



Комплекс видів *Ulota crispa* (*Orthotrichaceae*, *Bryophyta*) в Україні

Олексій О. БАРСУКОВ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна
narak-zempo@yandex.ru

Barsukov O.O. 2020. The *Ulota crispa* species complex (*Orthotrichaceae*, *Bryophyta*) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(1): 44–55.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereschenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. Based on the conclusions of recent publications concerning separate species *Ulota crispula* and *U. intermedia* previously grouped with *U. crispa*, the *U. crispa* species aggregate in Ukraine was studied. The specimens deposited in the herbaria of the M.G. Kholodny Institute of Botany (KW-B), State Museum of Natural History (LWS), Institute of Ecology of the Carpathians (LWKS-B), and from our personal collection were examined. The samples were compared by 25 morphological and anatomical characters; the keys in the cited publications were considered. For each pair of characters, the strength of association was calculated, according to the Cramer contingency coefficient, Spearman rank correlation and analysis of variance. There are two stable combinations of characters (morphotypes) which approximately correspond to the species diagnoses of *U. crispa* s. str. and *U. crispula*, according to the comparison results. Hence, it would be incorrect to exclude the latter species from the Second Checklist of Bryobionta of Ukraine (Boiko, 2014). The most reliable characters for species differentiation are leaf structure, sporophyte length and spore size, as well as capsule shape. Anatomical characters of capsule and peristome are less reliable because they are often absent and difficult to observe. In addition, numerous intermediate phenotypes not corresponding to the description of *U. intermedia* were recognized in the studied material. The occurrence of that species in Ukraine needs to be confirmed using molecular methods. Significant variability of species in the *U. crispa* complex makes impossible their correct identification solely by morphological characters.

Keywords: morphotypes, *Orthotrichaceae*, Ukraine, *Ulota crispa*, *Ulota crispula*, *Ulota intermedia*

Submitted 12 September 2018. Published 28 February 2020

Барсуков О.О. 2020. Комплекс видів *Ulota crispa* (*Orthotrichaceae*, *Bryophyta*) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 77(1): 44–55.

Реферат. Спираючись на висновки новітніх робіт, що підтвердили статус видів *Ulota crispula* та *U. intermedia*, раніше об'єднаних з *U. crispa*, проведено дослідження комплексу *U. crispa* в Україні. Вивчено матеріал з гербаріїв Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного (KW-B), Державного природознавчого музею (LWS), Інституту екології Карпат (LWKS-B), а також зібраний особисто. Зроблено порівняння зразків за 25 морфологічними та анатомічними ознаками, які в цитованих роботах зазначені як ключові. Для кожної пари ознак обраховано силу зв'язку з використанням коефіцієнта співзалежності Крамера і рангової кореляції Спірмена, а також дисперсійного аналізу. За результатами порівняння встановлено наявність двох сталих комбінацій ознак (морфотипів), які приблизно відповідають діагнозам *U. crispa* s. str. та *U. crispula*. Таким чином, виключення останнього з Другого чеклиста мохоподібних України (Boiko, 2014) некоректне. Найбільш надійними ознаками для їхнього розрізнення виявилися будова листків, довжина спорогона і розмір спор, а також зовнішній вигляд коробочки. Анатомічні ознаки коробочки та перистома є менш надійними через часту їхню відсутність у гербарних зразках або труднощі спостереження. Також виявлено значну кількість проміжних фенотипів, які здебільшого не відповідають опису *U. intermedia*. Питання про наявність останнього в Україні можна розв'язати із залученням молекулярних методів. Значна мінливість видів, що складають комплекс *U. crispa*, унеможливує їхню впевнену ідентифікацію за морфологічними ознаками.

Ключові слова: морфотипи, Україна, *Orthotrichaceae*, *Ulota crispa*, *Ulota crispula*, *Ulota intermedia*

Вступ

Серед поширених в Європі представників родини *Orthotrichaceae* Arnott. одним з проблемних таксонів є комплекс видів *Ulota crispa*. Дискусія про статус трьох видів, що його складають (*U. crispa* (Hedw.) Brid., *U. crispula* Bruch ex Brid. та *U. intermedia* Schimp.), а також спорідненого *U. bruchii* Hornsch. ex Brid. триває фактично з моменту їхнього опису. В 1975 р. Smith, здавалося б, заклав питання, статистично довівши високу мінливість діагностичних ознак і наявність перехідних форм між різними морфотипами (Smith, Hill, 1975). Однак, подальші дослідження цієї групи із залученням нових ознак та методів намітили тенденцію до нового розмежування комплексу *U. crispa*, яка досягла логічного завершення в недавній публікації іспанських бріологів. У ній вищезгадані таксони відновлюються в статусі окремих видів (Caparrós et al., 2016b).

Вид *U. crispa* був описаний Гедвігом як *Orthotrichum crispum* Hedw. у 1787 р. (Hedwig, 1787). Мор виділив його в окремий рід *Ulota* Mohr. разом з іншими відомими на той час представниками ортотріхових із кучерявими листками. Протологи *Orthotrichum crispulum* та *U. bruchii*, в яких робиться акцент на морфологічних відмінностях від *U. crispa*, опубліковані відповідно Брухом і Горншухом у додатках до книги Бріделя "Bryologia Universa" (Bridel-Brideri, 1826). Нарешті, у 1876 р. У. Шімпер уточнив достатньо розпливчатий опис *U. crispa* і описав *U. intermedia* як проміжну за ознаками між нею та *U. crispula*, подавши розгорнуті описи *U. crispula* та *U. bruchii* (Schimper, 1876).

Ця класична концепція існування чотирьох окремих видів з деякими уточненнями їхніх морфологічних ознак та хромосомних чисел була донедавна прийнята у вітчизняній бріології. Так, у визначниках Лазаренка (Lazarenko, 1955), Мельничука (Melnychuk, 1970) та у "Флорі мохів Української РСР" (Baczurina, Melnychuk, 1989) розрізняються *U. crispa*, *U. crispula* та *U. bruchii*. При цьому ключ для цих видів побудований виключно за характеристиками коробочки: діагностичною ознакою для *U. crispula* є різкий перехід урочки в ніжку; *U. crispa* та *U. bruchii* мають довгу поступово звужену шийку, однак остання вирізняється звуженим устям і відсутністю перетяжки під ним. Очевидним недоліком цього підходу є те, що коробочки цих видів після висівання спор швидко втрачають специфічні ознаки. *Ulota intermedia* для території України не

наводилася, однак серед синонімів *U. crispa* в цих роботах її теж немає. Але у "Чеклісті мохоподібних України" (Voiko, 2008) *U. crispa* та *U. intermedia* подаються як синоніми, а в другій його редакції *U. crispula* також не виділяється окремо (Voiko, 2014).

Підставою для відмови розглядати як окремі види *U. crispula* та *U. intermedia*, як зазначалося вище, став статистичний аналіз значної кількості морфологічних ознак, який не підтвердив наявності стійко асоційованих комплексів (морфотипів), що відповідають діагнозам видів (Smith, Hill, 1975). Наявні відмінності *U. crispula* пояснювалися модифікаціями у відповідь на зменшення вологості, які пов'язані з типовим фенотипом перехідними формами. Більш істотні відмінності було виявлено в *U. bruchii*, тому автори виділили її в окрему різновидність *U. crispa* var. *norvegica* (Gronvall) A.J.E.Sm. & M.O.Hill.

Вказану роботу згодом слушно критикували самі автори, зокрема за надання рівної ваги ознакам спорогона та гаметофіта і використання непридатних для точної фіксації кількісних ознак, на кшталт довжини урочки (Smith, Proctor, 1993). Видовий статус *U. bruchii* було підтверджено на підставі відмінностей в орнаментативній перистому та облямівки устя на зразках із Нідерландів (Rosman-Hartog, Touw, 1987), Великої Британії (Smith, Proctor, 1993), Іспанії та Португалії (Garilleti et al., 2000). Проте в цих роботах констатується або оминається відсутність видових відмінностей всередині комплексу *U. crispa*.

Нарешті Garilleti зі співавторами (Caparrós et al., 2016a) опублікували роботу, в якій комплекс *U. crispa* досліджено на значному матеріалі згідно до концепції інтегративної таксономії, себто пошуку відповідностей між молекулярно-генетичними особливостями та морфологічними ознаками. За результатами аналізу послідовностей ITS2 їм вдалося виділити в складі комплексу три клади, яким відповідають різні морфотипи, що за деякими ознаками збігаються з класичними описами *U. crispa*, *U. crispula* та *U. intermedia*. Це дозволило уточнити діагнози видів і розробити новий ключ для їхньої ідентифікації, а також обрати лектотипи (Caparrós et al., 2016a, b).

З урахуванням цих результатів метою нашого дослідження було критичне вивчення комплексу *U. crispa* в межах України і приведення даних про його різноманіття та поширення у відповідність із сучасними уявленнями. Було поставлено такі завдання: 1) вивчити ключові морфологічні ознаки з використанням якомога більшої кількості свіжого

та гербарного матеріалу; 2) встановити наявність стійких асоціацій даних ознак, виявити морфотипи; 3) оцінити валідність ключа, запропонованого у цитованій вище роботі; 4) у випадку позитивного вирішення попереднього завдання уточнити видовий склад комплексу *U. crispa* в Україні та наявність на її території *U. intermedia*.

Матеріали та методи

Живий матеріал збирали в околицях м. Косів (Івано-Франківська обл.) на території Національного природного парку (НПП) "Гуцульщина" під час експедиції в серпні 2016 р. Всього було зібрано близько 40 зразків, з яких лише 14, визначені за вітчизняними ключами як *U. crispa*, мали спорогони у гарному стані та були придатні для аналізу. Основний масив даних був отриманий з гербарних колекцій Державного природознавчого музею НАН України (LWS) – 69 зразків, Інституту екології Карпат НАН України (LWKS-B) – 52 зразки, Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW-B) – 39. Серед них 16 значилися як *U. crispula*, 6 – як *U. bruchii*, решта як *U. crispa* чи *U. ulophylla* Broth. Переважна більшість зразків походила із західних областей України (Львівська, Закарпатська, Івано-Франківська) і східних регіонів Польщі.

На відібраних зразках вивчали габітус подушок та форму коробочок, після чого відділяли та препарували окремі екземпляри рослин (по одному для кожного візуально відмінного типу коробочки). Всього зі 174 зразків відібрано 220 екземплярів. На препаратах методом світлової мікроскопії досліджували ключові морфологічні та анатомічні ознаки: форму та клітинну сітку листків (2–4 з кожної рослини), розмір спорогона та спор, анатомію коробочки та будову перистому. Ознаки спостерігали за допомогою стереомікроскопа з перемінною кратністю $\times 10$ – 40 та мікроскопа на збільшеннях об'єктива $\times 4$, $\times 10$, $\times 40$ та $\times 100$ (з масляною імерсією). Всі препарати фотографувалися дзеркальним фотоапаратом через фотонасадку $\times 10$ з подальшим зведенням різнофокусних знімків у програмі Adobe Photoshop. Вимірювання проводили на фотографіях з використанням інструментів програмного пакету AutoCad, відкаліброваними по знімках шкали об'єкт-мікрометра за відповідних збільшень.

При аналізі результатів проводили попарну оцінку сили зв'язку між всіма досліджуваними ознаками.

Оскільки більшість з них є номінальними змінними, тобто не можуть бути виражені числом або рангом, сила зв'язку оцінювалася за допомогою критерія χ^2 і коефіцієнта співзалежності Крамера (V) (Shitikov et al., 2003). Цей коефіцієнт використовували також для оцінки зв'язку між якісними і кількісними ознаками (кількість рядків клітин облямівки листків тощо), які виражалися цілим числом у невеликому діапазоні значень. Взаємозв'язок таких кількісних ознак оцінювали за коефіцієнтом рангової кореляції Спірмена. Для пар ознак, де одна є неперервною кількісною (розміри), використовували два підходи: однофакторний дисперсійний аналіз та розбивку на інтервали (розмірні класи), що дозволяло використовувати вищезгадані коефіцієнти Крамера і Спірмена. Для пари неперервних ознак проводили кореляційний аналіз. Усі розрахунки здійснювали у програмах MS Excel 2016 та StatSoft Statistica 10.

Результати та обговорення

Усі досліджені зразки порівнювали за 25 ознаками (табл. 1). Для порівняння використовували ознаки, наведені у диференціальних діагнозах видів у роботі Saragóts et al. (2016b).

Деякі ознаки, описані в цитованій вище роботі, були виключені з розгляду через неможливість об'єктивної фіксації (розмір дернинок), оскільки дублювали інші (форма сухих листків і кучерявість), були відсутні на більшості зразків (ковпачок, кришечка), або ж за ними досліджені зразки не виявляли відмінності (орнаментация IPL, характер переходу урочки в шийку).

Слід зазначити, що коректне порівняння ознак спорогона, яким традиційно надається більша значимість, ускладнюється такими чинниками, як вікові зміни його морфології, а також схильністю видів роду *Uloa* утворювати змішані дернинки (у досліджених зразках види комплексу *U. crispa* нерідко були перемішані з *U. drummondii* (Hook. & Grev.) Brid., і з великою вірогідністю, між собою). Можливість знайти на одному зразку разом зрілу коробочку зі спорами і цьогорічну порожню дуже низька. У свою чергу, сенільні спорогони втрачають більшість специфічних ознак (Rosman-Hartog, Touw, 1987). У нашому випадку коробочки зі спорами виявлено лише на 77 зразках, порожні – на 171, одночасно повні й порожні – на 39, при цьому в більшості випадків тогорічні порожні коробочки мали виражені сенільні

Таблиця 1. Морфологічні ознаки, за якими порівнювалися рослини з комплексу *Ulota crispa*
 Table 1. Morphological characters used for comparison of the examined specimens of the *Ulota crispa* complex

Номер ознаки	Ознака	Стан ознаки	Прояв ознаки, %
1	аспект дернинки	дуже кучерява	53,92
		кучерява	36,87
		помірно кучерява	9,22
2	форма основи листка	оберненойцеподібна	49,22
		яйцеподібна	15,67
		еліптична	35,12
3	звуження основи у пластинку	різке	24,28
		поступове	43,44
		проміжне	32,28
4	облямівка основи листка: кількість рядків клітин	2–16	100,00*
5	довжина спорогона (мм)	1,95–6,87	100,00
6	форма зрілої коробочки зі спорами	циліндрична	13,64
		еліптична	72,08
		яйцеподібна	7,79
		гличикоподібна	6,49
7	форма сухої порожньої коробочки	видовженоциліндрична	3,28
		видовженоеліптична	5,84
		видовженояйцеподібна	16,42
		вкороченоциліндрична	2,19
		гличикоподібна	1,09
		оберненоконічна	8,03
		циліндрична	45,62
		еліптична	5,11
8	форма вологої порожньої коробочки	яйцеподібна	12,41
		оберненоконічна	20,46
		оберненойцеподібна	20,46
		циліндрична	10,89
		еліптична	41,58
9	глибина перетяжки під устям (на сухій порожній коробочці)	яйцеподібна	6,60
		глибока	19,06
		неглибока	25,18
		відсутня	41,73
10	ширина борозен на сухій порожній коробочці	уста лійкоподібно розширене	14,03
		широкі	67,15
		вузькі	27,44
11	стискання борозен у місці перетяжки	нерегулярні	5,42
		стиснуті	19,49
12	ширина тяжів екзотецію на ребрах коробочки (кількість рядків клітин)	ні	80,51
		2–6	100,00
13	забарвлення клітин тяжів	2–6	100,00
		прозорі	37,25
		жовтуваті	49,51
14	кількість рядків ізодіаметричних клітин під устям коробочки	помаранчеві до червонястих	13,24
		1–5	100,00
		15	чи відділені тяжі екзотецію від устя
16	паттерн зубців екзостому після висихання коробочки	не відділені	26,19
		попарно з'єднані	63,83
17	наявність гало з клітинних стінок проміжного шару (PPL) по краях зубців	розділяються	36,17
		є	29,32
18	наявність ендостому на порожній коробочці	немає	70,68
		переважно є	21,64
		переважно відпадає	78,36

Номер ознаки	Ознака	Стан ознаки	Прояв ознаки, %
19	потужність війок ендостому	потужні	25,44
		тонкі й ламкі	74,56
20	положення війок у сухому стані	рівномірно зігнуті всередину	59,43
		нерегулярно зігнуті	40,57
21	форма війок	лінійні	38,93
		вузькотрикутні	35,57
		шилоподібні	25,50
22	основа війок	не розширена	18,92
		поступово розширена	49,32
		різко розширена	31,76
23	паттерн клітин внутрішнього шару (IPL)	однорядний	63,01
		дворядний в основі	20,55
		нерегулярно дворядний	16,44
24	товщина поперечних стінок IPL	потовщені, виступають	28,48
		не потовщені	52,12
		варіюють	19,39
25	розмір спор (мкм)	13–37	100,00

* діапазон значень кількісних ознак вказано для всіх досліджених зразків

ознаки. Отже, виявлення зв'язку між ними можливе лише через кореляції з іншими більш постійними ознаками і потребує більшої кількості зразків, ніж було у нас. Так само можна сказати про ендостом, який з віком втрачають всі види, тому тенденцію до його збереження можна виявити лише на великій кількості коробочок однакового віку. У зв'язку з цим придатність подібних ознак для використання в ключах залишається невизначеною.

Отже, всього було проаналізовано 300 пар ознак, з них статистично достовірні результати (значення χ^2 перевищує критичне при $P < 0,05$) отримані лише для 162, однак для більшості з них рівень зв'язку між ознаками, визначений за коефіцієнтом співзалежності Крамера (V), досить низький (в середньому 0,26). В якості порогового нами було *ad hoc* взяте $V = 0,30$, оскільки за менших значень однозначно інтерпретувати зв'язки між ознаками на нашому матеріалі практично неможливо. Цій вимозі відповідають лише 35 пар ознак. Графічне представлення зв'язків між ними подано на рис. 1.

Для таких ознак, як кучерявість, форма коробочки зі спорами, розділення екзостому та розмір спор, не вдалося встановити зв'язків з іншими ознаками. Очевидно, що кучерявість, по-перше, залежить від суб'єктивної оцінки дослідника; по-друге, у змішаних дернинках ця ознака взагалі втрачає сенс так само, як відкинутий нами з самого початку розмір дернинки. Зрілі коробочки зі спорами, як зазначалося вище, були наявні менш ніж на половині зразків,

отже, для них отримані показники не можна вважати релевантними.

Слід звернути увагу також на те, що найбільш сильні зв'язки ($V \geq 0,5$) виявляють ознаки, які не є самостійними, як то форма основи листка і характер її звуження при переході у пластинку, форма коробочок і наявність перетяжки. Тому значимість таких кореляцій має бути понижена порівняно зі зв'язками між ознаками, які спостерігаються і фіксуються незалежно.

Зв'язок якісних ознак з недискретними кількісними такими, як довжина спорогона та розмір спор, досліджували методом дисперсійного аналізу. Достовірну залежність від довжини орогона демонструють дев'ять ознак (рис. 2), а від розміру спор – 11 (рис. 3), причому найбільше залежать від обох показників форма основи листка і вираженість кільця ізодіаметричних клітин під устям коробочки. Оскільки між довжиною спорогона та розміром спор існує негативна кореляція ($r = -0,26$), то ця залежність є протилежною.

Проаналізувавши особливості парних відповідей у всіх 35 випадках, ми піддали їх перехресному порівнянню з метою перевірки на несуперечливість і встановлення непрямих зв'язків між ознаками, для яких не виявлено достатньо сильних безпосередніх. За результатами цього порівняння було підтверджено існування двох достатньо сталих сполучень ознак, які здебільшого відповідають описам видів *U. crispata* та *U. crispula*. Відмінності між даними морфотипами наведено в табл. 2.

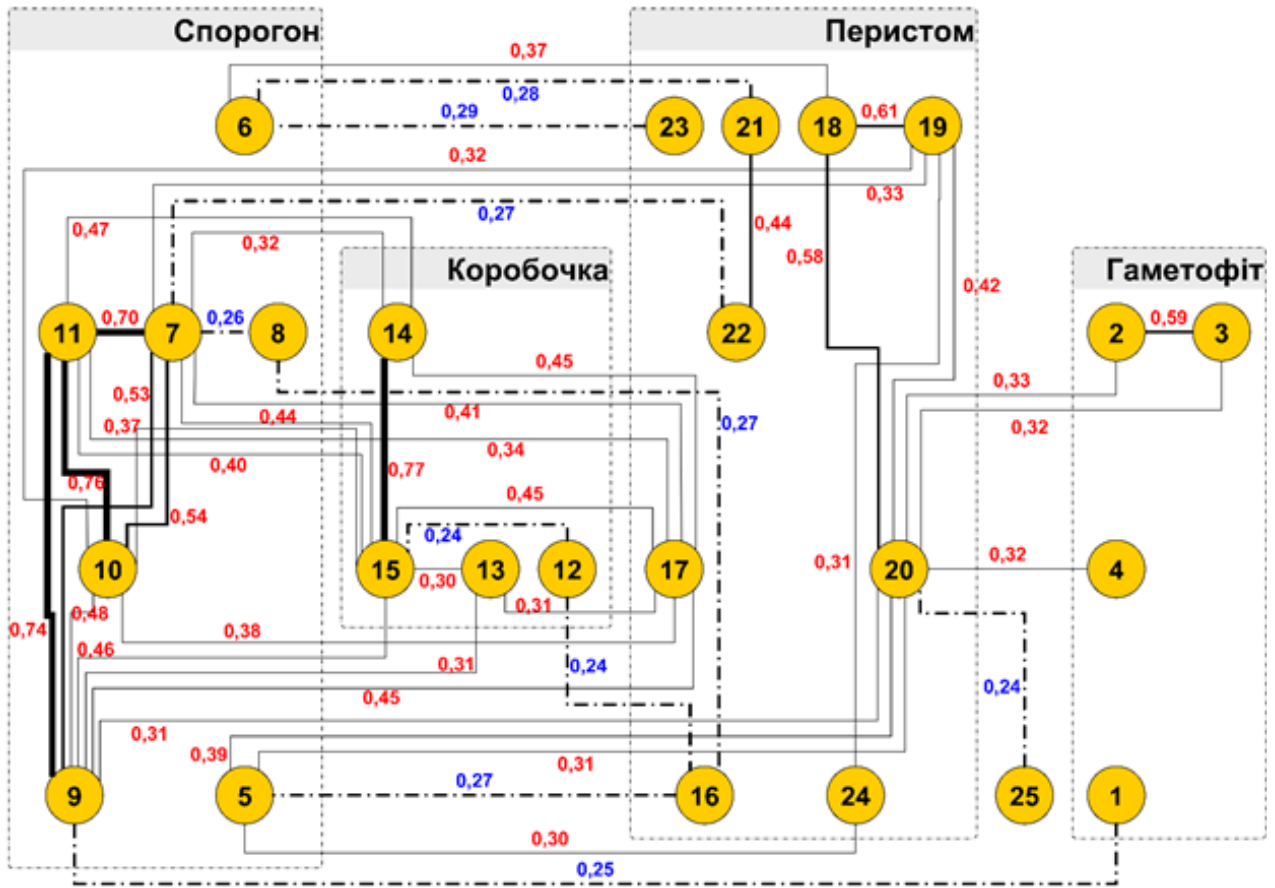
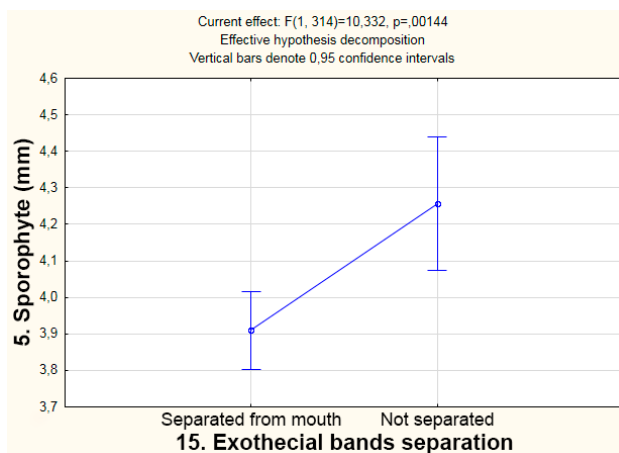
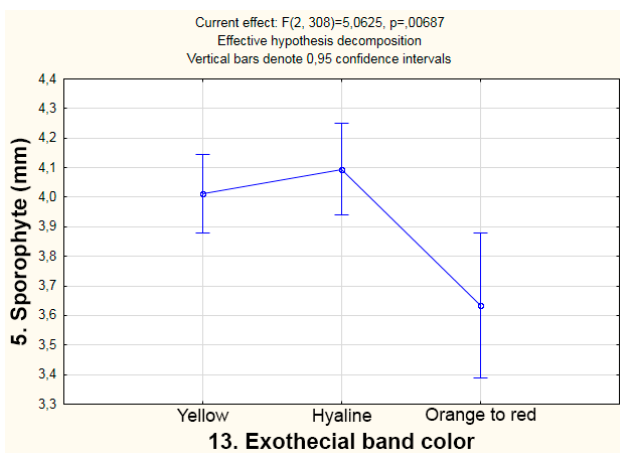
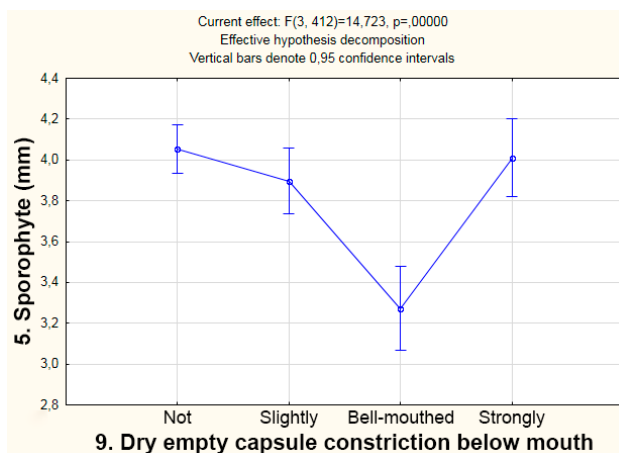
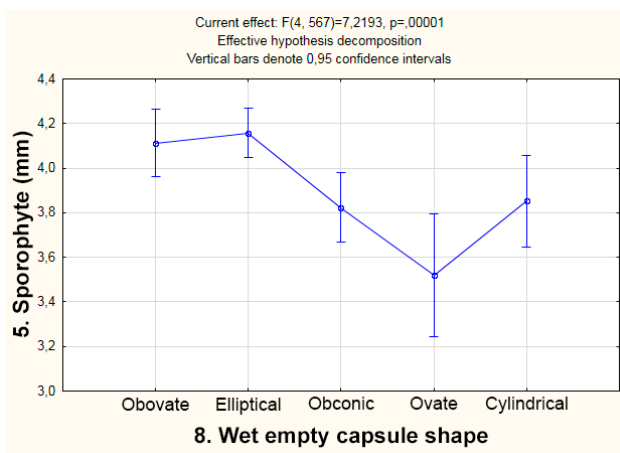
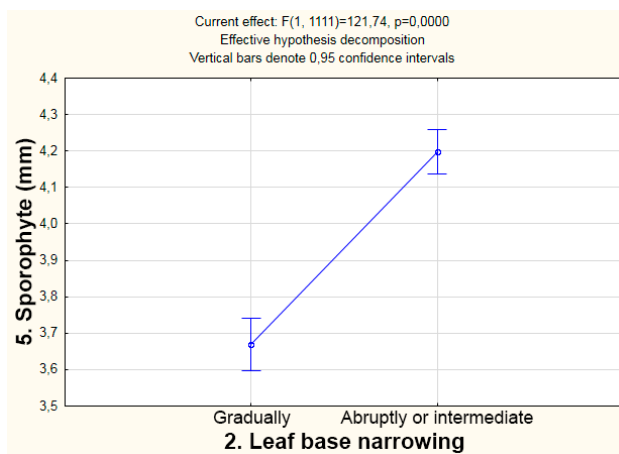
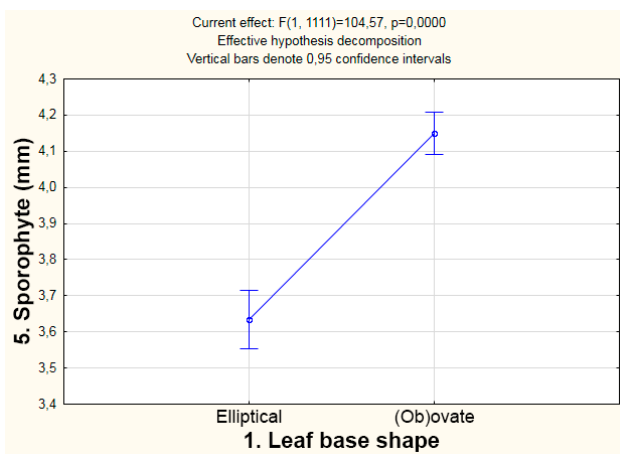


Рис. 1. Сила зв'язку (за коефіцієнтом співзалежності Крамера) між морфологічними ознаками досліджених зразків: кучерявість сухої дернинки (1), форма основи листків (2) та її звуження у пластинку (3), кількість рядків облямівки (4), довжина спорогона (5), форма сухої коробочки зі спорами (6), сухої (7) та вологої (8) порожньої, перетяжка під устям (9), ширина борозен (10) та їхнє стискання у перетяжці (11), кількість рядків клітин у тяжах екзотеції (12) та їхній колір (13), кількість рядків ізодіаметричних клітин під устям (14) та відділення тяжів екзотеції (15), тенденція до розділення зубців екзостому (16), гало PPL по краях зубців (17), наявність (18) та потужність (19) війок ендостому, їхнє положення в сухому стані (20), форма війок (21) та їхньої основи (22), паттерн клітин IPL (23) та потовщення їхніх поперечних стінок (24), розмір спор (25)

Нумерація ознак така сама у табл. 1 та на рис. 2, 3

Fig. 1. Cramer's V coefficient for morphological characters of the examined specimens: aspect when dry (1), leaf base shape (2) and its narrowing to lamina (3), marginal cell rows (4), sporophyte length (5), capsule shape when dry and full (6), dry and empty (7), wet end empty (8), constriction below mouth (9), width of furrows (10) and their collapse at the constricted area (11), number of cell rows of exothecial bands (12) and their color (13), number of isodiametric cell rows below mouth (14) and exothecial bands separation (15), tendency of exostome teeth pairs to split (16), PPL halo at teeth margins (17), endostome segments appearance (18) and durability (19), their position when dry (20), segment shape (21) and base (22), IPL cell pattern (23) and their transversal walls incassation (24), spore size (25)

Numbering of characters is the same for Tab. 1 and Fig. 2–3



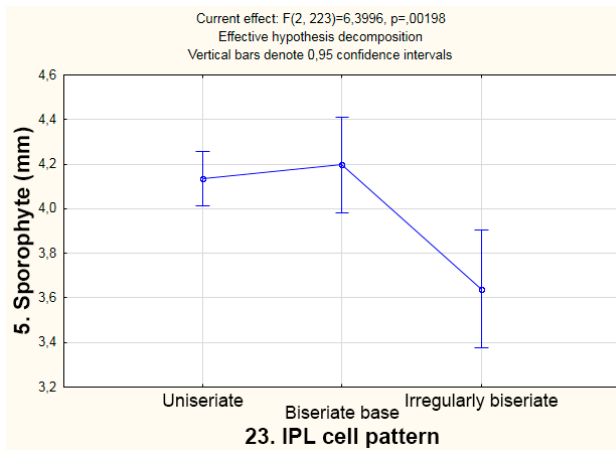
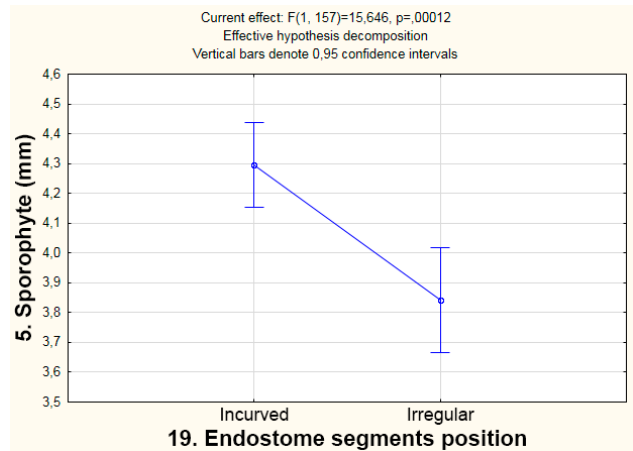
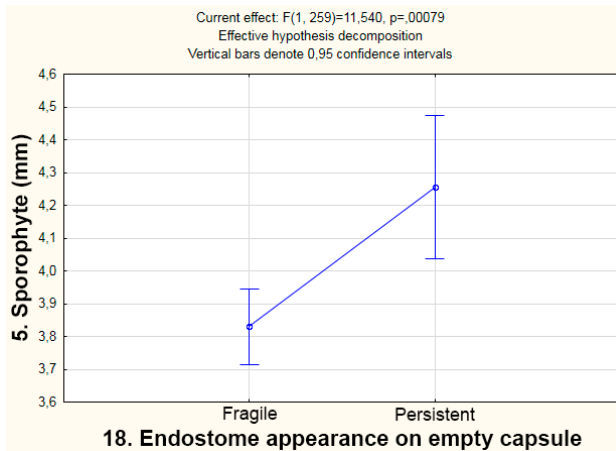


Рис. 2. Ознаки, які виявляють залежність від довжини спорогона за результатами дисперсійного аналізу

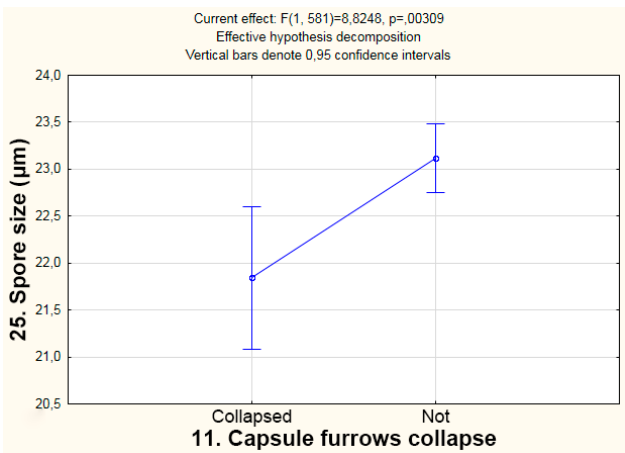
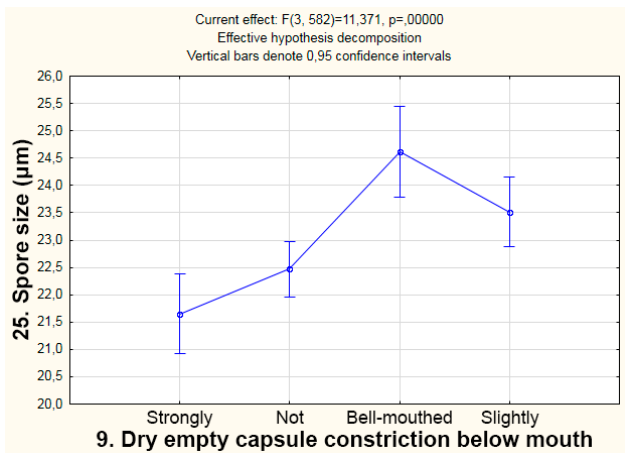
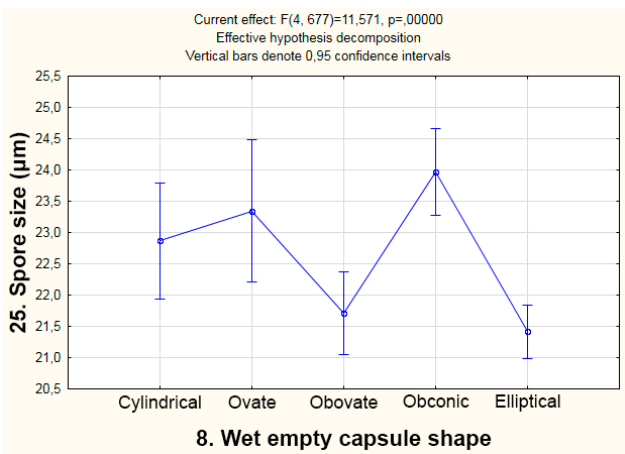
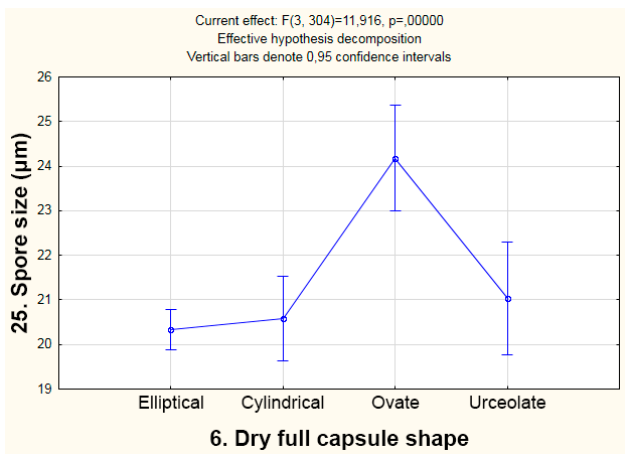
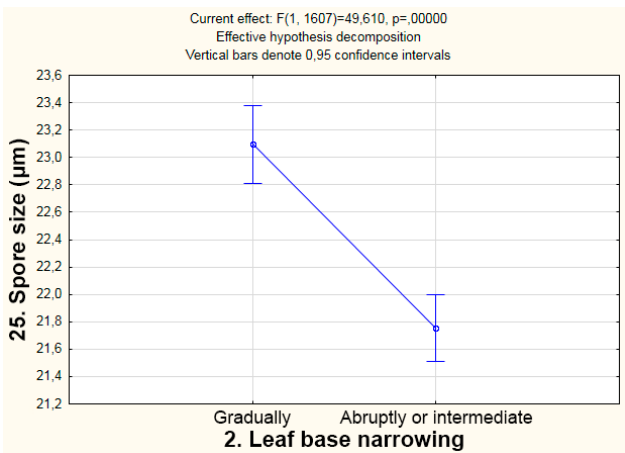
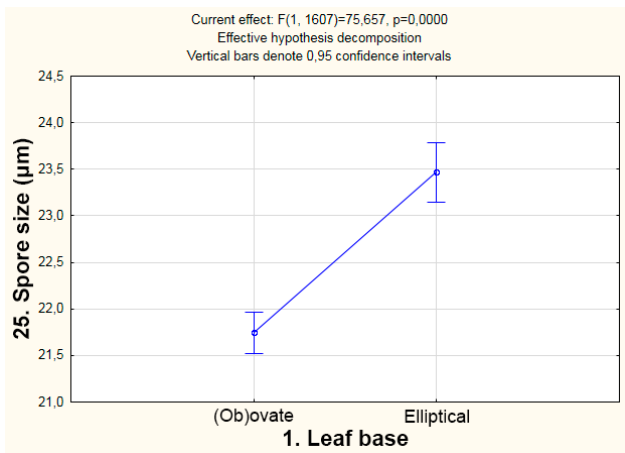
Fig. 2. ANOVA results for characters associated with sporophyte length

Таким чином, можна констатувати, що в Україні комплекс *U. crisper* представлений щонайменше двома морфотипами, які значною мірою відповідають уточненим описам видів *U. crisper* та *U. crispula*. З урахуванням новітніх даних про генетичні відмінності між цими морфотипами, які власне дозволяють вважати їх окремими видами, можна підтвердити наявність виду *U. crispula* у бріофлорі України. Відповідно, її виключення з Другого чекліста мохоподібних України (Voiko, 2014) є помилковим.

Хоча на значному матеріалі можна прослідкувати асоційованість певних морфолого-анатомічних ознак між собою, проте ідентифікацію конкретних зразків на їхній підставі не можна вважати надійною. На практиці переважна більшість зразків має проміжні фенотипи, про що свідчить низька сила зв'язку між більшістю ознак. При чому ці проміжні фенотипи також не можна інтерпретувати як *U. intermedia*, оскільки вони здебільшого не відповідають діагнозу цього виду. Взагалі спроба ідентифікувати досліджений матеріал згідно до морфологічних

діагнозів, наведених у роботі іспанських бріологів (Saragós et al., 2016b), призвела до невтішних результатів. Якщо відкинути кількісні ознаки, діапазон яких дуже широкий і значною мірою перекривається в усіх трьох видів, і використовувати лише ті, які легко спостерігати (форма основи листка, перетяжка, забарвлення екзотеції коробочки і диференціація її клітин під устям, тенденція до розділення зубців екзостому, наявність на них гало тощо), то діагнозам *U. crisper* та *U. intermedia* відповідають лише по 13 екземплярів (з 220 досліджених), а *U. crispula* – 11. Тобто, загалом у запропоновані діагнози за морфологічними ознаками вкладаються лише 16,8% зразків.

Наразі немає можливості, особливо при роботі з гербарними матеріалами, встановити, чи обумовлені проміжні фенотипи генетичними відмінностями, чи є наслідком модифікаційної мінливості. Тому питання про наявність в Україні *U. intermedia* залишається відкритим і потребує подальших молекулярних досліджень на свіжому матеріалі.



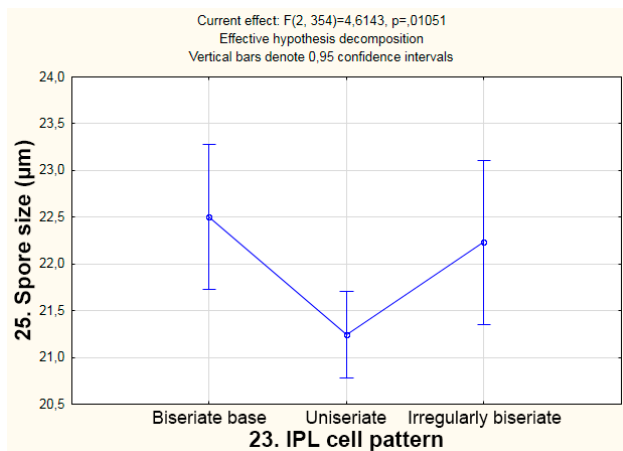
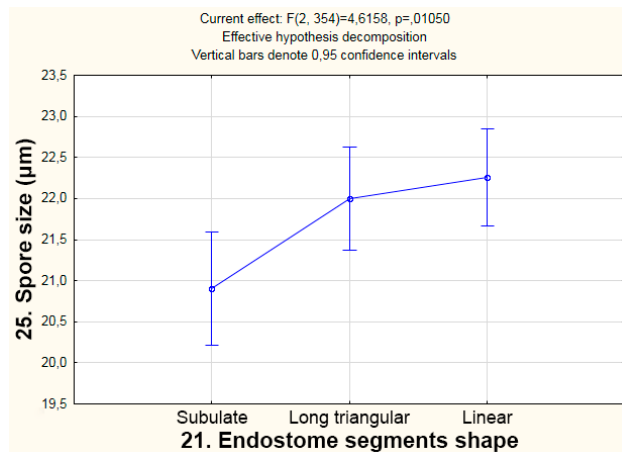
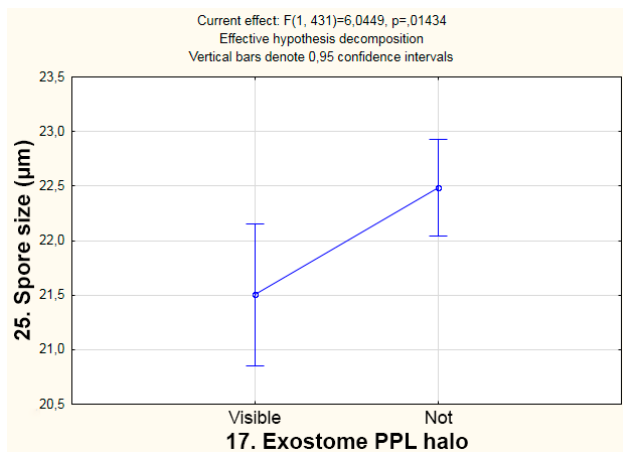
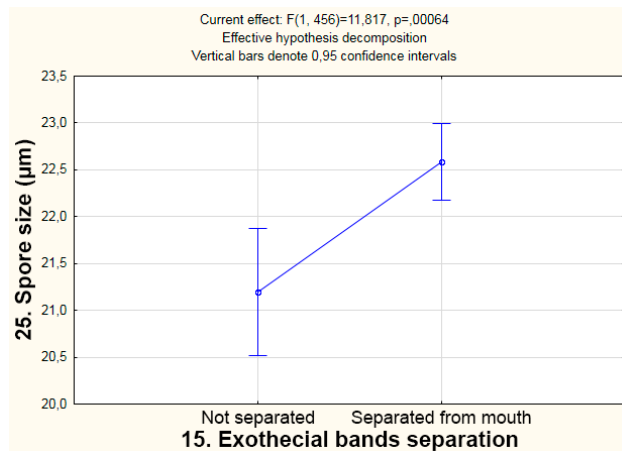
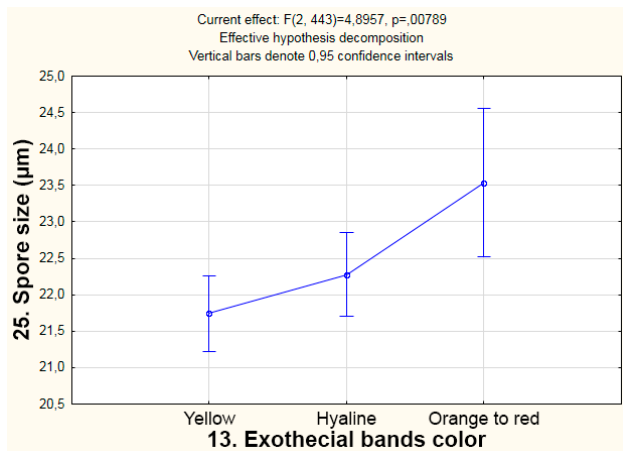


Рис. 3. Ознаки, які виявляють залежність від розміру спор за результатами дисперсійного аналізу

Fig. 3. ANOVA results for characters associated with spore size

Таблиця 2. Сталі морфотипи з комплексу *Ulota crispa*
Table 2. Stable morphotypes in the *Ulota crispa* complex

<i>Crispa</i> -тип	<i>Crispula</i> -тип
Листки	
основа оберненойцеподібна, рідше яйцеподібна, більш-менш різко звужується у пластинку; облямівка 7–14 рядів клітин	основа близька до еліптичної, звуження поступове; облямівка здебільшого до 6 рядів
Спорогон	
більше 4 мм	3,0–3,5 мм і менше, зрідка до 4 мм
Коробочка зі спорами	
–	еліптична або циліндрична
Порожня коробочка	
вузька та видовжена; веретеноподібна або майже циліндрична; перетяжка виражена; борозни переважно вузькі, або принаймні звужені у перетяжці	переважно циліндрична або оберненоконічна; перетяжка неглибока або відсутня, або ж устя ліycopодібно розширюється; борозни широкі, під устям не звужуються
Анатомічна будова коробочки	
тяжі екзотецію з жовтуватих на просвіт клітин; кільце під устям складається з 1–2 рядів округлих тонкостінних клітин, напроти тяжів часто відсутні і вони доходять до устя	клітини тяжів бувають прозорими; кільце з 3–5 рядів клітин, чітко відділяє тяжі від устя
Екзостом	
гало PPL виражене	гало PPL не виступає
Ендостом	
війки потужні, в сухому стані однаково зігнуті до центру устя, шилоподібні або майже лінійні, в основі поступово розширені; поперечні стінки IPL, хоча б деякі потовщені, іноді виступають вбік	війки тендітні, переважно відпадають після всихання коробочки, ті, що залишаються, здебільшого не бувають зігнуті до устя, вузькотрикутні, в основі різко розширені; поперечні стінки IPL тонкі
Спори	
здебільшого менше 22 мкм	22 мкм і більше

Висновки

Результати морфологічних досліджень підтверджують існування на території України в межах комплексу *Ulota crispa* двох чітко відокремлених морфотипів, які за більшістю ознак відповідають видам *U. crispa* та *U. crispula*. Отже, виключення *U. crispula* з Другого чекліста мохоподібних України слід вважати помилковим.

Питання про наявність у бріофлорі України *U. intermedia*. залишається відкритим і потребує залучення великої кількості свіжого матеріалу та досліджень молекулярними методами.

Практична придатність ключів для визначення видів комплексу *U. crispa* за морфологічними ознаками викликає сумніви. Хоча новий ключ, запропонований в роботі іспанських бріологів (Saparrós et al., 2016b) базується на уточненій діагнозі видів, він потребує вивчення значного комплексу ознак, які на кожному конкретному зразку неможливо спостерігати одночасно. Навіть при можливості докладно дослідити ці ознаки виявляється, що впевнено визначити за ними можливо лише до 20% зразків. Отже необхідно відмовитись

від побудови морфологічних ключів для даного комплексу видів, принаймні для бріофлори України. Види комплексу *U. crispa* слід диференціювати від інших видів роду, позначаючи, як *U. crispa* s. l. і, по можливості, характеризувати за морфотипами (*Crispa*-тип чи *Crispula*-тип).

Список посилань

- Baczurina A.F., Melnychuk V.M. 1989. *Flora mokhiv Ukrainskoi RSR*, vol. 3. Kyiv: Naukova Dumka, 176 pp. [Бачурина Г.Ф., Мельничук В.М. 1989. *Флора мохів Української РСР*, вип. 3. Київ: Наукова думка, 176 с.].
- Boiko M.F. 2008. *Checklist mokhopodibnykh Ukrainy*. Kherson: Ailant, 232 pp. [Бойко М.Ф. 2008. *Чекліст мохоподібних України*. Херсон: Айлант, 232 с.].
- Boiko M.F. 2014. *Chornomorskyi Botanical Journal*, 10(4): 426–487. [Бойко М.Ф. 2014. Другий чекліст мохоподібних України. *Чорноморський ботанічний журнал*, 10(4): 426–487]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/14.104/2>
- Bridel-Brideri S.E. 1826. *Bryologia Universa*. Lipsiae [Leipzig]: Joan. Ambros. Barth., xlvii+858 pp.
- Saparrós R., Garilleti R., Price M.J., Mazimpaka V., Lara F. 2016a. Tackling a long-standing problem: Typification

- of *Orthotrichum crispum*, *Ulota crispula* and *Ulota intermedia* (Bryopsida: Orthotrichaceae). *Taxon*, 65(4): 862–866. <https://doi.org/10.12705/654.11>
- Caparrós R., Lara F., Draper I., Mazimpaka V., Garilleti R. 2016b. Integrative taxonomy sheds light on an old problem: the *Ulota crispa* complex (Orthotrichaceae, Musci). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 180(4): 427–451. <https://doi.org/10.1111/boj.12397>
- Garilleti R., Lara F., Albertos B., Mazimpaka V. 2000. Peristomal ornamentation, a precise character for discrimination of *Ulota bruchii* and *U. crispa* (Bryopsida, Orthotrichaceae). *Journal of Bryology*, 22(4): 273–278. <https://doi.org/10.1179/jbr.2000.22.4.273>
- Hedwig J. 1787. *Descriptio et adumbratio microscopico-analytica Muscorum frondosorum*. Lipsiae [Leipzig]: In bibliopolio I.G. Mülleriano, 112 pp.
- Lazarenko A.S. 1955. *Opredelitel listvennykh mkhov Ukrainy*. Kyiv: Izd-vo an USSR, 467 pp. [Лазаренко А.С. 1955. *Определитель листовенных мхов Украины*. Киев: Изд-во АН УССР, 467 с.]
- Melnychuk V.M. 1970. *Opredelitel listvennykh mkhov sredney polosy i yuga evropeyskoy chasti SSSR*, Kyiv: Naukova Dumka, 444 pp. [Мельничук В.М. 1970. *Определитель листовенных мхов средней полосы и юга европейской части СССР*. Киев: Наукова думка, 444 с.]
- Rosman-Hartog N., Touw A. 1987. On the Taxonomic Status of *Ulota bruchii* Hornsch. ex Brid., *U. crispa* (Hedw.) Brid. and *U. crispula* Bruch ex Brid. *Lindbergia*, 13(3): 159–167.
- Schimper W.P. 1876. *Synopsis Muscorum Europaeorum*. Stuttgart: sumtibus Librariae E. Schweizerbart (E. Koch), 888 pp.
- Shitikov V.K., Rozenberg G.S., Zinchenko T.D. 2003. *Kolichestvennaya gidoroekologiya: metody sistemnoy identifikatsii*. Tolyatti: IEVB RAS, 463 pp. [Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. *Количественная гидороэкология: методы системной идентификации*. Тольятти: ИЭВБ РАН, 463 с.]
- Smith A.J.E., Hill M.O. 1975. A taxonomic investigation of *Ulota bruchii* Hornsch. ex Brid., *U. crispa* (Hedw.) Brid. and *U. crispula* Brid. I. European material. *Journal of Bryology*, 8(4): 423–433. <https://doi.org/10.1179/jbr.1975.8.4.423>
- Smith A.J.E., Proctor M.C.F. 1993. Further observations on the *Ulota crispa* complex. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 74: 171–182.
- Рекомендує до друку О.Є. Ходосовцев