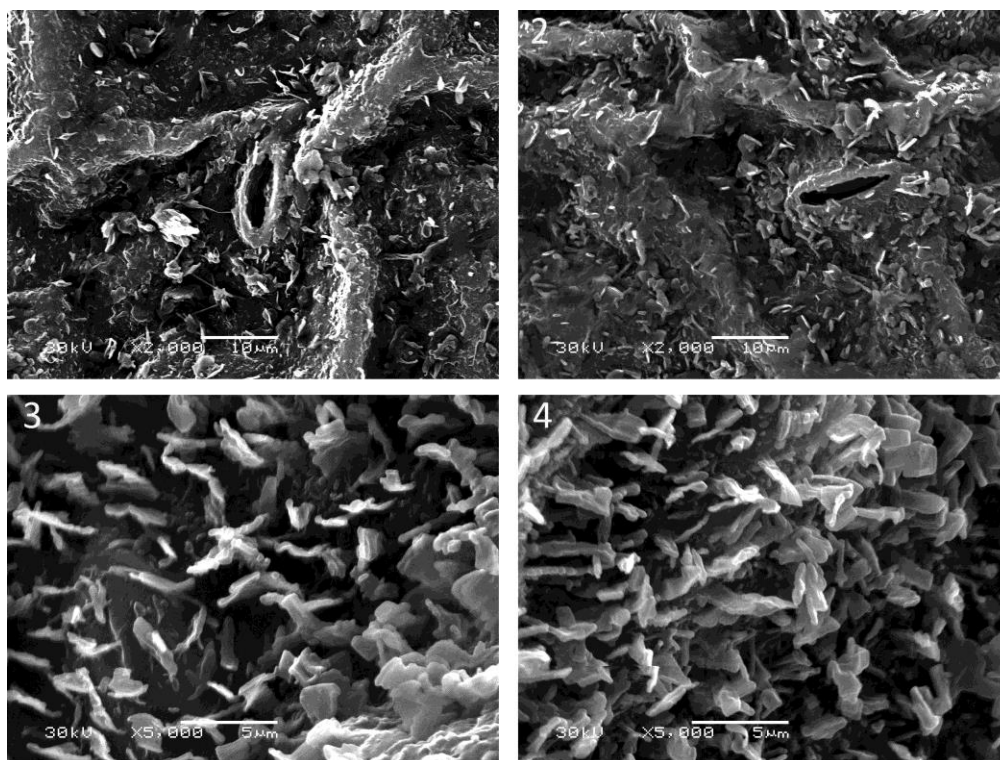


Рис. 6.2.3: Ультраскульптура листкових пластинок *Atocion hupanicum* (1, 3) та *A. compactum* (2, 4): 1, 2 – продих (Ad); 3, 4 – епікутикулярний віск (Ab)

Крім того, порівняння гербарних зразків *A. compactum* з Кавказу та *A. hupanicum* з долини р. Південний Буг, що представляють регіони, де розташовується locus classicus цих видів, підтверджує наявність морфологічних відмін між таксонами. Вони відрізняються приквітками (плівчасті з буруватою середньою жилкою у *A. compactum*; трав'янисті з плівчастим краєм у *A. hupanicum*) та верхівковими листками (цілком плівчасті у *A. compactum*; трав'янисті та по краю плівчасті у *A. hupanicum*), що узгоджується з літературними даними [34, 35, 94, 98].

За довжиною приквіток та відношенням довжини чашечки до коробочки, які раніше також пропонувались для розмежування цих двох видів [34, 35, 98], наявність гіатусів між *A. compactum* та *A. hupanicum* нами не виявлена. Крім того, відповідно до наведених вище публікацій, *A. compactum* та *A. hupanicum* різняться формою зубців чашечки – тупими у *A. compactum*, гострими – у *A. hupanicum*. Проте, у кількох гербарних зразків з території Кавказу, ідентифікованих як *A. compactum*, зубці

чашечки були гострими або наближались до таких. Тобто, на фенотипному рівні *A. compactum*, за проаналізованими нами ознаками, відрізняється від популяції *A. hypanicum* з території України лише за приквітками та верхівковими листками.

Таким чином, проведені порівняльно-морфологічні, мікоморфологічні та молекулярно-генетичні дослідження підтвердили видову самостійність *A. hypanicum*.

При написанні цього розділу були використані наступні посилання:

289. Taxonomic status of *Atocion hypanicum* (Klokov) Tzvelev (Caryophyllaceae) inferred from analysis of ITS1 and ITS2 secondary structure / [V. O. Martynyuk, O. V. Tyshchenko, N. I. Karpenko et al.] // *Chornomors'k. bot. z.* – 2014. – Vol. 10, № 4. – P. 416–425.

45. Мартинюк В. О. Мікоморфологічні особливості пилкових зерен, насінин та листкової поверхні *Atocion hypanicum* (Klok.) Tzvel. та *A. compactum* (Fisch.) Tzvel. / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // *Modern Phytomorphology*. – 2015. – Т. 7. – С. 95–101.

47. Мартинюк В. О. Морфологія насінин та проростків видів роду *Atocion* Adans. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Шевченківська весна: біологія-2015: матер. XIII міжнар. наук. конф. молодих науковців (1–3 квітня 2015 р.). – Київ, 2015. – С. 74.

49. Мартинюк В. О. Паліноморфологія видів роду *Atocion* Adans. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я: збірка тез доповідей (19 травня 2015 р.). – Херсон, 2015. – С. 62–63.

298. To the question of *Silene hypanica* Klokov taxonomical status as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS1-ITS2 sequence data / V. O. Martynyuk, A. S. Tarieiev, O. V. Tyshchenko, N. I. Karpenko // *Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених* (18–22 червня 2013 р.). – Щолкіне, 2013. – С. 109–110.

**РОЗДІЛ 7**  
**ТАКСОНОМІЧНИЙ СТАТУС**  
***SILENE SYTNIKII* KRYTZKA, NOVOSAD ET PROTOPOPOVA**

**7.1. Молекулярно-генетичний аналіз**

До аналізу залучені сиквенси таксонів, близьких до *S. sytnikii* за літературними даними та за результатами BLAST-пошуку, – *S. multicaulis*, *S. chlorantha* та *S. frivaldszkyana* (отримані нами MH320790, MH333087, MH333071, а також імпортовані KX757468, KX757491, KX757469, KF267891, KX757527, KP849842, KP849852). Загалом у вибірці виявлено 21 варіабельний сайт, з них 7 – у ITS1, 12 – у ITS2 та 1 – у 5,8S, найбільш інформативні представлені у табл. 7.1.1 та 7.1.2.

*Таблиця 7.1.1*

**Найбільш інформативні варіабельні сайти досліджених ITS1-послідовностей**

Назва таксону	28	63	81	112	130	202
<i>S. sytnikii</i> MH329676	U	U	U	C	C	U
<i>S. frivaldszkyana</i> MH333087 – LV	U	U	U	C	C	U
<i>S. frivaldszkyana</i> MH320790 – AT	U	U	U	C	C	U
<i>S. frivaldszkyana</i> KP849852 – cult.	U	U	U	C	C	U
<i>S. chlorantha</i> MH333071 – UA	C	C	U	C	C	C
<i>S. chlorantha</i> KP849842 – cult.	C	C	U	C	C	C
<i>S. chlorantha</i> KX757527 – DE	C	C	U	C	C	C
<i>S. multicaulis</i> KX757468 – GR1	U	C	R	C	U	C
<i>S. multicaulis</i> KX757491 – GR2	U	C	G	C	U	C
<i>S. multicaulis</i> KX757469 – IT1	U	C	G	U	U	C
<i>S. multicaulis</i> KF267891 – IT2	U	C	G	Y	U	C
Типи зміни вторинної структури	sst	hCBC	sst	hCBC	hCBC	hCBC

Примітки: UA – зразок з України, LV – з Латвії, AT – Австрії, DE – Німеччини, GR – Греції, IT – Італії, cult. – культивари нез'ясованого походження

## Найбільш інформативні варіабельні сайти досліджених ITS2-последовностей

Назва таксону	22–23	53	67	109	210
<i>S. sytnikii</i> MH329676	–	C	U	G	A
<i>S. frivaldszkyana</i> MH333087 – LV	–	C	U	G	A
<i>S. frivaldszkyana</i> MH320790 – AT	–	C	U	G	A
<i>S. frivaldszkyana</i> KP849852 – cult.	–	C	U	G	A
<i>S. chlorantha</i> MH333071 – UA	C	C	C	G	A
<i>S. chlorantha</i> KP849842 – cult.	C	C	C	A	C
<i>S. chlorantha</i> KX757527 – DE	C	C	C	A	C
<i>S. multicaulis</i> KX757468 – GR1	–	C	C	G	A
<i>S. multicaulis</i> KX757491 – GR2	–	C	C	G	A
<i>S. multicaulis</i> KX757469 – IT1	–	U	C	G	A
<i>S. multicaulis</i> KF267891 – IT2	–	Y	C	G	A
Типи зміни вторинної структури	індель	hCBC	hCBC	hCBC	sst

Примітки: UA – зразки з України, LV – з Латвії, AT – Австрії, DE – Німеччини, GR – Греції, IT – Італії, cult. – культивари нез'ясованого походження.

Вторинна структура послідовності ITS1 у ендемічного *S. sytnikii* (рис. Б 5) є дуже подібною до всіх досліджених зразків *S. frivaldszkyana* і відрізняється від них наявністю лише одного SNP (R) у 209-му сайті, тоді як у зразків *S. frivaldszkyana* у цьому сайті міститься G (рис. 7.1.1).

Від цих двох таксонів добре відрізняються всі сиквенси *S. chlorantha* та *S. multicaulis* двома hCBC (63.U–G→C–G та 202.U–G→C–G). Зразки *S. chlorantha* відрізняються від усіх інших сиквенсів наявністю заміни, що призводить до порушення вторинної структури ITS1 у 28-му сайті (U→C). Від решти таксонів відрізняються і сиквенси *S. multicaulis*, які у 130-му сайті містять hCBC (C–G→U–G).

Крім того, більшість зразків *S. multicaulis* (окрім GR1, який у цьому сайті містить неоднозначно ідентифікований нуклеотид – R) відрізняються також наявністю sst (U→G) у 81-му сайті ITS1.

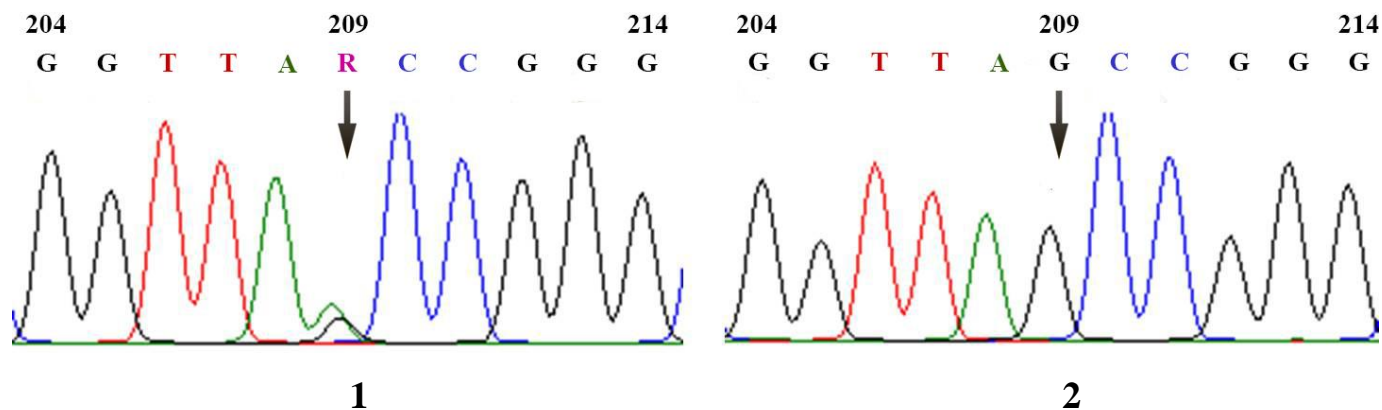


Рис. 7.1.1. Фрагменти хроматограм, що демонструють наявність SNP в 209-му сайті у *Silene sytnikii* (1) та його відсутність у *S. frivaldszkyana* (2)

Сиквенси у вибірці розрізняються також однією заміною у 130-му сайті гену 5,8S, який вважається висококонсервативним (рис. 7.1.2, Б 20). Ця заміна не призводить до порушення вторинної структури (nst) і розташована у варіабельній ділянці гену. У *S. sytnikii* та досліджених зразків *S. frivaldszkyana* в цьому сайті міститься U, тоді як у всіх сиквенсів *S. chlorantha* та *S. multicaulis* – C.

Результати аналізу вторинних структур транскрипту послідовності ITS2 *S. sytnikii* (рис. Б 14) та інших зразків вибірки дозволили знайти відміни у всіх спіралях. Сиквенси *S. chlorantha* та *S. multicaulis* відрізняються від решти вибірки наявністю hCBC у 67-му сайті (G–U→G–C). Всі сиквенси *S. chlorantha* відрізняються від інших досліджених зразків наявністю однонуклеотидного інделю (C) між 22-м та 23-м сайтами першої спіралі. Крім того, зразки *S. chlorantha* з Німеччини та культивар відрізняються наявністю hCBC у 109-тій позиції (третя спіраль) та sst у 210-ій (четверта спіраль). Зразок *S. multicaulis* з Італії (IT1) відрізняється від решти вибірки (в т. ч. і від зразків *S. multicaulis* з Греції) наявністю hCBC у 53-му сайті;

зразок IT2 в цьому сайті містить неоднозначно ідентифікований нуклеотид – Y.

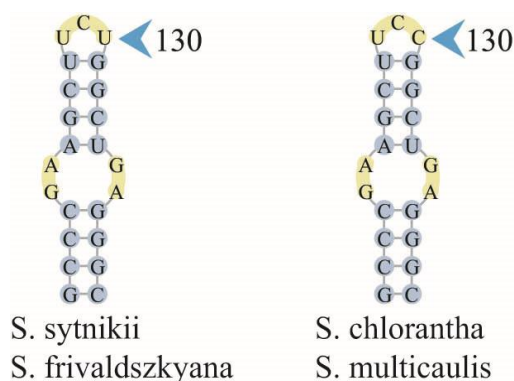


Рис. 7.1.2. Вторинні структури спіралі B8 гену 5,8S *Silene sytnikii* та близьких видів. Блакитними стрілками позначено nst

Решта відмін у вторинній структурі транскрипту ITS2 є менш вагомими. Зокрема, всі зразки *S. multicaulis*, на відміну від інших таксонів, характеризуються наявністю nst у 14-му (U→C) та 90-му (U→A) сайтах. Зразки *S. chlorantha* та *S. multicaulis* відрізняються від *S. sytnikii* та *S. frivaldszkyana* наявністю nst (A→G) між першою та другою спіралями у 40-му сайті. Культивар та зразок з Німеччини *S. chlorantha* відрізняються від решти сиквенсів наявністю заміни, що не призводить до порушення вторинної структури третьої спіралі у 168-му сайті (A→C). Крім того, зразок *S. frivaldszkyana* з Латвії містить сайт з однонуклеотидним поліморфізмом (29.K). Відміни у вторинній структурі ITS2 між *S. sytnikii* та *S. frivaldszkyana* (зразки з Австрії та культивар) відсутні.

Таким чином, проведений аналіз вторинних структур послідовностей ITS1 та ITS2 досліджених таксонів показав, що переважна більшість спіралей мають різні варіанти укладки спіралей (рис. 7.1.3). Відповідно до цих варіантів, всі досліджені нами таксони розділяються на п'ять ОТО (табл. 7.1.3).

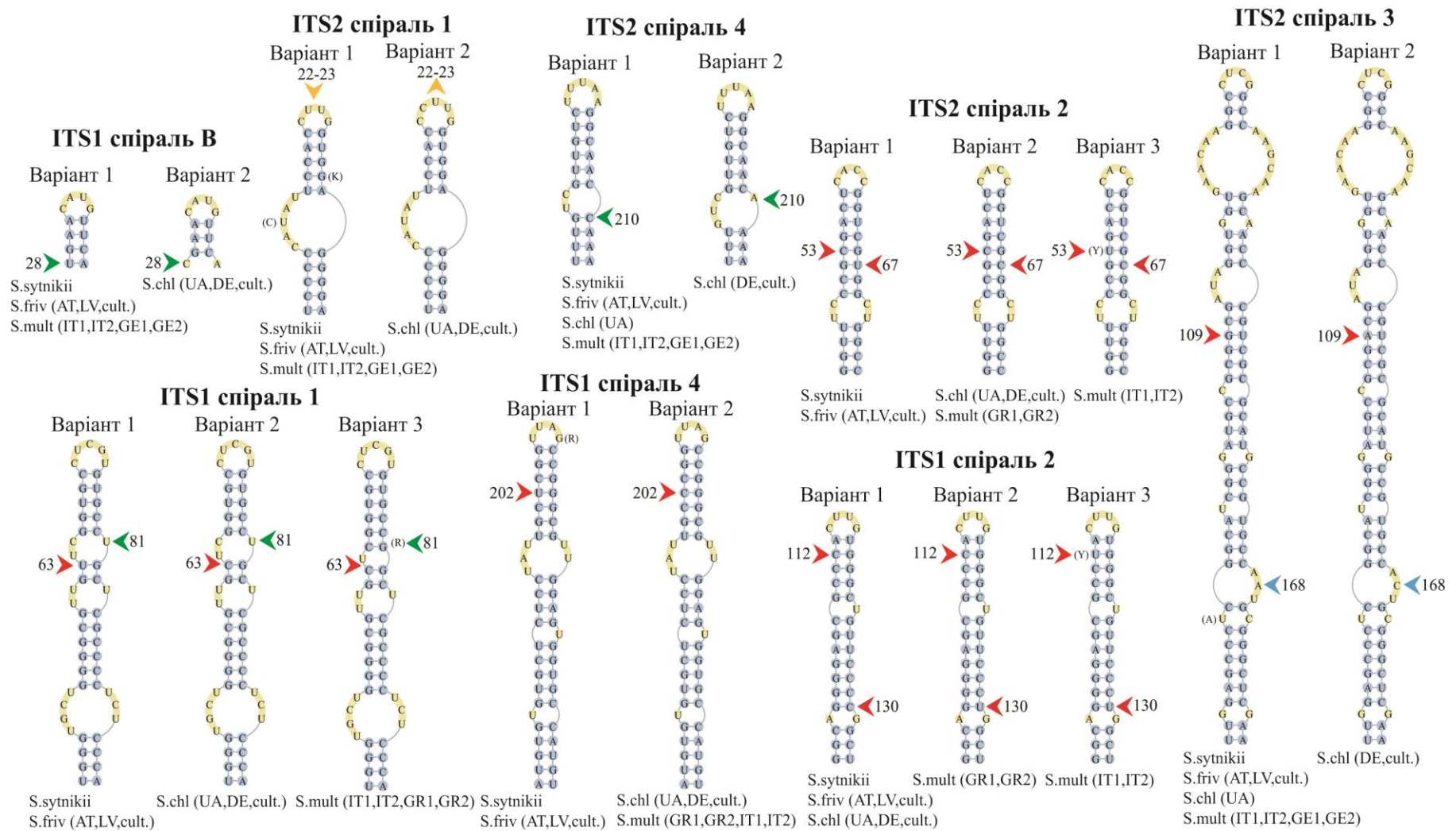


Рис. 7.1.3. Варіанти вторинних структур спіралей ITS1- та ITS2-послідовностей *Silene sytnikii* та близьких таксонів. Червоними стрілками позначено hCBC, зеленими – sst, блакитними – nst. UA – зразок з України, LV – з Латвії, AT – Австрії, DE – Німеччини, GR – Греції, IT – Італії, cult. – культивари нез'ясованого походження

**Варіанти вторинних структур спіралей послідовностей ITS1 і ITS2 та операційні таксономічні одиниці, що їм відповідають**

Назва таксону	ITS1				ITS2				ОТО
	hB	h1	h2	h4	h1	h2	h3	h4	
<i>S. sytnikii</i>	вар.1	вар.1	вар.1	вар.1	вар.1	вар.1	вар.1	вар.1	ОТО1
<i>S. friv</i> LV									
<i>S. friv</i> AT									
<i>S. friv</i> cult.									
<i>S. chlor</i> UA	вар.2	вар.2	вар.2	вар.2	вар.2	вар.2	вар.2	вар.2	ОТО2
<i>S. chlor</i> cult.									
<i>S. chlor</i> DE									
<i>S. mult</i> GR1	вар.1	вар.3	вар.2	вар.2	вар.1	вар.3	вар.1	вар.1	ОТО4
<i>S. mult</i> GR2			вар.3						
<i>S. mult</i> IT1			вар.3						
<i>S. mult</i> IT2			вар.3						

Примітки: h – спіраль, вар. – варіант спіралі; *S. friv* LV – зразок *S. frivaldszkyana* з Латвійського ботанічного саду, *S. friv* AT – зразок *S. frivaldszkyana* з Віденського ботанічного саду (Австрія), *S. friv* cult. – культивар *S. frivaldszkyana* нез'ясованого походження (KP849852), *S. chlor* UA – зразок *S. chlorantha* з України, *S. chlor* DE – зразок *S. chlorantha* з Німеччини (KX757527), *S. chlor* cult. – культивар *S. chlorantha* нез'ясованого походження (KP849842), *S. mult* GR1 та GR2 – зразки *S. multicaulis* з Греції (KX757468 та KX757491), *S. mult* IT1 та IT2 – зразки *S. multicaulis* з Італії (KX757469 та KF267891)

Першу ОТО складають досліджені сиквенси *S. frivaldszkyana* та *S. sytnikii*. Результатами аналізу показано, що отриманий нами сиквенс *S. frivaldszkyana* з

Віденського ботанічного саду не відрізняється від зразка цього ж виду з GenBank (KP849852). Натомість, зразок *S. frivaldszkyana* з Латвії відрізняється від них одним SNP (у 29-му сайті). Отриманий сиквенс *S. sytnikii* відрізняється від всіх зразків *S. frivaldszkyana* лише одним SNP (R) в ITS1 (четверта спіраль). За цією ознакою *S. sytnikii* не можна розглядати як окрему ОТО. Відповідно, проведені дослідження вторинних структур свідчать на користь зведення *S. sytnikii* у синонім *S. frivaldszkyana*.

Друга ОТО представлена отриманим нами сиквенсом *S. chlorantha* з України, що відрізняється від зразків цього ж виду з Європи (KX757527 та KP849842), що складають третю ОТО. Ці ОТО розділяють досить суттєві заміни у ITS2: sst (210.A→C) та hCBC (109.A→G). Можливо, *S. chlorantha* є збірним таксоном. Проте, для остаточних висновків необхідно провести детальніші дослідження з залученням більшої кількості зразків з усього ареалу цього таксону.

Четверту ОТО складають зразки *S. multicaulis* з Греції (KX757468 та KX757491), які між собою відрізняються лише двома неоднозначно ідентифікованими нуклеотидами. Зразки *S. multicaulis* з Італії відрізняються від таких з Греції і, відповідно, утворюють п'яту ОТО. При цьому, зразок IT2 містить багато сайтів з неоднозначно ідентифікованими нуклеотидами. З одного боку, це може бути пов'язано з помилками роботи полімерази чи сиквенування, а з іншого боку – гібридизацією, адже у більшості SNP цього виду одна алель відповідає зразку IT1, а інша – зразкам з Греції.

## **7.2. Аналіз мікроморфологічних особливостей пилкових зерен, насінин та поверхні листкової пластинки**

**Мікроморфологічні особливості пилкових зерен.** П. з. досліджуваних видів (рис. 7.2.1) радіально-симетричні, сфероїдальні (сферичні), багатопорові, середнього розміру – 36–45 мкм в діаметрі. Пори округлі, чітко окреслені, в кількості від 15 до 21 на одному п. з., закриті шипикуватим чи зернисто-шипикуватим оперкулюмом,

шипики ширококонічні, розташовані нерівномірно. Скульптура екзини дрібношипикувата або дрібношипикувато-перфорована. Перфорації округлі, дрібні, шипики ширококонічні, загострені.

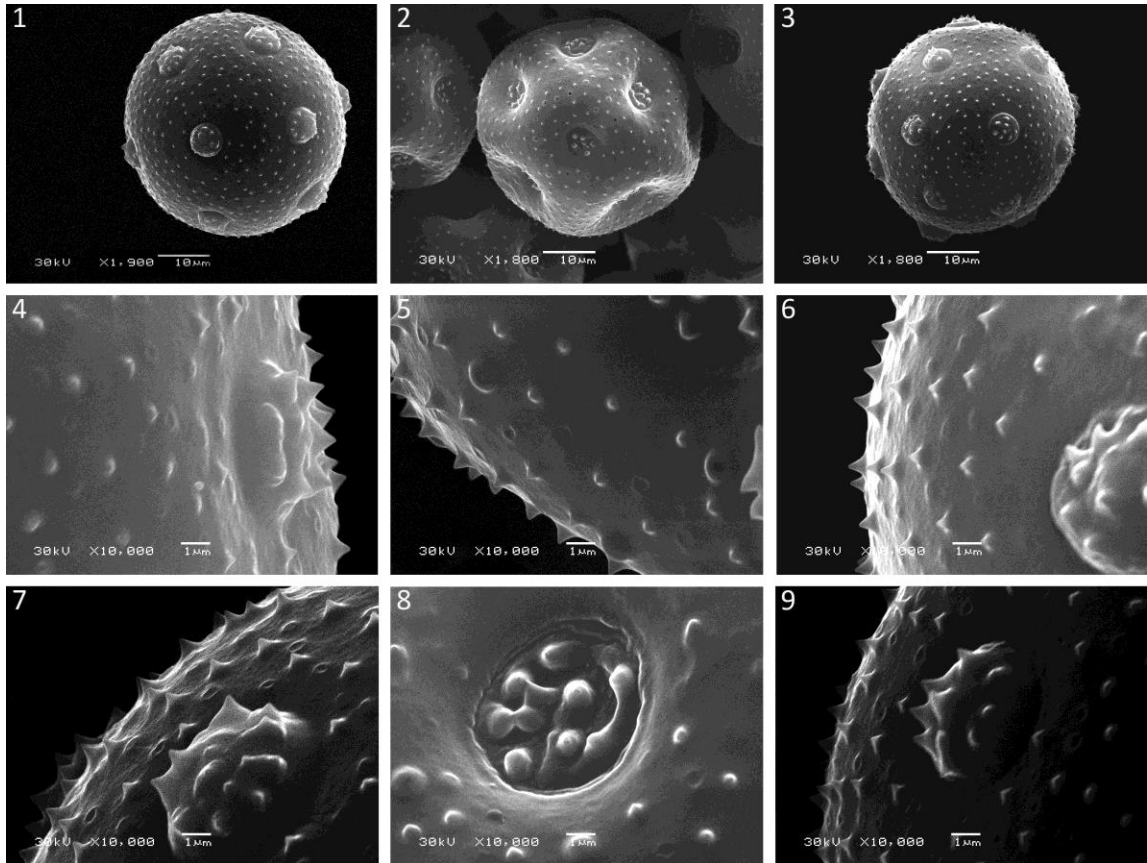


Рис. 7.2.1. Пилкові зерна *Silene sytnikii* (1, 4, 7), *S. frivaldszkyana* (2, 5, 8) та *S. chlorantha* (3, 6, 9): 1–3 – загальний вигляд; 4–6 – скульптура екзини; 7–9 – пора

Нижче подано характеристики п. з. кожного виду.

П. з. *S. sytnikii* в обрисі округлі чи дещо округло-кутасті, діаметром 38–42,6 ( $40,47 \pm 1,19$ ) мкм. Пори в кількості 16–18 на одному п. з., діаметром 4,9–7,24 ( $6,17 \pm 0,76$ ) мкм, закриті шипикуватим чи зернисто-шипикуватим оперкулумом (від 9 до 15 шипиків, в середньому 10,7). Відстань між порами становить 7,19–13,45 ( $10,64 \pm 1,67$ ) мкм. Перфорації близько 0,2–0,3 мкм в діаметрі. Шипики висотою 0,55–0,8 мкм, їх ширина при основі становить 0,9–1,2 мкм.

П. з. *S. frivaldszkyana* в обрисі округло-кутасті, діаметром 39,5-44,6 (42,55±1,15) мкм. Пори в кількості 15-18, діаметром 4,6-7 (6±0,58) мкм, закриті шипикуватим оперкулюмом (7-11 шипиків, в середньому 8,84). Відстань між порами становить 7,8-13,35 (10,35±1,48) мкм. Перфорації 0,2-0,8 мкм у діаметрі; шипики 0,6-0,7 мкм заввишки, 0,9-1,0 мкм завширшки. Отримані нами числові характеристики пилкових зерен цього виду досить подібні до описаних раніше в літературі [312].

П. з. *S. chlorantha* в обрисі округлі, діаметром 36,3–42,2 (39,76±1,49) мкм. Пори округлі, в кількості 16–21, діаметром 4–7,08 (5,4±0,78) мкм, закриті шипикуватим оперкулюмом (5–11 шипиків, в середньому 8,2). Відстань між порами становить 7,58–14,1 (9,83±1,38) мкм. Перфорації близько 0,2–0,4 мкм у діаметрі. Шипики 0,6–0,8 мкм заввишки, їх ширина при основі складає 0,85–1,1 мкм.

Таким чином, морфологія п. з. досліджуваних видів досить подібна. *Silene sytnikii* має найбільшу кількість шипиків на порі, а *S. chlorantha* відрізняється від інших таксонів дещо меншим діаметром п. з. і більшою кількістю пор.

**Мікроморфологічні особливості насінин.** Насінини досліджених видів округло-ниркоподібної форми, іноді дещо асиметричні, сильно стиснуті з латеральної поверхні, з боку спинки (дорзальна поверхня) вузькі (рис. 7.2.2). Розміри дуже дрібні, довжина насінин варіює в межах 0,6–0,9 мм, ширина – 0,5–1,4 мм.

Дорзальна поверхня насінини кільцеподібно зігнута, містить три-п'ять рядів екзотестальних клітин; іноді чітко простежується жолобок. Відомо, що кут та заглиблення жолобка на спинці залежить від кута септи всередині коробочки [204].

Рубчик чітко виражений, розташований вентрально, округлий та заглиблений; валик по краю отвору, що веде до заглиблення рубчика, відсутній.

Латеральна поверхня більш-менш пласка; клітини екзотести дистальних рядів в обрисі витягнуті, проте ближче до рубчика вони дрібнішають і набувають більш ізодіаметричної форми. Периклинальні стінки поверхневих (екзотестальних) клітин випуклі, гранулярні, без папіл. Антиклинальні стінки звивисті, звивистість у вигляді зубців найбільше виражена в області спинки, а найменше – з вентрального боку та

навколо рубчика. Межі клітин в області рубчика переважно чіткі, прямі, тоді як на латеральних поверхнях та спинці – звивисті.

Нижче подано числові характеристики насінин досліджуваних видів.

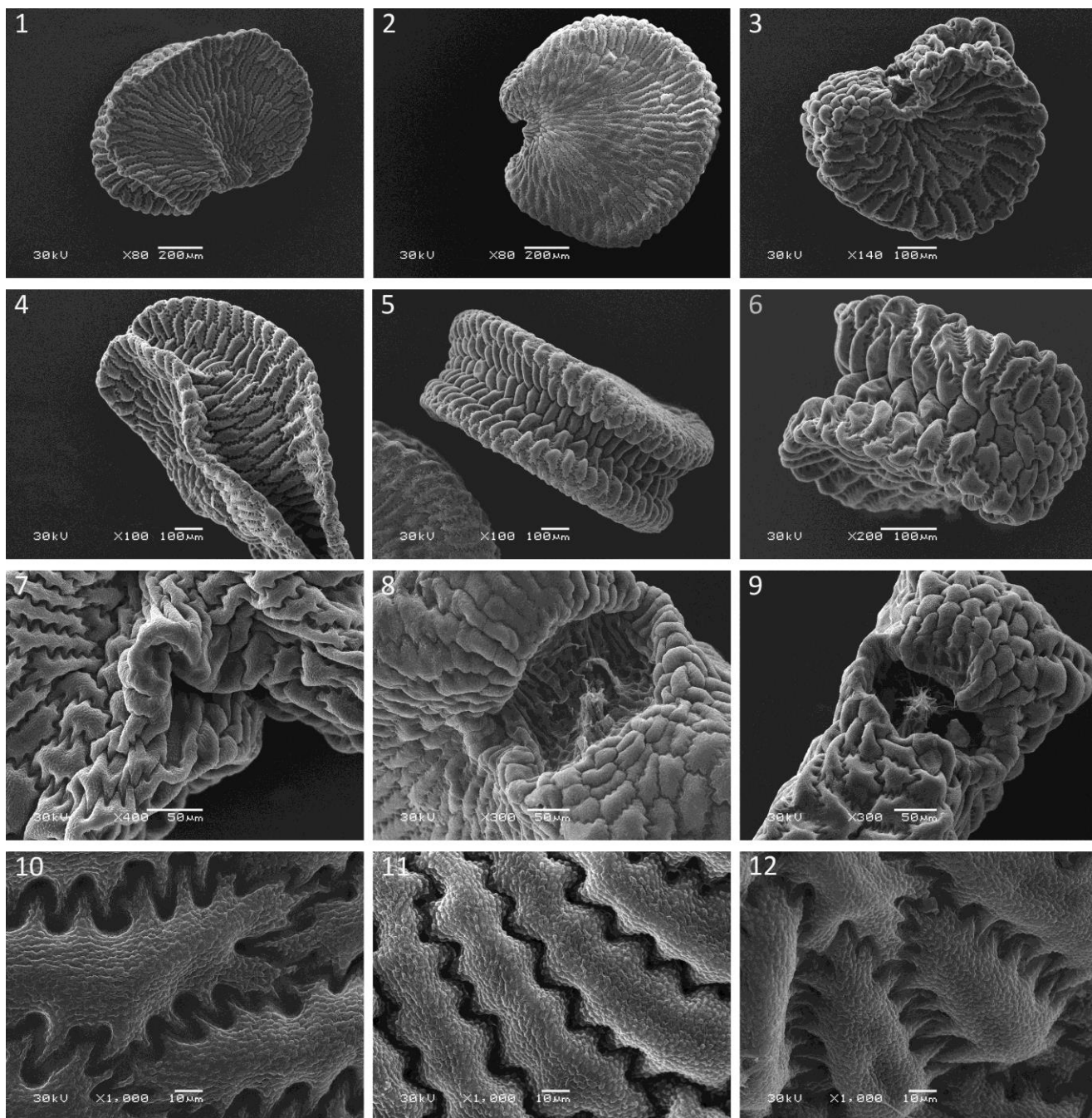


Рис. 7.2.2. СЕМ насінин *Silene sytnikii* (1, 4, 7, 10), *S. frivaldszkyana* (2, 5, 8, 11) та *S. chlorantha* (3, 6, 9, 12): 1–3 – латеральна поверхня; 4– 6 – дорзальна поверхня; 7– 9 – вигляд з боку рубчика; 10–12 – клітини екзотести

Насінини *S. sytnikii* 620–880 (759,77±77,39) мкм завдовжки, 850–1190 (1045,35±81,66) мкм завширшки. Відношення довжина / ширина насінини складає 0,73±0,071. Дорзальна поверхня насінини містить чотири ряди клітин екзотести. Клітини екзотести дистального ряду латеральної поверхні 115–190 (155,74±20,23) мкм довжиною, 38–67 (51,7±8,93) мкм шириною; відношення довжини до ширини складає 3,12±0,8. Клітини дистального ряду мають 17–28 зубців, розміром 10,6–21,7 мкм довжиною, шириною – 8,8–16,7 мкм.

Насінини *S. frivaldszkyana* 660–900 (801,25±52,41) мкм завдовжки, 880–1340 (1088,13±82,08) мкм завширшки. Відношення довжина / ширина насінини складає 0,74±0,066. Дорзальна поверхня насінини містить чотири–п'ять рядів клітин екзотести. Клітини екзотести дистального ряду латеральної поверхні 114–204 (166,94±21,67) мкм довжиною, 33–62 (48,62±7,01) мкм шириною; відношення довжини до ширини складає 3,49±0,57. Клітини дистального ряду мають 17–29 зубців, розміром 7–22,5 мкм довжиною, шириною – 8,1–22,5 мкм.

Насінини *S. chlorantha* значно менших розмірів, ніж *S. frivaldszkyana* та *S. sytnikii*, 340–610 (490,19±58,02) мкм завдовжки, 535–790 (648,89±60,77) мкм завширшки. Відношення довжина/ширина насінини складає 0,76±0,069. Дорзальна поверхня насінини містить три–чотири ряди клітин екзотести. Клітини екзотести дистального ряду латеральної поверхні 96–176 (134,12±20,94) мкм довжиною, 49–81 (63,6±6,98) мкм шириною; відношення довжини до ширини складає 2,12±0,36. Клітини дистального ряду мають 17–28 зубців, розміром 7,8–15,8 мкм довжиною, шириною – 6–14 мкм.

Таким чином, *S. chlorantha* добре відрізняється від інших двох видів меншими розмірами насінин та клітин екзотести. Також цей вид характеризується у 1,5 рази меншим співвідношенням довжини і ширини клітин екзотести дистального ряду латеральної поверхні, що може слугувати важливою діагностичною ознакою. Морфологія насінин *S. sytnikii* та *S. frivaldszkyana* суттєво не відрізняється.

Мікроморфологічні особливості поверхні листкової пластинки. Листкові пластинки порівнюваних видів подібні, амфістоматичні (рис. 7.2.3).

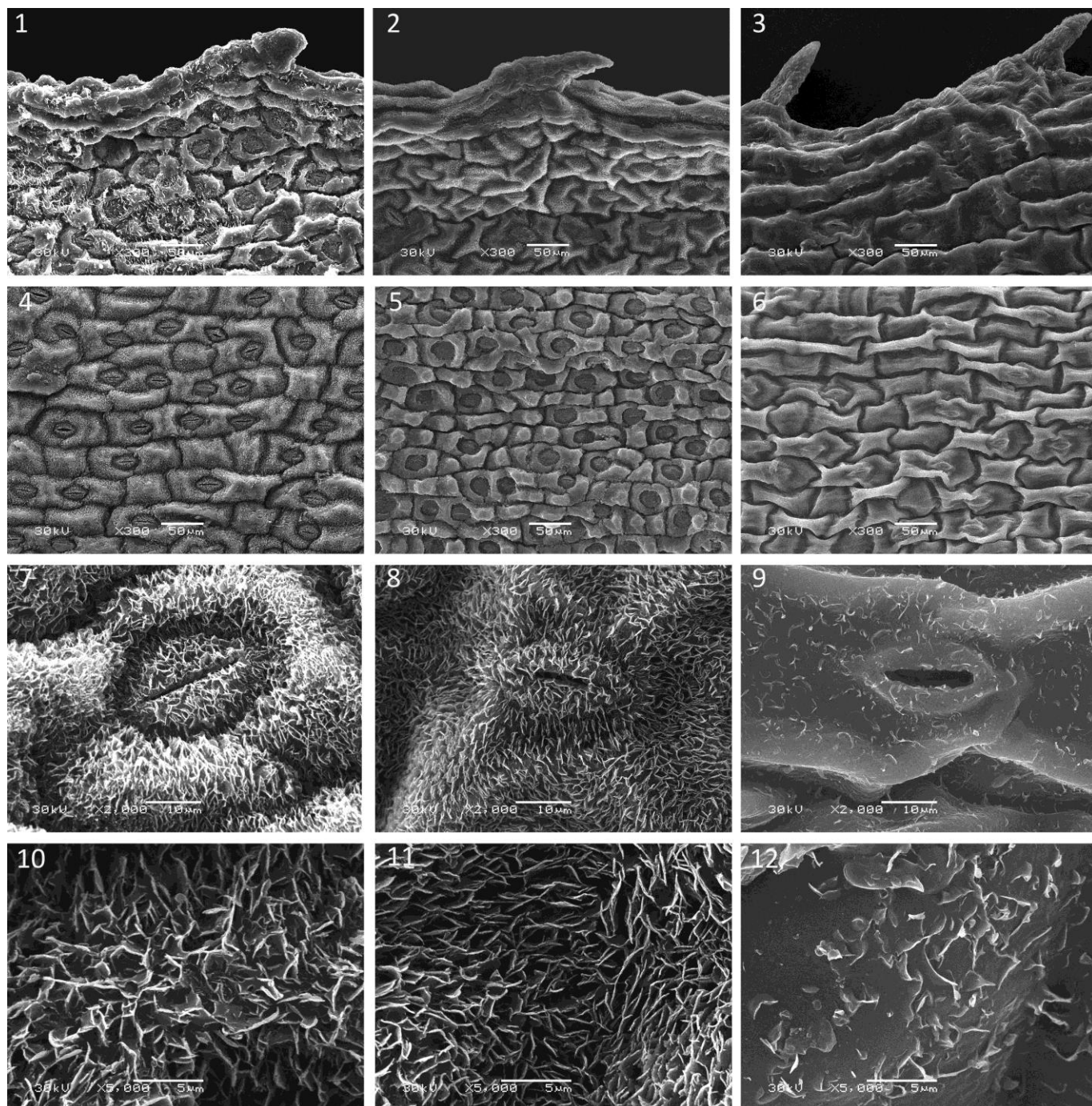


Рис. 7.2.3. СЕМ мікрофотографії листових пластинок *Silene sytnikii* (1, 4, 7, 10), *S. frivaldszkyana* (2, 5, 8, 11) та *S. chlorantha* (3, 6, 9, 12): 1–3 – трихоми (Ad); 4–6 – епідерміс (Ab); 7–9 – продох; 10–12 – кристаліди воску

Листкові пластинки неопушені, але по краю листкових пластинок розміщені шипики різної довжини, направлені до верхівки листка (рис. 7.2.4), які в літературі називають «дрібними гострими зубцями», а сам листок «шорстко-пилчастим» [34, 65].

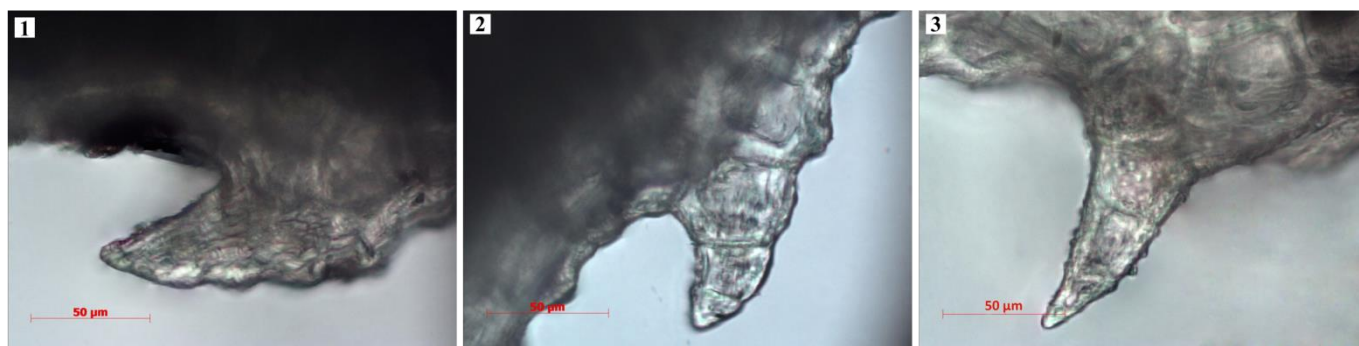


Рис. 7.2.4. Шипи по краю листкових пластинок прикореневої розетки: 1 – *Silene sytnikii*, 2 – *S. frivaldszkyana*, 3 – *S. chlorantha*

Поверхня шипів горбчुकвата; верхівка варіює від гострої до тупої навіть в межах однієї листкової пластинки. *Silene sytnikii* по краю листкової пластинки містить 1–2-, рідше 3-клітинні шипи, від 35 до 71 (86) мкм ( $51,38 \pm 11,28$ ) довжиною, 22–72 ( $38,43 \pm 11,55$ ) мкм шириною. У *S. frivaldszkyana* шипики, як правило, 1–2-клітинні, інколи шипиків дуже мало, натомість спостерігаються 1-клітинні незагострені горбочки, як виняток спостерігаються 3-клітинні порівняно великі шипи. Довжина шипів цього виду варіює в межах 24,5–75 ( $46,45 \pm 13,16$ ) мкм, ширина при основі становить 23–66 ( $41,06 \pm 9,07$ ) мкм. У *S. chlorantha* шипики найдовші – 53–110 ( $86,35 \pm 14,89$ ) мкм (ширина складає 32,5–70,5 ( $49,51 \pm 9,28$ ) мкм) та, як правило, 3–4-клітинні.

Продихи розміщені на обох поверхнях листкової пластинки. Вони розташовані більш-менш рівномірно по поверхні, приблизно на одному рівні з епідермальними клітинами. Поздовжня вісь більшості продихів є паралельною до середньої жилки листка.

Продиховий апарат діацитний (згідно з класифікацією М. Баранової [4]), або каріофілоїдний (згідно з класифікацією Metcalfe, Chalk [231]), тобто суміжні стінки навколопродихових клітин перпендикулярні до продихової щілини. Проте досить часто до продихових клітин примикає не дві, а три, інколи чотири клітини. Таке розташування навколопродихових клітин відповідає ранункулоїдному (аномоцитному) типу продихового апарату. Подібне явище також описували А. Я. Штромберг [112], З. І. Гвініанідзе [13], D. D. Pant та P. F. Kidwai [246] у деяких представників гвоздичних. Числові характеристики поверхонь листкових пластинок наведені у табл. 7.2.1.

Таблиця 7.2.1

### Морфометричні показники поверхонь листкових пластинок

Назва таксону	Довжина клітин епідерми, мкм	Ширина клітин епідерми, мкм	Довжина продихової клітини, мкм	Ширина продихової клітини, мкм
<b>Адаксіальна поверхня</b>				
<i>Silene sytnikii</i>	30–114,5 (64,12±19,83)	19–48 (31,65±7,19)	22–39 (30,59±3,64)	6–13 (9,39±1,32)
<i>S. frivaldszkyana</i>	31–108 (61,43±20,96)	19–69 (30,61±6,11)	21–43 (30,61±6,11)	4–13 (9,06±1,64)
<i>S. chlorantha</i>	36–109 (61,61±15,12)	21–62 (41,07±10,73)	25–46 (37,17±4,08)	7–17 (11,05±2,48)
<b>Абаксіальна поверхня</b>				
<i>S. sytnikii</i>	29–100 (56,56±13,09)	19,5–51 (32,17±6,01)	27–41 (33,54±2,9)	6,5–12 (9,24±1,58)
<i>S. frivaldszkyana</i>	24–87 (47,55±15,38)	15–76 (31,98±16,11)	18,5–30,5 (25,62±2,87)	4,5–11 (7,49±1,24)
<i>S. chlorantha</i>	44,5–90 (60,12±12,18)	28–69,5 (45±11,8)	18–45 (32,39±8,13)	4–16 (8,93±2,97)

Епідерми обох поверхонь вкриті гладенькою кутикулою. Епікутикулярний віск структурований переважно у вигляді пластинчастих, рідше стрижнеподібних кристалоїдів, нерівномірно розташованих на адаксіальній та абаксіальній поверхнях листової пластинки. У *S. chlorantha* на обох поверхнях значно менше восків, ніж у інших досліджуваних видів, а кутикула дещо товстіша, за рахунок чого межі епідермальних клітин інколи простежуються нечітко.

Таким чином, за мікроморфологічними особливостями листової пластинки *S. sytnikii* та *S. frivaldszkyana* майже не відрізняються. *Silene chlorantha* характеризується довшими шипами, що складаються з 3–4 клітин, на відміну від двох інших видів, які мають переважно 1–2-клітинні шипи.

Проведені дослідження з використанням світлової та сканувальної електронної мікроскопії показали, що за мікроморфологічними особливостями *S. sytnikii* є дуже близьким таксоном до *S. frivaldszkyana*, відміни між ними пов'язані лише з незначним варіюванням морфометричних показників насінин (розмірів клітин екзотести дистального ряду латеральної поверхні та їх зубців), п. з. (діаметр п. з., кількість елементів мікроскульптури на порі) та поверхні листової пластинки (довжина шипів, а також розміри епідермальних клітин та продихів абаксіальної поверхні). Ці ознаки перекриваються, що не дозволяє суттєво розрізнити *S. sytnikii* та *S. frivaldszkyana*. Натомість *S. chlorantha* добре відрізняється від інших видів дрібнішими насінинами, коротшими клітинами екзотести, довшими шипами по краю листової пластинки. Також *S. chlorantha* відрізняється від інших таксонів більшою кількістю пор п. з.

Крім того, одна з діагностичних ознак, на яку вказують автори виду [64], (довжина насінини 1–1,5 мм у *S. sytnikii* та 0,9–1 мм у *S. frivaldszkyana*) не підтверджується нашими дослідженнями. За проведеними нами мікроморфологічними дослідженнями, довжина та ширина насінин у цих видів фактично не відрізняються (620–880 × 660–900 мкм у *S. sytnikii*, 660–900 × 880–1340 мкм у *S. frivaldszkyana*).

Таким чином, проведені молекулярно-генетичні та мікроморфологічні дослідження не дозволили знайти чітких відмін між *S. sytnikii* та *S. frivaldszkyana* і підтверджують розгляд *S. sytnikii* як молодшого синоніма *S. frivaldszkyana* М. М. Цвельовим [98]. Натомість обидва досліджувані таксони суттєво відрізняються від *S. chlorantha*.

При написанні цього розділу були використані наступні посилання:

44. Мартинюк В. О. Мікроморфологічні особливості вузьколокального ендема *Silene sytnikii* (Caryophyllaceae) в порівнянні з близькими видами / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Вісник Київського нац. ун-ту. Серія: Біологія. – 2017. – Т. 73, № 1. – С. 25–31.

55. Мартинюк В. А. Вторичная структура ITS2-последовательности *Silene sytnikii* (Caryophyllaceae) в сравнении с близкими видами / В. А. Мартинюк, Н. И. Карпенко, И. Ю. Костиков // Современные проблемы экспериментальной ботаники: матер. I междунар. научной конф. (27–29 сентября 2017 г.). – Минск, 2017. – С. 48–50.

## РОЗДІЛ 8

ТАКСОНОМІЧНИЙ СТАТУС *SILENE SYREISTSCHIKOWII* P. SMIRN.

## 8.1. Молекулярно-генетичний аналіз

До порівняльного аналізу вторинних структур послідовностей ITS1 та ITS2 *S. syreistschikowii* (рис. Б 4, Б 13) були залучені сиквенси, близькі до нього за результатами BLAST-пошуку (*S. cappadocica* KX757457 та KX757458), близького за літературними *S. supina* (KX757459) та *S. spergulifolia* (KX852691), а також отриманий нами сиквенс *S. supina*.

Загалом у вирівняній вибірці всіх досліджуваних послідовностей виявлено шість варіабельних сайтів (табл. 8.1.1). Варіабельність в більшості сайтів пов'язана з одонуклеотидним поліморфізмом. Відміни у кодуєчій послідовності 5,8S *S. syreistschikowii* (рис. Б 19) в порівнянні з дослідженими видами відсутні.

Таблиця 8.1.1

Варіабельні сайти *S. syreistschikowii* та близьких до нього таксонів

Назва таксону та код доступу послідовності в GenBank	ITS1				ITS2	
	102	107	116	233	87	188
<i>S. syreistschikowii</i> MH341924	R	G	C	C	Y	U
<i>S. supina</i> MH333090	G	G	C	Y	C	U
<i>S. supina</i> KX757459	G	G	U	C	C	U
<i>S. cappadocica</i> KX757457	G	G	U	C	C	U
<i>S. cappadocica</i> KX757458	G	G	U	C	C	U
<i>S. supina</i> ( <i>S. spergulifolia</i> s.l.) KX852691	G	K	U	C	C	Y
Типи зміни вторинної структури	SNP	SNP	nst	SNP	SNP	SNP

Сиквенси і вторинні структури *S. cappadocica* KX757457 та KX757458 є однаковими і отримані з одного і того ж зразка. Дуже подібним до них є *S. supina*

KX757459, ці таксони характеризуються однонуклеотидними неідентифікованими вставками (N), що, ймовірно, є помилками сиквенування, і тому в роботі не аналізуються. Сиквенси *S. syreistschikowii*, *S. supina* та *S. spergulifolia* (KX852691) містять SNP.

*S. syreistschikowii* відрізняється від отриманого нами сиквенсу *S. supina* трьома сайтами, що містять SNP, від *S. supina* з Туреччини (KX757459) та обох сиквенсів *S. cappadocica* – двома SNP та однією nst у ITS1 (116.C→U) (рис. 8.1.1).

Таким чином, *S. syreistschikowii* та *S. supina* відрізняються лише nst та неоднозначно ідентифікованими нуклеотидами, що можуть бути інтерпретовані як SNP. Можливо, в еволюційній історії обох таксонів мали місце гібридизаційні події. Тим не менше, SNP не дозволяють розрізнити ці види. Крім того, М. М. Федорончук [94] зазначає, що диференційні ознаки, вказані П. А. Смирновим [83] – автором першоопису *S. syreistschikowii* (ширина листків, довжина чашечки та карпофору), не витримуються в обох цих видів. Всі ці дані свідчать на користь того, що *S. syreistschikowii* слід розглядати як молодший синонім *S. supina*.

Зразок KX852691, задепонований у GenBank як *S. spergulifolia*, в даній роботі розглядається як *S. supina*, оскільки *S. spergulifolia* s.str. поширена в Малій Азії, на Кавказі та Близькому Сході, а зразок KX852691 був зібраний на Балканах (Болгарія). Балкани є частиною ареалу *S. supina*. Крім того, в європейських виданнях [139, 226] *S. supina* розглядають як синонім *S. spergulifolia*, що і пояснює розгляд в даній роботі зразка KX852691 саме як *S. supina*. Хоча в інших працях [89, 142] зазначається, що зведення *S. supina* в молодший синонім *S. spergulifolia* є помилковим. Зразок KX852691 відрізняється від *S. syreistschikowii* наявністю двох сайтів з неоднозначно ідентифікованими нуклеотидами (107-й сайт ITS1 – К, 188-й сайт ITS2 – Y). Тобто, *S. supina* як з Болгарії, так і з України відрізняються від *S. syreistschikowii* лише сайтами з однонуклеотидним поліморфізмом.

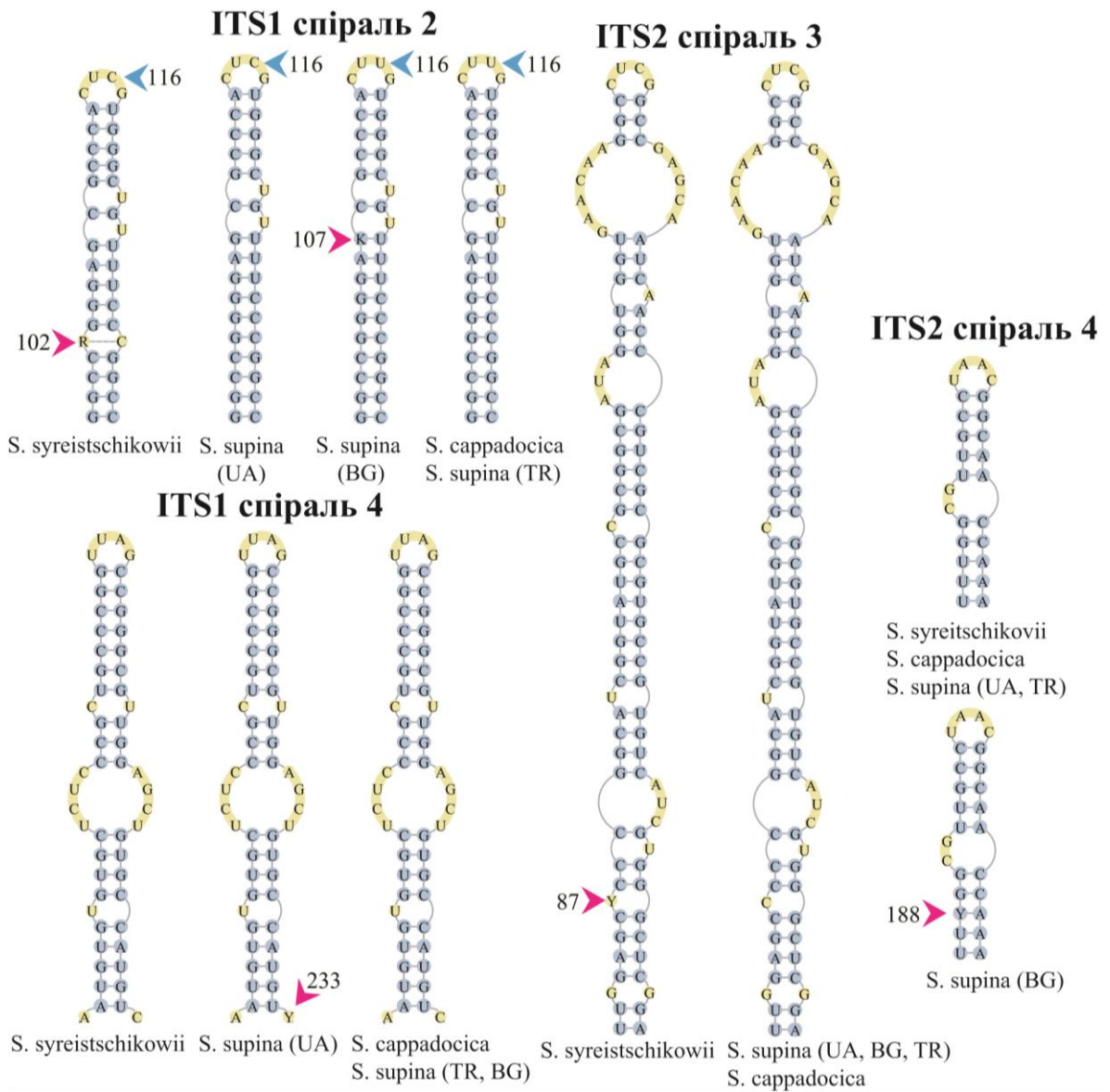


Рис. 8.1.1. Порівняння спіралей, що містять відміни, *Silene syreistschikowii* та близьких до нього видів. Рожевими стрілками позначено сайти з однонуклеотидним поліморфізмом. UA – зразок з України, BG – з Болгарії, TR – Туреччини

Крім того, *S. supina* за проведеним молекулярно-генетичним аналізом суттєво не відрізняється від *S. cappadocica*. Ймовірно, зразки, сиквенси яких пізніше були депоновані до GenBank як KX757457 та KX757458, були невірно ідентифікованими і насправді є *S. supina*. На користь цієї думки може свідчити той факт, що в NCBI наявні ще два сиквенси *S. cappadocica* (EF060224 та KX757451), які є ідентичними

між собою та суттєво відрізняються від KX757457 та KX757458 (вісім нуклеотидних замін та два інделі).

Проте сиквенси EF060224 та KX757451 насправді отримані з одного зразка, і будь-які дані стосовно місця збору чи дати відсутні [276]. Можливо, навпаки, саме цей зразок є невірно ідентифікованим. За результатами BLAST-пошуку він є близьким до *S. sisianica* KX757448 та *S. aucheriana* Boiss. KX757447 (99,1%), проте повністю не співпадає з жодним зразком, депонованим у GenBank.

Отже, у випадку правильної ідентифікації зразків KX757457 та KX757458, *S. cappadocica* є дуже близьким до *S. supina* і відміни у вторинній структурі не дозволяють їх розмежувати. У цьому випадку також необхідно провести більш детальні морфологічні та молекулярно-генетичні дослідження. До такого аналізу також варто залучити зразки *S. spergulifolia* s. str. (з Кавказу, Анатолії та Близького Сходу), який вважається близьким до *S. cappadocica*, проте будь-які нуклеотидні послідовності *S. spergulifolia* s. str. наразі відсутні.

## **8.2. Аналіз мікроморфологічних особливостей пилкових зерен, насінин та поверхні листкової пластинки**

**Паліноморфологічні особливості.** П. з. *S. syreistschikowii* (рис. 8.2.1) сфероїдальні, радіально-симетричні, багатопорові, середнього розміру, 29,28–34,24 (32,11±1,47) мкм в діаметрі. На кожному п. з. міститься від 23 до 32 пор. Пори чітко окреслені, округлі, діаметром 3,6–5,8 (4,59±0,65). Міжпорова відстань складає 4,4–8,2 (5,95±0,92) мкм. Пори закриті оперкульюмом, на якому міститься від 8 до 22 шипиків. Поверхня екзини дрібношипикувато-перфорована. Шипики загострені, ширококонічні, 0,25–0,47 (0,4±0,06) мкм заввишки та 0,33–0,69 (0,46±0,09) мкм завширшки. Перфорації округлі чи овальні, 0,15–0,54 мкм в діаметрі.

П. з. *S. supina* (див. рис. 8.2.1) радіально-симетричні, сфероїдальні, багатопорові, середнього розміру, діаметром 28,17–39,04 (32,31±3,79) мкм. Кількість пор на одному п. з. варіює в межах 25–33. Пори округлі, чітко окреслені, закриті

шипикуватим оперкулюмом, 3,3–4,3 ( $3,92 \pm 0,34$ ) мкм в діаметрі. На оперкулюмі міститься від 7 до 20 шипиків. Відстань між порами становить 3,8–9,1 ( $5,25 \pm 1$ ) мкм. Поверхня екзини дрібношипикувато-перфорована, інколи дрібношипикувата. Шипики ширококонічні, загострені, висотою 0,23–0,45 ( $0,31 \pm 0,05$ ) мкм та шириною 0,37–0,68 ( $0,5 \pm 0,08$ ) мкм. Діаметр перфорацій варіює в межах 0,19–0,76 мкм.

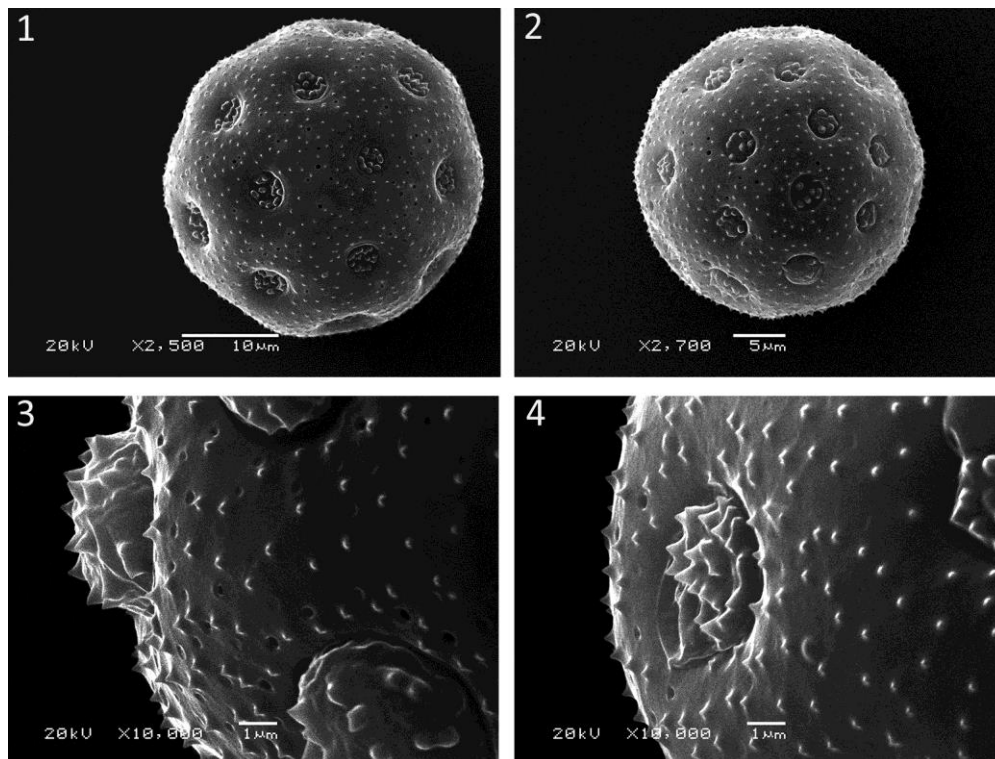


Рис. 8.2.1. СЕМ зображення пилкових зерен *Silene syreistschikowii* (1, 3) та *S. supina* (2, 4): 1, 2 – загальний вигляд; 3, 4 – пора

**Особливості мікроморфології насінин.** Проведені дослідження показали, що насінини обох видів подібні за розмірами та формою (рис. 8.2.2). Насінини мають округло-ниркоподібну форму, іноді дещо асиметричні. Спинка (дорзальна поверхня) досить широка, дугоподібно зігнута, містить (3) 4–5 рядів екзотестальних (поверхневих) клітин. Рубчик чітко виражений, розміщений вентрально, з невеликими латеральними складками. Насінини з латеральної поверхні сплюснені;

екзотестальні клітини, розташовані біля спинки, в обрисі витягнуті, проте ближче до рубчика стають меншими і майже ізодіаметричними.

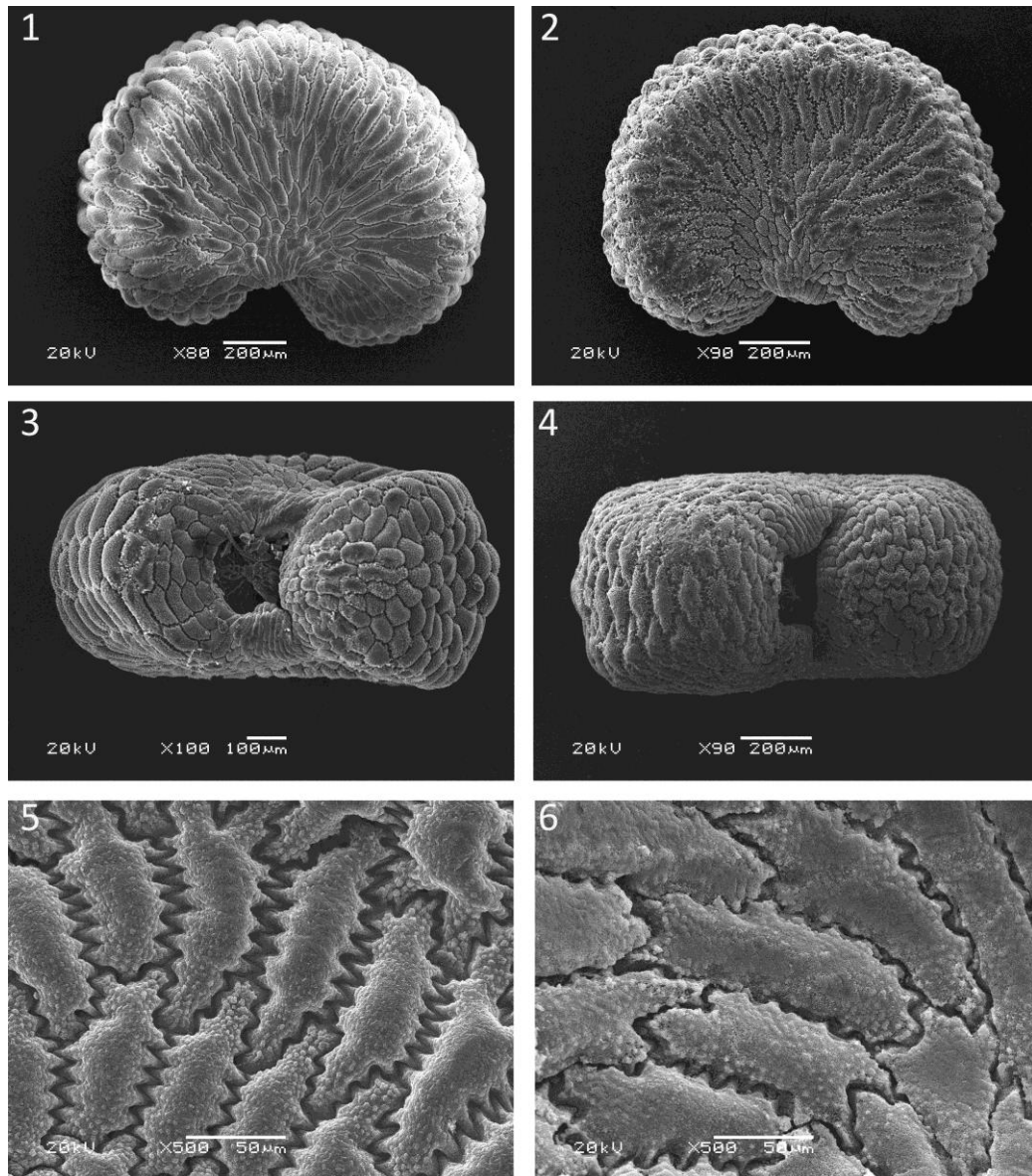


Рис. 8.2.2. СЕМ зображення насінин *Silene syreistschikowii* (1, 3, 5) та *S. supina* (2, 4, 6): 1, 2 – латеральна поверхня; 3, 4 – вигляд з боку рубчика; 5, 6 – клітини екзотести дистального ряду латеральної поверхні

Периклинальні поверхні цих клітин випуклі, гранулярні, без папіл. Антиклинальні стінки звивисті, звивистість у вигляді зубців найбільше виражена в

області спинки та дистальних рядах клітин латеральної поверхні, а найменше (межі клітин майже прямі) – з вентрального боку. Зубці ширококонічні, тупі.

Насінини *S. syreistschikowii* 760–1020 ( $876,74 \pm 66,16$ ) мкм завдовжки, 960–1310 ( $1171,79 \pm 75,29$ ) мкм завширшки. Відношення довжини до ширини насінини в середньому складає 0,75. Дорзальна поверхня насінини містить 4–5 рядів екзотестальних клітин. Екзотестальні клітини дистального ряду латеральної поверхні довжиною 146–201 ( $176,65 \pm 29,98$ ) мкм, шириною 42–58 ( $49,92 \pm 4,53$ ) мкм. Ці клітини мають 21–31 зубець довжиною 10–15,1 ( $12,47 \pm 1,44$ ) мкм та 8,5–12,3 ( $10,84 \pm 1$ ) мкм шириною.

Розмір насінин *S. supina* складає 700–1200 ( $851,12 \pm 128,84$ ) × 950–1490 ( $1173,67 \pm 154,99$ ) мкм. Співвідношення довжини та ширини насінини становить 0,71. Дорзальна поверхня насінини зазвичай містить 4–5 (дуже рідко 3) рядів клітин екзотести. Клітини дистального ряду латеральної поверхні витягнуті, 115–207 ( $169,77 \pm 27,67$ ) мкм завдовжки, 46–73 ( $60,22 \pm 6,16$ ) мкм завширшки. Зубці в кількості 20–29; 10,9–17,2 ( $14,39 \pm 1,56$ ) мкм завдовжки, 8,5–14,6 ( $11,82 \pm 1,72$ ) мкм завширшки.

**Особливості мікроморфології листкової пластинки.** Листкові пластинки досліджених видів (рис. 8.2.3) між собою подібні, амфістоматичні, з нижнього боку яких більш-менш чітко виражена лише одна (середня) жилка. Листки ксероморфні, краї часто загорнуті, а в поперечному перерізі листкова пластинка набуває дугоподібної форми. Часто абаксіальна поверхня має чітко виражені ребра та борозенки (т. зв. горбкувато-гребенеподібний тип рельєфу), що, ймовірно, призводить до редукції площі листка і, відповідно, зниження транспірації.

Опушення представлене простими волосками, трихоми тупо конусоподібні, проте інколи на адаксіальній поверхні волоски майже відсутні, а на жилці, зазвичай, трихоми довші та досить щільно розташовані. Кутикула на поверхні трихом грубобородавчата. Залозисті волоски не виявлені.

Продихи розташовані поодинокі, більш-менш рівномірно, на однаковому рівні з епідермальними клітинами. Поздовжня вісь більшості з них є паралельною до

середньої жилки листка. Продихи верхньої та нижньої епідерм приблизно однакового розміру. Продиховий апарат найчастіше діацитний (каріофілоїдний), проте досить часто продих оточений трьома клітинами, і, відповідно, належить до ранункулоїдного (аномоцитного) типу.

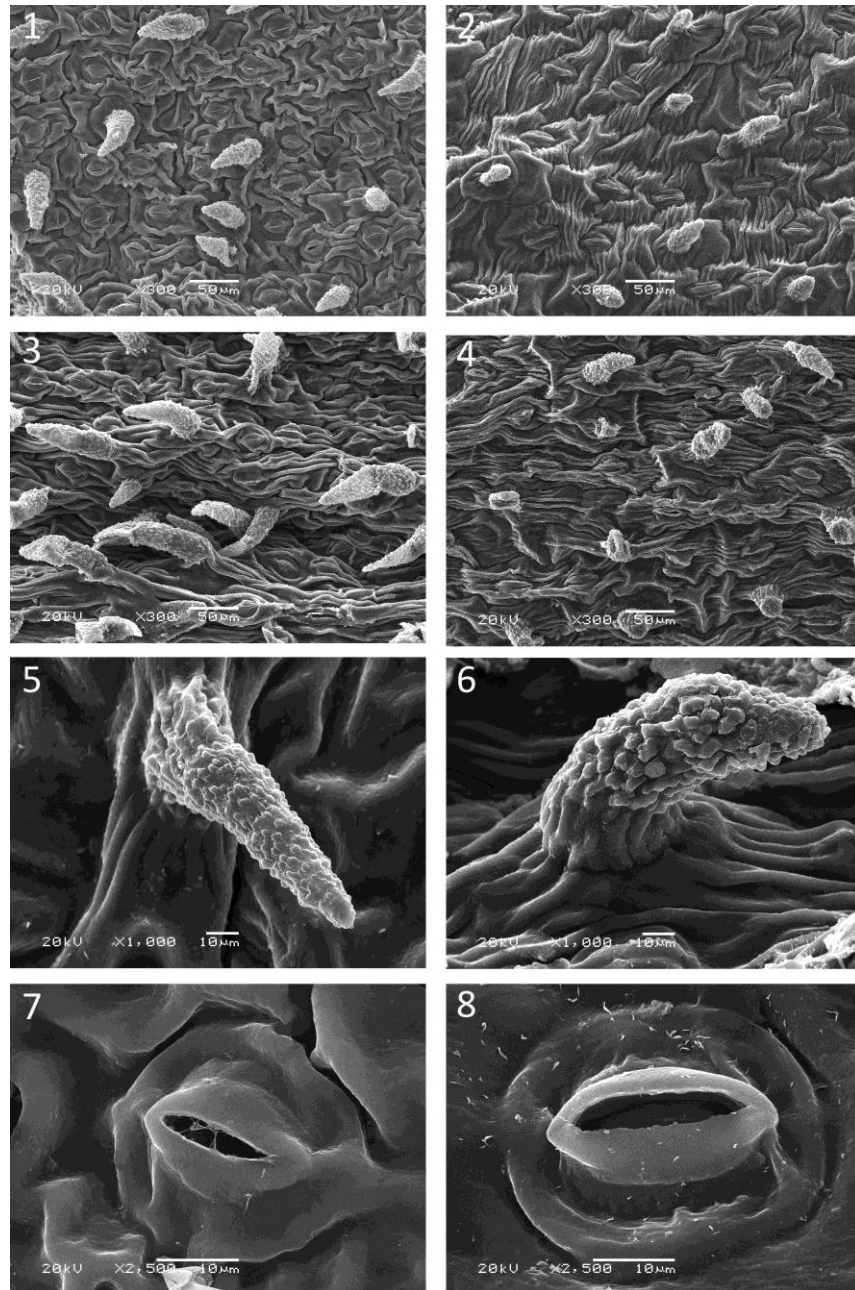


Рис. 8.2.3. СЕМ зображення поверхні листової пластинки *Silene syreistschikowii* (1, 3, 5, 7) та *S. supina* (2, 4, 6, 8): 1, 2 – епідерма (Ad); 3, 4 – епідерма (Ab); 5, 6 – трихоми (Ab); 7, 8 – продихи (Ad)

*S. syreistschikowii*. Адаксіальна поверхня слабо опушена або інколи майже гола, трихоми 44–89 ( $66,64 \pm 11,83$ ) мкм завдовжки та 19–39 ( $27,31 \pm 5,82$ ) мкм завширшки при основі. Епідермальні клітини в обрисі звивисті, 40–115 ( $66,54 \pm 17,44$ ) мкм завдовжки, 24–105 ( $55,77 \pm 20,01$ ) мкм завширшки. Продихи овальні чи округло-овальні, розміром 31–44 ( $37,61 \pm 3,39$ )  $\times$  22–34 ( $26,96 \pm 3,02$ ) мкм.

Абаксіальна поверхня (рис. 8.2.3: 3) завжди опушена. Трихоми дещо довші, ніж на адаксіальній поверхні, а саме – 58–114 ( $82,99 \pm 17,34$ ) мкм, завширшки 23–43 ( $33,19 \pm 4,85$ ). Основні клітини епідерми довжиною 52–99 ( $68,19 \pm 13,54$ ) мкм, шириною 30–105 ( $51,3 \pm 16,01$ ), в обрисі звивисті. Продихи овальні, 29–45 ( $36,18 \pm 4,1$ ) мкм завдовжки, 19–27 ( $23,21 \pm 2,32$ ) мкм завширшки.

*S. supina*. Адаксіальна поверхня опушена, інколи гола, волоски 35–67 ( $48,87 \pm 8,1$ ) мкм довжиною, ширина при основі складає 17–46 ( $27,51 \pm 6,67$ ) мкм. Основні клітини епідерми в обрисі звивисті чи округло-звивисті, завдовжки 36–105 ( $61,34 \pm 15,39$ ) мкм, завширшки 23–73 ( $46,03 \pm 12,49$ ) мкм. Продихи овальні або округло-овальні, 32–47 ( $38,64 \pm 3,61$ ) мкм завдовжки, 19–37 мкм завширшки ( $28,2 \pm 4,81$ ).

Трихоми абаксіальної поверхні 31–100 ( $59,75 \pm 14,61$ ) мкм завдовжки, 18–61 ( $33,05 \pm 8,17$ ) мкм завширшки. Епідермальні клітини в обрисі від округло-звивистих до звивистих, завдовжки 46–108 ( $72,24 \pm 15,14$ ) мкм, завширшки 29–59 ( $44,53 \pm 8,41$ ) мкм. Продихи за формою варіюють від овальних до округло-овальних, розміром 29–47 ( $38,74 \pm 3,8$ )  $\times$  20–34 ( $25,77 \pm 3,44$ ) мкм.

Таким чином, у результаті проведеного порівняльного мікроморфологічного дослідження п. з., насінин та поверхні листкових пластинок *S. syreistschikowii* та *S. supina* нами не виявлено суттєвих ознак, які б дозволили розмежувати ці види. Встановлено лише незначні морфометричні відмінності у мікроморфології п. з. (діаметр пор, відстань між порами, діаметр перфорацій екзини), насінини (ширина клітин екзотести дистального ряду латеральної поверхні) та листкових пластинок

(довжина волосків – Ad, Ab; розмір продохів – Ab, ширина епідермальних клітин – Ad).

Отже, суттєвих мікроморфологічних чи молекулярно-генетичних ознак, які б дозволили розмежувати *S. syreistschikowii* та *S. supina* нами не виявлено. Отже, підтверджується гіпотеза про те, що *S. syreistschikowii* слід розглядати як молодший синонім *S. supina*.

При написанні цього розділу були використані наступні посилання:

50. Мартинюк В. О. Питання таксономічного статусу *Silene syreistschikowii* (Caryophyllaceae) за результатами аналізу вторинних структур ITS1- та ITS2- послідовностей / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, І. Ю. Костіков // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: матер. V міжнар. конф. (25–28 червня 2018 р.). – Херсон, 2018. – С. 58–61.

51. Мартинюк В. О. Порівняльний аналіз мікроморфологічних особливостей близьких видів – *Silene syreistschikowii* та *S. supina* (Caryophyllaceae) / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Науковий вісник Чернівецького університету. – 2018. – Т. 10, № 1. – С.84–93.

## РОЗДІЛ 9

### МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ІНШИХ РАРИТЕТНИХ ВИДІВ ТРИБИ *SILENEAE*

#### 9.1. *Silene zawadzki* Herbich

До порівняльного аналізу залучені сиквенси з GenBank, близькі за результатами BLAST-пошуку до отриманої нами послідовності *S. zawadzki*. Загалом у вирівняній вибірці виявлено 35 варіабельних сайтів, з них 19 – у ITS1-послідовості, 15 – у ITS2 та один – у 5,8S.

**За вторинною структурою ITS1-послідовості** (рис. Б 8) всі сиквенси *S. zawadzki* є ідентичними. Найбільш суттєві сайти, що відрізняють *S. zawadzki* від інших таксонів представлені у табл. 9.1.1. Сиквенси *S. zawadzki* суттєво відрізняються від інших таксонів наявністю sst у апікальній частині другої (114.C→A) спіралі. Решта унікальних відмін, що характеризують цей вид, є менш суттєвими і представлені nst (39.U→A, 61.C→U, 118.C→G, 152.A→G, 182.G→A).

Порівняно велику кількість унікальних відмін має *S. nigrescens* (X86858). Серед них найважливішими є дві sst: у першій спіралі (83.C→G, 87.U→A) та одна hCBC у четвертій спіралі (190.A→G). Менш суттєвими є nst, що зосереджені в одноланцюговій ділянці між другою та третьою спіралями (140.C→U, 145.A→C). Одну унікальну відміну, представлену nst (236.U→C) в одноланцюговій ділянці між четвертою спіраллю та послідовністю 5,8S, має також *S. occidentalis* (KX757349).

Хоча зразки *S. uralensis* на перший погляд здаються гетерогенними, відміни між ними є несуттєвими. Більшість відмін представлена nst (65.C→U, 73.C→U, 84.C→U, 208.U→C). Ще два таксони характеризуються наявністю сайтів з неоднозначно ідентифікованими нуклеотидами: зразки з Норвегії KX757347 (152.R) та з Аляски KX757344 (206.R).

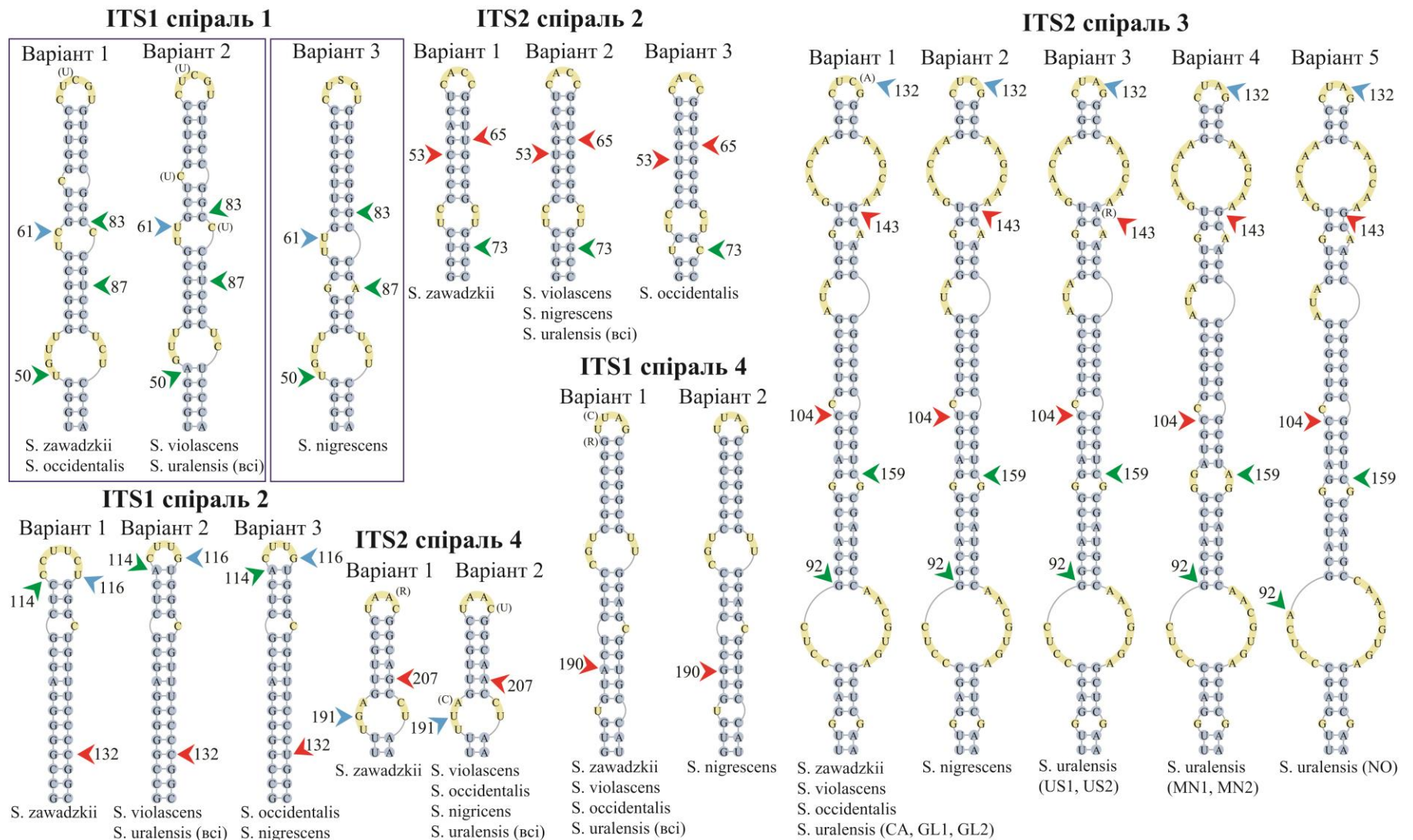


Рис. 9.1.1. Варіанти вторинних структур спіралей ITS1 та ITS2-послідовностей *Silene zawadzkyi*. Червоними стрілками позначено hCBC, зеленими – sst, блакитними – nst. CA – зразок з Канади (KX757345), GL1 та GL2 – з Гренландії (KX757342 та AJ831784), US1 та US2 – зі США (AJ831781 та KX757344), MN1 та MN2 – з Монголії (KX757346 та AJ831785), NO – Норвегії (KX757347)

**Найбільш інформативні варіабельні сайти ITS1-послідовностей  
досліджених таксонів**

Назва таксону	Код доступу в GenBank	Номер сайту					
		50	83	87	114	132	190
<i>S. zawadzki</i>	MH333104	U	C	U	C	C	A
	KX757364	U	C	U	C	C	A
	KX757363	U	C	U	C	C	A
<i>S. violascens</i>	KX757343	A	C	U	A	U	A
<i>S. occidentalis</i>	KX757349	U	C	U	A	C	A
<i>S. nigrescens</i>	X86858	U	G	A	A	C	G
<i>S. uralensis</i>	KX757345	A	C	U	A	U	A
	KX757342	A	C	U	A	U	A
	AJ831784	A	C	U	A	U	A
	AJ831781	A	C	U	A	U	A
	KX757344	A	C	U	A	U	A
	KX757346	A	C	U	A	U	A
	AJ831785	A	C	U	A	U	A
	KX757347	A	C	U	A	U	A
Тип зміни вторинної структури		sst	sst	sst	sst	hCBC	hCBC

За вторинною структурою ITS2-послідовності (рис. Б 17), оригінальний сиквенс *S. zawadzki* є ідентичним до KX757364. Сиквенс KX757363 цього ж виду відрізняється наявністю лише одного сайту з SNP (201.A→R). Найбільш суттєві сайти, що відрізняють цей таксон від інших представлені у табл. 9.1.2. Вторинні структури зразків *S. zawadzki* відрізняються від решти таксонів вибірки наявністю трьох hCBC: дві розташовані у другій спіралі (53.C–G→U–G, 65.G–U→G–C), а третя

– у четверній спіралі (207.U–G→U–A). Крім того, зразки *S. zawadzki* відрізняються від інших таксонів nst в першій (13.G→A) та четвертій (191.G→U) спіралях.

*Silene occidentalis* (KX757349) відрізняється від решти таксонів наявністю заміни, що призводить до порушення у вторинній структурі базальної частини другої спіралі (73.G→C) та двох nst (192.A→C, 202.C→U). *Silene nigrescens* (X86858) характеризується наявністю унікальної hCBC в третій спіралі (104.C–G→U–G).

Таблиця 9.1.2

**Найбільш інформативні варіабельні сайти ITS2-послідовностей  
досліджених таксонів**

Назва таксону	Код доступу в GenBank	Номер сайту							
		53	65	73	92	104	143	159	207
<i>S. zawadzki</i>	MH333104	C	U	G	G	C	G	C	G
	KX757364	C	U	G	G	C	G	C	G
	KX757363	C	U	G	G	C	G	C	G
<i>S. violascens</i>	KX757343	U	C	G	G	C	G	C	A
<i>S. occidentalis</i>	KX757349	U	C	C	G	C	G	C	A
<i>S. nigrescens</i>	X86858	U	C	G	G	U	G	C	A
<i>S. uralensis</i>	KX757345	U	C	G	G	C	G	C	A
	KX757342	U	C	G	G	C	G	C	A
	AJ831784	U	C	G	G	C	G	C	A
	AJ831781	U	C	G	G	C	A	C	A
	KX757344	U	C	G	G	C	R	C	A
	KX757346	U	C	G	G	C	G	A	A
	AJ831785	U	C	G	G	C	G	A	A
	KX757347	U	C	G	A	C	G	C	A
Тип зміни вторинної структури		hCBC	hCBC	sst	sst	hCBC	hCBC	sst	hCBC

Зразки *S. uralensis* за вторинною структурою ITS2-послідовності виявилися гетерогенними. Зокрема, зразок з Норвегії (KX757347) відрізняється наявністю sst (92.G→A), зразки з Монголії (KX757346 та AJ831785) – sst (159.C→A), один зі зразків з Аляски (AJ831781) – hCBC (143.U–G→U–A). Крім того, у зразка з Канади (KX757345) порівняно з іншими зразками *S. uralensis* наявна nst (23.C→A), а у зразка з Аляски – неоднозначно ідентифікований нуклеотид (143.R).

Крім відмін у вторинних структурах ITS1 та ITS2, зразки вибірки також відрізняються sst у спіралі В8 послідовності 5,8S (рис. Б 21). Ця відміна (135.G→U) призводить до порушення вторинної структури спіралі (рис. 9.1.2).

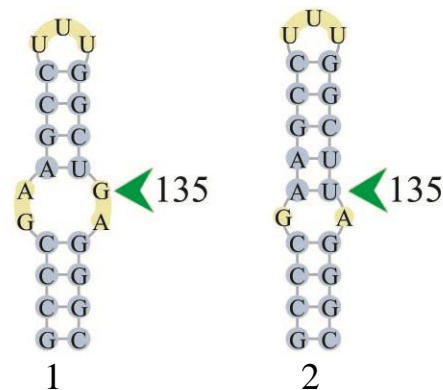


Рис. 9.1.2. Вторинні структури спіралі В8 гену 5,8S *Silene zawadzki* (1) та близьких видів – *S. violascens*, *S. occidentalis*, *S. nigrescens* та *S. uralensis* (2). Зеленими стрілками позначено sst

Результати порівняльного аналізу вторинних структур транскриптів ITS1 та ITS2 показали, що у послідовності ITS1 існує по три варіанти укладки першої та другої спіралей та два варіанти – четвертої. У послідовності ITS2 виявлено три варіанти укладки першої, п'ять – третьої та два – четвертої спіралей. Відповідно варіантів укладки спіралей, всі досліджені нами зразки розділяються на сім ОТО (табл. 9.1.3).

**Варіанти вторинних структур спіралей ITS1 і ITS2 послідовностей та операційні таксономічні одиниці, що їм відповідають**

Назва таксону	Код доступу в GenBank	ITS1			ITS2			ОТО
		h 1	h 2	h 4	h 2	h 3	h 4	
<i>S. zawadzki</i>	MH333104	вар. 1	вар. 1	вар. 1	вар. 1	вар. 1	вар. 1	ОТО1
	KX757364							
	KX757363							
<i>S. occidentalis</i>	KX757349		вар. 3		Вар. 3	вар. 1	вар. 2	ОТО2
<i>S. violascens</i>	KX757343							
<i>S. uralensis</i>	KX757345	вар. 2	вар. 2	вар. 1	вар. 2	вар. 3	вар. 2	ОТО3
	KX757342							
	AJ831784							
	AJ831781							
	KX757344							
	KX757346							
	AJ831785							
KX757347	вар. 4							
	вар. 5							
<i>S. nigrescens</i>	X86858	вар. 3	вар. 3	вар. 2		вар. 2		ОТО7

Примітки: h – спіраль, вар. – варіант

Отже, до першої ОТО відносяться всі нуклеотидні послідовності *S. zawadzki*. Отриманий нами сиквенс цього виду є ідентичним до KX757364, а зразок KX757363 відрізняється від них лише одним неоднозначно ідентифікованим нуклеотидом. Всі інші таксони досить суттєво відрізняються від *S. zawadzki*. Крім того, наявність структурної заміни у 5,8S послідовності ще більше підкреслює відокремленість

*S. zawadzki*. Отже, карпатський ендем *S. zawadzki* характеризується унікальними і досить суттєвими відмінами порівняно з іншими близькими видами.

Друга ОТО представлена зразком *S. occidentalis*, що є ендемом Каліфорнії [236]. Цей вид досить помітно відрізняється від *S. zawadzki*, оскільки має довші стебла (30–60, а не 13–35 см) багатоквіткові суцвіття (9–25-квіткові, а не 1–9), циліндричну чашечку з 10 жилками (а не здуту з 20-ма), рожеві пелюстки (а не білі) з 4-роздільною (а не 2-роздільною) пластинкою; подібними морфологічними ознаками цих видів є фактично лише наявність прикореневої розетки лисків та привіночка [34, 69, 98, 236, 306]. Крім того, *S. occidentalis* має 48 хромосом у диплоїдному наборі [236], а *S. zawadzki* – 24 [105].

До третьої ОТО відносяться *S. violascens* (bas. *Gastrolychnis violasces* Tolm.) та частина зразків *S. uralensis* (bas. *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. Et Kozh., *Gastrolychnis uralensis* Rupr.). Останній є майже циркумполярним арктичним видом, також зростає в Скандинавських горах, Гімалаях, на Уралі, Камчатці, в Алтаї, в горах Центральної та Середньої Азії [2, 98, 139, 236]. Цей вид не витримує перезволоження і найчастіше зростає на схилах [2]. *Silene violascens*, навпаки, трапляється переважно на болотах та по берегах річок виключно в субарктичній Якутії [2]. Цей вид вважається близьким до попереднього і був описаний на основі його варіації – *Lychnis apetala* var. *elatior* Trautv. [2]. Крім того, аналіз морфологічних описів цих видів за літературними даними [2, 99, 109, 139, 236] не дозволив знайти чітких відмін. Зокрема, в *S. uralensis* стебло опушене, рідше голе, прикореневі листки голі чи опушені, по краю війчасті 1–13 см завдовжки, стеблових лисків 1–5 пар, довжиною 0,1–4 см, квітки зазвичай поодинокі, чашечка 11–18 × 6–13 мм, віночок рожевий, пурпуровий чи червоний. В *S. violascens* стебло голе, прикореневі листки 3–5 см завдовжки, голі, стеблових листків 2–3 пари, довжиною 1,5–2 см, квітки поодинокі або зібрані по 2–3, чашечка 10–11 мм завдовжки та до 5 мм завширшки, віночок ліловий. Тобто, більшість морфологічних ознак перекриваються. Крім того, *S. violascens* лише одним nst (173.U→C в ITS1)

відрізняється від зразків *S. uralensis* з Аляски і також одним nst (23.A→C в ITS2) від зразка з Канади. Ареали цих таксонів теж перекриваються. Ймовірно, виділення *S. violascens* як окремого виду є недоцільним.

*Silene uralensis* є досить мінливим таксоном, в ньому розглядають кілька підвидів, деякі автори виділяють окремі види [2, 109, 236]. Очевидно, варіабельністю виду та географічною ізольованістю певних частин ареалу можна пояснити той факт, що зразки *S. uralensis* належать до різних ОТО: зразки з Канади та Гренландії – ОТО3, Аляски – ОТО4, Монголії – ОТО5, Норвегії – ОТО6. Один зі зразків з Аляски (KX757344) має неоднозначно ідентифікований нуклеотид (206.R) і, відповідно, займає проміжне положення між ОТО4 і ОТО5. *Silene uralensis* має деякі риси морфологічної подібності до *S. zawadzki*: обидва види характеризуються приблизно однаковою висотою стебла, наявністю прикореневої розетки листків, здутою чашечкою з анастомозуючими жилками [109, 236].

До ОТО7 відноситься *S. nigrescens*, що поширений в Гімалаях (Китай, Індія, Непал, М'янма) [117, 138]. *Silene nigrescens* морфологічно дещо нагадує *S. uralensis*, оскільки також має прикореневу розетку листків; поникаючі поодинокі квітки; опушену залозистими трихомами здуту чашечку з 10-ма темними анастомозуючими жилками, пелюстки, що слабо видаються з чашечки зі слабкою виїмкою на верхівці [109, 117, 138, 236], проте чітко відрізняється від *S. zawadzki*.

## 9.2. *Silene cretacea* Fisch. ex Spreng.

До порівняльного аналізу залучені сиквенси, близькі до *S. cretacea* за результатами BLAST-пошуку. Вторинні структури послідовностей ITS1, ITS2 та 5,8S наведені на рис. Б 3, Б 11, Б 19, відповідно.

Загалом у вирівняній вибірці всіх досліджуваних послідовностей виявлено 24 варіабельних сайти, з них 13 – у послідовності ITS1, 9 – у послідовності ITS2 та 2 – у 5,8S. Порівняльний аналіз спіралей з відмінами представлений на рис. 9.2.1.

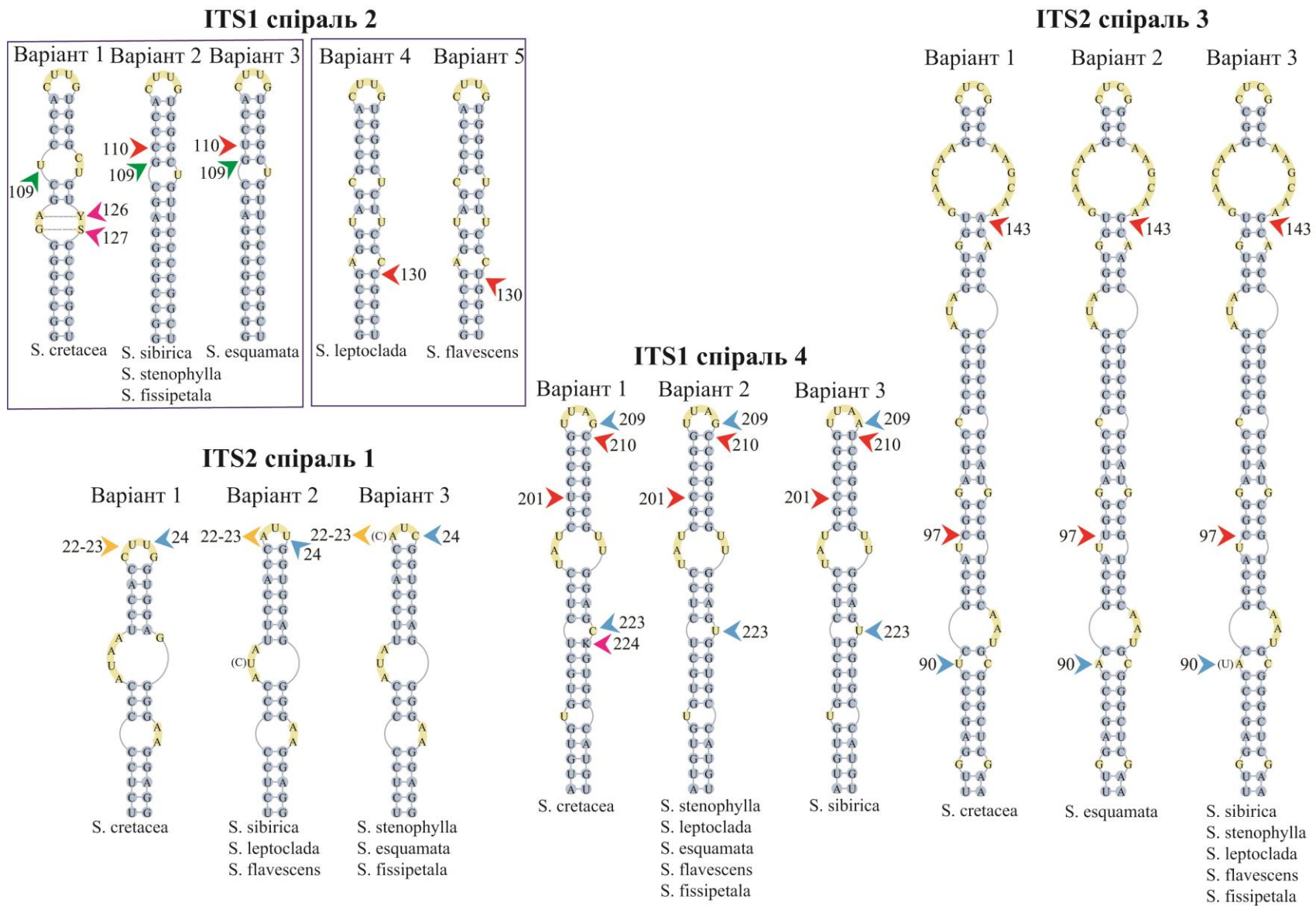


Рис. 9.2.1. Варіанти вторинних структур спіралей ITS1 та ITS2-послідовностей *S. cretacea* та близьких до нього таксонів. Червоними стрілками позначено hCBC, блакитними – nst, зеленими – sst, жовтими – індель, рожевими – SNP

Всі три сиквенси *S. leptoclada* (KX757520, KX757517, KF267892) з GenBank є ідентичними за досліджуваними нуклеотидними послідовностями.

**Вторинна структура ITS1-послідовності.** Найбільш інформативні варіабельні сайти представлені у табл. 9.2.1. За вторинною структурою другої спіралі вибірка розділяється на п'ять варіантів.

Таблиця 9.2.1

**Найбільш інформативні варіабельні сайти ITS1-послідовності  
*S. cretacea* та інших досліджених таксонів**

Назва таксону	Код доступу GenBank	Номер сайту в послідовності ITS1						
		103	105–106	109	110	130	201	210
<i>S. cretacea</i>	MH340547	G	–	U	C	C	U	C
<i>S. sibirica</i>	JX274521	G	–	G	C	C	C	U
<i>S. stenophylla</i>	KX757536	G	–	G	C	C	C	C
<i>S. leptoclada</i>	KX757520	A	U	G	C	C	C	C
	KX757517	A	U	G	C	C	C	C
	KF267892	A	U	G	C	C	C	C
<i>S. esquamata</i>	KX757528	G	–	G	U	C	C	C
<i>S. flavescens</i>	KX757516	A	U	G	C	U	C	C
<i>S. fissipetala</i>	KX757529	G	–	G	C	C	C	C
Тип зміни структури		sst	індель	sst	hCBC	hCBC	hCBC	hCBC

Наявність інделю між 105-м та 106-м сайтами та sst у 103-му призводить до іншої укладки спіралі. Відповідно, всі досліджувані таксони розділяються на дві групи. До першої входять *S. cretacea*, *S. sibirica*, *S. stenophylla*, *S. fissipetala* та *S. esquamata*, при чому останній відділяється за наявністю напівкомпенсаторної заміни у 110-му сайті (C–G→U–G). *Silene cretacea* суттєво відрізняється від таксонів

першої групи наявністю sst у 109-му сайті (U→G). До другої групи входять *S. leptoclada* та *S. flavescens*, які розрізняються за наявністю hCBC у 130-ій позиції (G–C→G–U). За четвертою спіраллю від решти видів вибірки відрізняється *S. sibirica* за наявністю напівкомпенсаторної заміни у 210-му сайті (G–C→G–U), а також nst в апікальній частині спіралі (209.G→A). *Silene cretacea* за четвертою спіраллю відрізняється наявністю hCBC (U→C) у 201-му сайті.

Решта відмін є менш вагомими і представлені замінами в одноланцюгових ділянках (петлях). *Silene leptoclada* та *S. flavescens* відрізняються від решти таксонів в апікальній петлі додаткової спіралі В – (34. C→U); *S. stenophylla*, *S. esquamata* та *S. fissipetala* – заміною в першій спіралі (84. C→U); *S. cretacea* – заміною в четвертій спіралі (223. C→U); *S. esquamata* та *S. fissipetala* – в одноланцюговій ділянці між останньою четвертою спіраллю та початком 5,8S.

Унікальною заміною, що не призводить до порушення вторинної структури відрізняються сиквенси *S. leptoclada* (65. C→U). *Silene sibirica* відрізняється від решти досліджуваних таксонів наявністю nst у одноланцюговій ділянці, що розмежовує додаткову спіраль В від першої основної (42. C→A). Унікальною nst у четвертій спіралі характеризується також *S. cretacea* (223. C→U).

**Вторинна структура ITS2-послідовності.** Найбільш інформативні варіабельні сайти представлені у табл. 9.2.2. Індель між 22-м та 23-м сайтами ITS2-послідовності призводить до структурної зміни в апікальній частині першої спіралі. Крім того, у 16-му сайті (A→U) наявна sst, що відрізняє *S. cretacea* від решти таксонів. Відповідно до цих відмін, існує три варіанти першої спіралі. Перший варіант представлений *S. cretacea*, другий – *S. sibirica*, *S. leptoclada* та *S. flavescens*. Третій варіант характерний для *S. stenophylla*, *S. esquamata* та *S. fissipetala*. Крім того, останній варіант додатково відрізняється від решти наявністю nst в апікальній петлі (24.U→C).

Відміни у третій спіралі пов'язані, в першу чергу, з наявністю двох напівкомпенсаторних заміни (97.C–G→U–G, 143.U–A→U–G). Відповідно, вибірка

розділяється на три варіанти: перший характерний для *S. cretacea*, другий – для *S. esquamata*, а третій – для всіх інших таксонів.

Таблиця 9.2.2

**Найбільш інформативні варіабельні сайти ITS2-послідовності  
*S. cretacea* та інших досліджених таксонів**

Назва таксону	Код доступу GenBank	Номер сайту			
		16	22–23	97	143
<i>S. cretacea</i>	MH340547	A	–	C	A
<i>S. sibirica</i>	JX274521	U	–	C	G
<i>S. stenophylla</i>	KX757536	U	C	C	G
<i>S. leptoclada</i>	KX757520	U	–	C	G
	KX757517	U	–	C	G
	KF267892	U	–	C	G
<i>S. esquamata</i>	KX757528	U	A	U	G
<i>S. flavescens</i>	KX757516	U	–	C	G
<i>S. fissipetala</i>	KX757529	U	A	C	G
Тип зміни вторинної структури		sst	індель	hCBC	hCBC

Решта відмін є менш суттєвими і представлені виключно nst. Зокрема, *S. cretacea* та *S. sibirica* відрізняються від решти таксонів за 90-ою позицією (U→A), *S. cretacea* та *S. esquamata* – за 192-ою (U→C). Унікальні nst наявні в сайтах 16 та 199 відрізняють від решти вибірки *S. cretacea* та *S. fissipetala*, відповідно.

**Вторинна структура 5,8S.** Крім того, варіабельні сайти виявлені також у послідовності гену 5,8S, що накопичує мутації досить повільно [201]. Унікальною nst характеризується в апікальній петлі третьої (B8) спіралі характеризується *S. sibirica* (129.C→U) (рис. 9.2.2). Заміна у 127-ій позиції цієї ж спіралі (U–G→C–G)

є напівкомпенсаторною і вважається більш суттєвою. Вона відрізняє *S. stenophylla*, *S. esquamata* та *S. fissipetala* від решти досліджуваних таксонів. Спіраль В8 вважається найбільш варіабельною порівняно з іншими [66, 180]. Проте наявність відміни у 5,8S свідчить про відокремленість наведених вище таксонів.

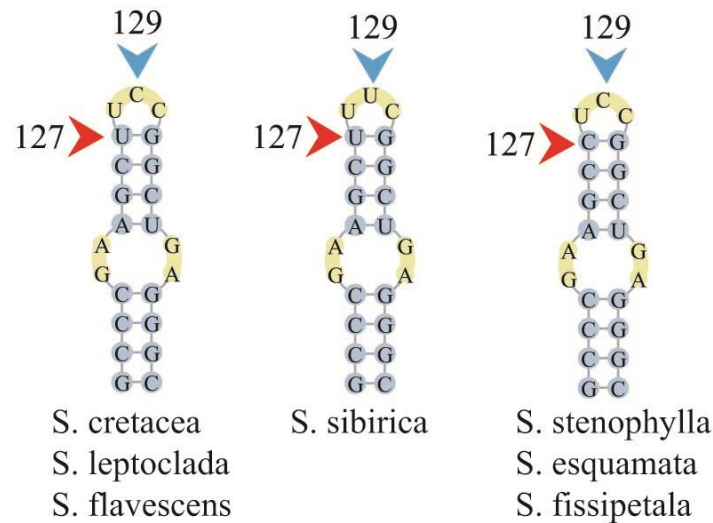


Рис. 9.2.2. Вторинні структури спіралі В8 гену 5,8S *Silene cretacea* та близьких видів. Червоними стрілками позначено hCBC, блакитними – nst

Таким чином, проведений аналіз вторинних структур показав, що існує чотири варіанти укладки першої спіралі та два – четвертої для послідовності ITS1, а для послідовності ITS2 – три варіанти першої та три – третьої. Відповідно до цих варіантів, всі досліджені нами таксони розділяються на шість ОТО (табл. 9.2.3).

Перша ОТО представлена ендемічним видом *S. cretacea*. Відокремленість його від усіх інших близьких таксонів підтверджується наявністю sst та hCBC у послідовності ITS2. Ці заміни є суттєвими і дозволяють розглядати *S. cretacea* як відмінний від решти таксонів вид.

До другої ОТО відноситься *S. sibirica*. Її характерною особливістю є наявність напівкомпенсаторної заміни у четвертій спіралі ITS1. Цей вид поширений на півдні Східної Європи та Західного Сибіру, в північній частині Середньої Азії; в Україні –

на півдні Лісостепу та півночі Степу [34, 98, 109, 236]. *Silene sibirica* характеризується дрібними, інколи одностатевими квітками [98, 236] і за деякими авторами [93, 98] відноситься до роду *Otites* (як *Otites sibirica* (L.) Raf.).

Таблиця 9.2.3

**Варіанти вторинних структур спіралей ITS1 і ITS2 послідовностей та операційні таксономічні одиниці, що їм відповідають**

Назва таксону та код доступу GenBank	ITS1		ITS2		ОТО
	спіраль 2	спіраль 4	спіраль 1	спіраль 3	
<i>S. cretacea</i> MH340547	варіант 1	варіант 1	варіант 1	варіант 1	ОТО1
<i>S. sibirica</i> JX274521	варіант 2	варіант 3	варіант 2	варіант 3	ОТО2
<i>S. stenophylla</i> KX757536		варіант 3	варіант 3		ОТО3
<i>S. fissipetala</i> KX757529					ОТО4
<i>S. esquamata</i> KX757528		варіант 3	варіант 2	варіант 2	ОТО5
<i>S. leptoclada</i> KX757520, KX757517, KF267892		варіант 4		варіант 2	варіант 3
<i>S. flavescens</i> KX757516	варіант 5				

До третьої ОТО належать *S. stenophylla* та *S. fissipetala*. Перший вид зростає в Арктичній тундрі, Східному Сибіру, Далекому Сході та на півночі Японії [24, 109, 300], другий – в Китаї, в т. ч. на о. Тайвань [117, 305]. Ці види здаються різними за габітусом: розрізняються за висотою стебла (до 22 см у *S. stenophylla*, до 80 (100) см у *S. fissipetala*), чашечкою (здута / вузько трубчаста), карпофором (опушений / голий), привіночком (відсутній / представлений короткими зубчиками) [24, 109, 117]. Проте існує також ряд ознак, що зближують ці види: війчасті по краю приквітки та листки, сильно розсічена пластинка пелюстки, фіолетово-рожевувате забарвлення віночка [109, 117, 300]. Отже, ці види є в деякій мірі близькими.

ОТО4 включає лише *S. esquamata*, що має унікальні hCBC в другій спіралі ITS1-послідовності та в третій спіралі ITS2. Цей вид поширений в центральній та південній частинах Китаю [117].

До п'ятої ОТО відносяться зразки *S. leptoclada*, які є ідентичними між собою. Цей вид є ендемом Туреччини і зростає в горах (600–1700 м н. р. м.) на кам'янистих місцях [157].

До останньої, шостої ОТО належить *S. flavescens*. Цей вид поширений в Балканських горах, Румунії та Угорщині [125, 139]. *Silene flavescens* має ряд подібних морфологічних ознак з *S. cretacea*, оскільки теж має дерев'янисте кореневище, коротко опушені в нижній частині та клейкі в верхній частині стебла, поодинокі чи парні квітки, жовтуватий віночок, двороздільну пластинку пелюстки [34, 139]. Проте, у *S. flavescens*, на відміну від *S. cretacea*, листки лопатчасті, чашечка опушена, наявний привіночок, а пластинка пелюстки розділена лише до половини, а не до основи [34, 139].

Зважаючи на те, що отриманий сиквенс *S. cretacea* характеризується значною кількістю сайтів з однонуклеотидним поліморфізмом (чотири сайти, що розташовані виключно в ITS1), доцільно припустити, що цей вид можливо має складну еволюційну історію, пов'язану з гібридизацією та, ймовірно, інтрогресією. Проте не виключено, що ці поліморфні позиції є ознаками відсутності проявів узгодженої еволюції між окремими копіями кластеру рРНК.

Отже, *S. cretacea* суттєво відрізняється від інших досліджуваних таксонів за вторинною структурою як ITS1, так і ITS2. Крім того, види, які є найбільш подібними до нього за результатами BLAST-пошуку, досить сильно відрізняються за габітусом і відносяться до різних секцій. Ці дані свідчать на користь унікальності ендемічного *S. cretacea*.

### 9.3. *Silene jailensis* N. I. Rubtzov

До порівняльного аналізу залучені сиквенси, близькі до *S. jailensis* за результатами BLAST-пошуку. Загалом у вирівняній вибірці всіх досліджуваних послідовностей виявлено п'ять варіабельних сайтів (табл. 9.3.1). Види вибірки розрізняються за двома sst, двома nst, інделем та сайтами, що містять SNP (рис. 9.3.1).

Таблиця 9.3.1

Варіабельні сайти ITS2-послідовності *S. jailensis* та близьких таксонів

Назва таксону	Код доступу в GenBank	Номер сайту в послідовності ITS2					
		14	99	167	168	188	202
<i>S. jailensis</i>	MK084861	U	K	R	C	U	R
<i>S. brevistaminea</i>	EF060253 - AF1	U	G	A	C	U	G
	KX757444 - AF2	U	G	A	C	U	G
	KX757434 - AF3	U	G	A	C	C	G
<i>S. gertraudiae</i>	KX757454	U	G	A	C	Y	G
<i>S. sisianica</i>	KX757448	A	G	G	C	U	G
<i>S. erysimifolia</i>	KX757440	U	G	A	C	C	G
<i>S. caryophylloides</i>	KX757438 - TR	U	U	A	C	C	G
	KX757460 - SE	U	U	G	Y	Y	G
<i>S. eriocalycina</i>	KX757432	U	G	A	C	C	G
<i>S. dieterlei</i>	KX757431	U	G	A	C	C	G
<i>S. albescens</i>	KX757430	U	G	A	C	C	G
<i>S. rhynocarpa</i>	KU170064	U	U	A	C	–	G
Тип зміни вторинної структури		nst	sst, SNP	nst, SNP	SNP	sst, індель, SNP	SNP

Примітки: AF1, AF2, AF3 – зразки *S. brevistaminea* з Афганістану, TR – зразок *S. caryophylloides* з Туреччини, SE – зразок культивуру *S. caryophylloides* зі Швеції

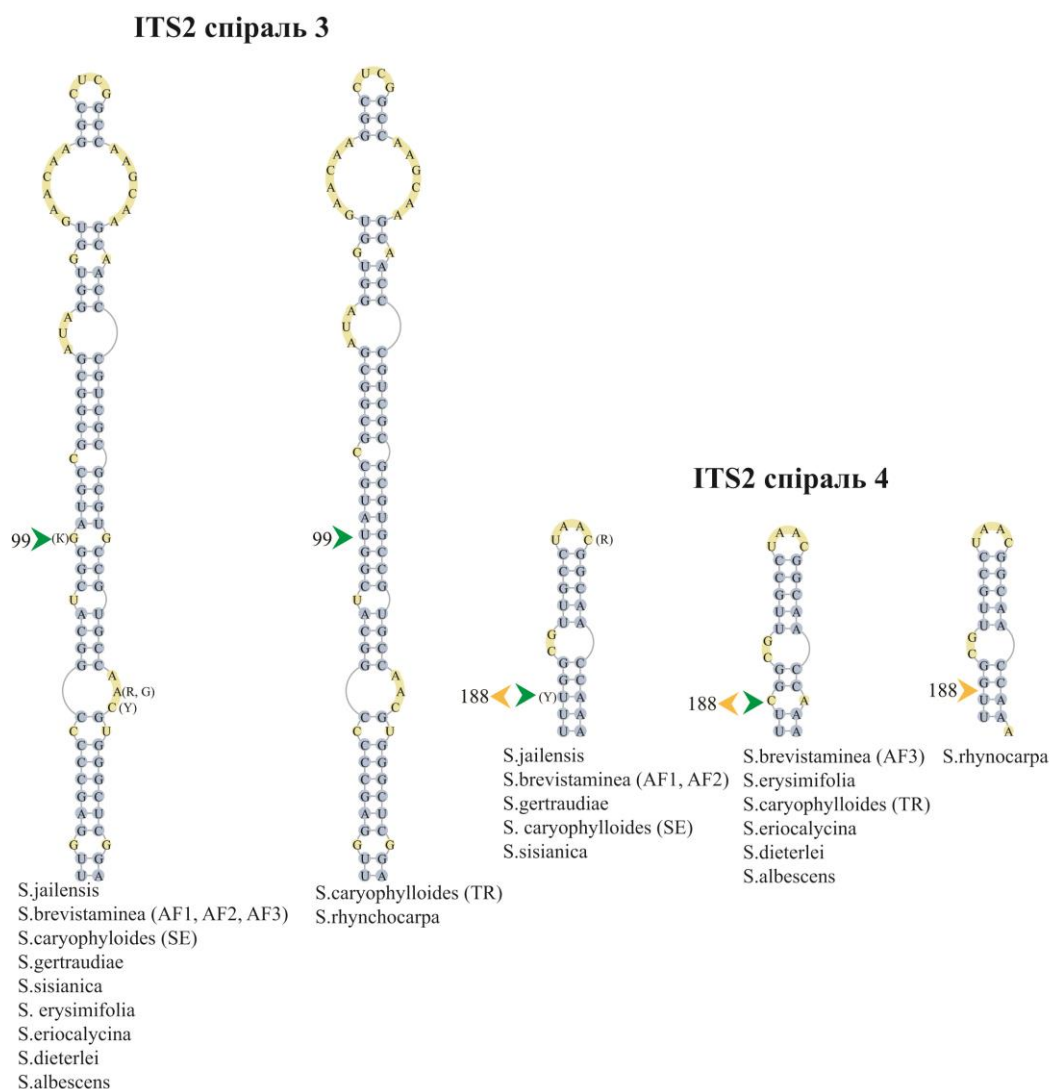


Рис. 9.3.1. Порівняння спіралей, що містять відміни, *Silene jailensis* та близьких до нього видів. Зеленими стрілками позначено sst, жовтими – індель. AF1, AF2, AF3 – зразки з Афганістану EF060253, KX757444 та KX757434, відповідно; SE – зразок зі Швеції KX757460, TR – з Туреччини KX757438

Найбільш віддаленим видом вибірки є *S. rhynocarpa*, що відрізняється від решти таксонів інделем у четвертій спіралі, і, як наслідок, іншою її укладкою. Від вибірки також відрізняються зразки *S. caryophylloides* з Туреччини (дві sst у 99 та 188-му сайтах) та Швеції (sst у 99-му сайті). Решта таксонів розділяються на дві групи. Перша включає *S. jailensis*, *S. sisianica* та два зразки *S. brevistaminea* з Афганістану (AF1 та AF2). *Silene sisianica* характеризується двома унікальними nst (14.U→A,

167.A→G). Цей вид зростає в Іраку та Ірані [170]. Відміни *S. jailensis* від *S. brevistaminea* (AF1 та AF2) пов'язані лише з наявністю сайтів з однонуклеотидним поліморфізмом. *Silene brevistaminea* є ендемічним видом і поширений на Близькому Сході [229]. Очевидно, що ці види є близькими, проте для більш точних висновків необхідно провести порівняння вторинних структур ITS1 послідовності.

Друга група включає *S. brevistaminea* (AF3), *S. erysimifolia*, *S. eriocalycina*, *S. dieterlei*, *S. albescens* та *S. caryophylloides* (SE). *Silene gertraudiae* та культивар *S. caryophylloides* займають проміжне положення між цими двома групами, оскільки містять неоднозначно ідентифікований нуклеотид – Y. *Silene gertraudiae* є іранським монтанним ендемом і, згідно з літературними даними [228, 229], близьким до *S. brevistaminea*.

Отже, за вторинною структурою ITS2-послідовності *S. jailensis* (рис. Б 12) майже не відрізняється від наступних таксонів: *S. brevistaminea* EF060253 та KX757444 (3 SNP), *S. gertraudiae* KX757454 (4 SNP), *S. caryophylloides* KX757460 зі Швеції (5 SNP), *S. sisianica* KX757448 (1 nst та 3 SNP).

Крім того, було додатково проаналізовано вторинну структуру послідовності ITS2 ендема Кавказу *S. linearifolia*, що вважається габітуально подібним до *S. jailensis* [81, 87]. Вторинні структури першої та четвертої спіралей *S. linearifolia* (KX757580) порівняно з *S. jailensis* характеризується зовсім іншою укладкою (рис. 9.3.2). Між першою та другою спіралями у *S. linearifolia* наявна інсерція (GGA).

Структура та нуклеотидна послідовність другої спіралі ITS2 є однаковою в обох видів. Значні відміни наявні також у вторинній структурі третьої спіралі: чотири hCBC (93.C→G→U→G, 156.U→G→U→A, 178. U→G→U→A, 179.U→A→U→G), одна sst (171.G→U), один індель (вставка) між сайтами 177 та 178, дві nst (89.C→U, 168.C→U) та два SNP (99.K→G, 167.R→A).

Таким чином, проведений аналіз вторинних структур підтвердив, що *S. jailensis* дійсно не є близькою до *S. linearifolia*, як це зазначав автор виду М. І. Рубцов [81]. Більше того, український ендем добре відрізняється від близького за літературними

даними [98] *S. caryophylloides* (зразок з природнього ареалу виду – Туреччини) за наявністю sst у 188-му сайті. Ця відміна є суттєвою і дозволяє розрізнити ці види. Проте зразок культивару (Швеція) *S. caryophylloides* відрізняється від *S. jailensis* лише SNP і, можливо, має гібридогенне походження. Крім того можливо також, що цей зразок насправді є *S. falcata* Sm. [276].

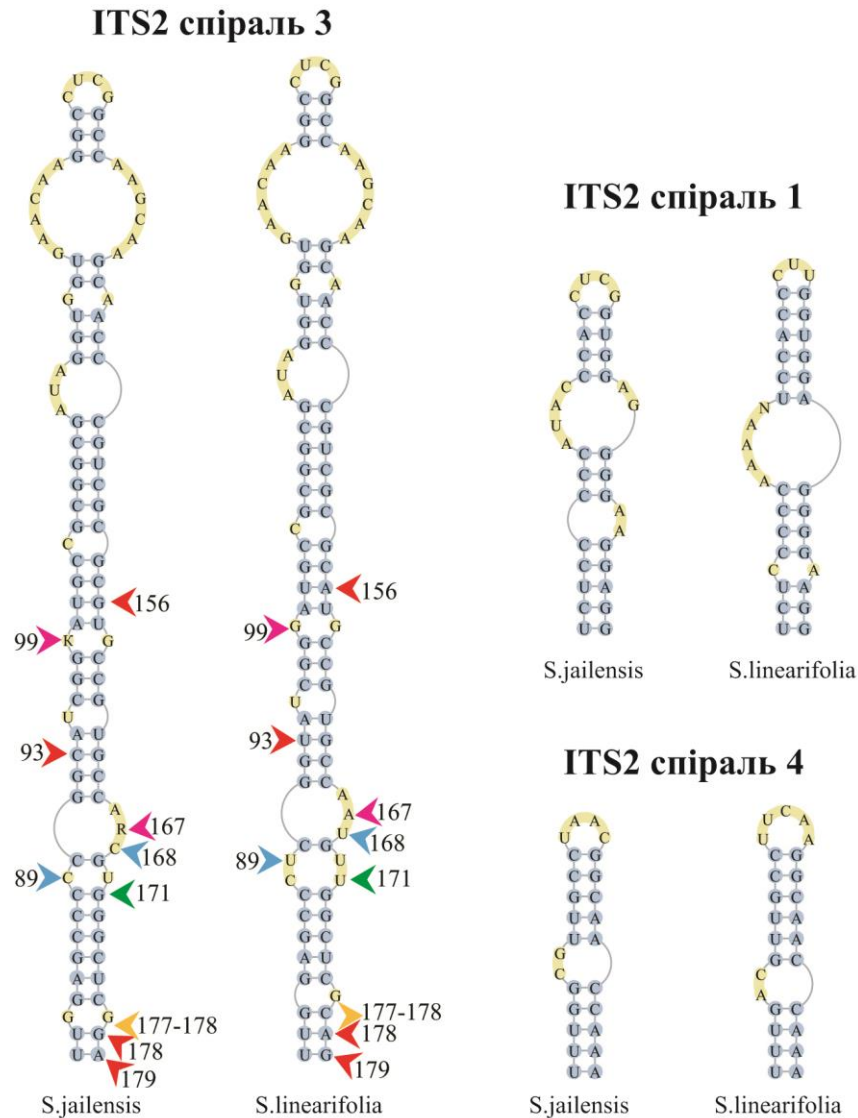


Рис. 9.3.2. Вторинні структури спіралей ITS2-послідовності *Silene jailensis* та *S. linearifolia*. Червоними стрілками позначено hCBC, зеленими – sst, блакитними – nst, рожевими – неоднозначно ідентифіковані нуклеотиди

Натомість за результатами аналізу вторинних структур ITS2-послідовності *S. jailensis* є близькою до *S. brevistaminea* (ендем Афганістану), *S. gertraudiae* (ендем Ірану) та дещо в меншій мірі до *S. sisianica*. Крім того, аналіз морфологічних описів цих видів [69, 88, 109, 170, 228, 229] дозволив знайти ряд спільних рис між цими видами та *S. jailensis*. Подібність у морфології цих таксонів пов'язана з життєвою формою (напівкущики зі здерев'янілими при основі стеблами), опушенням рослини, видовженими вузькими листками, густо опушеними дещо здутими чашечками, двороздільною пластинкою пелюстки, вушкоподібно розширеним нігтиком та наявністю привіночка. Тобто, *S. jailensis*, *S. brevistaminea*, *S. gertraudiae* та *S. sisianica* є агрегатом близькоспоріднених таксонів, проте для заключення стосовно їх таксономічного статусу, в т. ч. статусу *S. jailensis*, необхідно провести додаткові дослідження із залученням зразків з Близького Сходу.

#### 9.4. *Silene viridiflora* L.

До порівняльного аналізу залучені всі доступні сиквенси *S. viridiflora* з GenBank. Зразки JX403429 з Туреччини та JX403428 з Франції виявилися ідентичними. Подібними між собою є також сиквенси з Греції KX757504 та JX403431, які відрізняються лише двома SNP (51.G→K у послідовності ITS1 та 162.G→R у ITS2). Загалом, сиквенси вибірки розрізняються за 24-ма сайтами, з них вісім розміщені у послідовності ITS1 (табл. 9.4.1), 12 – у ITS2 (табл. 9.4.2) та чотири – у 5,8S. Відміни у спіралях послідовностей ITS1 та ITS2 представлені на рис. 9.4.1.

**За вторинною структурою послідовності ITS1** (рис. Б 6) від послідовностей вибірки найбільше відрізняються сиквенси з Болгарії (JX403430) та культивару зі Швеції (KX757566). Вони відрізняються наявністю sst у другій (109.G→U) та hCBC у четвертій спіралі (195.C–G→U–G). Крім того, культивар зі Швеції відрізняється від решти вибірки, в тому числі і від зразка з Болгарії, наявністю заміни, що призводить до порушення вторинної структури першої спіралі (91.U→A).

Таблиця 9.4.1

Варіабельні сайти досліджених ITS1-послідовностей *S. viridiflora*

Код доступу послідовності	51	73	91	101	109	176	195	220
JX403428	G	C	U	A	G	A	C	G
JX403429	G	C	U	A	G	A	C	G
DQ059414	K	C	U	A	G	A	C	G
KX757504	G	U	U	A	G	A	C	G
JX403431	G	U	U	A	G	A	C	G
JX403427	G	C	U	A	G	W	C	G
KX757566	G	U	A	G	U	A	U	R
JX403430	G	U	U	G	U	A	U	G
Тип зміни вторинної структури	SNP	nst	sst	nst	sst	SNP	hCBC	SNP

Таблиця 9.4.2

Варіабельні сайти досліджених ITS2-послідовностей *S. viridiflora*

Код доступу послідовності	4	25	70	105	132	139	160	162	168	173	174	192
JX403428	A	A	C	C	C	G	C	G	A	G	G	C
JX403429	A	A	C	C	C	G	C	G	A	G	G	C
DQ059414	A	A	C	C	C	A	C	G	A	G	G	C
KX757504	G	G	C	C	C	G	C	R	A	G	G	C
JX403431	G	G	C	C	C	G	C	G	A	G	G	C
JX403427	R	G	U	C	C	G	C	G	A	G	A	C
KX757566	G	G	C	U	U	G	U	G	U	R	G	U
JX403430	G	G	C	U	U	G	U	G	U	G	G	U
Тип заміни	nst	nst	nst	nst	nst	nst	hCBC	SNP	nst	SNP	sst	nst

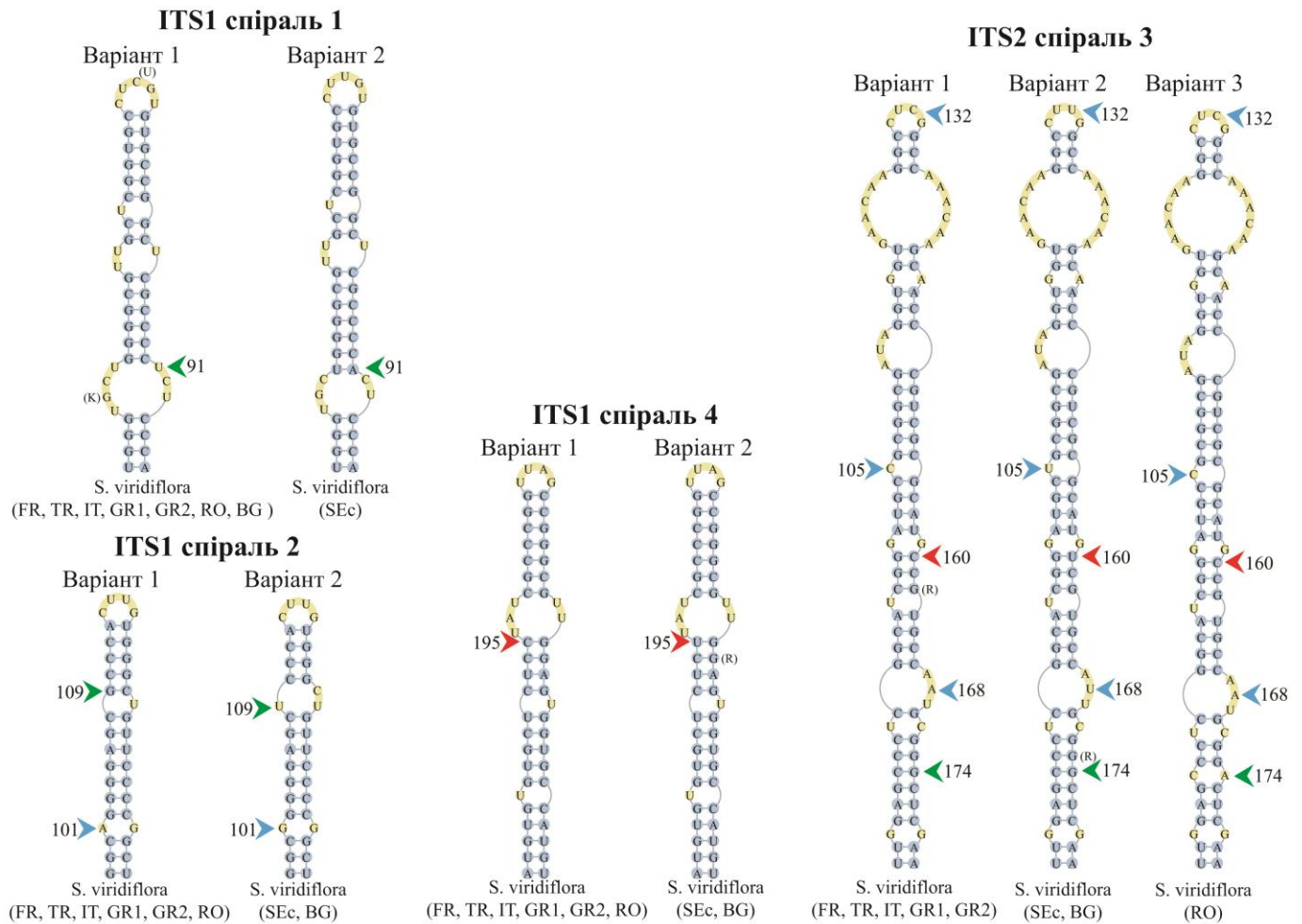


Рис. 9.4.1. Варіанти вторинних структур спіралей ITS1 та ITS2-послідовностей *Silene viridiflora*. Червоними стрілками позначено hCBC, зеленими – sst, блакитними – nst. FR – зразок з Франції (JX403428), TR – Туреччини (JX403429), IT – Італії (DQ059414), RO – Румунії (JX403427), BG – з Болгарії (JX403430), GR1 та GR2 – з Греції (KX757504 та JX403431, відповідно), SEc – культивар зі Швеції KX757566

Решта відмін є менш суттєвими. Зразки з Греції (KX757504, JX403431), Болгарії (JX403430) та культивару зі Швеції (KX757566) відрізняються від решти вибірки наявністю nst в апікальній петлі першої спіралі (73.C→U). Також деякі зразки вибірки характеризуються наявністю сайтів з неоднозначно ідентифікованими нуклеотидами: сиквенси з Італії (DQ059414 – 51.G→K), Румунії (JX403427 – 176.A→W) та культивару зі Швеції (KX757566 – 220.G→R).

**За вторинною структурою ITS2-послідовності** (рис. Б 15) зразки вибірки теж не є однорідними. Від решти *S. viridiflora* відрізняється зразок з Румунії (JX403427) – в першу чергу за наявністю sst у третій спіралі (174.G→A). Менш суттєвою відміною цього зразка є nst в петлі другої спіралі (70.C→U).

Від послідовностей вибірки відрізняються також зразки з Болгарії (JX403430) та культивару зі Швеції (KX757566). Вони характеризуються наявністю hCBC (160.C→U) в третій спіралі. Крім того, ці зразки відрізняють також заміни в одноланцюгових ділянках – nst (105.C→U, 132.C→U, 168.A→U, 192.C→U).

Зразок з Італії (DQ059414) відрізняється від решти таксонів наявністю nst в субапикальній петлі третьої спіралі (139.G→A). Крім того, частина зразків *S. viridiflora* характеризується наявністю SNP: зразок з Румунії (JX403427) – 4.A→R, з Фессалії (Греція) (KX757504) – 162.G→R, зі Швеції (KX757566) – 173.G→R.

Крім того, зразки мають відміни у високо консервативній 5,8S-послідовності (рис. 9.4.2, Б 20). Проте, всі відміни зосереджені у найбільш варіабельній частині гену – спіралі В8. Зокрема, зразки з Болгарії (JX403430) та культивару зі Швеції (KX757566) відрізняються від решти таксонів наявністю одразу трьох nst (129.C→U, 130.U→C, 135.A→G). Крім того, унікальну заміну, що призводить до порушення вторинної структури спіралі (137.G→A) 5,8S має зразок з Італії (DQ059414). Це певною мірою свідчить про деяку його відокремленість від решти *S. viridiflora*.

Таким чином, проведений аналіз вторинних структур показав, що у послідовності ITS1 існує по два варіанти укладки першої, другої та четвертої спіралі, а у послідовності ITS2 – три варіанти укладки третьої спіралі. Відповідно до цих варіантів, всі досліджені нами зразки розділяються на чотири ОТО (табл. 9.4.3).

До першої ОТО належить переважна більшість зразків *S. viridiflora*: зразки з Франції (JX403428), Туреччини (JX403429), Італії (DQ059414) та Греції (KX757504, JX403431). До окремих ОТО (ОТО 2–4) належать зразки з Румунії (JX403427), Болгарії (JX403430) та культивару зі Швеції (KX757566). Очевидно, *S. viridiflora* є збірним таксоном і потребує критичного перегляду. З іншого боку, наявність відмін

у високо консервативній послідовності 5,8S може свідчити про наявність псевдогенів. Іншим ймовірним поясненням такої гетерогенності може бути неправильна ідентифікація деяких зразків.

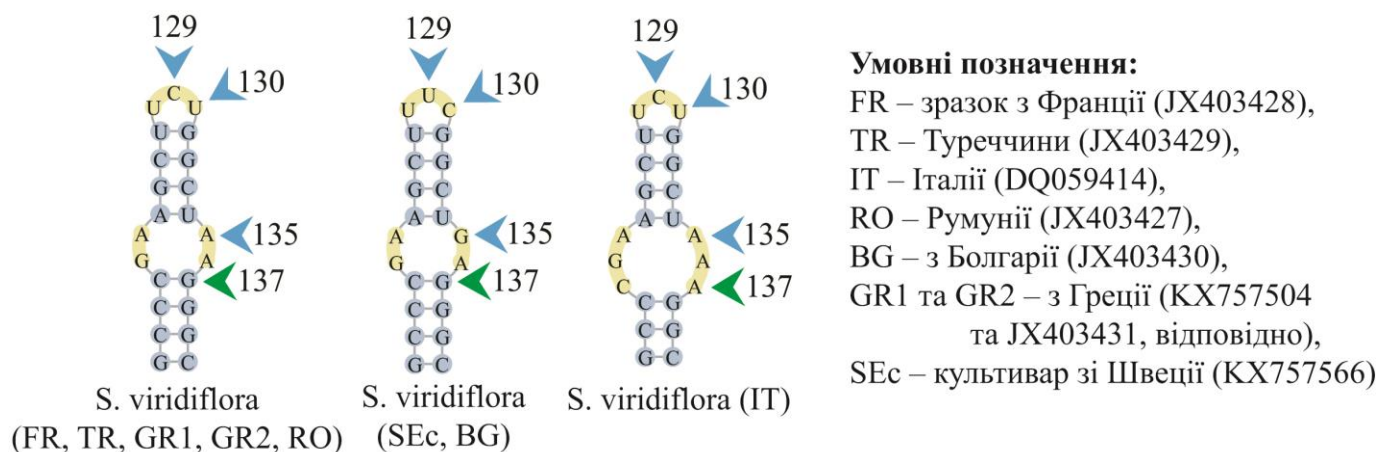


Рис. 9.4.2. Вторинні структури третьої (B8) спіралі гену 5,8S *Silene viridiflora*. Зеленими стрілками позначено sst, блакитними – nst

Таблиця 9.4.3

**Варіанти вторинних структур спіралей ITS1 і ITS2 послідовностей *S. viridiflora* та операційні таксономічні одиниці, що їм відповідають**

Код доступу послідовності	ITS1 Спіраль 1	ITS1 Спіраль 2	ITS1 Спіраль 4	ITS2 Спіраль 3	ОТО
JX403428 – Франція	Варіант 1	Варіант 1	Варіант 1	Варіант 1	ОТО1
JX403429 – Туреччина					
DQ059414 – Італія					
KX757504 – Греція 1				Варіант 3	ОТО2
JX403431 – Греція 2					
JX403427 – Румунія	Варіант 2	Варіант 2	Варіант 2	ОТО3	
JX403430 – Болгарія				ОТО4	
KX757566 – Швеція					

### 9.5. *Silene vulgaris* (Moench) Garcke

До порівняльного аналізу залучені отримані нами сиквенс *S. vulgaris* (вторинні структури ITS1, ITS2 та 5,8S якого представлені на рис. Б 7, Б 16, Б 21) та імпортовані з GenBank послідовності цього виду. Варіабельними є п'ять сайтів послідовності ITS1 та шість – ITS2 (табл. 9.5.1).

Таблиця 9.5.1

#### Варіабельні сайти досліджених нуклеотидних послідовностей *S. vulgaris*

Код доступу послідовності	ITS1					ITS2					
	81	100	103	131	136	6	19	73	137	159	163
MH333099	K	Y	S	G	Y	C	G	C	G	C	G
AY594309	G	C	G	S	U	C	A	M	S	M	R
KJ918500	G	C	G	G	Y	C	G	C	G	C	G
KJ918498	G	C	G	G	Y	C	R	C	G	C	G
AY857967	G	C	G	G	C	–	A	C	G	*	
HE687365	G	C	G	G	C	C	A	C	G	C	G
FN821149	G	C	G	G	C	C	A	C	G	C	G
HE602468	G	C	G	G	C	C	A	C	G	C	G
Тип заміни	SNP	SNP	SNP	SNP	hCBC	індель	hCBC	SNP	SNP	SNP	SNP

Примітки: \* – послідовність ITS2 є частковою з 3'-кінця

Порівняння спіралей різних зразків цього виду представлено на рис. 9.5.1. Зразки HE687365, HE602468 (Марокко) та FN821149 (Іспанія) є ідентичними і не містять SNP. Отриманий нами сиквенс (MH333099) містить чотири SNP. Сиквенс AY594309 зі Швейцарії містить п'ять неоднозначно ідентифікованих нуклеотидів, сиквенси з Росії KJ918498 – 2, KJ918500 – один.

Відміни між усіма досліджуваними сиквенсами у послідовності 5,8S відсутні.

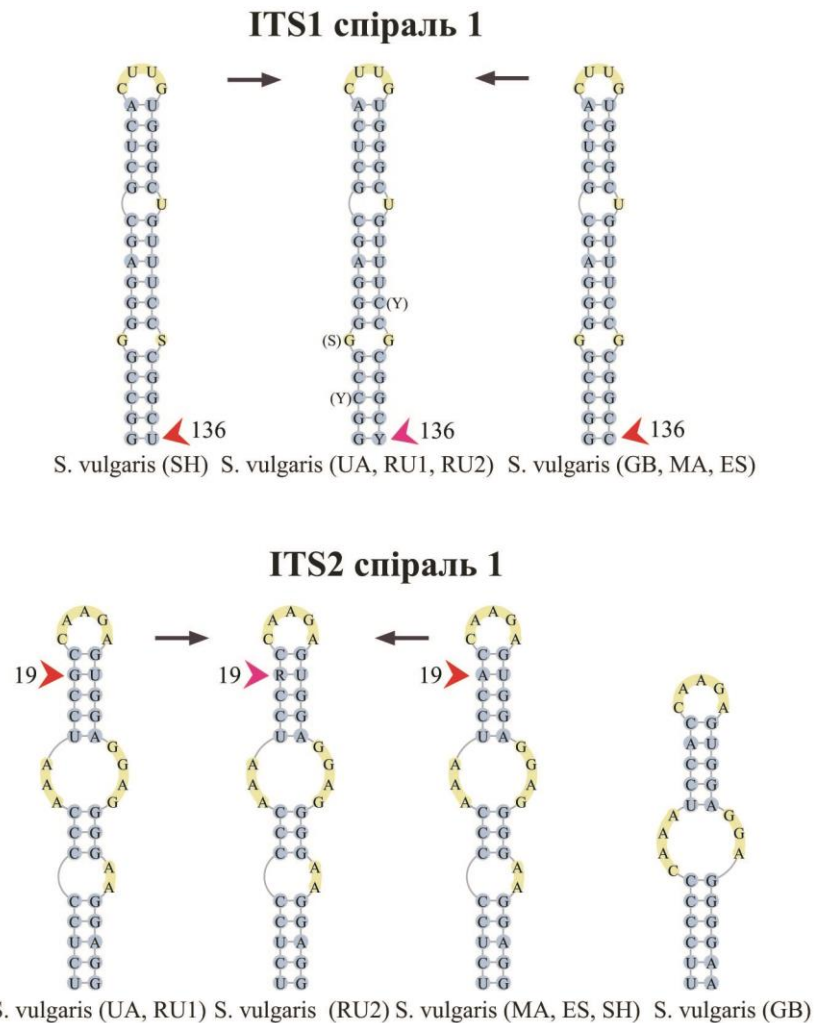


Рис. 9.5.1. Вторинні структури спіралей ITS1 та ITS2-послідовностей *S. vulgaris*. Червоними стрілками позначено hCBC, рожевими – SNP. UA – зразок з України, RU1, RU2 – з Росії KJ918500 та KJ918498, SH – зі Швейцарії AY594309, GB – з Великобританії AY857967, MA – з Марокко HE687365 та HE602468, ES – з Іспанії FN821149

**Вторинна структура послідовності ITS1.** У 136-му сайті в AY594309 спостерігається U, в HE687365, HE602468, FN821149 – C. Ця заміна є напівкомпенсаторною. Решта зразків у цьому сайті містять SNP – Y, і займають проміжне положення між двома групами. Решта відмін представлені SNP.

**Вторинна структура послідовності ITS2.** У 19-му сайті наявна hCBC (G→U→A→U), що відрізняє *S. vulgaris* з України та Росії (KJ918500) від інших зразків.

При цьому інший зразок з Росії займає проміжне положення між двома групами, оскільки в цьому сайті містить неоднозначно ідентифікований нуклеотид – R (A або G). Зразок AY857967 з Великобританії містить делецію в першій спіралі, внаслідок якої повністю змінюється її вторинна структура. Такі суттєві відміни здаються малоймовірними в межах одного виду. Можливо, це помилка при редагуванні сиквенсу. Іншою причиною може бути некоректна ідентифікація зразка AY857967.

Отже, проведений аналіз реконструкцій ITS1 та ITS2 показав, що *S. vulgaris* за даними послідовностями є збірним видом, що підтверджує наявні в літературі [34, 106, 139, 236] дані щодо його поліморфності. Від всіх зразків відрізняється *S. vulgaris* зі Швейцарії, оскільки містить hCBC та п'ять SNP. Сиквенси з Марокко та Іспанії є ідентичними і не містять неоднозначно ідентифікованих нуклеотидів, а, отже, є ТВО. Крім того, вони відрізняються від зразків з України та Росії.

При написанні цього розділу були використані наступні посилання:

26. Идентификация критических в систематическом отношении и раритетных таксонов флоры и микобиоты Украины молекулярно-генетическими методами / [А. С. Тареев, С. В. Скребовская, В. А. Мартинюк и др.] // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии: матер. междунар. науч. конф. (25–29 марта 2013 г.). – Ростов-на-Дону, 2013. – С. 97.

52. Мартинюк В.О. Раритетні види роду *Silene* L. s.l. флори України / В. О. Мартинюк, О. В. Тищенко, Н. І. Карпенко // Шевченківська весна 2013: біологічні науки: матер. XI міжнар. наук. конф. студентів та молодих науковців (18–22 березня 2013 р.). – Київ, 2013. – С. 74.

70. Особливості вторинної структури ITS2-послідовності ендема Криму *Silene jailensis* N. Rubtz. / [В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. В. Тищенко та ін.] // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (22 червня – 3 липня 2016 р.). – Херсон, 2016. – С. 84.

**РОЗДІЛ 10**  
**ПИТАННЯ ОХОРОНИ РАРИТЕТНИХ ТАКСОНІВ**  
**ТРИБИ *SILENEAE* ФЛОРИ УКРАЇНИ**

Проведеними молекулярно-генетичними та мікроморфологічними дослідженнями підтверджено самостійний видовий статус критичного в систематичному відношенні таксону *A. lithuanicum*. Згідно з Червоною книгою України [103], природоохоронний статус цього виду є «неоціненим»; популяції *A. lithuanicum* та їх стан вивчені недостатньо, проте відомо, що популяції є локальними, а сам вид є рідкісним та в Україні знаходиться на південні та східній межах ареалу [103]. Основними причинами скорочення чисельності виду є зривання рослин через їх високу декоративність, витоптування та, особливо, заліснення [103]. Крім того, *A. lithuanicum* має важливе протиерозійне значення, оскільки є одним з небагатьох піонерних видів рослин, що зростають в порушених екосистемах на сухих бідних піщаних ґрунтах Полісся та сприяють закріпленню пісків [19, 103]. Отже, цей вид потребує охорони на державному рівні. Крім України, цей вид також охороняється в Литві [216], проте в інших двох країнах – Польщі та Білорусі, де цей вид також зростає, до природоохоронних списків не включений, оскільки трапляється досить часто [67]. Тому, очевидно, на міжнародному рівні *A. lithuanicum* охорони не потребує.

Самостійний видовий статус також підтверджено для критичного *A. hupanicum*. Цей вид є вузьколокальним ендеміком, відомим лише з кількох популяцій та є досить стенотопним [19, 69, 103, 113]. Популяції *A. hupanicum* невеликі, з компактної-дифузної структурою через приуроченість виключно до відслонень кристалічних порід [103]. Вид характеризується тенденцією до згасання через географічну ізолюваність популяцій, їх нечисленність та малу кількість особин [113]. Крім того, генетичне різноманіття цього виду також є збідненим, оскільки більшість з існуючих на сьогодні популяцій є відновленими (штучного походження)

[113]. Ускладнює розмноження виду швидка втрата схожості насіння та низька конкурентноспроможність проростків та насінин [103]. Тобто, вид знаходиться під загрозою зникнення, а отже потребує охорони як на державному, так і на міжнародному рівнях.

За молекулярно-генетичними даними, зокрема за аналізом вторинних структур послідовностей ITS1 та ITS2, підтверджено самостійний видовий статус *S. zawadzki* та його унікальність. На території України ендемік знаходиться на північно-східній межі ареалу, його популяції є нечисленними [103]. Вид є стенотопним (приурочений виключно до карбонатних порід криволісся), вегетативно малорухливим та мало конкурентоздатним [19, 33, 106]. За категоризацією МСОП на території України цей вид знаходиться у критичній небезпеці [23]. Саме тому цей вид необхідно включити до наступного видання Червоної книги України. Цей вид також розповсюджений у Румунії, де, очевидно, трапляється набагато частіше. Проте *S. zawadzki* включений до «Карпатського червоного списку лісових оселищ та видів» зі статусом «близький до загрозливого стану» [211]. Отже, ендемік є досить рідкісним не тільки в Україні, а й у цілому в Карпатах, а тому потребує охорони, в тому числі – і на міжнародному рівні: шляхом включення до Європейського червоного списку та Червоного списку МСОП.

Молекулярно-генетичними дослідженнями також підтверджено унікальність та самостійний видовий статус ендеміка *S. cretacea*. Цей вид має досить обмежене поширення в Україні, до того ж знаходиться на південно-західній межі ареалу, та включений до Червоної книги під категорією «вразливий» [73, 103]. Ендемік також зростає на території Росії та Казахстану, і на цих територіях також є досить рідкісним [73]. *Silene cretacea* зростає на сухих безгумусних крейдяних відслоненнях, є одним з піонерних видів таких екотопів і має важливе ценозоутворююче та ґрунотвірне практичне значення [19]. Вид характеризується вузькими екологічною та ценотичною амплітудами, слабкою конкурентоздатністю [103]. Чисельність та кількість популяцій стрімко скорочуються у зв'язку з

розробками крейди, залісненням схилів, випасанням [73, 103]. Крім того, рослина погано вводиться в культуру, вегетативно практично не розмножується [78], а отже потребує особливої охорони. Тому пропонується і надалі включати цей вид до Червоної книги України та до Європейського червоного списку. Крім того, у зв'язку з обмеженим поширенням цього виду у світовому масштабі, а також через невелику кількість екоотопів, у яких потенційно може зростати цей вид, пропонується включити *S. cretacea* до Червоного списку МСОП.

Проведеними молекулярно-генетичними та мікроморфологічними дослідженнями не підтверджено статус *S. sytnikii* як самостійного виду і пропонується розглядати його як молодший синонім *S. frivaldszkyana*. При цьому *S. frivaldszkyana* має досить обмежене поширення на території України, ізольоване від основного ареалу. Відомо не більше десяти популяцій цього виду в Україні зі щільністю особин не більше 1–2 рослин на квадратний метр [65, 103]. Для цього виду характерна низька конкурентноспроможність проростків та їх вимогливість до оптимальних умов зволоження [103]. Крім того, загрозу становить порушення чи навіть повне знищення місцезростань *S. frivaldszkyana* в Україні внаслідок активного рекреаційного навантаження, створення та розробки кар'єрів, а також потенційного розширення мережі гідроелектростанцій [64, 65, 103]. Крім України, *S. frivaldszkyana* зростає на півдні Європи – в Болгарії, Албанії, Греції, Сербії, Македонії та європейській частині Туреччини [30, 139, 157, 313]. В цих країнах вид зростає в екотопах, подібних до українських, на трав'янистих та кам'янистих схилах та не є рідкісним [30]. *Silene frivaldszkyana* вважається балканським ендеміком [30], проте, зважаючи на популяції в Україні, стає очевидним, що цей вид має значно ширший та диз'юнктивний ареал, і, відповідно, не є ендемічним. Таким чином, оскільки *S. frivaldszkyana* в Україні є рідкісним видом, то пропонується його включення до Червоної книги. Натомість охорони на міжнародному рівні цей вид не потребує, оскільки є широко розповсюдженим у Південній Європі.

Дослідженнями також не підтверджено самостійний видовий статус *S. syreistschikowii* та запропоновано розглядати його як молодший синонім *S. supina*. Останній є досить поширеним на території України видом. *Silene supina* s. l. зростає на вапнякових, крейдяних та гранітних відслоненнях, інколи на пісках [34, 69] в Степу та в Східному Криму. Ареал виду включає також північну частину Балканського півострова (Болгарія, Румунія), Нижнє Надволжя, Малу Азію та Передкавказзя [94, 98, 157]. Тому цей вид не потребує охорони на державному чи міжнародному рівнях. Проте популяції *S. supina* в Криму є нечисленими та фрагментарними, а особини зростають поодинокі або нечисленими групами [102]. Крім того, місцезростання цього виду зазнають рекреаційного навантаження та перевипасу худоби [38, 102]. Тому рекомендується охороняти *S. supina* на регіональному рівні, тобто включити до Червоного списку Криму.

Таксономічний статус *S. jailensis* не є остаточно з'ясованим в ході проведених молекулярно-генетичних досліджень. Показано, що цей таксон суттєво відрізняється від *S. linearifolia* та *S. caryophylloides*, які, за деякими джерелами [81, 98], вважаються близькими до українського ендему. Натомість за вторинною структурою послідовності ITS2 *S. jailensis* суттєво не відрізняється від *S. sisianica*, *S. gertraudiae* та *S. brevistaminea* з Близького Сходу. Проте сиквенси останніх мають 11 варіабельних сайтів (4 hCBC, 1 sst, 4 nst, 2 SNP) у послідовності ITS1, а тому належать до різних видів, хоча послідовність ITS2 у них є дуже подібною. Отримати ITS1-послідовність *S. jailensis* не вдалося, тому, відповідно, таксономічний статус не є остаточно з'ясованим. Проте навіть у випадку, якщо *S. jailensis* вважався б синонімом одного з близькосхідних видів, він потребує охорони на державному та європейському рівнях, оскільки має дуже обмежений ареал на території України та в цілому Європи. Вид є дуже стенотопним, зростає на затінених карбонатних схилах, що погано прогриваються сонцем [19]. Головним фактором, що загрожує популяціям цього виду, є невелика кількість біотопів, придатних для виду, фрагментованість ареалу, надмірне рекреаційне навантаження та погане насіннєве розмноження через

ушкодження плодів та насіння совками (*Hadena* Schrank) [19, 103]. Крім того, вид має важливе ґрунотвірне, протиерозійне та ценозоутворююче значення [19, 30]. За попередніми оцінками кількість особин цього виду складає близько 500 екземплярів [63]. Тому його необхідно і надалі включати до Червоної книги України, а також додати до Європейського червоного списку.

*Silene vulgaris*, що включений до червоного списку МСОП, за проведеними дослідженнями виявився збірним. На території України цей таксон трапляється досить часто по всій території і тому охорони не потребує. Необхідність охорони таксону на європейському та світовому рівнях може бути обґрунтована лише після критичного перегляду таксону із залученням великої кількості зразків із різних точок ареалу.

За аналізом вторинних структур послідовностей ITS1 та ITS2 *S. viridiflora* виявився збірним видом, таксономічний статус якого не є розв'язаним. Проте, навіть не зважаючи на необхідність критичного перегляду таксону, на території України він має досить обмежене поширення – зрідка зростає в середньому поясі Кримських гір, а також відомий лише з одного локалітету в Закарпатській обл. (околиці смт. Великий Березний), де, найімовірніше, є заносним [19, 103, 107]. Вид є стенотопним, а популяції малочисельними, часто взагалі представлені поодинокими особинами [19, 68, 103]. Тому популяції цього виду в Криму підлягають охороні. Таким чином, *S. viridiflora* слід включити до Червоної книги України. Натомість необхідність охорони на європейському та світовому рівні може бути обґрунтована лише після критичної ревізії виду.

Таким чином, на державному рівні пропонується охороняти *A. lithuanicum*, *A. hypanicum*, *S. zawadzki*, *S. cretacea*, *S. frivaldszkyana*, *S. jailensis* та *S. viridiflora*. До Європейського червоного списку пропонується включити *A. hypanicum*, *S. zawadzki*, *S. cretacea* та *S. jailensis*. Охорони в планетарному масштабі, тобто включення до Червоного списку МСОП потребує *A. hypanicum*, *S. zawadzki* та *S. cretacea*.

При написанні цього розділу були використані наступні посилання:

50. Мартинюк В.О. Питання таксономічного статусу *Silene syreistschikowii* (Caryophyllaceae) за результатами аналізу вторинних структур ITS1- та ITS2- послідовностей / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, І. Ю. Костіков // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: матер. V міжнар. конф. (25–28 червня 2018 р.). – Херсон, 2018. – С. 58–61.

73. Перегрим М.М. Смілка крейдяна – *Silene cretacea* Fisch. ex Spreng. / М. М. Перегрим, В. О. Мартинюк // Судинні рослини Смарагдової мережі України під охороною Бернської конвенції. – Житомир: Вид-во О.О. Євєнюк, 2017. – С. 108–109.

162. Differences of *Atocion lithuanicum* from *A. armeria* and their hybrid (Sileneae, Caryophyllaceae) by ITS1-ITS2 sequences and secondary structure of their transcripts / V. O. Martyniuk, N. I. Karpenko, A. S. Tarieiev, I. Yu. Kostikov // Ukr. Bot. J. – 2018. – Vol. 75, № 4. – P. 322–334.

289. Taxonomic status of *Atocion hypanicum* (Klokov) Tzvelev (Caryophyllaceae) inferred from analysis of ITS1 and ITS2 secondary structure / [V. O. Martyniuk, O. V. Tyshchenko, N. I. Karpenko et al.] // Chornomors'k. bot. z. – 2014. – Vol. 10, № 4. – P. 416–425.

## ВИСНОВКИ

За результатами комплексного таксономічного аналізу встановлено раритетні види триби Sileneae DC. флори України, на підставі чого надано рекомендації про необхідний рівень їх охорони.

1. На основі молекулярно-філогенетичного аналізу проведено оцінку і верифікацію різних систем триби. Встановлено, що система Sileneae на найнижчих рівнях в цілому співпадає з класичними фенотипними системами М. М. Цвельова (2001) та М. М. Федончука (2016), проте, згідно проведеного нами аналізу, ранг більшості таксонів в них є дещо завищеним. Отримана топологія таксонів на рівні макроклад збігається з пропозиціями В. Oxelman зі співавт. (2000).

2. Встановлено, що серед представників триби Sileneae флори України раритетними є сім видів, що належать до двох родів. З них до роду *Atocion* Adans. належать два види – *A. lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. та *A. hypanicum* (Klok.) Tzvel.; до роду *Silene* L. входять п'ять видів: з підроду *Behenantha* (Otth) Schur. – *S. zawadzki* Herbich., з підроду *Silene* L. – *S. viridiflora* L., *S. frivaldszkyana* Hampe, *S. cretacea* Fisch. ex Spreng та *S. jailensis* N. I. Rubtzov.

3. Результати дослідів зі схрещування *A. lithuanicum* та *A. armeria* (L.) Raf. показали, що сиквенси їх гібридів мають одонуклеотидні поліморфізми, які представляють комбінацію батьківських алелей. Відповідно, наявність поліморфних сайтів у послідовностях ITS1-5,8S-ITS2, принаймні у деяких випадках, може свідчити про гібридогенне походження таксону.

4. За результатами аналізу вторинних структур послідовностей ITS1 та ITS2, а також мікроморфологічних особливостей пилкових зерен та насінин підтверджено самотійний видовий статус *A. hypanicum* та *A. lithuanicum*.

5. Самостійний видовий статус *S. sytnikii* Krytzka, Novosad et Protopopova та *S. syreitschikowii* P. Smirn. не підтверджено, оскільки як молекулярно-генетичний, так і мікроморфологічний аналізи показали відсутність суттєвих відмін *S. sytnikii* від

*S. frivaldszkyana*, а *S. syreistschikowii* – від *S. supina* M. Bieb. Запропоновано розглядати *S. sytnikii* як молодший синонім *S. frivaldszkyana*, а *S. syreistschikowii* – як *S. supina*.

6. Молекулярно-генетичним аналізом підтверджено самостійний видовий статус *S. cretacea* та *S. zawadzki*. Показано, що *S. cretacea* представляє окрему філогенетичну групу, яка не демонструє близької спорідненості з жодним видом в системі підроду *Silene*. *Silene zawadzki* є сестринським до *S. viscosa* Pers. та розміщується в межах мікроклади «*Elisanthe*».

7. Встановлено, що *S. viridiflora* та *S. vulgaris* за послідовностями ITS1 та ITS2 є гетерогенними таксонами, які наразі мають розглядатися як збірні види, що потребують додаткового дослідження популяцій з територій інших країн.

8. Результати порівняльного аналізу вторинної структури послідовностей ITS2 показали спорідненість *S. jailensis* з групою видів, поширених в Іранському нагір'ї та Закавказзі (*S. brevistaminea* Gilli, *S. gertraudiae* Melzh. та *S. sisianica* Boiss. et Buhse). Спростовано уявлення про близькість *S. jailensis* до малоазійського *S. caryophylloides* (Poir.) Otth; згідно з результатами молекулярно-генетичного аналізу ці таксони є віддаленими.

9. На державному рівні пропонується охороняти *A. lithuanicum*, *A. hypanicum*, *S. zawadzki*, *S. cretacea*, *S. frivaldszkyana*, *S. jailensis* та *S. viridiflora*. До Європейського червоного списку пропонується включити *A. hypanicum*, *S. zawadzki*, *S. cretacea* та *S. jailensis*. Охорони на міжнародному рівні потребує *A. hypanicum*, *S. zawadzki* та *S. cretacea*.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Антонов А. С. Геносистематика растений / А. С. Антонов – М.: Академкнига, 2006. – 293 с.
2. Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. 6. Семейства Caryophyllaceae-Ranunculaceae / [В. И. Кожанчиков, А. Е. Маценко, В. В. Петровский и др.]. – Л.: Наука, Ленинградское отд., 1971. – 248 с.
3. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя / З. Т. Артюшенко. – Л.: Наука, 1990. – 204 с.
4. Баранова М. А. Классификации морфологических типов устьиц / М. А. Баранова // Ботан. журн. – 1985. – Т. 70. – № 12. – С. 1585–1594.
5. Белкин Д. Л. Семейство Caryophyllaceae Juss. Алтайской горной страны: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.02.01 “ботаника” / Д. Л. Белкин – Барнаул, 2010. – 20 с.
6. Белкин Д. Л. Хозяйственно-ценные виды рода *Silene* L. (смолевка) Алтайской горной страны / Д. Л. Белкин, С. В. Смирнов // Вестник АГАУ. – 2008. – Т. 11 (49). – С. 25–28.
7. Белкин Д. Р. Род *Silene* L. (Смолевка) в Алтайской горной стране / Д. Р. Белкин // Turczaninowia. – 2009. – Т. 12, № 3–4. – С. 5–16.
8. Величко М. В. Ботанична характеристика урочища Мокринів камінь у Чивчинських горах (Українські Карпати) / М. В. Величко, І. І. Чорней // Заповідна справа в Україні. – 2003. – Т. 9, № 2. – С. 16–18.
9. Визначник рослин Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1977. – 436 с.
10. Вініченко Т. С. Рослини Бернської конвенції в Україні (поширення, екологія, ценологія та охорона): автореф. дис. на здобуття наук. ступ. канд. біол. наук: 03.00.05 / Т. С. Вініченко – Київ, 2007. – 18 с.
11. Вініченко Т. С. Рослини України під охороною Бернської конвенції /

Т. С. Вініченко. – К.: Хімджест, 2006. – 176 с.

12. Всеєвропейська стратегія збереження біологічного та ландшафтного різноманіття. – К.: Авалон, 1998. – 52 с.

13. Гвинианидзе З. И. Изучение эпидермиса листа у представителей трибы Lychnidae семейства гвоздичных / З. И. Гвинианидзе // Заметки по систематике и географии растений. – 1965. – № 24. – С. 41–48.

14. Гвинианидзе З. И. Сем. Caryophyllaceae / З. И. Гвинианидзе, Т. А. Федотова // Сравнительная анатомия семян. – Л.: Наука, 1991. – Т. 3. – С. 59–75.

15. Гвинианидзе З. И. К изучению плацентации представителей трибы Lychnidae семейства гвоздичных / З. И. Гвинианидзе // Сообщ. АН ГССР. – 1959. – Т. 22, № 6. – 723–728.

16. Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum / [ред. Н. М. Шиян]. – К.: Альтерпрес, 2011. – 442 с.

17. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа / А. А. Гроссгейм. – Баку: Изд-во АН Азербайджанской ССР, 1945. – Т. 3. – 531 с.

18. Девятов А. Г. Морфолого-анатомические признаки генеративной сферы в систематике трибы Lychnidae Fenzl (Caryophyllaceae - Silenoideae): автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук: спец. 03.00.05 “ботаника” / А. Г. Девятов – Москва, 1992. – 17 с.

19. Екофлора України / М. М. Федорончук, Я. П. Дідух та ін. / відп. ред. Я. П. Дідух. – К.: Фітосоціоцентр, 2002. – Т. 3. – 496 с.

20. Ена А. В. Генезис и динамика метапопуляции *Silene jailensis* N. I. Rubtzov (Caryophyllaceae) – реликтового эндемика флоры Крыма / А. В. Ена, А. В. Ена // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, № 1. – С. 27–34.

21. Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова / А. В. Ена. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 232 с.

22. Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа / С. Ф. Захаревич // Вестник Ленинградского ун-та. – 1954. – № 4. – С. 65–75.

23. Зиман С. М. Ендемічні види судинних рослин у флорі Українських Карпат та питання генезису флори Карпат / С. М. Зиман, А. Ф. Гамор // Наук. вісник Ужгородського ун-ту. Серія Біологія. – 2009. – Вип. 26. – С. 172–179.
24. Зуев В. В. Секция *Graminifoliae* Chowdhuri рода *Silene* L. (Caryophyllaceae) в Сибири / В. В. Зуев // Бюллетень МОИП. – 1990. – Т. 95, вып. 1. – С. 98–101.
25. Зуев В. В. Хлопушка, или оберна / В. В. Зуев // Флора Сибири / В. В. Зуев. – Новосибирск: ВО “Наука”, 1993. – Т. 6. – С. 71.
26. Идентификация критических в систематическом отношении и раритетных таксонов флоры и микобиоты Украины молекулярно-генетическими методами / [А. С. Тареев, С. В. Скребовская, В. А. Мартынюк и др.] // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии: матер. междунар. науч. конф. (25–29 марта 2013 г.). – Ростов-на-Дону, 2013. – С. 97.
27. Иконников С. С. Заметки о гвоздичных (Caryophyllaceae), 3 / С. С. Иконников // Новости сист. высш. раст. – 1976. – Т. 13. – С. 113–120.
28. Иконников С. С. Заметки о гвоздичных (Caryophyllaceae), 5 / С. С. Иконников // Новости сист. высш. раст. – 1977. – Т. 14. – С. 74–79.
29. Иконников С. С. Заметки о гвоздичных (Caryophyllaceae), 8 / С. С. Иконников // Новости сист. высш. раст. – 1987. – Т. 24. – С. 97–84.
30. Йорданов Д. Плюскавиче, хлопка – *Silene* L. / Д. Йорданов // Флора на НР България / Д. Йорданов, П. Панов – София: БАН, 1966. – Т. 3. – С. 435–512.
31. Каден Н. Н. К методике составления карпологических описаний / Н. Н. Каден, С. А. Смирнова // Составление определителей растений по плодам и семенам (методические разработки). – К.: Наук. думка, 1974. – С. 54–67.
32. Каліста М. С. Раритетні ендемічні види судинних рослин Карадагу (популяційні та созологічні аспекти): дис. канд. біол. наук: 03.00.05 / М. С. Каліста – Київ, 2016. – 248 с.
33. Кияк В. Г. Особливості сусідства, асоційованості і взаємовпливу між

популяціями рідкісних видів рослин у високогір'ї Карпат / В. Г. Кияк // Наукові записки державного природознавчого музею. – 2007. – Вип. 23. – С. 31–42.

34. Клоков М. В. Родина гвоздичні – Caryophyllaceae / М. В. Клоков // Флора УРСР. – К.: Видавництво АН УРСР, 1952. – Т. 4. – С. 421–649.

35. Клоков М. В. Нові матеріали до пізнання української флори. III. Нові види з родин гвоздичних, гречкових і хрестоцвітих / М. В. Клоков // Ботан. журн. АН УРСР. – 1948. – Т. 5, № 1. – С. 20–31.

36. Кобів Ю. Й. Периферійні популяції рідкісних видів рослин Українських Карпат / Ю. Й. Кобів // Укр. ботан. журн. – 2011. – Т. 68, № 5. – С. 635–650.

37. Кожанчиков В. И. Морфологические признаки семян семейства Caryophyllaceae и возможные пути их эволюции / В. И. Кожанчиков // Ботан. журн. – 1967. – Т. 52, № 9. – С. 1277–1286.

38. Коломийчук В. П. *Silene syreitschikovii* P. Smirn / В. П. Коломийчук // Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения / В. М. Остапко, В. П. Коломийчук. – К.: Альтерпрес, 2012. – С. 181.

39. Куприянова Л. А. Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР / Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. – Л.: Наука, 1972. – Т. 1. – 171 с.

40. Лазьков Г. А. Род *Silene* L. (Caryophyllaceae) во флоре Евразии: автореф. дис. на соиск. уч. степени докт. биол. наук: спец. 03.00.05 “ботаника” / Г. А. Лазьков – СПб, 2002. – 37 с.

41. Лазьков Г. А. Семейство гвоздичные (Caryophyllaceae) во флоре Киргизстана / Г. А. Лазьков. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – 272 с.

42. Мартинюк В. О. Деякі мікроморфологічні особливості *Atocion lithuanicum* (Zarad.) Tzvel. та *A. armeria* (L.) Raf. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького. – 2015. – Т. 5, № 1. – С. 8–23.

43. Мартинюк В. О. Загальновійськовий полігон військової частини А4152 (Рівненська область) як об'єкт для проведення ботанічних досліджень /

В. О. Мартинюк, О. В. Тищенко // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (19–23 вересня 2012 р.). – Ужгород, 2012 – С. 94–96.

44. Мартинюк В. О. Мікроморфологічні особливості вузьколокального ендема *Silene sytnikii* (Caryophyllaceae) в порівнянні з близькими видами / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Вісник Київського нац. ун-ту. Серія: Біологія. – 2017. – Т. 73, № 1. – С. 25–31.

45. Мартинюк В. О. Мікроморфологічні особливості пилкових зерен, насінин та листкової поверхні *Atocion hypanicum* (Klok.) Tzvel. та *A. compactum* (Fisch.) Tzvel. / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Modern Phytomorphology. – 2015. – Т. 7. – С. 95–101.

46. Мартинюк В. О. Молекулярно-філогенетичний аналіз раритетних видів триби Sileneae флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, І. Ю. Костіков // Наукові доповіді НУБіП України. Серія: Біологія, біотехнологія, екологія. – 2018. – Т. 73, № 3. – URL:

<http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/dopovidi2018.03.002>.

47. Мартинюк В. О. Морфологія насінин та проростків видів роду *Atocion* Adans. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Шевченківська весна: біологія-2015. Матер. XIII міжнар. наук. конф. молодих науковців (1–3 квітня 2015 р.). – Київ, 2015. – С. 74.

48. Мартинюк В. О. Нарис історії таксономічного вивчення триби Sileneae DC. (Caryophyllaceae) / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко // Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна. – 2016. – Вип. 64. – С. 71–78.

49. Мартинюк В. О. Паліноморфологія видів роду *Atocion* Adans. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Збірка тез доповідей «VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я» (19 травня 2015 р.). – Херсон, 2015. – С. 62–63.

50. Мартинюк В. О. Питання таксономічного статусу *Silene syreistschikowii* (Caryophyllaceae) за результатами аналізу вторинних структур ITS1- та ITS2-

послідовностей / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, І. Ю. Костіков // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: матер. V міжнар. конф. (25–28 червня 2018 р.). – Херсон, 2018. – С. 58–61.

51. Мартинюк В. О. Порівняльний аналіз мікроморфологічних особливостей близьких видів – *Silene syreistschikowii* та *S. supina* (Caryophyllaceae) / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Науковий вісник Чернівецького університету. – 2018. – Т. 10, № 1. – С. 84–93.

52. Мартинюк В. О. Раритетні види роду *Silene* L. s. l. флори України / В. О. Мартинюк, О. В. Тищенко, Н. І. Карпенко // Шевченківська весна 2013: біологічні науки: матер. XI міжнар. наук. конф. студентів та молодих науковців (18–22 березня 2013 р.). – К., 2013. – С. 74.

53. Мартинюк В. О. Рослинний світ південної частини Загальновійськового полігону військової частини А4152 (Рівненська область) / В. О. Мартинюк, О. В. Тищенко // Природа Полісся: дослідження та охорона: матер. міжнар. наук.-практ. конф. (3–5 липня 2014 р.). – Сарни–Рівне, 2014. – С. 355–360.

54. Мартинюк В. О. Уведення в асептичну культуру рідкісної ендемічної рослини *Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. / В. О. Мартинюк, А. В. Голубенко, Г. Б. Гуменюк // Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. пр. – К.: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова, 2014. – Т. 15. – С. 102–106.

55. Мартинюк В. А. Вторичная структура ITS2-последовательности *Silene sytnikii* (Caryophyllaceae) в сравнении с близкими видами / В. А. Мартинюк, Н. И. Карпенко, И. Ю. Костиков // Современные проблемы экспериментальной ботаники: матер. I междунар. научной конф. (27–29 сентября 2017 г.). – Минск, 2017. – С. 48–50.

56. Михайлова Ю. В. Исследование ДНК для решения вопросов систематики Sileneae DC. (Caryophyllaceae Juss.) / Ю. В. Михайлова // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: матер. XV междунар. науч.-практ. конф. (23–26 мая 2016 г.). – Барнаул, 2016. – С. 153–157.

57. Михайлова Ю. В. Молекулярно-генетические признаки в систематике и филогенетике *Sileneae* / Ю. В. Михайлова, А. В. Родионов // 50 лет без К. И. Мейера: XIII научное совещание по филогении растений: матер. междунар. конф. (2–6 февраля 2016 г.). – М., 2015. – С. 196–200.

58. Михайлова Ю. В. Молекулярно-филогенетическое исследование самостоятельности рода *Xamilenis* Raf. в составе трибы *Sileneae* / Ю. В. Михайлова, Е.Е. Крапивская, А.В. Родионов // Экол. генет. – 2014. – Т. 12, № 4. – С. 15–24.

59. Михайлова Ю. В. Таксономическое положение и филогеография аркто-альпийского вида *Silene acaulis* (L.) Jacq. (Caryophyllaceae): автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.02.01. “ботаника” / Ю. В. Михайлова – СПб, 2016. – 26 с.

60. Модифікована методика виділення ДНК з гербарних зразків / [А. С. Тарєєв, А. І. Гірін, Н. І. Карпенко та ін.] // Чорномор. ботан. журн. – 2011. – Т. 7, № 4. – С. 309–317.

61. Молекулярная филогения и хемотаксономия экдистероидсодержащих растений семейств *Caryophyllaceae* Juss. и *Asteraceae* Dumort. / [И. И. Володин, Д. М. Шадрин, Я. И. Пылина и др.] // Вестник биотехнологии. – 2013. – Т. 9, № 1. – С. 21–27.

62. Никифоров А. Р. Популяция *Silene jailensis* N. I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) в составе экосистемы юго-восточного прибрежного склона Никитской яйлы / А. Р. Никифоров // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. – 2004. – Т. 123. – С. 29–35.

63. Никифоров А. Р. Состав и динамика популяции *Silene jailensis* N. I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) на юго-восточном склоне Никитской яйлы / А. Р. Никифоров // Укр. ботан. журн. – 2012. – Т. 69, № 2. – С. 211–222.

64. Новосад В. В. Новий для науки ендемічний вид Гранітно-степового Побужжя (*Silene sytnikii* Krytzka, Novosad et Protoporova), його таксономічні, еколого-ценотичні, хорологічні, генезисні та ценотичні зв'язки / В. В. Новосад, Л. І.

- Крицька, В. В. Протопопова // Укр. ботан. журн. – 1996. – Т. 53, № 5. – С. 578–585.
65. Новосад В. В. Смілка Ситника: систематика, морфологія, хорологія, екотопологія, філогенія, структура популяцій, інтродукція, созологія / В. В. Новосад, Л. І. Крицька, О. Ф. Щербакова. – К.: Фітон, 2011. – 110 с.
66. Носов Н. Н. Молекулярно-філогенетический анализ видов *Poa* L. флоры России: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.02.01 “ботаника” / Н. Н. Носов – СПб, 2011. – 23 с.
67. Определитель высших растений Беларуси / под ред. В. И. Парфенова. – Минск: Дизайн Про, 1999. – 471 с.
68. Определитель высших растений Крыма / под ред. Н. И. Рубцова. – Л.: Наука, Ленинградское отд., 1972. – 550 с.
69. Определитель высших растений Украины / под ред. Ю. Н. Прокудина и др. – К.: Наукова думка, 1987. – 548 с.
70. Особливості вторинної структури ITS2-послідовності ендема Криму *Silene jailensis* N. Rubtz. / [В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. В. Тищенко та ін.] // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (22 червня – 3 липня 2016 р.). – Херсон, 2016. – С. 84.
71. Остапко В. М. Сосудистые растения юго-востока Украины / В. М. Остапко, А. В. Бойко, С. Л. Мосякин. – Донецк: Ноулидж, 2010. – 247 с.
72. Павлови Н. С. Гвоздичные – Caryophyllaceae / Н. С. Павлови, Т. А. Безделева // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб: Наука, 1996. – Т. 8. – С. 28–125.
73. Перегрим М. М. Смілка крейдяна – *Silene cretacea* Fisch. ex Spreng. / М. М. Перегрим, В. О. Мартинюк // Судинні рослини Смарагдової мережі України під охороною Бернської конвенції / М. М. Перегрим, В. О. Мартинюк. – Житомир: Вид-во О.О. Євєнюк, 2017. – С. 108–109.
74. Про відповідність рядів Клокова до варіантів вторинних структур ITS1 та ITS2 секції *Pseudophalolepis* (*Centaurea* L., Asteraceae) / [В. І. Діденко,

Н. І. Карпенко, А.С. Тарєєв та ін.] // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (22 червня – 3 липня 2016 р.). – Херсон, 2016. – С. 87.

75. Противоязвенная активность экстрактов эдистероидсодержащих растений родов *Lychnis* и *Silene* семейства *Caryophyllaceae* / [С. Г. Крылова, Е. П. Зуева, Л. Н. Зибарева и др.] // БЭБиМ. – 2014. – Т. 158, № 8. – С. 190–194.

76. рДНК рослин: організація, еволюція, застосування / Р. А. Волков, І. І. Панчук, Л. Г. Борисюк, М. В. Борисюк // Цитология и генетика. – 2003. – Т. 37. – № 1. – С. 72–78.

77. Редкие и исчезающие виды растений Белоруссии и Литвы / В. И. Парфенов [и др.]. – Минск: Наука и техника, 1987. – 352 с.

78. Рідкісні рослини флори України в культурі / Н. Є. Антонюк, Р. М. Бородіна, В. Г. Собко, Л. С. Скворцова. – К.: Наукова думка, 1982. – 216 с.

79. Романова В. О. Морфологические особенности области рубчика у семян представителей трибы *Sileneae* (*Caryophyllaceae*) / В. О. Романова, Т. И. Кравцова // Бот. журн. – 2016. – Т. 101, № 2. – С. 189–205.

80. Романова Л. С. Палиноморфология семейства *Caryophyllaceae* Juss. флоры УССР: дис. канд. биол. наук: 03.00.05 / Л. С. Романова – К., 1988. – 266 с.

81. Рубцов Н. И. Новый вид рода *Silene* L. с Крымского нагорья (Яйла) / Н. И. Рубцов // Бюл. Гос. Никитск. ботан. сада. – 1974. – Вып. 2 (24). – С. 5–8.

82. Савченко Г. О. Червонокнижні види судинних рослин степів і відходів крейди Національного природного парку «Дворічанський» та його околиць / Г. О. Савченко, М. В. Банік, В. І. Ронкін // Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохороних стратегій: матер. IV міжнар. конф. (16–20 травня 2016 р.). – К., 2016. – С. 133–135.

83. Смирнов П. А. *Plantarum novarum descriptiones*, 2 / П. А. Смирнов // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. – 1940. – Вып. 49, № 2. – С. 85–88.

84. Токарев П. И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен / П. И. Токарев. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2002. – 51 с.

85. Федорончук М. М. Особливості будови пилкових зерен видів *Caryophyllaceae* Juss. та їх значення для цілей систематики / М. М. Федорончук // Укр. ботан. журн. – 1995. – Т. 62, № 4. – С. 531–537.
86. Федорончук М. М. Аналіз ендемізму *Caryophyllaceae* Juss. флори України / М. М. Федорончук // Укр. ботан. журн. – 2009. – Т. 66, № 4. – С. 541–549.
87. Федорончук М. М. Види судинних рослин, описаних з України, їх типіфікація та критичний аналіз: роди *Silene* L. s. str., *Oberna* Adans. (*Caryophyllaceae* Juss.) / М. М. Федорончук // Укр. ботан. журн. – 2000. – Т. 57, № 1. – С. 26–32.
88. Федорончук М. М. Нові таксони і номенклатурні комбінації в роді *Silene* L. sensu lato та ключ для визначення видів роду *Silene* sensu stricto (*Caryophyllaceae*) флори України / М. М. Федорончук // Укр. ботан. журн. – 1997. – Т. 54, № 2. – С. 178–183.
89. Федорончук М. М. Основні центри походження, філогенетичні зв'язки та історія розвитку *Caryophyllaceae* на території Східної Європи (на прикладі поширення окремих видів) / М. М. Федорончук // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 3, № 1. – С. 65–76.
90. Федорончук М. М. Питання охорони видів *Caryophyllaceae* України / М. М. Федорончук // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 1. – С. 49–61.
91. Федорончук М. М. Родина *Caryophyllaceae* Juss. у флорі України: систематика, географія, історія розвитку: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. біол. наук: спец. 03.00.05 “ботаніка” / М. М. Федорончук. – К., 2006. – 46 с.
92. Федорончук М. М. Система родини *Caryophyllaceae* флори України. 1. Підродини: *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae* / М. М. Федорончук // Укр. ботан. журн. – 2015. – Т. 72, № 6. – С. 542–554.
93. Федорончук М. М. Система родини *Caryophyllaceae* флори України. 2. Підродина *Caryophylloideae* / М. М. Федорончук // Укр. ботан. журн. – 2016. – Т. 73, № 1. – С. 33–45.
94. Федорончук М. М. *Silene* L. sensu lato в Україні: огляд роду *Silene* sensu

stricto (Caryophyllaceae) / М. М. Федорончук // Укр. ботан. журн. – 1997. – Т. 54, № 6. – С. 557–564.

95. Федорончук М. М. *Silene* L. sensu lato в Україні: огляд сегрегатних родів *Oberna* Adans. та *Pleconax* Rafin. (Caryophyllaceae) / М. М. Федорончук // Укр. ботан. журн. – 1997. – Т. 54, № 1. – С. 70–76.

96. Федосеев Г. Е. Анатомо-морфологическое исследование семян представителей родов *Melandrium* Roehl. и *Silene* L. / Г. Е. Федосеев // Биологические науки. – 1988. – № 6. – С. 58–68.

97. Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона / [ред. Т. Л. Андриєнко]. – К.: Фітосоціоцентр, 2006. – 316 с.

98. Флора Восточной Европы / под ред. Н. Н. Цвелева. – М.-СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. – Т. 11. – 536 с.

99. Флора Мурманской области – М.-Л.: Изд-во Ан СССР, 1956. – Вып. 3. – 450 с.

100. Цвелев Н. Н. О родах трибы Смолевковых (*Sileneae* DC., Caryophyllaceae) в Восточной Европе / Н. Н. Цвелев // Новости сист-ки высших растений. – 2001. – Т. 33. – С. 90–113.

101. Червона книга Донецької області: рослинний світ (рослини, що підлягають охороні в Донецькій області) / авт.-уклад. А. С. Аверчук та ін. – Донецьк: Новая печать, 2010. – 510 с.

102. Червона книга України. Рослинний світ / ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. – К.: Українська енциклопедія ім. М.П. Бажана, 1996. – 608 с.

103. Червона книга України. Рослинний світ / ред. Я. П. Дідух. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.

104. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 990 с.

105. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства

Aceraceae-Menyanthaceae / под ред. А. Л. Тахтаджяна. – Л.: Наука, 1990. – 509 с.

106. Чопик В. І. Високогірна флора Українських Карпат / В. І. Чопик. – Київ: Наукова думка, 1976. – 270 с.

107. Чопик В. І. Флора Українських Карпат / В. І. Чопик, М. М. Федорончук. – Тернопіль: ТЗОВ «Терно-граф», 2015. – 712 с.

108. Чорней І. І. Поширення й охорона судинних рослин зі світового та європейського Червоних списків на Буковині / І. І. Чорней // Заповідна справа в Україні. – 2002. – Т. 8, № 1. – С. 26–27.

109. Шишкин Б. К. *Lychnideae* A.Br. / Б. К. Шишкин // Флора СССР. – М.-Л.: Изд. Акад. Наук СССР, 1936. – Т. 6. – С. 573–730.

110. Шишкин Б. К. Предварительная таблица для определения Крымско-Кавказских представителей рода *Silene* L. / Б. К. Шишкин // Извест. Томского Государственного Ун-та. – 1927. – Т. 77, № 3. – С. 279–292.

111. Шишкин Б. К. Сем. *Caryophyllaceae* Juss. / Б. К. Шишкин // Флора Крыма / под ред. Е. В. Вульфа. – М.-Л.: Огис-Сельхозгиз, 1947. – Т. 2, Вып. 1. – С. 117–171.

112. Штромберг А. Я. К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений / А. Я. Штромберг // Тр. Тбил. н.-и. химико-фармац. ин-та. – 1956. – Т. 8. – С. 35–42.

113. Щербакова Ю. Ф. Раритетний флорофонд Кодимо-Єланецького Побужжя (популяційні та созологічні аспекти): автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.05 “ботаніка” / Ю. Ф. Щербакова– Київ, 2008. – 24 с.

114. 5.8S-28S rRNA interaction and HMM-based ITS2 annotation / [A. Keller, T. Schleicher, J. Schultz et al.] // *Gene*. – 2009. – Vol. 430. – P. 50–57.

115. A new lineage-based tribal classification of the family *Caryophyllaceae* / [D. T. Harbaugh, M. Nepokroeff, R. K. Rabeler et al.] // *Intern. J. of Plant Sciences*. – 2010. – Vol. 171, № 2. – P. 185–198.

116. A phylogenetic circumscription of *Silene* sect. *Siphonomorpha*

(Caryophyllaceae) in the Mediterranean Basin / [Y. Naciri, P.-E. Du Pasquier, M. Lundberg et al.] // *Taxon*. – 2017. – Vol. 66, № 1. – P. 91–108.

117. A revised generic classification of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) / B. Oxelman, M. Lidén, R. K. Rabeler, M. A. Popp // *Nord. J. Bot.* – 2000. – Vol. 20, № 6. – P. 743–748.

118. A universal model for the secondary structure of 5.8S ribosomal RNA molecules, their contact sites with 28S ribosomal RNAs, and their prokaryotic equivalent / J. C. Vaughn, S. Sperbeck, W. J. Ramsey, C. B. Lawrence // *Nucleic Acids Res.* – 1984. – Vol. 12. – P. 7479–75.

119. Adanson M. Familles des plantes / M. Adanson. – Brion: Chez Vincent, 1764. – Vol. 1. – 640 p.

120. Álvares I. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference / I. Álvares, J. F. Wendel // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2003. – Vol. 29. – P. 417–434.

121. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / T. J. White, T. Bruns, S. Lee, J. W. Taylor // *PCR Protocols: A guide to methods and applications*. – New York: Academic Press, 1990. – P. 315–322.

122. Anther smuts of Caryophyllaceae: Molecular analyses reveal further new species / [M. Lutz, M. Piątek, M. Kemler et al.] // *Mycol. Res.* – 2008. – Vol. 112. – P. 1280–1296.

123. Arman M. Seed morphology diversity in some Iranian endemic *Silene* (Caryophyllaceae) species and their taxonomic significance / M. Arman, A. Gholipour // *Acta Biologica Szegediensis*. – 2013. – Vol. 57, № 1. – P. 31–37.

124. Assessing the vulnerability of species richness to anthropogenic climate change in a biodiversity hotspot / [G. F. Midgley, L. Hannah, D. Millar et al.] // *Glob. Ecol. Biogeogr.* – 2002. – Vol. 11, № 6. – P. 445–451.

125. Atlas florae Europaeae: distribution of Vascular plants in Europe / ed. J. Jalas, J. Suominen. – Cambridge: Cambridge University Press. – 1986. – Vol. 7. – 229 p.

126. Baldwin B. G. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of

nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae / B. G. Baldwin // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 1992. – Vol. 1, № 1. – P. 3–16.

127. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects / W. Barthlott // *Nord. J. Bot.* – 1981. – Vol. 1, № 3. – P. 345–355.

128. Barthlott W. Microstructural features of seed surface / W. Barthlott // *Current Concepts in Plant Taxonomy* / ed. V. H. Heywood, D. M. Moore. – London: Academic Press, 1984. – P. 95–105.

129. Basic local alignment search tool / [S. F. Altschul, W. Gish, W. Miller et al.] // *J. Mol. Biol.* – 1990. – Vol. 215. – P. 403–410.

130. Bilz M. European Red List of Vascular Plants / M. Bilz, S. P. Kell, N. Maxted, R.V. Lansdown. – Luxembourg: Publications Office of European Union, 2011. – 130 p.

131. Bittrich V. Caryophyllaceae / V. Bittrich // *Families and genera of flowering plants* / eds. K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich. – Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 1993. – Vol. 2. – P. 206–236.

132. Bojňanský V. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora. The Carpathian Mountains Region / V. Bojňanský, A. Fargašová. – Dordrecht: Springer, 2007. – 1046 p.

133. Braun A. Beitrag zur Feststellung natürlicher Gattungen unter den Sileneen / A. Braun // *Flora.* – 1843. – Vol. 22. – S. 349–388.

134. Byun Y. PseudoViewer3: generating planar drawings of large-scale RNA structures with pseudoknots / Y. Byun, K. Han // *Bioinformatics.* – 2009. – Vol. 25. – P. 1435–1437.

135. Caisová L. A consensus secondary structure of ITS2 in the Chlorophyta identified by phylogenetic reconstruction / L. Caisová, B. Marin, M. Melkonian // *Protist.* – 2013. – Vol. 164. – P. 482–496.

136. Casimiro-Soriguer I. Diversity and evolution of sexual strategies in *Silene*: a

review / I. Casimiro-Soriguer, E. Narbona, M.L. Buide // *Progress in Botany*. – 2016. – Vol. 77. – P. 357–377.

137. Casimiro-Soriguer I. Diversity of sexual systems within different lineages of the genus *Silene* / I. Casimiro-Soriguer, M. L. Buide, E. Narbona // *AoB Plants*. – 2015. – Vol. 7. – P. 21–35.

138. Chandra S. Re-collection of the Black Catchfly *Silene nigrescens* (Caryophyllales: Caryophyllaceae) after 130 years from Indian western Himalaya / S. Chandra, D. S. Rawat, P. K. Pusalkar // *J. Threat. Taxa*. – 2017. – Vol. 9, № 7. – P. 10476–10479.

139. Chater A. O. *Silene* / A. O. Chater, S. M. Walters, J. R. Akeroyd // *Flora Europaea* / [eds. T. G. Tutin, N. A. Burges, A. O. Chater et al.]. – Cambridge: Cambridge University Press, 1993. – Vol. 1. – P. 191–211.

140. Checklist of non-vascular and vascular plants of Slovakia / eds. K. Marhold, F. Hindák. – Bratislava: VEDA, 1998. – 687 p.

141. Chowdhuri D. K. Studies in the genus *Silene* / D. K. Chowdhuri // *Notes Roy. Bot. Gard*. – 1957. – Vol. 22, № 3. – P. 221–278.

142. Ciocârlan V. Taxonomy and variability of some plant species in the Romanian flora / V. Ciocârlan // *Buletinul Grădinii Botanice Iași*. – 2006. – T. 13. – P. 5–9.

143. Cires E. Phylogenetic relationships of *Petrocoptis* A. Braun ex Endl. (Caryophyllaceae), a discussed genus from the Iberian Peninsula / E. Cires, J. A. F. Prieto // *J. Plant Res*. – 2015. – Vol. 128, № 2. – P. 223–238.

144. Classification and terminology of plant cuticular waxes / [W. Barthlott, C. Neinhuis, D. Cutler et al.] // *Bot. J. Linnean Soc*. – 1998. – Vol. 126. – P. 237–260.

145. Clustal W and Clustal X version 2.0 / [M. A. Larkin, G. Blackshields, N. P. Brown et al.] // *Bioinformatics*. – 2007. – Vol. 23. – P. 2947–2948.

146. Coleman A. W. Is there a molecular key to the level of “biological species” in eukaryotes? A DNA guide / A. W. Coleman // *Mol. Phylogenet. Evol*. – 2009. – Vol. 50. – P. 197–203.

147. Coleman A. W. ITS2 is a double-edged tool for eukaryote evolutionary comparisons / A. W. Coleman // Trends Genet. – 2003. – Vol. 19, № 7. – P. 370–375.
148. Coleman A. W. Nuclear rRNA transcript processing versus internal transcribed spacer secondary structure / A. W. Coleman // Trends Genet. – 2015. – Vol. 31, № 3. – P. 157–163.
149. Coleman A. W. Pan-eukaryote ITS2 homologies revealed by RNA secondary structure / A. W. Coleman // Nucleic Acid Res. – 2007. – Vol. 35, № 10. – P. 3322–3329.
150. Coleman A. W. Ribosomal DNA ITS-1 and ITS-2 sequence comparisons as a tool for predicting genetic relatedness / A. W. Coleman, J. C. Mai // J. Mol. Evol. – 1997. – Vol. 45. – P. 168–177.
151. Coleman A. W. The significance of a coincidence between evolutionary landmarks found in mating affinity and a DNA sequence / A. W. Coleman // Protist. – 2000. – Vol. 151. – P. 1–9.
152. Comparative analyses of flower scent in Sileneae reveal a contrasting phylogenetic signal between night and day emissions / S. Prieto-Benítez, A. M. Millanes, S. Dötterl, L. Giménez-Benavides // 2016. – Vol. 6, № 21. – P. 7869–7881.
153. Comparative analysis of a large dataset indicates that internal transcribed spacer (ITS) should be incorporated into the core barcode for seed plants / [D. Z. Li, L. M. Gao, H. T. Li et al.] // PNAS. – 2011. – Vol. 108, № 49. – P. 19641–19646.
154. Conspectus of the Bulgarian vascular flora. Distribution maps and floristic elements / B. Assyov, A. Petrova, D. Dimitrov, R. Vassilev. – Sofia, 2012. – 489 p.
155. Convention of the conservation of European wildlife and natural habitats – Bern, 1979. – 89 p. [Электронный ресурс]. URL: [www.coe.int/en/web/bern-convention](http://www.coe.int/en/web/bern-convention)
156. Convention on the biological diversity. – United Nations, 1992. – 28 p.
157. Coode M. J. E. *Silene* L. / M. J. E. Coode, J. Collen // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. – Edinburgh: University Press, 1967. – Vol. 2. – P. 179–242.
158. Cronquist A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants / A. Cronquist. – New York: Columbia University Press, 1981. – 1262 p.

159. Cronquist A. Nomenclatural and Taxonomic History / A. Cronquist, R. F. Thorne // *Caryophyllales: Evolution and Systematics* / eds. H.D. Behnke, T.J. Mabry. – Berlin: Springer-Verlag, 1994. – P. 5–26.

160. De Candolle A. P. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* / A. P. De Candolle. – Parisiis: Sumptibus Sociorum Treuttel et Würtz, 1824. – Pars. 1. – 746 p.

161. Desfeux C. Systematics of Euromediterranean *Silene* (Caryophyllaceae): evidence from a phylogenetic analysis using ITS sequences / C. Desfeux, B. Lejeune // *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris.* – 1996. – *Sci. Vie.* 319. – P. 351–358.

162. Differences of *Atocion lithuanicum* from *A. armeria* and their hybrid (Sileneae, Caryophyllaceae) by ITS1-ITS2 sequences and secondary structure of their transcripts / V. O. Martyniuk, N. I. Karpenko, A. S. Tarieiev, I. Yu. Kostikov // *Ukr. Bot. J.* – 2018. – Vol. 75, № 4. – P. 322–334.

163. Disentangling relationships among the members of the *Silene saxifraga* alliance (Caryophyllaceae): Phylogenetic structure is geographically rather than taxonomically segregated / [S. Đurović, P. Schönswetter, M. Niketić et al.] // *Taxon.* – 2017. – Vol. 66, № 2. – P. 343–364.

164. Distinguishing species / [T. Müller, N. Philippi, T. Dandekar et al.] // *RNA.* – 2007. – № 13. – P. 1469–1472.

165. Döhl J.C. Rheinische flora. Beschreibung der wildwachsenden und cultivirten Pflanzen des Rheingebietes vom Bodensee / J. Ch. Döhl. – Frankfurt: Heinrich Ludwig Brönnner, 1843. – 832 p.

166. Downie S. Relationships in the Caryophyllales as suggested by phylogenetic analyses of partial chloroplast DNA ORF2280 homolog sequences / S. Downie, S. Katz-Downie, K. Cho // *Am. J. Bot.* – 1997. – Vol. 84. – P. 252–273.

167. Doyle J. J. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue / J. J. Doyle, J. L. Doyle // *Phytochemical Bulletin.* – 1987. – Vol. 19. – P. 11–15.

168. Doyle J. J. Isolation of plant DNA from fresh tissue / J. J. Doyle, J. L. Doyle // *Focus.* – 1990. – Vol. 12. – P. 13–15.

169. Edalatian N. M. Foliar anatomy of the genus *Silene* L. (Caryophyllaceae) at sectional level in Iran / N. M. Edalatian, F. Ghahremaninejad, F. Attar // Iran. J. Bot. – 2016. – Vol. 22, № 2. – P. 138–158.

170. Edalatiyan M. N. *Silene ferdowsii* (Caryophyllaceae), a new species from Iran / M. N. Edalatiyan, M. Joharchi, F. Ghahremaninejad // Ann. Bot. Fennici. – 2011. – Vol. 48. – P. 155–158.

171. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms / G. Erdtman. – Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. – 539 p.

172. Erixon P. Reticulate or treelike chloroplast DNA evolution in Sileneae (Caryophyllaceae) / P. Erixon, B. Oxelman // Mol. Phylogenet. Evol. – 2008. – Vol. 48. – P. 313–325.

173. Evaluating sampling strategy for DNA barcoding study of coastal and inland halo-tolerant Poaceae and Chenopodiaceae: A case study for increased sample size / [P.-C. Yao, H.-Y. Gao, Y.-N. Wei et al.] // PLOS One. – 2017. – Vol. 12, № 9. – P. e0185311.

174. Evolution in the reproductive systems in the genus *Silene* / [C. Desfeux, S. Maurice, J.-P. Henry et al.] // 1996. – Vol. 263. – P. 409–414.

175. Evolution of sex determination systems with heterogametic males and females in *Silene* / [V. Slancarova, J. Zdanska, B. Janousek et al.] // Evolution. – 2013. – Vol. 67, № 12. – P. 3669–3677.

176. Evolutionary strata on the X-chromosomes of the dioecious plant *Silene latifolia*: evidence from new sex-linked genes / R. Bergero, A. Forrest, E. Kamau, D. Charlesworth // Genetics. – 2007. – Vol. 75, № 4. – P. 1945–1954.

177. Fenzl E. Genus *Elisanthe* / E. Fenzl // Der deutsche Botaniker Herbarienbuch. Erklärung des natürlichen Pflanzensystems / E. Fenzl. – Dresden-Leipzig: Arnold, 1841. – B. 45. – P. 206.

178. Ferguson I. K. The role of pollen morphology in plant systematics / I. K. Ferguson // An. Asoc. Palinol. Leng. Esp. – 1985. – Vol. 2. – P. 5–18.

179. Filatov D. A. Evolutionary history of *Silene latifolia* sex chromosomes

revealed by genetic mapping of four genes / D. A. Filatov // *Genetics*. – 2005. – Vol. 170. – P. 975–979.

180. Filyushin M. A. 5.8S rRNA sequence and secondary structure in *Monotropa hypopitys* and related Ericaceae species / M. A. Filyushin, E. Z. Kochieva, K. G. Skryabin // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. – 2015. – Vol. 463. – P. 264–267.

181. Fior S. Molecular phylogeny of the Caryophyllaceae (Caryophyllales) inferred from chloroplast matK and nuclear rDNA ITS sequences / S. Fior, P. O. Caris, G. Casazza // *Am. J. Bot.* – 2006. – Vol. 93, № 3. – P. 399–411.

182. Frajman B. Hybrid origins and homoploid reticulate evolution within *Heliosperma* (Sileneae, Caryophyllaceae) – A multigene phylogenetic approach with relative dating / B. Frajman, F. Eggens, B. Oxelman // *Syst. Biol.* – 2009. – Vol. 58. – P. 328–345.

183. Frajman B. Reticulate phylogenetics and phytogeographical structure of *Heliosperma* (Sileneae, Caryophyllaceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences / B. Frajman, B. Oxelman // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2007. – Vol. 43. – P. 140–155.

184. Frajman B. Taxonomic revision of *Atocion* and *Viscaria* (Sileneae, Caryophyllaceae) / B. Frajman, M. Thollesson, B. Oxelman // *Bot. J. Linn. Soc.* – 2013. – Vol. 173. – P. 194–210.

185. Frajman B. Phylogenetic relationships of *Atocion* and *Viscaria* (Sileneae, Caryophyllaceae) inferred from chloroplast, nuclear ribosomal, and low-copy gene DNA sequences / B. Frajman, N. Heidari, B. Oxelman // *Taxon*. – 2009. – Vol. 58, № 3. – P. 811–824.

186. Garnett S. T. Taxonomy anarchy hampers conservation / S. T. Garnett, L. Christidis // *Nature*. – 2017. – Vol. 546 (7656). – P. 25–27.

187. Gaşuleac M. *Silene* L. / M. Gaşuleac // *Flora Reipublicii Populare Române* / Ed. T. Săvulescu., 1953. – Vol. 2. – P. 142–184.

188. Geographic and phylogenetic patterns in *Silene* section *Melandrium*

(Caryophyllaceae) as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences / A. Rautenberg, L. Hathaway, B. Oxelman, H. C. Prentice // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2010. – Vol. 57. – P. 978–991.

189. Ghazanfar Sh. A. Caryophyllaceae / Sh.A. Ghazanfar, Y. J. Nasir // *Flora of Pakistan* / eds. E. Nasir, S. I. Ali. – Islamabad: Pakistan Agricultural College, 1986. – Vol. 175. – P. 56–88.

190. Global Strategy for Plant Conservation. – U. K., 2002. – 13 p.

191. Gottschling M. Secondary structure models of the nuclear internal transcribed spacer regions and 5.8S rRNA in Calcioidinelloideae (Peridiniaceae) and other dinoflagellates / M. Gottschling, J. Plötner // *Nucleic Acids Res.* – 2004. – Vol. 32, № 1. – P. 307–315.

192. Greenberg A. K. Molecular systematics and character evolution in Caryophyllaceae / A. K. Greenberg, M. J. Donoghue // *Taxon.* – 2011. – Vol. 60, № 6. – P. 1637–1652.

193. Greene E. L. Genus *Anotites* / E. L. Greene // *Leaflets of botanical observation and criticism.* – 1905. – Vol. 1. – P. 97–112.

194. Greuter W. *Silene* (Caryophyllaceae) in Greece: a subgeneric and sectional classification / W. Greuter // *Taxon.* – 1995. – Vol. 44. – P. 543–581.

195. Greuter W. *Silene* / W. Greuter // *Flora Hellenica* / A. Strid, K. Tan. – Königstein: Koeltz Scientific Books, 1997. – Vol. 1. – P. 239–293.

196. Greuter W. Studies in Greek Caryophylloideae: *Agrostemma*, *Silene*, and *Vaccaria* / W. Greuter // *Willdenowia.* – 1995. – Vol. 25. – P. 105–142.

197. Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignments editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T. A. Hall // *Nucleic Acids Res.* – 1999. – Vol. 41. – P. 95–98.

198. Harpke D. 5.8S motifs for identification of pseudogenic ITS regions / D. Harpke, A. Peterson // *Botany.* – 2008. – Vol. 86. – P. 300–305.

199. Hastings W. K. Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their

applications / W. K. Hastings // *Biometrika*. – 1970. – Vol. 57. – P. 97–109.

200. Hernández-Ledesma P. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order Caryophyllales / P. Hernández-Ledesma, W. G. Berendsohn, T. Borsch // *Willdenowia*. – 2015. – Vol. 45, № 3. – P. 281–383.

201. Hershkovitz M. A. Deep-level diagnostic value of the rDNA-ITS region / M. A. Hershkovitz, L. A. Lewis // *Mol. Biol. Evol.* – 1996. – Vol. 13 (9). – P. 1276–1295.

202. Hillis D. M. Molecular versus morphological approaches to systematics / D. M. Hillis // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* – 1987. – Vol. 18. – P. 23–42.

203. Homology modeling revealed more than 20,000 rRNA internal transcribed spacer 2 (ITS2) secondary structures / [M. Wolf, M. Achtziger, J. Schultz et al.] // *RNA*. – 2005. – Vol. 11. – P. 1616–1623.

204. Hong S.-P. Systematic significance of seed coat morphology in *Silene* L. s. str. (Sileneae-Caryophyllaceae) from Korea / S.-P. Hong, M.-G. Han, K.-J. Kim // *J. Plant Biol.* – 1999. – Vol. 42, № 2. – P. 146–150.

205. Howell E. C. Evolution of neo-sex chromosomes in *Silene diclinis* / E. C. Howell, S. J. Armstrong, D. A. Filatov // *Genetics*. – 2009. – Vol. 182, № 4. – P. 1109–1115.

206. Huelsenbeck J. P. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny / J. P. Huelsenbeck, F. Ronquist // *Bioinformatics*. – 2001. – Vol. 17. – P. 754–755.

207. Is *Astragalus borysthenicus* Klok. (Fabaceae) a separate species? Taxonomical status inferred from ITS1 and ITS2 secondary structures / [N. I. Karpenko, V. O. Martynyuk, A. S. Tarieiev et al.] // Регіональні проблеми вивчення і збереження біорізноманіття: матер. міжнар. наук. конф. (5–6 жовтня 2017 р.). – Чернівці, 2017. – С. 45–46.

208. ITS secondary structure derived from comparative analysis: implications for sequence alignment and phylogeny of the Asteraceae / L. R. Goertzen, J. J. Cannone, R. R. Gutell, R. K. Jansen // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2003. – Vol. 29. – P. 216–234.

209. ITS2 secondary structure for species circumscription: case study in southern

African *Strychnos* L. (Loganiaceae) / A. Adebowale, J. Lamb, A. Nicholas, Y. Naidoo // *Genetica*. – 2016. – Vol. 144, № 6. – P. 639–650.

210. Jobses D. V. A conserved motif in the 5.8S ribosomal RNA (rRNA) gene is a useful diagnostic marker for plant internal spacer (ITS) sequences / D. V. Jobses, L. B. Thien // *Mol. Biol. Rep.* – 1997. – Vol. 15. – P. 326–334.

211. Kadlečík J. Carpathian Red List of Forest Habitats and Species Carpathian List of Invasive Alien Species / J. Kadlečík. – Banská Bystrica: The State Nature Conservancy of the Slovak Republic, 2014. – 234 p.

212. King R. C. A Dictionary of Genetics / R. C. King, W. D. Stansfield, P. K. Mulligan. – Oxford: Oxford University Press, 2007. –Ed. 7. – 608 p.

213. Kliment J. Taxa of vascular plants endemic to the Carpathian Mts / J. Kliment, P. Turis, M. Janišová // *Preslia*. – 2014. – Vol. 88. – P. 19–76.

214. Klotzsch J. F. Die botanischen ergebnisse der reise seiner Königl. Hoheit des prinzen waldemar zu preußen in den jahren 1845 und 1846 / J. F. Klotzsch. – Berlin: Verlag der Königl. geheimen ober-hofbuchdr, 1862. – 264 p.

215. Kucukboyaci N. Fatty-acid compositions of *Silene vulgaris* and *S. cserei* subsp. *aeoniopsis* seeds and their antimicrobial activities / N. Kucukboyaci, B. Ozcelic, N. Adiguzel // *Chemistry of Natural Compounds*. – 2010. – Vol. 46, № 1. – P. 88–91.

216. Lietuvos raudonoji knyga / Vyr. red. V. Rašomavičius. – Kaunas: Lutute, 2007. – 800 p.

217. Lihua Z. *Silene* / Z. Lihua, M. Lidén, B. Oxelman // *Flora of China* / Eds. Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong. – Beijing: Science Press, 2001. – Vol.6. – P. 66–79.

218. Linnaeus C. Genera plantarum eorumque characteres naturales secundum numerum, figuram, situm, et proportionem omnium fructificationis partium / C. Linnaeus. – Stockholm, 1754. – Ed. 5. – 560 p.

219. Liu J.-Sh. A conserved sequence in internal transcribed spacer 1 of plant nuclear RNA genes / J.-Sh. Liu, C. L. Scharld // *Plant Mol. Biol.* – 1994. – Vol. 26. – P. 775–778.

220. Mace G. M. The role of taxonomy in species conservation / G. M. Mace // Phil. Trans. R. Soc. Lond. – 2004. – Vol. 359. – P. 711–719.

221. Mai J. C. The internal transcribed spacer 2 exhibits a common secondary structure in green algae and flowering plants / J. C. Mai, A. W. Coleman // J. Mol. Evol. – 1997. – Vol. 44, № 3. – P. 258–271.

222. Mamadalieva N. Z. Phytoecdysteroids from *Silene* plants: distribution, diversity and biological (antitumor, antibacterial and antioxidant) activities / N. Z. Mamadalieva // Bol. Latinoam. Caribe Plant Med. Aromat. – 2012. – Vol. 11, № 6. – P. 474–497.

223. Mau B. Bayesian phylogenetic inference via Markov chain Monte Carlo methods / B. Mau, M. Newton, B. Larget // Biometrics. – 1999. – Vol. 55. – P. 1–12.

224. Mau B. Phylogenetic inference for binary data on dendrograms using Markov chain Monte Carlo / B. Mau, M. Newton // J. Comput. Graph. Stat. – 1997. – Vol. 6. – P. 122–131.

225. Mayol M. A synopsis of *Silene* subgenus *Petrocoptis* (Caryophyllaceae) / M. Mayol, J. A. Rosseló // Taxon. – 1999. – Vol. 49, № 3. – P. 471–482.

226. Med-Checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-Mediterranean countries / Eds. W. Greuter, H. M. Burdet, G. Long. – Genève: Conservatoire et Jardin Botanique Ville de Genève, 1984. – Vol. 1. – 275 p.

227. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony methods / [K. Tamura, D. Peterson, N. Peterson et al.] // Mol. Biol. Evol. – 2011. – Vol. 28, № 10. – P. 2731–2739.

228. Melzheimer V. New species of *Silene* (Caryophyllaceae) from the flora Iranica area / V. Melzheimer // Pl. Syst. Evol. – 1985. – Vol. 150, № 3–4. – P. 307–318.

229. Melzheimer V. *Silene* / V. Melzheimer // Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge / K. H. Rechinger, V. Melzheimer, W. Möschl, H. Schiman-Czeika. – Graz: Akademische druck Verlagsanatalt, 1988. – Vol. 163. – P. 341–508.

230. Mered'a P. *Atocion* / P. Mered'a // Flóra Slovenska / / Ed. K. Goliašová,

E. Michalková. – Vol. IV/3. – Bratislava: VEDA, 2012. – P. 540–544.

231. Metcalfe C. R. Anatomy of the dicotyledons / C. R. Metcalfe, L. Chalk. – Oxford: Bot. Poloniae, 1950. – Vol. 1. – 288 p.

232. Mikhaylova Yu. V. Molecular phylogenetic study of *Xamilensis* Raf. recognized as the segregate genus in the Sileneae tribe / Yu. V. Mikhaylova, E. E. Krapivskaya, A.V. Rodionov // Russ. J. Genet. – 2016. – Vol. 6, № 2. – P. 15–24.

233. Molecular diversity, phylogeography and genetic relationships of the *Silene paradoxa* group of section *Siphonomorpha* (Caryophyllaceae) / M. Leuzinger, Y. Naciri, P.-E. Du Pasquier, D. Jeanmonod // Plant Syst. Evol. – 2015. – Vol. 301, № 1. – P. 265–278.

234. Molecular identification of commercialized medicinal plants in Southern Morocco / [A. Kool, H. J. Boer, Å. Krüger et al.] // PLOS One. – 2012. – Vol. 7, № 6. – P. 1–12.

235. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences / [P. Cuénoud, V. Savolainen, L. W. Chatrou et al.] // Am. J. Bot. – 2002. – Vol. 89. – P. 132–144.

236. Morton J. K. *Silene* / J. K. Morton // Flora of North America and north of Mexico. – New York: Oxford University Press, 2005. – Vol. 5. – P. 166–214.

237. Mosyakin S. L. Taxonomic aspects of treatments of vascular plants in the Red Data Book of Ukraine / S. L. Mosyakin, I. A. Korotchenko // The Plant Kingdom in the Red Data Book of Ukraine: Implementing the Global Strategy for Plant Conservation: Proceedings of International Conference (11–15 October 2010). – K.: Alterpress, 2010. – P. 28–32.

238. Mosyakin S. L. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist / S. L. Mosyakin, M. M. Fedoronchuk. – K.: M. G. Kholodny Institute of Botany, 1999. – 24+346 p.

239. MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space / [F. Ronquist et al.] // Syst. Biol. – 2012. – Vol. 61,

№ 3. – P. 539–542.

240. Nei M. Molecular evolution and phylogenetics / M. Nei, S. Kumar. – Oxford: Oxford University Press, 2000. – 333 p.

241. Niketić M. Nomenclatural and taxonomic notes on the flora of Serbia and the Balkan Peninsula. I. Caryophyllaceae / M. Niketić, V. Stevanović, G. Tomović // Arch. Biol. Sci. – 2007. – Vol. 59, № 4. – P. 387–396.

242. Origin and evolution of a circumpolar polyploid species complex in *Silene* (Caryophyllaceae) inferred from low copy nuclear RNA polymerase introns, rDNA, and chloroplast DNA / M. Popp, P. Erixon, F. Eggens, B. Oxelman // Syst. Bot. – 2005. – Vol. 30, № 2. – P. 302–313.

243. Ousted S. A taxonomic revision of the genus *Uebelinia* Hochst. (Caryophyllaceae) / S. Ousted // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. – 1985. – Vol 55. – P. 421–459.

244. Oxelman B. Chloroplast rps16 intron phylogeny of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) / B. Oxelman, M. Lidén, D. Berglund // Pl. Syst. Evol. – 1997. – Vol. 206. – P. 393–410.

245. Oxelman B. Generic boundaries in the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) as inferred from nuclear rDNA sequences / B. Oxelman, M. Lidén // Taxon. – 1995. – Vol. 44. – P. 525–542.

246. Pant D. D. Structure and ontogeny of stomata in some Caryophyllaceae / D. D. Pant, P. F. Kidwai // J. Linn. Soc. (Bot.). – 1968. – Vol. 60. – P. 309–314.

247. Patterns of molecular evolution in dioecious and non-dioecious *Silene* / [J. Käfer, M. Taliaňová, T. Bigot et al.] // J. Evol. Biol. – 2013. – Vol. 26. – P. 335–346.

248. PCR amplification introduces errors into mononucleotide and dinucleotide repeat sequences / [L. A. Clarke, C. S. Rebelo, J. Gonçalves et al.] // J. Clin. Pathol.: Mol. Pathol. – 2001. – Vol. 54. – P. 351–353.

249. Petri A. Phylogenetic relationships within *Silene* (Caryophyllaceae) section *Physolychnis* / A. Petri, B. Oxelman // Taxon. – 2011. – Vol. 60. – P. 953–968.

250. Phylogenetic analysis of mitochondrial substitution rate variation in the

angiosperm tribe Sileneae / D. B. Sloan, B. Oxelman, A. Rautenberg, T. R. Douglas // BMC Evol. Biol. – 2010. – Vol. 9, № 1. – P. 50–66.

251. Phylogenetic relationships between *Sedum* L. and related genera (Crassulaceae) based on ITS rDNA sequence comparisons / V. Yu. Nikulin, S. B. Gontcharova, R. Stephenson, A. Gontcharov // Flora. – 2016. – Vol. 224. – P. 218–229.

252. Phylogenetic relationships of *Silene multinervia* and *Silene* section *Conoimorpha* (Caryophyllaceae) / A. Rautenberg, D. B. Sloan, V. Aldén, B. Oxelman // Syst. Bot. – 2012. – Vol. 37, № 1. – P. 226–237.

253. Popp M. Evolution of a RNA polymerase gene family in *Silene* (Caryophyllaceae) – incomplete concerted evolution and topological congruence among paralogues / M. Popp, B. Oxelman // Syst. Biol. – 2004. – Vol. 53, № 6. – P. 914–932.

254. Popp M. Inferring the history of the polyploid *Silene aegaea* (Caryophyllaceae) using plastid and homoeologous nuclear DNA sequences / M. Popp, B. Oxelman // Mol. Phylogenetics Evol. – 2001. – Vol. 20, № 3. – P. 474–481.

255. Popp M. Origin and evolution of North American polyploid *Silene* (Caryophyllaceae) / M. Popp, B. Oxelman // Am. J. Bot. – 2007. – Vol. 94, № 3. – P. 330–349.

256. Prentice H. C. Experimental taxonomy of *Silene* section *Elisanthe* (Caryophyllaceae): crossing experiments / H. C. Prentice // Bot. J. Linn. Soc. – 1978. – Vol. 77. – P. 203–216.

257. Rafinesque-Schmaltz C. S. Auticon Botanikon / C. S. Rafinesque-Schmaltz. – Philadelphia, 1840. – 50 p.

258. Rampersad S. N. ITS1, 5.8S and ITS2 secondary structure modeling for intra-specific differentiation among species of the *Colletotrichum gloeosporioides* sensu lato species complex / S. N. Rampersad // Springerplus. – 2014. – Vol. 3. – P. 684.

259. Randall R. P. The introduced flora of Australia and its weed status / R. P. Randall. – Glen Osmond: CRC for Australian Weed Management, 2007. – 524 p.

260. Rannala B. Probability distribution of molecular evolutionary trees: a new method of phylogenetic inference / B. Rannala, Z. Yang // *J. Mol. Evol.* – 1996. – Vol. 43. – P. 304–311.

261. Reconstitution of the complete pathway of ITS2 processing at the pre-ribosome / [L. Fromm, S. Falk, D. Flemming et al.] // *Nat. Commun.* – 2017. – Vol. 8, № 1. – P. 1–11.

262. Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost / [S. Yashina, S. Gubin, S. Maksimovich et al.] // *PNAS.* – 2012. – Vol. 109, № 10. – P. 4008–4013.

263. Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae) / T. Wendt, M. B. Canela, A. P. Gelli de Faria, R. I. Rios // *Am. J. Bot.* – 2001. – Vol. 88, № 10. – P. 1760–1767.

264. Resolving the position of *Astragalus borysthenicus* Klokov within the *Astragalus* L. species / [N. Karpenko, V. Martyniuk, O. Tyshchenko et al.] // *Turk. J. Bot.* – 2018. – Vol. 42, № 5. – P. 623–635.

265. Rettig J. H. Phylogeny of the Caryophyllales – gene sequence data / J. H. Rettig, H. D. Wilson, J. R. Manhart // *Taxon.* – 1992. – Vol. 41. – P. 201–209.

266. Rohrbach P. Beiträge zur Systematik der Caryophyllinen / P. Rohrbach // *Linnaea.* – 1872. – Vol. 37. – P. 183–312.

267. Rohrbach P. Monographie der Gattung *Silene* / P. Rohrbach. – Leipzig, 1868. – 253 s.

268. Ronquist F. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models / F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck // *Bioinformatics.* – 2003. – Vol. 19. – P. 1572–1574.

269. Ruhl M. W. Compensatory base changes illuminate morphologically difficult taxonomy / M. W. Ruhl, M. Wolf, T. M. Jenkins // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2010. – Vol. 54, № 2. – P. 664–669.

270. Schott H. *Analecta Botanica* / H. Schott, C.F. Nyman, T. Kotschy. –

Vindobonae, 1854. – 64 p.

271. Secondary structure of nrDNA Internal Transcribed Spacers as a useful tool to align highly divergent species in phylogenetic studies / [G. C. Giudicelli, G. Mäder, G. A. Silva-Arias et al.] // *Genet. Mol. Biol.* – 2017. – Vol. 40. – P. 191–199.

272. Secondary structure of the ITS1 transcript and its application in the reconstruction of the phylogeny of Boraginales / M. Gottschling, H. H. Hilger, M. Wolf, N. Diane // *Plant Biol.* – 2001. – Vol. 3. – P. 629–636.

273. *Silene* as a model system in ecology and evolution / [G. Bernasconi, J. Antovics, I. Biera et al.] // *Heredity.* – 2009. – Vol. 24. – P. 18–28.

274. *Silene ciliata* (Caryophyllaceae) as a model species in a climate change scenario: our multidisciplinary approaches / [A. García-Fernández, C. Lara-Romero, J. Morente-López et al.] // *Caryophyllales 2015: conference abstracts.* – Berlin, 2015. – P. 24–25.

275. *Silene* L. / P. Mered'a, P. Eliáš, D. Ditě, P. Štrba // *Flóra Slovenska* / Ed. K. Goliašová, E. Michalková. – Bratislava: VEDA, 2012. – Vol. 6, № 3. – P. 410–533.

276. Sileneae taxonomy and systematics [Электронный ресурс] / [B. Oxelman, A. Rautenberg, M. Thollesson et al.]. – 2013. – URL: [www.sileneae.info](http://www.sileneae.info).

277. Sosa V. A revision of *Cerdia* (Caryophyllaceae) / V. Sosa, H. Ochoterena, M. Escamilla // *Bot. J. Linn. Soc.* – 2006. – Vol. 152. – P. 1–13.

278. Species delimitation without prior knowledge: DISSECT reveals extensive cryptic speciation in the *Silene aegyptiaca* complex (Caryophyllaceae) / [Z. Toprak, B. E. Pfeil, G. Jones et al.] // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2016. – Vol. 102. – P. 1–8.

279. Stace C. *New Flora of the British Isles* / C. Stace. – Cambridge: Cambridge University Press, 2010. – XXXV + 1232 p.

280. Stebbins G. L. Rarity of plant species: a synthetic viewpoint / G. L. Stebbins // *Rhodora.* – 1980. – Vol. 82 (829). – P. 77–86.

281. Stilio V.S. A pseudoautosomal random amplified polymorphic DNA for the sex chromosomes of *Silene dioica* / V. S. Stilio, R. V. Kesseli, D. L. Mulcahy // *Genetics.*

– 1998. – Vol. 149. – P. 2057–2062.

282. Strid A. Mountain Flora of Greece / A. Strid. – Cambridge: Cambridge University Press, 1986. – Vol. 1. – 822 p.

283. Subfamilial relationships within Caryophyllaceae as inferred from 5' ndhF sequences / R. D. Smissen, J. C. Clement, P. J. Garnock-Jones, G. K. Chambers // Am. J. Bot. – 2002. – Vol. 89. – P. 1336–1341.

284. Takahashi N. Oleanane-type triterpenoid saponins from *Silene armeria* / N. Takahashi, W. Li, K. Koike // Phytochemistry. – 2016. – Vol. 29. – P. 77–85.

285. Takhtajan A. Flowering Plants / A. Takhtajan. – Berlin: Springer Verlag, 2009. – XLVI + 872 p.

286. Talavera S. Synopsis of the genus *Silene* L. (Caryophyllaceae) in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands / S. Talavera, F. Munoz Garmendia // Annales Jard. Bot. Madrid. – 1989. – Vol. 45, № 2. – P. 407–460.

287. Tavaré S. Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences / S. Tavaré // Lectures on mathematics in the life sciences / ed. R. M. Miura. – Providence: American Mathematical Society, 1986. – Vol. 17. – P. 57–86.

288. Taxonomic implications of foliar epidermal characteristics in subfamily Alsinoideae (Caryophyllaceae) / [F. Ullah, M. Zafar, M. Amhad et al.] // Flora. – 2018. – Vol. 242. – P. 31–44.

289. Taxonomic status of *Atocion hypanicum* (Klokov) Tzvelev (Caryophyllaceae) inferred from analysis of ITS1 and ITS2 secondary structure / [V. O. Martynyuk, O. V. Tyshchenko, N. I. Karpenko et al.] // Chornomors'k. bot. z. – 2014. – Vol. 10, № 4. – P. 416–425.

290. Taxonomy based on science is necessary for global conservation / [S. A. Thomson, R.L. Pyle, S.T. Ahyong et al.] // PLOS Biol. – 2018. – Vol. 16, № 3. – P. e2005075.

291. *The Angiosperm Phylogeny Group*. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV / The

Angiosperm Phylogeny Group // Bot. J. Linn. Soc. – 2016. – Vol. 181, № 1. – P. 1–20.

292. The importance of palynology in the taxonomy of genus *Silene*, based on pollen morphology / [F. Ghahremaninejad, M. Pejhanmehr, F. Attar et al.] // Rostaniha. – 2014. – Vol. 15, № 2. – P. 94–109.

293. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: A valuable source of evidence on angiosperm phylogeny / [B. G. Baldwin, M. J. Sanderson, J. M. Porter et al.] // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1995. – Vol. 82. – P. 247–277.

294. The ITS1-5.8S-ITS2 sequence region in the Musaceae: structure, diversity and use in molecular phylogeny / [E. Hřibová, J. Čížková, P. Christelová et al.] // PLOS One. – 2011. – Vol. 6, № 3. – P. 1–11.

295. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3. [Електронний ресурс]. – 2017. – URL: [iucnredlist.org](http://iucnredlist.org).

296. The origin and number of introductions of the Hawaiian endemic *Silene* species (Caryophyllaceae) / [F. Eggens, M. Popp, M. Nepokroeff et al.] // Am. J. Bot. – 2007. – Vol. 94, № 2. – P. 210–218.

297. Thompson J. D. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice / J. D. Thompson, D. G. Higgins, T. J. Gibson // Nucleic Acids Res. – 1994. – Vol. 22. – P. 4673–4680.

298. To the question of *Silene hypanica* Klokov taxonomical status as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS1-ITS2 sequence data / V. O. Martynyuk, A. S. Tarieiev, O. V. Tyshchenko, N. I. Karpenko // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (18–22 червня 2013 р.). – Щолкіне, 2013. – С. 109–110.

299. To the question of the endemic *Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. taxonomical status inferred from ITS2 secondary structure / [V. Martynyuk, N. Karpenko, O. Tyshchenko et al.] // Молодь і поступ біології: збірник тез XII міжнар. наук. конф. студентів і аспірантів (19–21 квітня 2016 р.). – Львів, 2016. – С. 120–121.

300. Toyokuni H. On some noteworthy plants from Hakkaido, Japan / H. Toyokuni // Journal of the Faculty of Liberal Arts. – 1979. – Vol. 3. – P. 127–133.

301. Untangling phylogenetic patterns and taxonomic confusion in tribe Caryophylleae (Caryophyllaceae) with special focus on generic boundaries / [H. Madhani, R. Rabeler, A. Pirani et al.] // Taxon. – 2018. – Vol. 67, № 1. – P. 83–112.

302. Use of ITS2 region as the universal DNA barcode for plants and animals / [H. Yao, J. Song, C. Liu et al.] // PLOS One. – 2010. – Vol. 5, № 10. – P. 1–9.

303. Validation of the ITS2 region as a novel DNA barcode for identifying medicinal plant species / [S. Chen, H. Yao, J. Han et al.] // PLOS One. – 2010. – Vol. 5, № 1. – P. e8613.

304. Vascular plants of Poland. A Checklist / Z. Mirek, H. Piękoś-Mirkowa, A. Zając, M. Zając. – Kraków: Instytut Botaniki im. Władysława Szafera Polskiej Akademii Nauk, 1995. – 303 s.

305. Veldkamp J. F. *Silene fissipetala* (Caryophyllaceae), the correct name for *S. fortunei* from continental China and Taiwan / J. F. Veldkamp // Taiwania. – 2008. – Vol. 53, № 4. – P. 410–413.

306. Watson S. Revision of the genus *Ceanothus*, and descriptions of new plants, with a synopsis of the western species of *Silene* / S. Watson // Proc. Am. Acad. Arts Sci. – 1875. – Vol. 10. – P. 330–350.

307. Weingartner L. A. Neo-sex chromosome inheritance across species in *Silene* hybrids / L. A. Weingartner, L. F. Delph // J. Evol. Biol. – 2014. – Vol. 27, № 7. – P. 1491–1499.

308. Williams F. N. A revision of the genus *Silene* L. / F. N. Williams // J. Linn. Soc., Bot. – 1896. – Vol. 32. – 196 p.

309. Wrinkles in the rare biosphere: pyrosequencing errors can lead to artificial inflation of diversity estimates / V. Kunin, A. Engelbrekston, H. Ochman, P. Hugenholtz // Environ. Microbiol. – 2011. – Vol. 12, № 1. – P. 118–123.

310. Yang Z. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov

chain Monte Carlo method / Z. Yang, B. Rannala // *Mol. Biol. Evol.* – 1997. – Vol. 14. – P. 717–724.

311. Yıldız K. A palynological investigation on *Silene* L. (Caryophyllaceae) species distributed in North Cyprus and West Anatolia / K. Yıldız // *CBU Journal of Science.* – 2005. – Vol. 1, № 2. – P. 61–71.

312. Yıldız K. Pollen morphology of *Silene* taxa (Caryophyllaceae) in four sections from Turkey / K. Yıldız, A. Çırpıcı, M.Y. Dadandı // *Phytol. Balcan.* – 2010. – Vol. 16, № 1. – P. 85–95.

313. Yıldız K. Taxonomic revision of *Silene* (Caryophyllaceae) sections *Siphonomorpha*, *Lasiostemones*, *Sclerocalycinae*, *Chloranthae*, *Tataricae* and *Otites* in Turkey / K. Yıldız, A. H. Çırpıcı // *Turk. J. Bot.* – 2013. – Vol. 37. – P. 191–218.

314. Zapałowicz H. *Conspectus florum Galiciae Criticus* / H. Zapałowicz. – Krakow: Skład Główny w Księgarni Spółki Wydawniczej Polskiej, 1911. – T. 3. – 175 s.

315. Zuker M. Mfold web server for nucleic acid folding and hybridization prediction / M. Zuker // *Nucleic Acids Res.* – 2003. – Vol. 31, № 13. – P. 3406–3415.

## ДОДАТОК А

Таблиця А 1

**Нуклеотидні послідовності ITS1-5,8S-ITS2 з GenBank,  
залучені до філогенетичного аналізу та аналізу вторинних структур**

Назва таксону	Код доступу в GenBank	Походження зразка
<i>Agrostemma githago</i> L.	JN589107	Гербарій Нью-Йоркського ботанічного саду [192]
<i>Atocion armeria</i> (L.) Raf.	FJ384027	Словенія, м. Брезно, кладовище [185, 276]
	FJ384026	Болгарія, Стара Планина, гірський схил на захід від с. Челопек [185, 276]
	X86880	Швеція, культивар [245, 276]
<i>A. compactum</i> (Fisch.) Tzvel.	FJ384028	Туреччина, Невшехир, 3 км на південь від м. Ургюп, волога канава, 1150 м н. р. м. [185, 276]
	FJ384029	Туреччина, Баликесір, г. Іда, на південному схилі вище м. Едреміт, на сланцях [185, 276]
	FJ384030	Грузія, Картлі, Тріалеті, 4 км на північний захід від м. Бакуріані, 1500 м н. р. м. [185, 276]
	FJ384031	Македонія, м. Струмиця, біля дороги [185, 276]
	FJ384032	Культивар, насіння можливо походить з України [185, 276]
<i>A. lerchenfeldianum</i> (Baumg.) M. Popp	FJ384033	Сербія, Стара Планина, г. Бабин Зуб [185, 276]
	AJ409057	Греція, Флорина, Каймакчалан, 1800–1850 м н. р. м [117, 276]

## Продовження таблиці А 1

<i>A. reuterianum</i> (Boiss. et C.I. Blanche) Frajman	FJ384034	Ліван, м. Дах ель Шер [185, 276]
	FJ384035	Ліван, м. Дах ель Шер [185, 276]
	FJ384036	Ліван, Шуф, субальпійська смуга, східні схили до с. Айн Жалта [185, 276]
<i>A. rupestre</i> (L.) Oxelman	FJ384039	Італія, Лігурійські Альпи, долина Пезіо, 1400–1800 м н. р. м [185, 276]
	FJ384040	Іспанія, Наварра, на схід від Кандачу, 1520–1850 м н. р. м [185, 276]
	AY594310	Швейцарія, кантон Берн, перевал Зустен [122]
	FJ384037	Австрія, Каринтія, Високий Тауерн, Мальніц, 1980 м н. р. м [185, 276]
<i>Heliosperma albanicum</i> K. Malý	EF118089	Монтенегро, Комові гори [183, 276]
<i>H. alpestre</i> Rchb.	EF118056	Словенія, Камницькі Альпи, с. Нижні Равні “Чеський котедж” [183, 276]
<i>H. carpaticum</i> (Zapał.) Klok.	JX274526	Ймовірно Російська Федерація [61]
<i>H. pusillum</i> (Waldst. et Kit.) Rchb.	EF118106	Австрія, Карнійські Альпи, Кірхбах [183, 276]
<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.	KJ918497	Росія, м. Петергоф, парк [58]
<i>Silene albescens</i> Boiss.	KX757430	Іран, провінція Ісфаган, Ванак, с. Шамсабад, 2200 м н. р. м. [116, 276]
<i>S. baccifera</i> (L.) Roth	JF978558	Китай [153]

## Продовження таблиці А 1

<i>S. borysthenica</i> (Gruner) Walters	KF274507	Ймовірно Чехія [175]
<i>S. brevistaminea</i> Gilli	KX757434	Афганістан , провінція Баміан, Шекар-Дарра, дорога від Баміана до перевалу Шибар, 2300 м н. р. м. [116, 276]
	KX757444	Афганістан, провінція Баміан, перевал Шибар, сухий схил, 2300 м н. р. м. [116, 276, 296]
	EF060235	
<i>S. cappadocica</i> Boiss. et Heldr.	KX757457	Туреччина, провінція Анкара, м. Бейпазарі, 850–900 м н. р. м, на піщаних відслоненнях [116, 276]
	KX757458	
<i>S. caryophylloides</i> (Poir.) Otth	KX757438	Туреччина, г. Дедегель, сх. схил вершини, 2050–2400 м н. р. м. [116, 276]
	KX757460	Швеція, культивар [116, 276]
<i>S. chlorantha</i> Ehrh.	KP849842	Культивар [152]
	KX757527	Німеччина, Мекленбург-Передня Померанія, м. Айзенгюттенштадт, біля мосту через Одерський канал [116, 276]
<i>S. conica</i> L.	FN821100	Культивар, насіння з Греції (провінція Беотія, Тивон, г. Кітерон, галявина соснового лісу, 1100 м н. р. м.) [188, 276]
<i>S. conoidea</i> L.	FN821101	Культивар, ботанічний сад Уппсальського університету [188, 276]
<i>S. dieterlei</i> Podlech	KX757431	Афганістан, 12,8 км на північний захід від м. Баміан [116, 276]
<i>S. dichotoma</i> Ehrh.	KX757313	Невідоме [116, 276]
<i>S. dioica</i> (L.) Clairv.	FN821109	Франція, Лінгас, г. Егуаль [188, 276]

## Продовження таблиці А 1

<i>S. eriocalycina</i> Boiss.	KX757432	Культивар, насіння з Ірану [116, 276]
<i>S. erysimifolia</i> Stapf	KX757440	Невідомо [116, 276]
<i>S. esquamata</i> W.W. Sm.	KX757528	Китай, провінція Юньнань, дорога між Бензіланом та Декеном [116, 276]
<i>S. fissipetala</i> Turcz.	KX757529	Китай, провінція Шансі [116, 276]
<i>S. flavescens</i> Waldst.et Kit.	KX757516	Греція, г. Менікіон [116, 276]
<i>S. frivaldszkyana</i> Hampe	KP849852	Культивар, Ботанічний сад Берліна [152]
<i>S. gertraudiae</i> Melzh.	KX757454	Іран, остан Семнан, 10 км по шляху від м. Сорхе до м. Фірузкух, 1284 м н. р. м. [116, 276]
<i>S. gallica</i> L.	MF063500	Невідоме [173]
<i>S. italica</i> (L.) Pers.	KX449847	Невідоме [116]
<i>S. latifolia</i> Poir.	KX757331	Вірменія, Котайська обл., Разданський р-н, долина р. Раздан, с. Бжні, гірський схил, 1932 м н. р. м. [116, 276]
<i>S. linearifolia</i>	KX757580	Грузія, Хеві, Степанцмінда, долина р. Терек [276]
<i>S. leptoclada</i> Boiss.	KX757520	Туреччина, м. Ерменек, вапнякові кліфи [116, 276]
	KX757517	
	KF267892	
<i>S. multicaulis</i> Boiss.	KF267891	Італія, Аbruццо, гірський масив Гран-Сассо, плато Кампо Імператоре, на
	KX757469	північний схід від м. Л'Аква, 2160 м н. р. м. [116, 175, 276]
	KX757468	Греція, Фессалія, ном Магнісія, г. Пеліон [116, 276]

## Продовження таблиці А 1

<i>S. multicaulis</i>	KX757491	Греція, південний схил г. Олімп, 1899 м н. р. м. [116, 276]
<i>S. multiflora</i> Pers.	KF274511	Невідоме [116]
<i>S. nemoralis</i> Waldst.et Kit.	KX449914	Невідоме [116]
<i>S. nigrescens</i> (Edgew.) Majumdar	X86858	Китай, провінція Юньнань, округ Дечен, г. Дасьюе, 4400 м н. р. м. [245, 276]
<i>S. noctiflora</i> L.	FN821141	Швеція, Лунд, Північний Фаладен [188, 276]
<i>S. nutans</i> L.	DQ059409	Невідоме [116]
<i>S. rhynocarpa</i> Boiss.	KU170064	Невідоме
<i>S. occidentalis</i> S. Watson	KX757349	США, Каліфорнія, округ Б'ютт, чапараль, 1550 м н. р. м. [116, 276]
<i>S. otites</i> Sm.	EF060233	Угорщина, г. Насай біля с. Вацратот, сухий термофільний дубовий ліс південної експозиції, на доломітах [276, 296]
<i>S. paucifolia</i> Ledeb.	FJ384023	Російська Федерація, Якутія, східний берег р. Лена, Верхоянський хребет, с. Чекуровка [276, 185]
	KJ918490	Російська Федерація, Таймир [232]
<i>S. pendula</i> L.	FN821142	Культивар, ботанічний сад Уппсальського університету [188, 276]
<i>S. sibirica</i> Pers.	JX274521	Ймовірно Росія [61]
<i>S. sisianica</i> Boiss. et Buhse	KX757448	Вірменія, Котайк, 11 км на схід від м. Абовян, дорога до с. Севаберд, північно-західні схили г. Атис, 1680 м н. р. м. [116, 276]

## Продовження таблиці А 1

<i>S. spergulifolia</i> (Willd.) Bieb.	KX852691	Болгарія, Стара Планина, г. Ізточна, околиці с. Сотиря [163]
<i>S. subconica</i> Friv.	HQ334913	Греція, Салоніки, Лангада, 1 км на північ від Шоларіона, узбіччя дороги [252, 276]
<i>S. supina</i> M. Bieb.	KX757459	Туреччина, провінція Бурса, західний схил г. Улудаг, на крейді [276]
<i>S. stenophylla</i> Ledeb.	KX757536	Росія, Чукотка, Золотий хребет, північна частина Анадирської затоки, гірська тундра, 100–400 м н. р. м. [116, 276]
<i>S. tatarica</i> Pers.	KP849855	Культивар, Ботанічний сад Берліна [152]
<i>S. uralensis</i> (Rupr.) Bocquet	KX757345	Канада, Нунавут, протока Белло [116, 276]
	KX757342	Гренландія, біля аеропорту, 8 м н. р. м. [116, 242, 276]
	AJ831784	
	AJ831781	США, Аляска, півострів Сьюард, узбережні кліфи на захід від м. Теллер [242, 276]
	KX757344	США, Аляска, півострів Сьюард, узбережні кліфи на захід від м. Теллер [116, 276]
	KX757346	Монголія [116, 276]
	AJ831785	Монголія [242, 276]
	KX757347	Норвегія, Сер-Треннеллаг, муніципалітет Оппдал, північні схили г. Конгсвольд [116, 276]

## Продовження таблиці А 1

<i>S. violascens</i> (Tolm.) V. V. Petrovsky et Elven	KX757343	Росія, Якутія [116]
<i>S. viscosa</i> (L.) Pers.	FN821148	Швеція, Сент-Ален, затока Бровікен [188, 276]
<i>S. viridiflora</i> L.	KX757566	Швеція, культивар [116, 276]
	JX403430	Болгарія [116]
	KX757504	Греція, Фессалія, ном Лариса, г. Мавровуні, 500 м н. р. м. [116, 276]
	JX403431	Греція, г. Олімп [233]
	JX403429	Туреччина, Нур [233]
	JX403428	Франція, Корсика [233]
	JX403427	Румунія, Трансильванія [233]
	DQ059414	Італія [233]
<i>S. vulgaris</i> (Moench.) Garcke	AY594309	Швейцарія, Сур, Граубюнден [122]
	KJ918500	Росія, Іркутська обл. [232]
	KJ918498	Росія, Іркутська обл. [232]
	AY857967	Великобританія, К'ю [277]
	HE687365	Марокко, Марракеш [234]
	HE602468	Марокко [234]
<i>S. vulgaris</i> subsp. <i>angustifolia</i> Hayek	FN821149	Іспанія, провінція Малага, північні околиці м. Ронда, на узбіччі, 720 м н. р. м. [188, 276]

## Продовження таблиці А 1

<i>S. wolgensis</i> (Hornem.) Otth	KF274506	Невідоме [175]
<i>S. zawadzki</i> Herbich	KX757363	Румунія, Східні Карпати, гірський масив Чахлеу, гірські луки, у тріщинах вапнякових скель східної експозиції, 1750 м н. р. м. [116, 276]
	KX757364	Невідоме [116]
<i>Viscaria alpina</i> (L.) G. Don	FJ384046	Гренландія, о. Ангмагссалік, Бломстердален [185, 276]
	FJ384048	Канада, Квебек, 3,5 км на північний схід від аеропорту Вапмагутсуї [185, 276]
<i>V. asterias</i> (Griseb.) Frajman	FJ384050	Косово, Шар-Даг [185, 276]
	FJ384051	Македонія, Бітола, Пелістер [185, 276]
<i>V. vulgaris</i> Bernh.	FJ384058	Австрія, Нижня Австрія, Хундсхаймер-Берге, г. Хундсхаймер-Берг [185, 276]



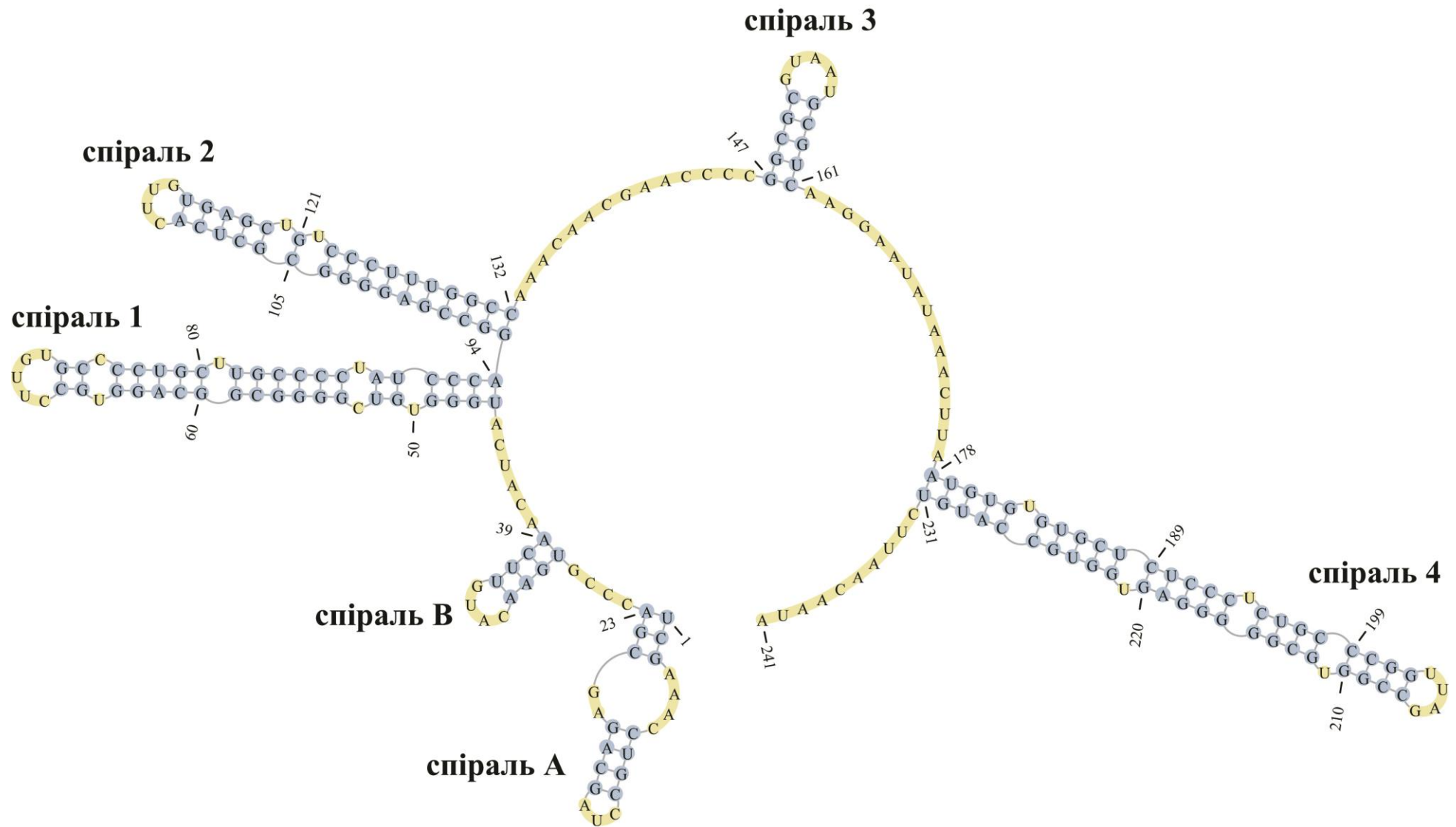


Рис. Б 2. Вторинна структура ITS1-послідовності *Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. KY989962

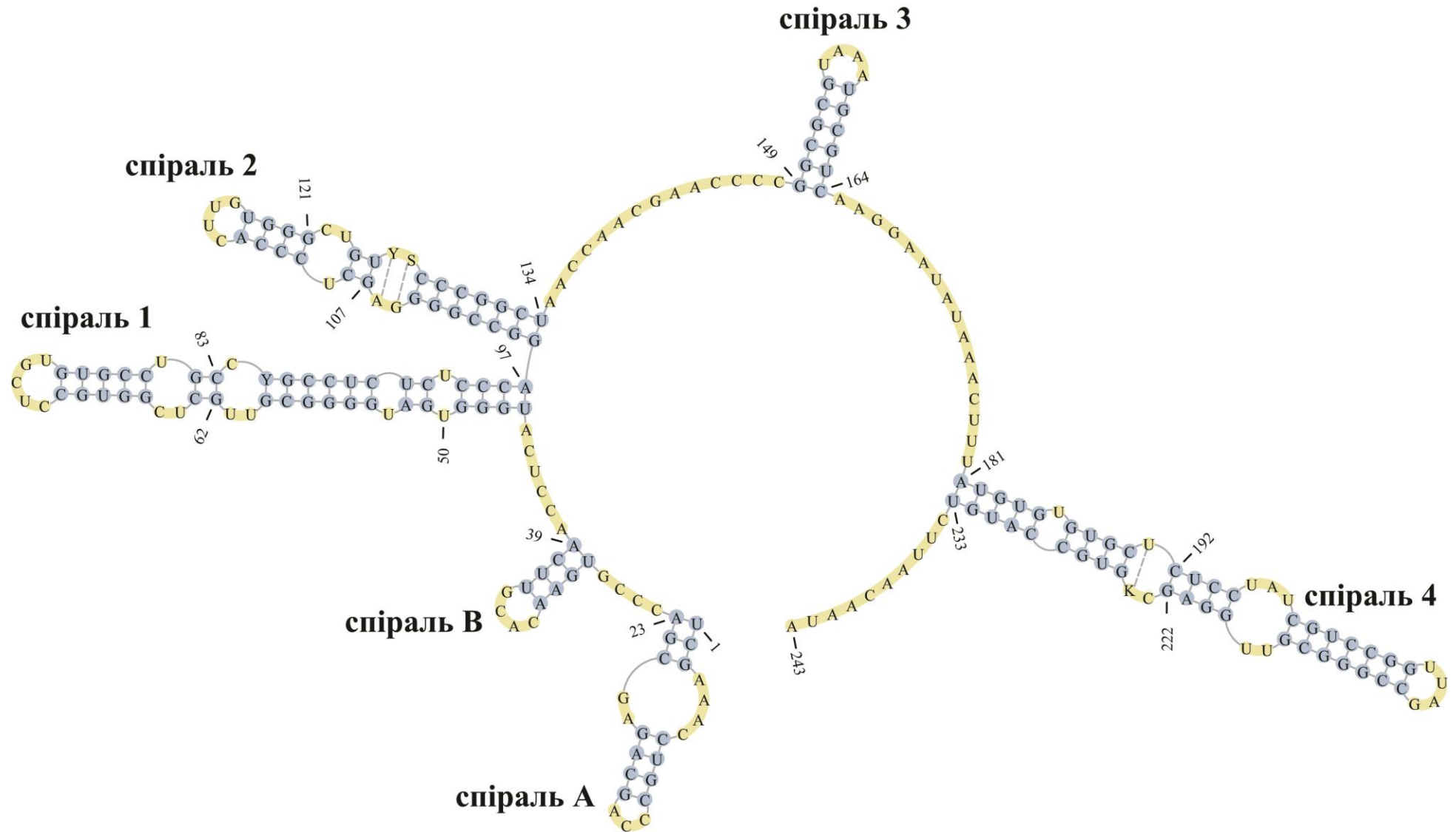


Рис. Б 3. Вторинна структура ITS1-послідовності *Silene cretacea* Fisch. MH340547

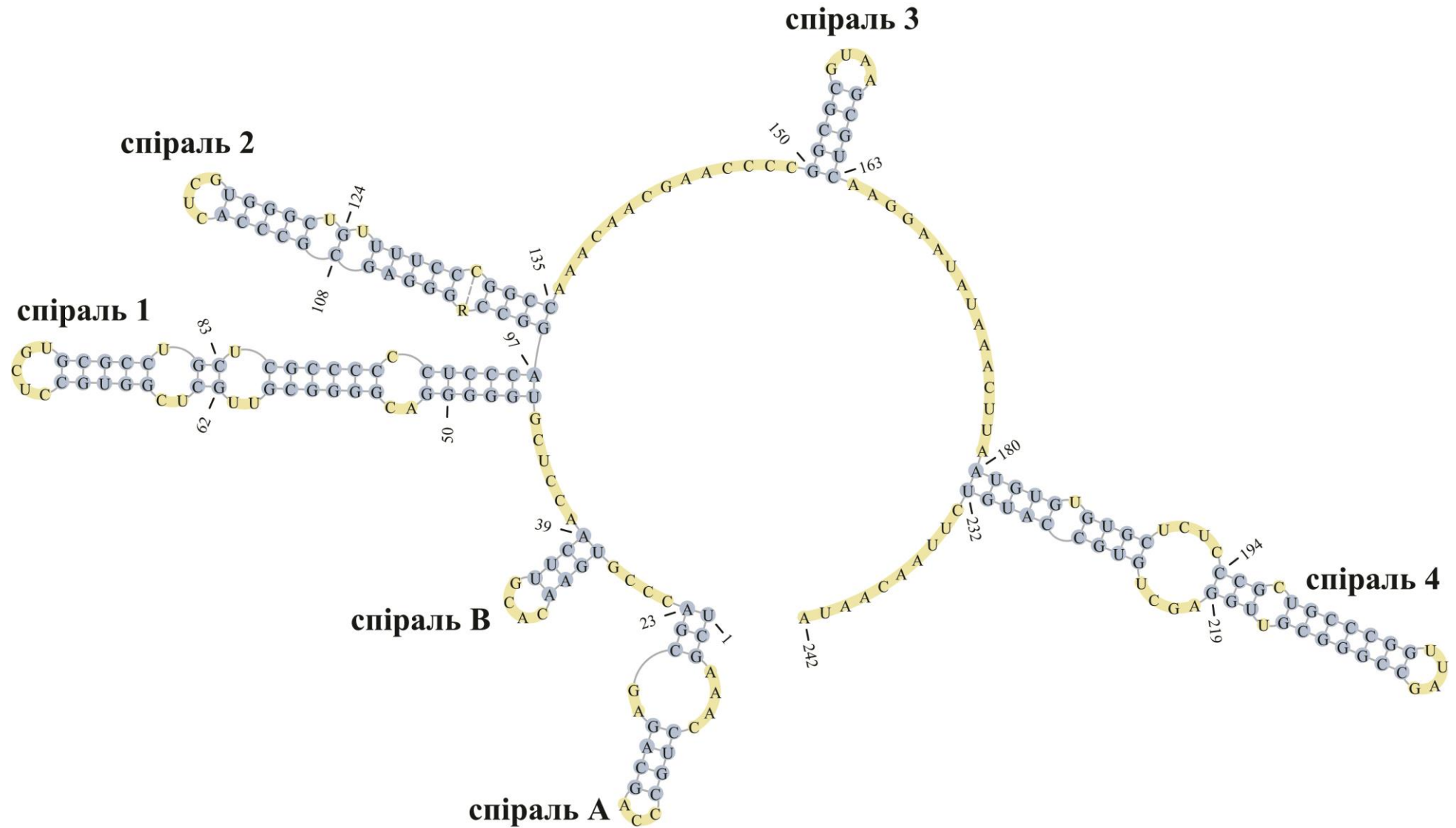


Рис. Б 4. Вторинна структура ITS1-послідовності *Silene syreistschikowii* P. Smirn. MH341924



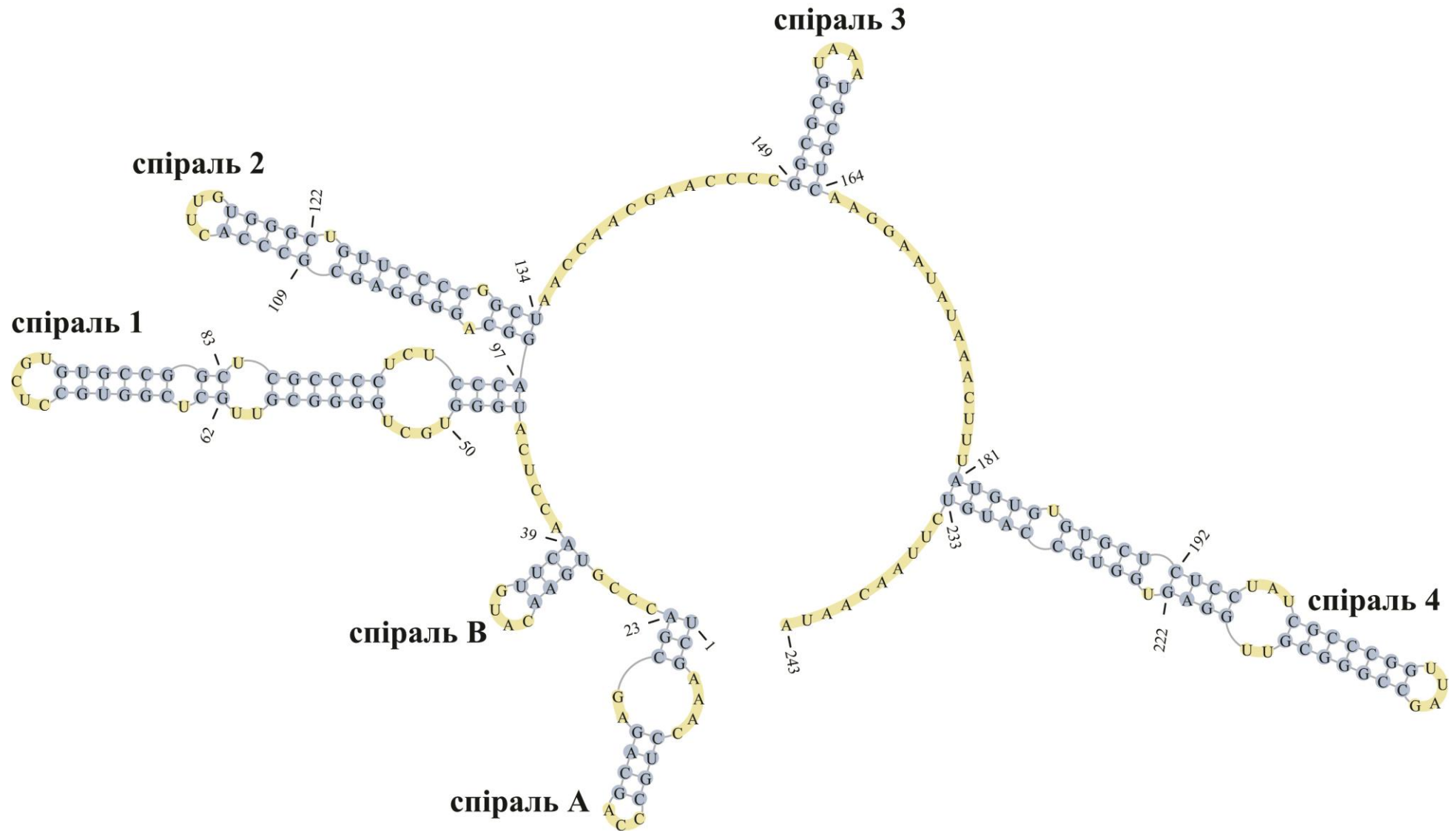


Рис. Б 6. Вторинна структура ITS1-послідовності *Silene viridiflora* L. KX757504

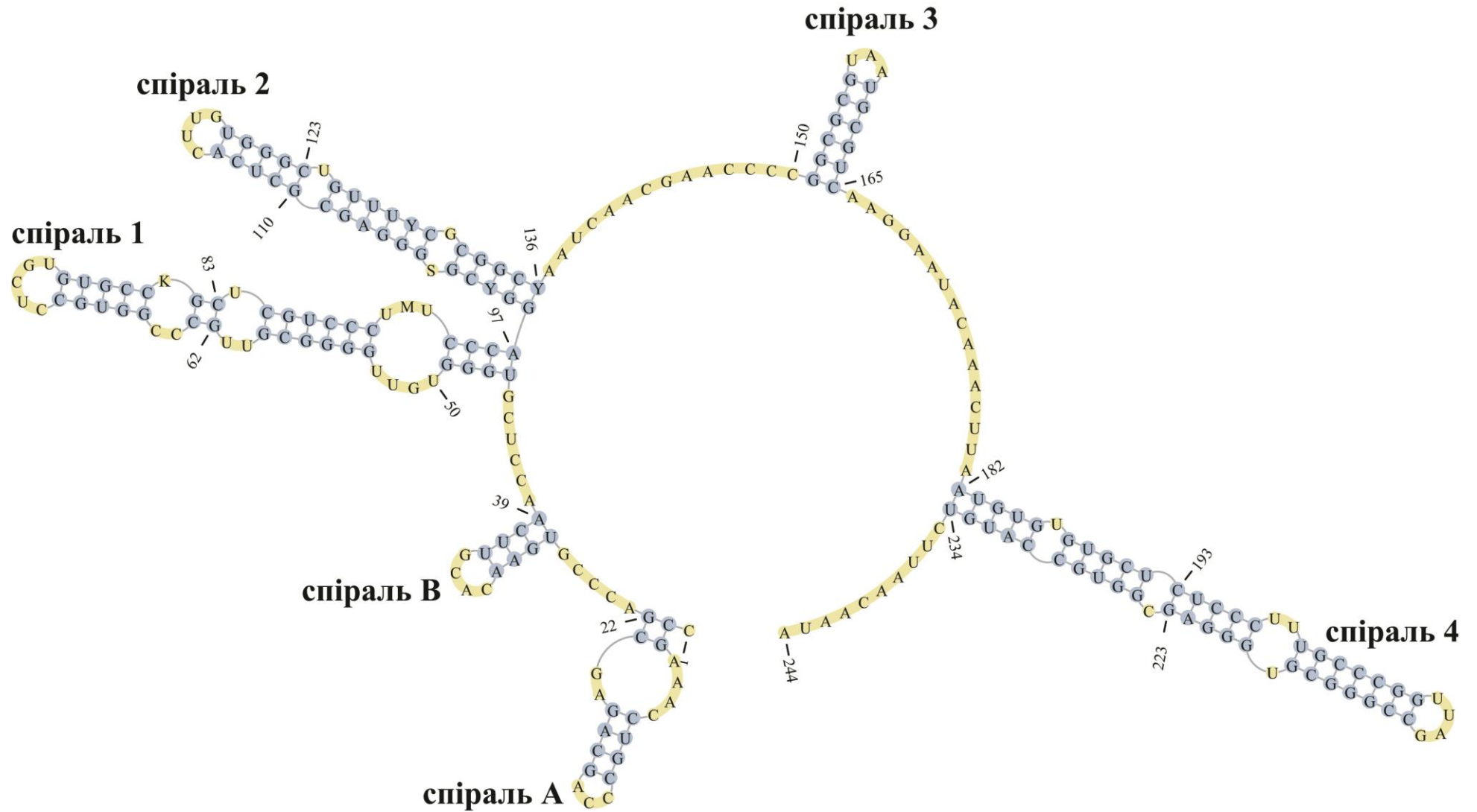


Рис. Б 7. Вторинна структура ITS1-послідовності *Silene vulgaris* (Moench) Garcke MH333099

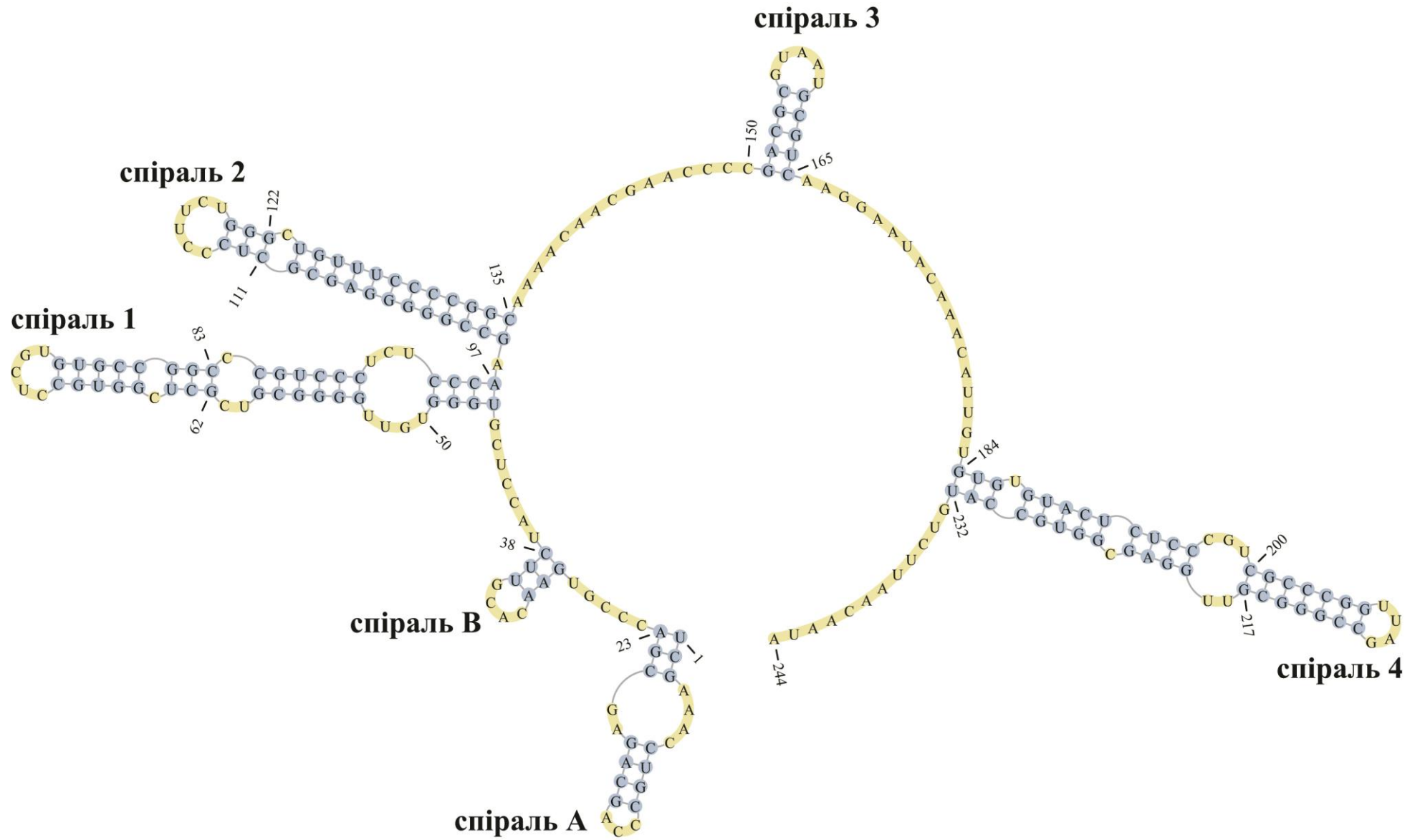


Рис. Б 8. Вторинна структура ITS1-послідовності *Silene zawadzki* Herbich MН333104

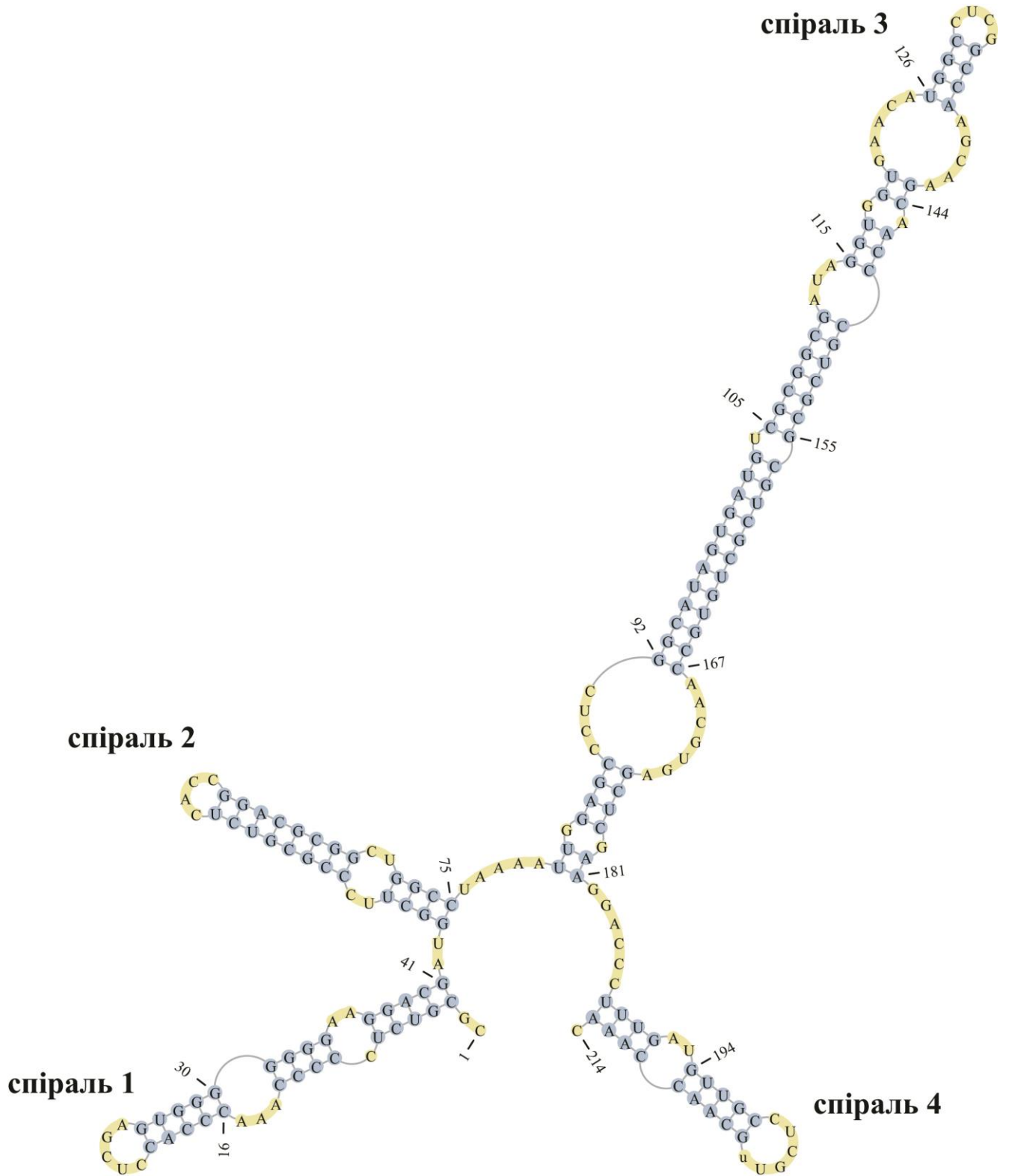


Рис. Б 9. Вторинна структура ITS2-послідовності *Atocion huanicum* KJ616753

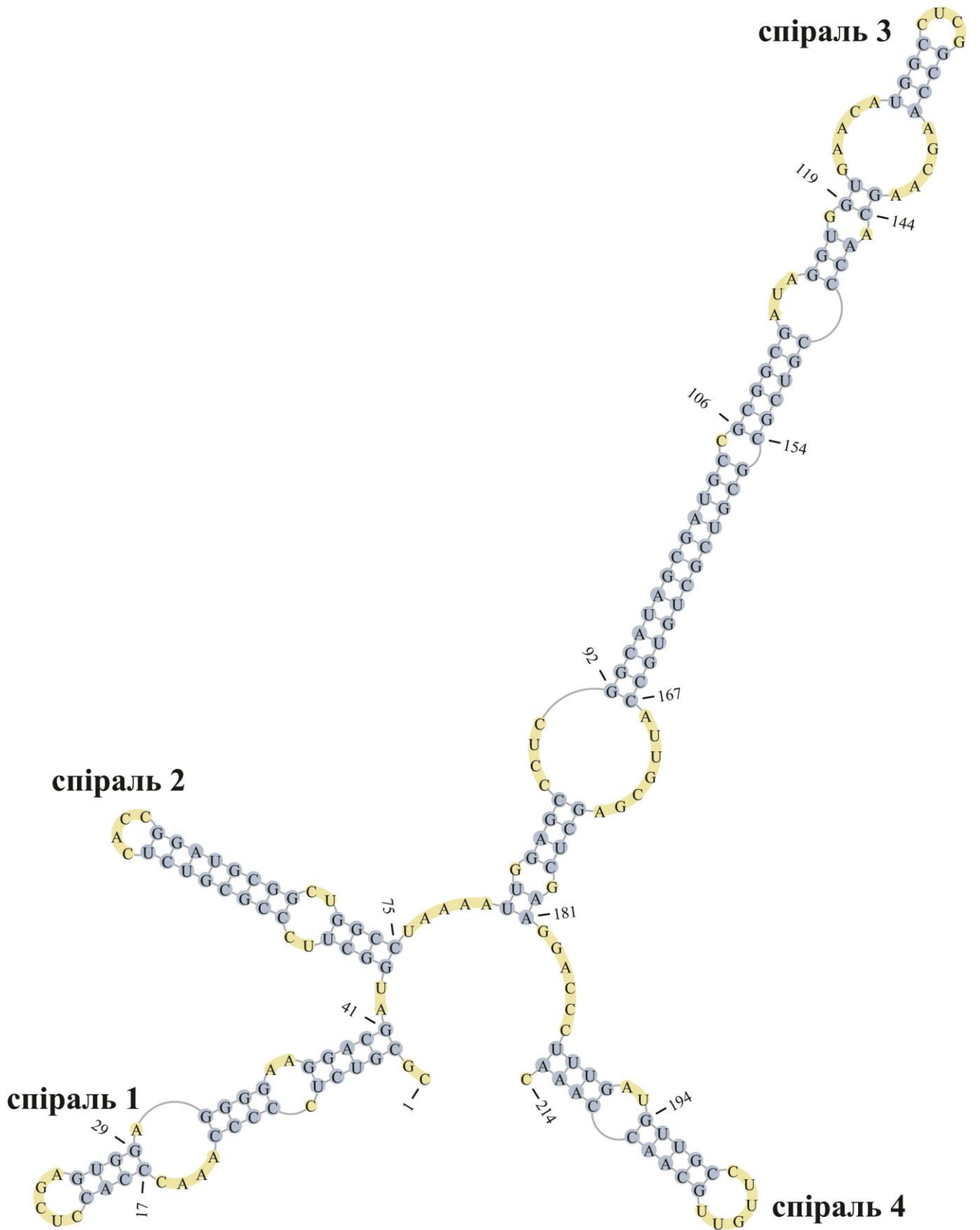


Рис. Б 10. Вторинна структура ITS2-послідовності *Atocion lithuanicum* KY989962

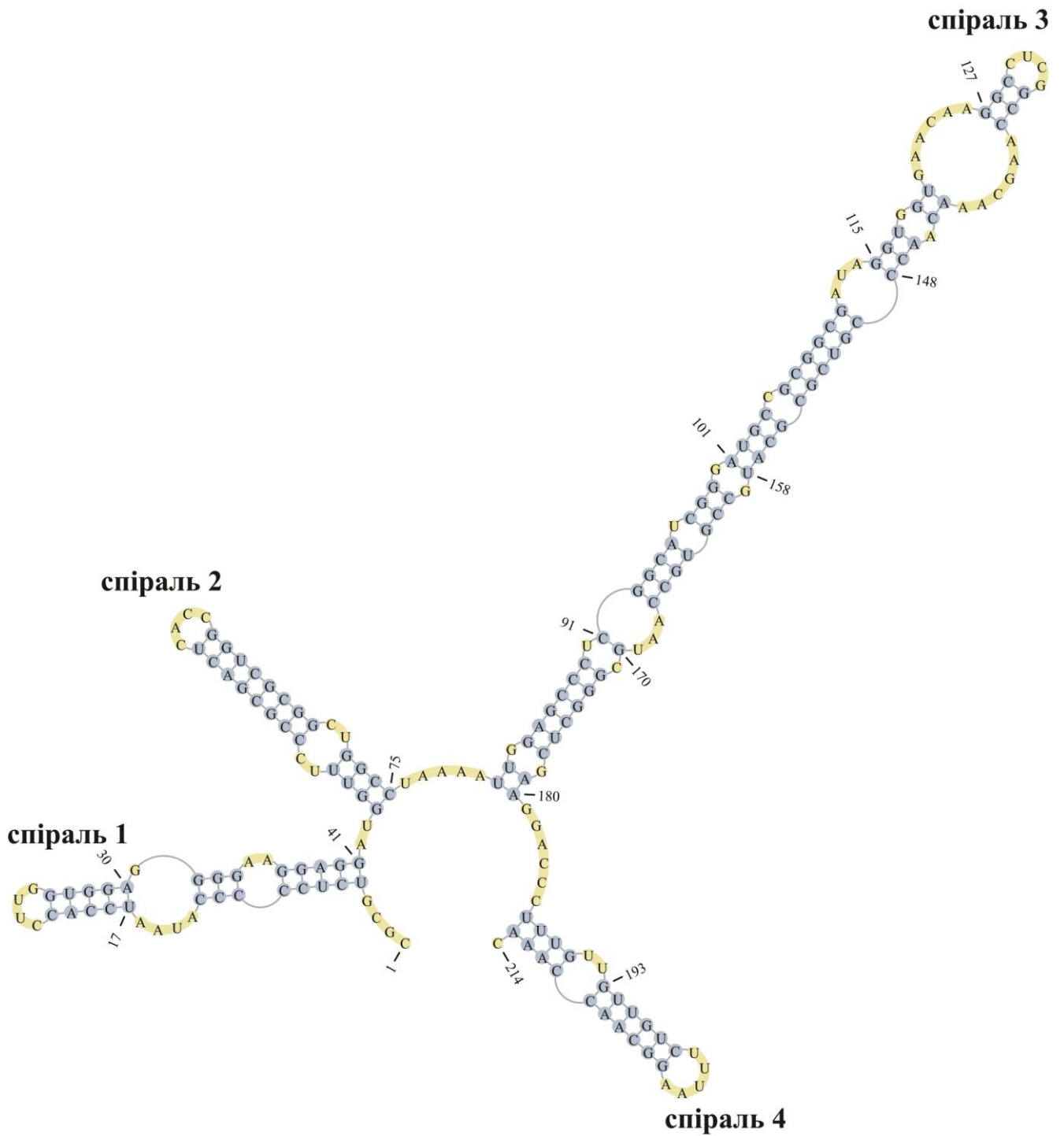


Рис. Б 11. Вторинна структура ITS2-послідовності *Silene cretacea* MN340547

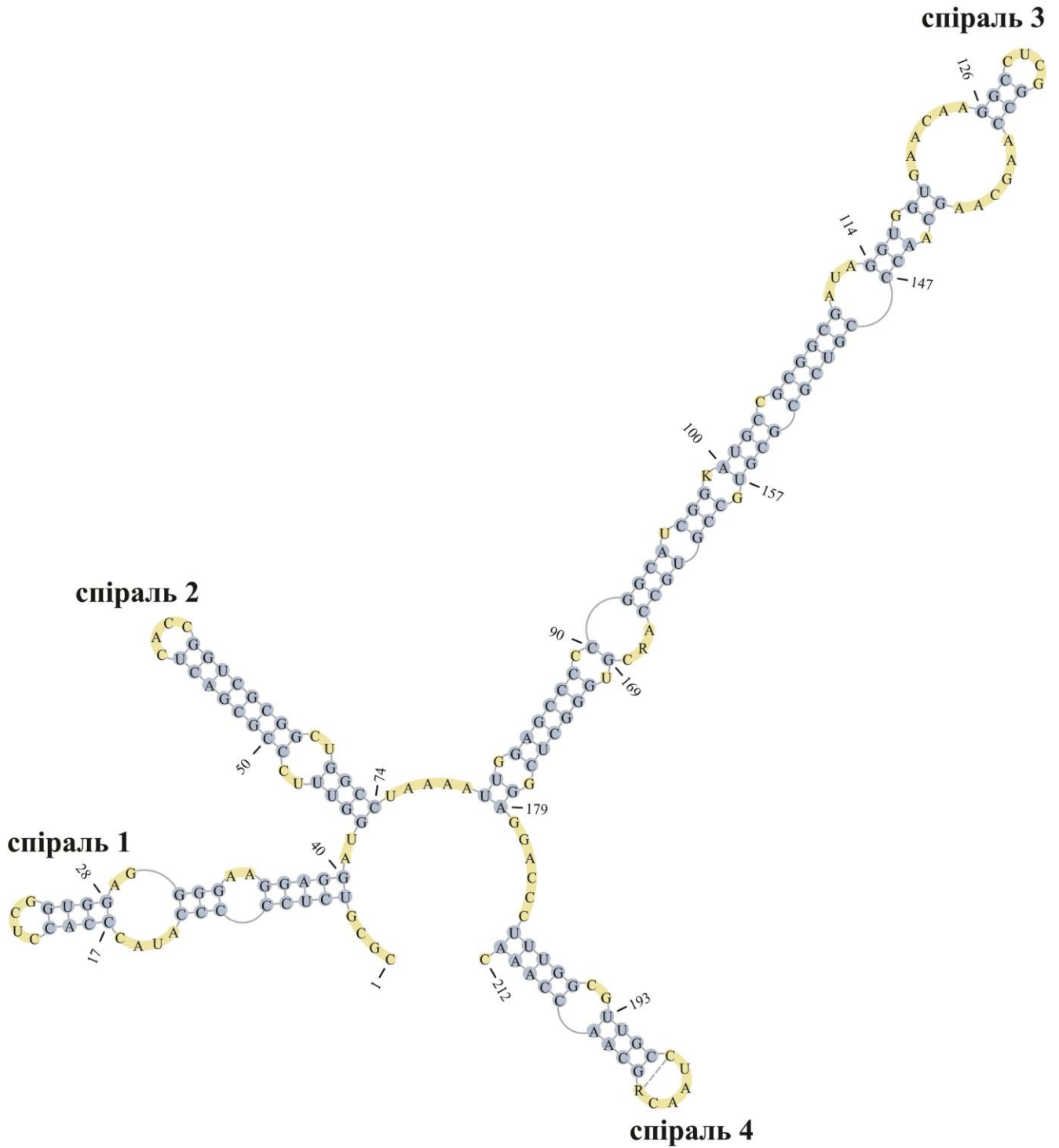


Рис. Б 12. Вторинна структура ITS2-послідовності *Silene jailensis*  
N. I. Rubtzov MK084861

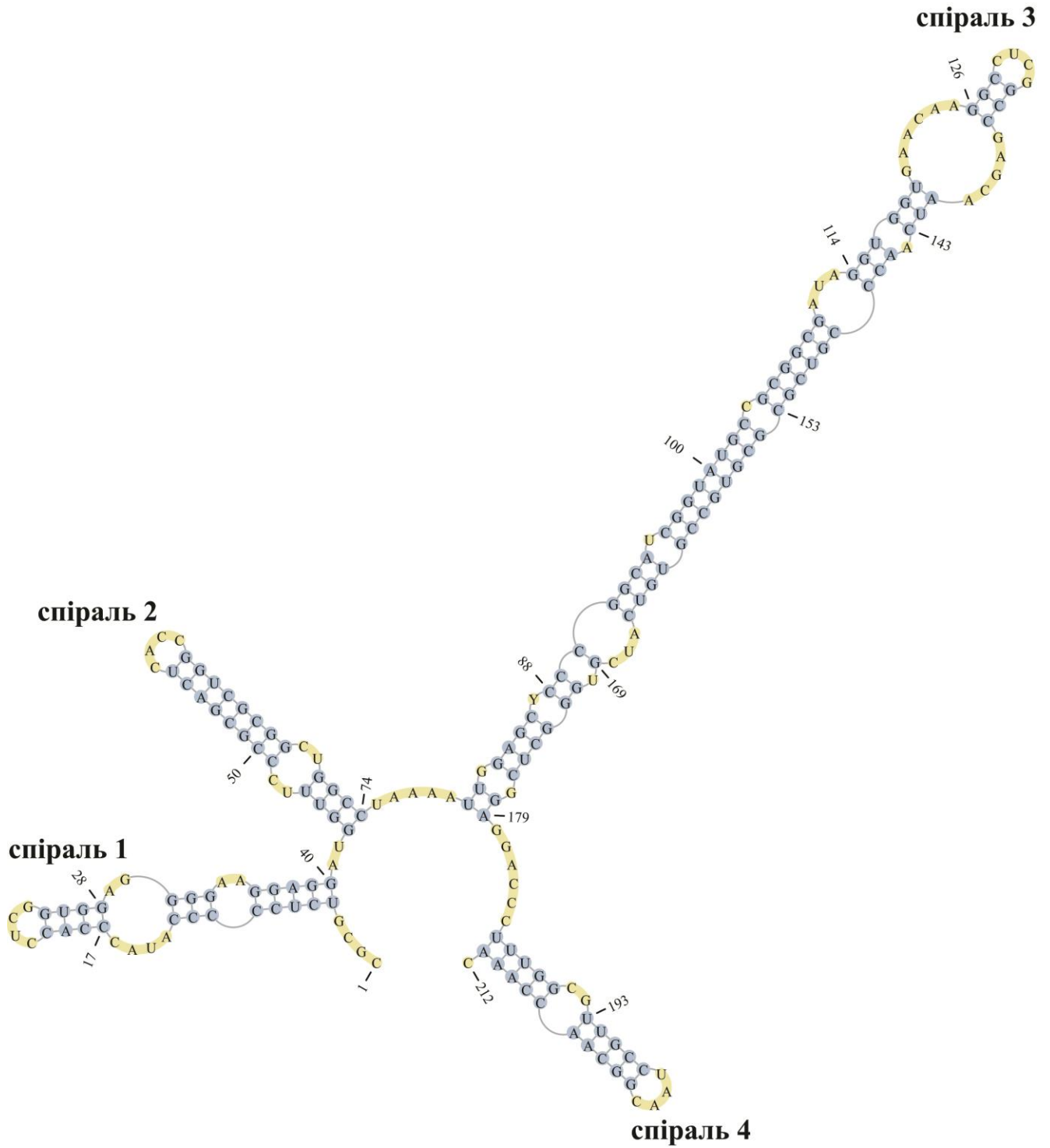


Рис. Б 13. Вторинна структура ITS2-послідовності *Silene syreistschikowii* МН341924

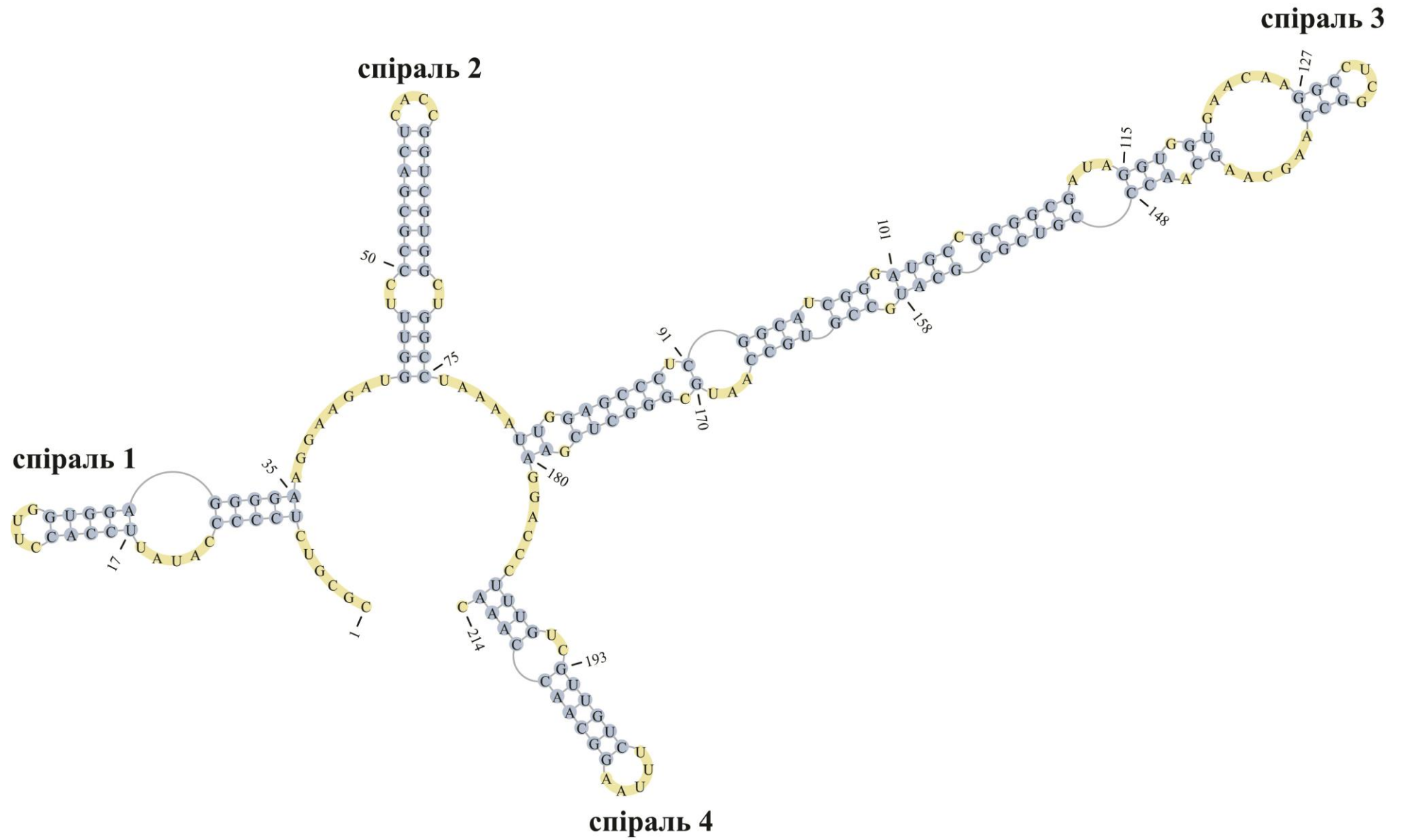


Рис. Б 14. Вторинна структура ITS2-послідовності *Silene sylvatica* МН329676

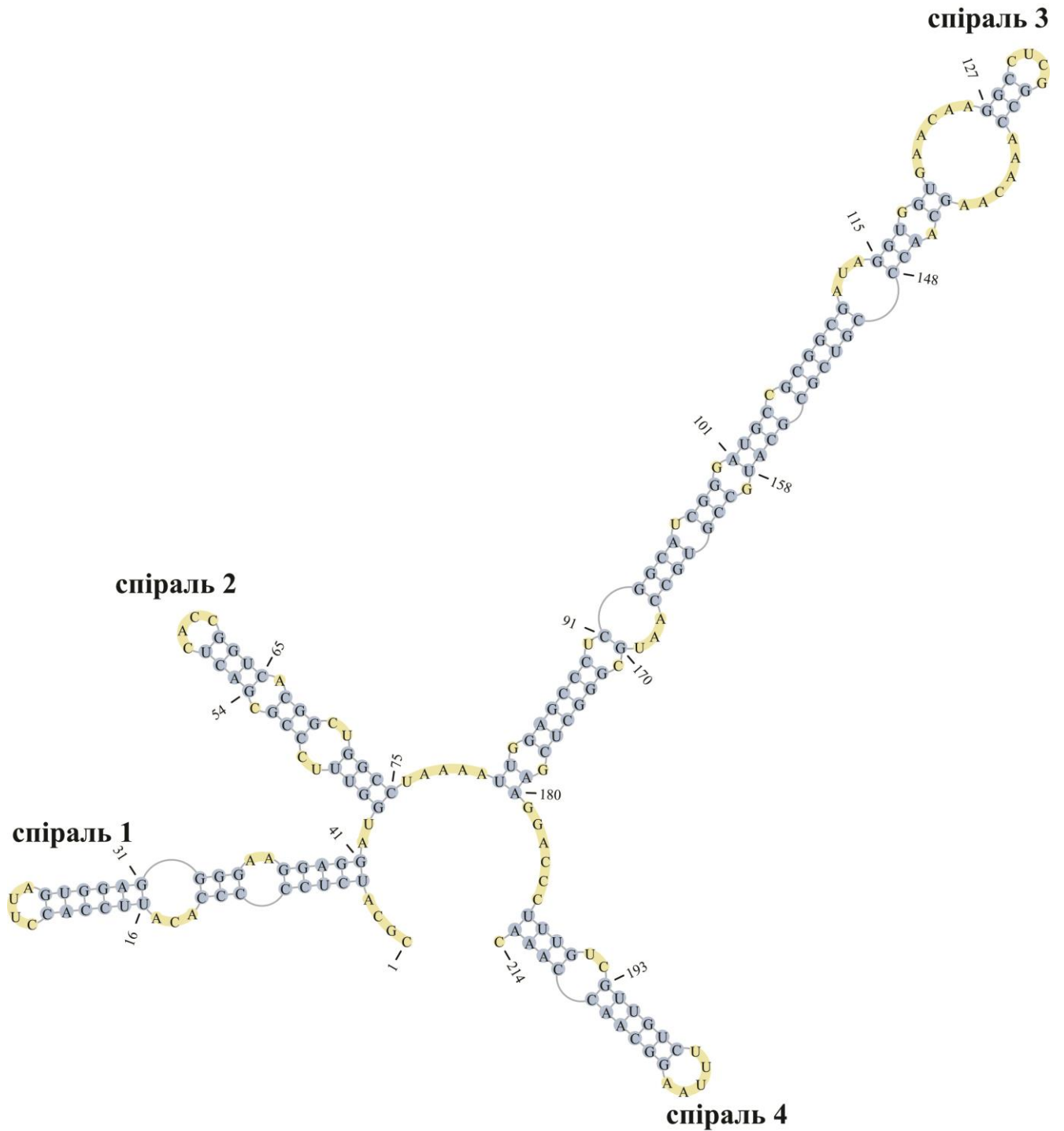


Рис. Б 15. Вторинна структура ITS2-послідовності *Silene viridiflora* KX757504



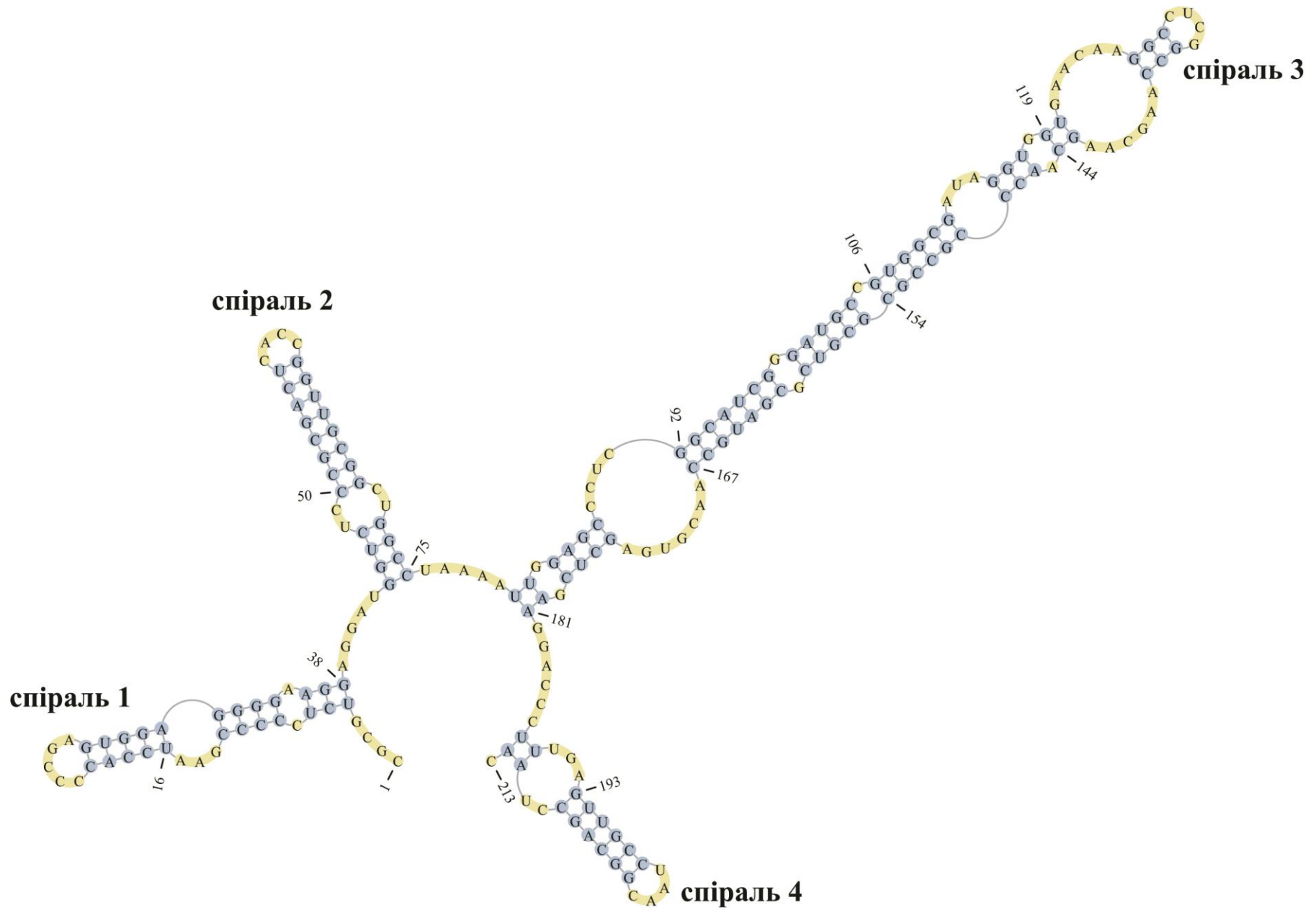


Рис. Б 17. Вторинна структура ITS2-послідовності *Silene zawadzki* МН333104

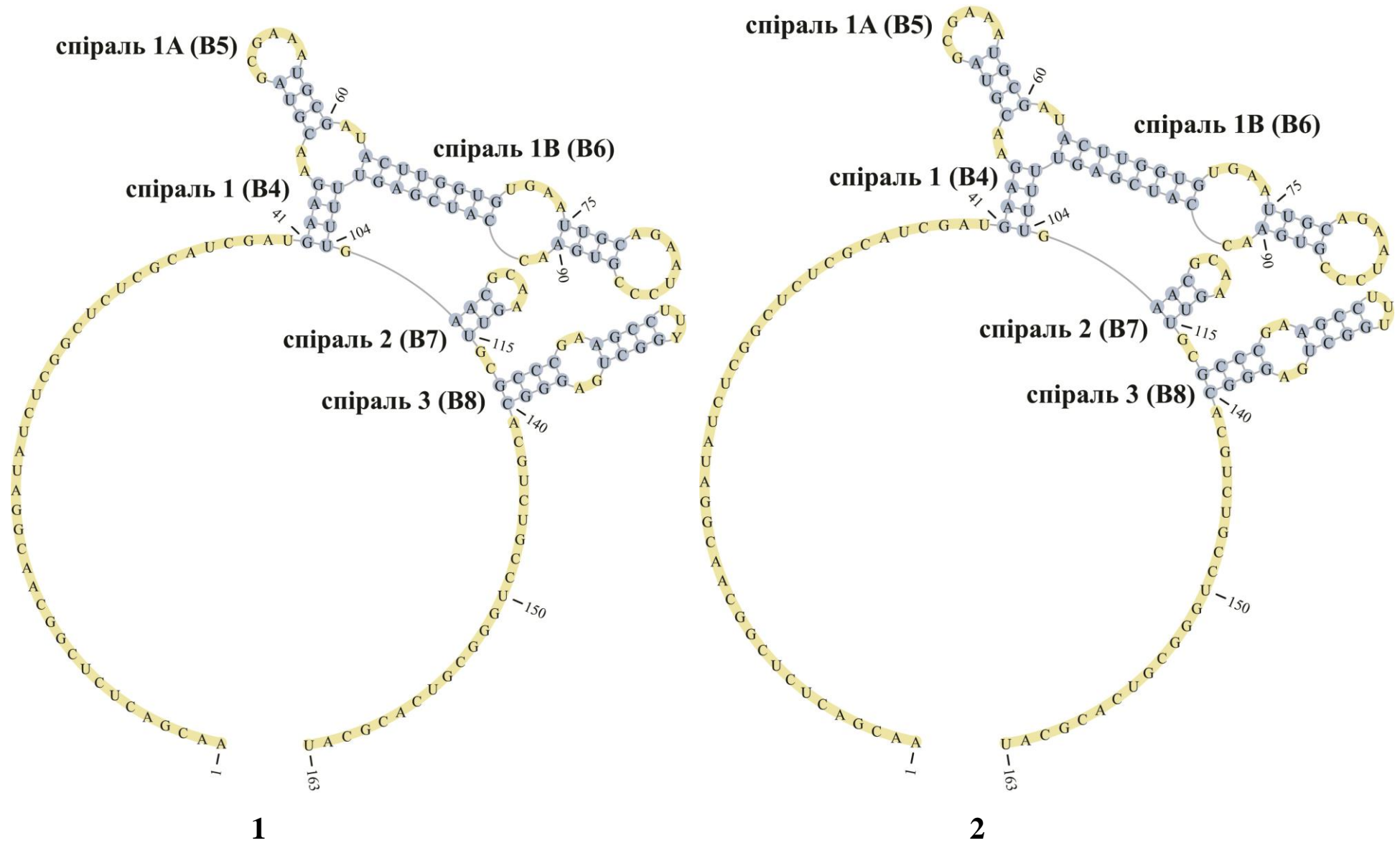


Рис. Б 18. Вторинна структура 5,8S-послідовності *Atocion hypanicum* KJ616753 (1) та *A. lithuanicum* KY989962 (2)

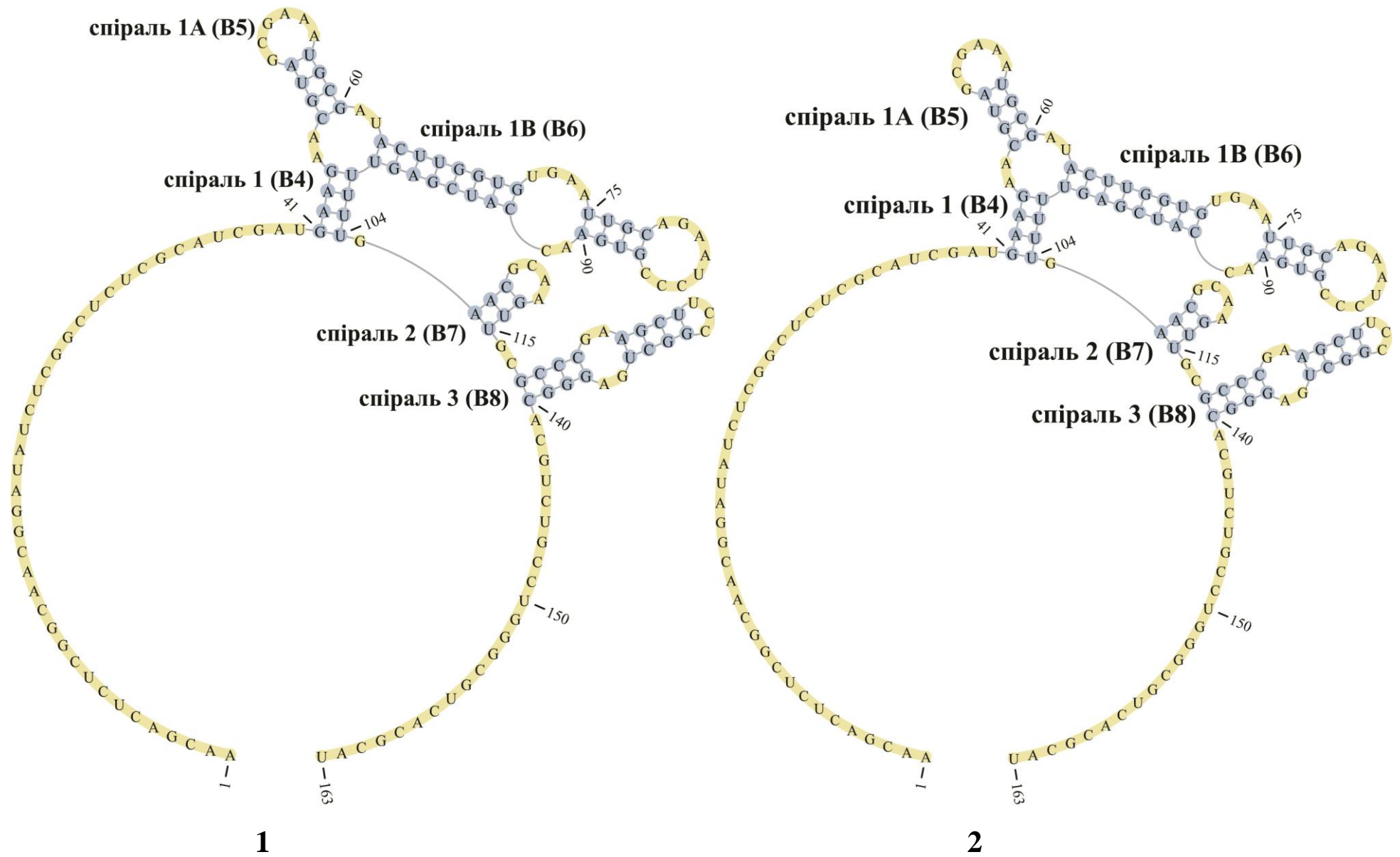


Рис. Б 19. Вторинна структура 5.8S-послідовності *Silene cretacea* МН340547 (1) та *S. syreistschikowii* МН341924 (2)

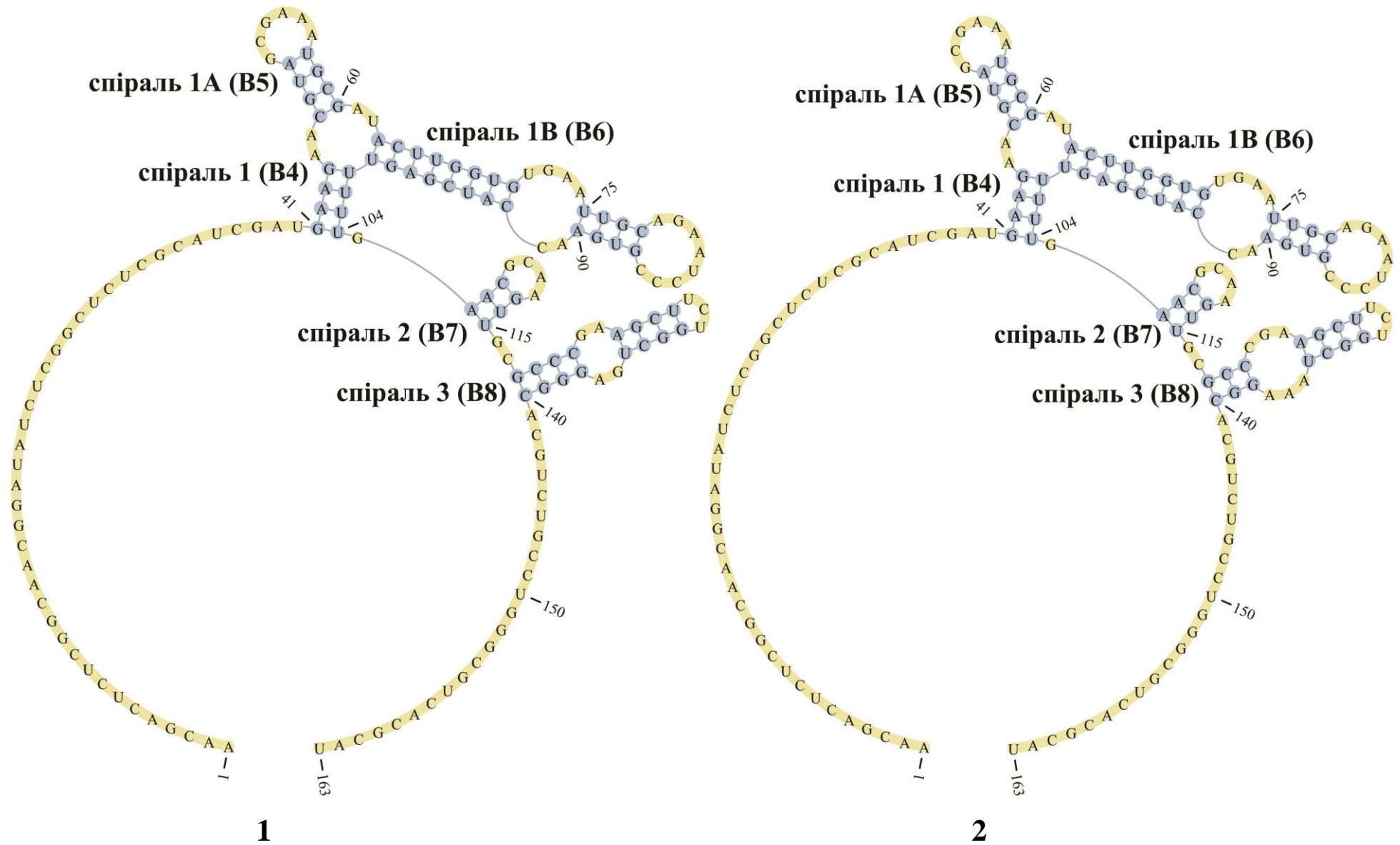


Рис. Б 20. Вторинна структура 5,8S-послідовності *Silene sylvatica* МН329676 (1) та *S. viridiflora* КХ757504 (2)

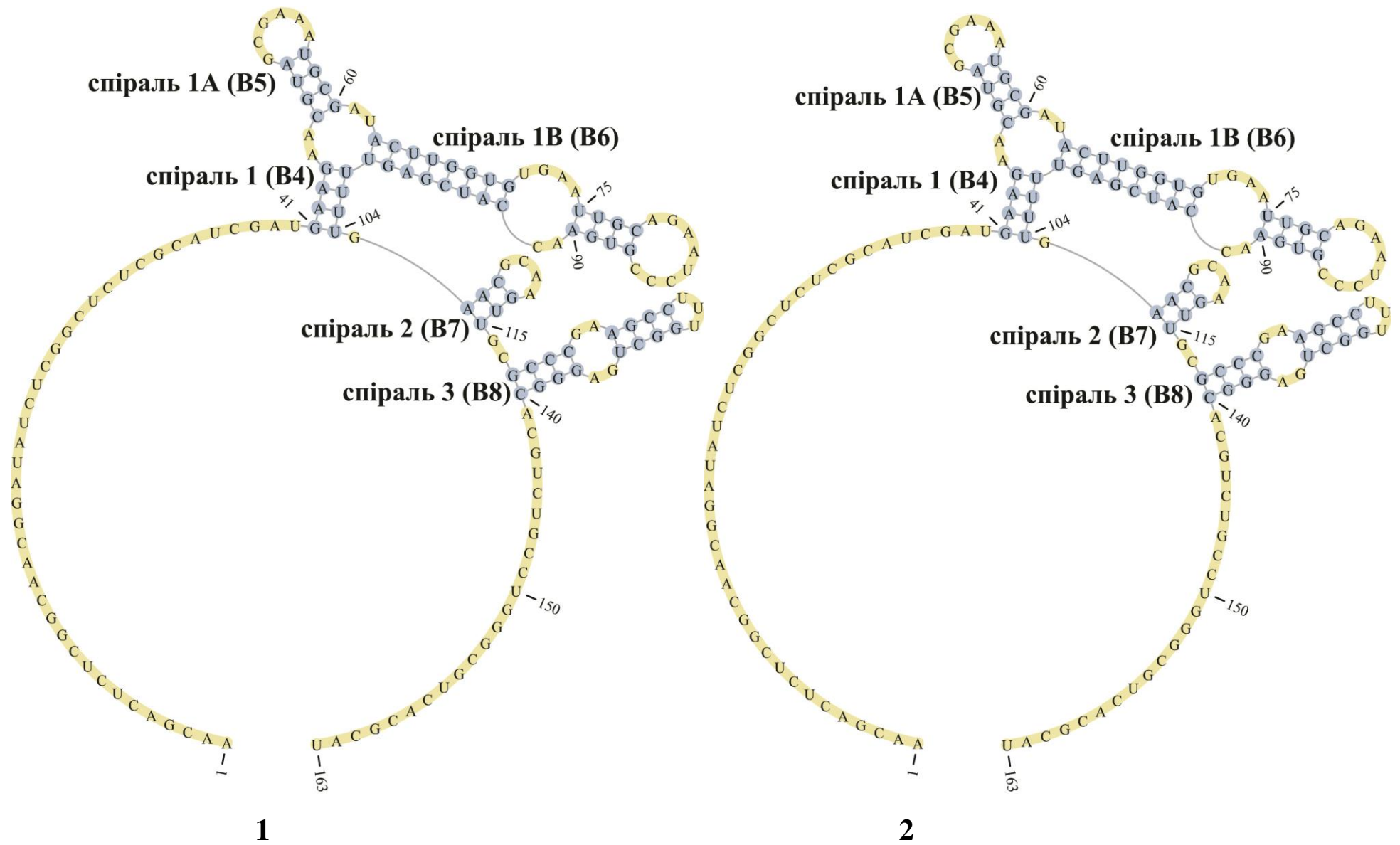


Рис. Б 21. Вторинна структура 5,8S-послідовності *Silene vulgaris* MH333099 (1) та *S. zawadzki* MH333104 (2)

## ДОДАТОК В

### Список публікацій за темою дисертації та відомості про апробацію результатів досліджень

За результатами досліджень опубліковано 20 наукових праць загальним обсягом 8,2 д.а. (з них 5,0 д.а. належать особисто автору), зокрема 1 статтю у зарубіжному науковому виданні, що входить до наукометричних баз даних, 3 – у фахових виданнях України, 1 – у фаховому виданні, що входить до міжнародних наукометричних баз, 3 статті – в вітчизняних виданнях, що входять до наукометричних баз даних, 1 – в інших наукових періодичних виданнях та 11 публікацій у збірниках матеріалів і тез наукових та науково-практичних конференцій.

#### Статті в наукових періодичних іноземних виданнях, що входять до наукометричних баз даних:

1. Resolving the position of *Astragalus borysthenicus* Klokov within the *Astragalus* L. species / [N. Karpenko, **V. Martyniuk**, O. Tyshchenko et al.]. // Turk. J. Bot. – 2018. – Vol. 42, № 5. – P. 623–635. (Активна участь дисертанта в обробці даних, обговоренні результатів та написанні статті).

#### Статті у фахових виданнях України, які входять до наукометричних баз даних:

2. Differences of *Atocion lithuanicum* from *A. armeria* and their hybrid (Sileneae, Caryophyllaceae) by ITS1-ITS2 sequences and secondary structure of their transcripts / **V. O. Martyniuk**, N. I. Karpenko, A. S. Tarieiev, I. Yu. Kostikov // Ukr. Bot. J. – 2018. – Vol. 75, № 4. – P. 322–334. (Дисертантом виконано експериментальну частину роботи та взято участь в обговоренні результатів досліджень).

### Статті у фахових наукових виданнях України:

3. Taxonomic status of *Atocion hypanicum* (Klokov) Tzvelev (Caryophyllaceae) inferred from analysis of ITS1 and ITS2 secondary structure / [V. O. Martynyuk, O. V. Tyshchenko, N. I. Karpenko et al.] // *Chornomors'k. bot. z.* – 2014. – Vol. 10, № 4. – P. 416–425. (Дисертантом проведено збір матеріалів, участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів, написанні статті).

4. Мартинюк В. О. Нарис історії таксономічного вивчення триби Sileneae DC. (Caryophyllaceae) / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко // *Вісник Львівського університету. Серія біологічна.* – 2016. – Вип. 74. – С. 71–78. (Дисертантом проведено пошук та аналіз літературних даних, підготовку матеріалів до друку).

5. Мартинюк В. О. Молекулярно-філогенетичний аналіз раритетних видів триби Sileneae флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, І. Ю. Костіков // *Наукові доповіді НУБіП України. Серія: Біологія, біотехнологія, екологія.* – 2018. – Т. 73, № 3. – URL:

<http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/dopovidi2018.03.002>.

(Дисертантом взято участь в експериментальній частині роботи, проаналізовано результати досліджень та літературні джерела).

### Статті в наукових періодичних виданнях України, які входять до наукометричних баз даних:

6. Мартинюк В. О. Деякі мікроморфологічні особливості *Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. та *A. armeria* (L.) Raf. флори України / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // *Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького.* – 2015. – Т. 5, № 1. – С. 8–23. (Дисертантом проведено планування, частково експериментальну роботу, аналіз результатів, написання статті).

7. Мартинюк В. О. Мікроморфологічні особливості пилкових зерен, насінин та листкової поверхні *Atocion hypanicum* (Klok.) Tzvel. та *A. compactum* (Fisch.) Tzvel. / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // *Modern*

Phytomorphology. – 2015. – Т. 7. – С. 95–101. (Дисертантом проведено планування експерименту, частково експериментальну роботу, аналіз результатів, написання статті).

8. **Мартинюк В. О.** Мікроморфологічні особливості вузьколокального ендема *Silene sytnikii* (Caryophyllaceae) в порівнянні з близькими видами / **В. О. Мартинюк**, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Вісник Київського нац. ун-ту. Серія: Біологія. – 2017. – Т. 73, № 1. – С. 25–31. (Дисертант брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів).

#### Статті в інших наукових періодичних виданнях України:

9. **Мартинюк В. О.** Уведення в асептичну культуру рідкісної ендемічної рослини *Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. / **В. О. Мартинюк**, А. В. Голубенко, Г. Б. Гуменюк. // Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. пр. – К.: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова, 2014. – Т. 15. – С. 102–106. (Дисертант брала участь в експериментальній частині роботи та частково в аналізі і обговоренні результатів).

#### Матеріали та тези наукових та науково-практичних конференцій:

10. **Мартинюк В. О.** Загальновійськовий полігон військової частини А4152 (Рівненська область) як об'єкт для проведення ботанічних досліджень / **В. О. Мартинюк**, О. В. Тищенко // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (19–23 вересня 2012 р.). – Ужгород, 2012 – С. 94–96.

11. **Мартинюк В. О.** Раритетні види роду *Silene* L. s. l. флори України / **В. О. Мартинюк**, О. В. Тищенко, Н. І. Карпенко // Шевченківська весна 2013: біологічні науки: матер. XI міжнар. наук. конф. студентів та молодих науковців (18–22 березня 2013 р.). – Київ, 2013. – С. 74.

12. Идентификация критических в систематическом отношении и раритетных таксонов флоры и микобиоты Украины молекулярно-генетическими методами / [А. С. Тареев, С. В. Скребовская, **В. А. Мартинюк** и др.] // Молекулярно-

генетические подходы в таксономии и экологии: Матер. междунар. науч. конф. (25–29 марта 2013 р.). – Ростов-на-Дону, 2013. – С. 97.

13. To the question of *Silene hypanica* Klokov taxonomical status as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS1-ITS2 sequence data / **V. O. Martynyuk**, A. S. Tarieiev, O. V. Tyshchenko, N. I. Karpenko // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (18–22 червня 2013 р.). – Щолкіне, 2013. – С. 109–110.

14. **Мартинюк В. О.** Рослинний світ південної частини Загальновійськового полігону військової частини А4152 (Рівненська область) / **В. О. Мартинюк**, О. В. Тищенко // Природа Полісся: дослідження та охорона: матер. міжнар. наук.-практ. конф. (3–5 липня 2014 р.). – Сарни–Рівне, 2014. – С. 355–360.

15. **Мартинюк В. О.** Морфологія насінин та проростків видів роду *Atocion* Adans. флори України / **В. О. Мартинюк**, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // Шевченківська весна: біологія-2015: матер. XIII міжнар. наук. конф. молодих науковців (1–3 квітня 2015 р.). – Київ, 2015. – С. 74.

16. **Мартинюк В. О.** Паліноморфологія видів роду *Atocion* Adans. флори України / **В. О. Мартинюк**, Н. І. Карпенко, О. М. Царенко // VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я: збірка тез доповідей (19 травня 2015 р.). – Херсон, 2015. – С. 62–63.

17. To the question of the endemic *Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvel. taxonomical status inferred from ITS2 secondary structure / [**V. Martynyuk**, N. Karpenko, O. Tyshchenko et al.] // Молодь і поступ біології: збірник тез XII міжнар. наук. конф. студентів і аспірантів (19–21 квітня 2016 р.). – Львів, 2016. – С. 120–121.

18. Особливості вторинної структури ITS2-последовності ендема Криму *Silene jailensis* N. Rubtz. / [**В. О. Мартинюк**, Н. І. Карпенко, О. В. Тищенко та ін.] // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матер. міжнар. конф. молодих учених (22 червня–3 липня 2016 р.). – Херсон, 2016. – С. 84.

19. **Мартинюк В. А.** Вторичная структура ITS2-последовательности *Silene sytnikii* (Caryophyllaceae) в сравнении с близкими видами / **В. А. Мартинюк**,

Н. И. Карпенко, И. Ю. Костиков // Современные проблемы экспериментальной ботаники: матер. I междунар. научной конф. (27–29 сентября 2017 г.) – Минск, 2017. – С. 48–50.

20. **Мартинюк В. О.** Питання таксономічного статусу *Silene syreistschikowii* (Caryophyllaceae) за результатами аналізу вторинних структур ITS1- та ITS2- послідовностей / В. О. Мартинюк, Н. І. Карпенко, І. Ю. Костіков. // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: матер. V міжнар. конф. (25–28 червня) – Херсон, 2018. – С. 58–61.

### **Апробація результатів досліджень:**

1. I Міжнародна наукова конференція молодих вчених «Современные проблемы экспериментальной ботаники» (Мінськ, 27–29 вересня 2017 р.), *усна доповідь*.

2. XII міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, 19–21 квітня 2016 р.), *усна доповідь*.

3. XIII міжнародна наукова конференція молодих науковців «Шевченківська весна: біологія-2015» (Київ, 1–3 квітня 2015 р.), *усна доповідь*.

4. Міжнародна науково-практична конференція «Природа Полісся: дослідження та охорона», присвячена 15-річчю Рівненського природного заповідника та 10-річчю Рамсарського угіддя «Торфово-болотний масив Переброди» (Сарни, 3–5 липня 2014 р.), *усна доповідь*.

5. Міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Ужгород, 19–23 вересня 2012 р.), *усна доповідь*.