

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЧЕРНІВЕЦЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ ЮРІЯ ФЕДЬКОВИЧА**

Навчально-науковий інститут біології, хімії та біоресурсів
Кафедра екології та біомоніторингу

**СПОСОБИ І ШЛЯХИ ЗАПИЛЕННЯ РОСЛИН, ПРИДАТНИХ ДЛЯ
ПОШИРЕННЯ В УКРАЇНІ (НА ПРИКЛАДІ РОДИНИ ASTERACEAE)**

**Кваліфікаційна робота
Рівень вищої освіти – другий (магістерський)**

Виконав:

Студент ІІ курсу 603 групи

Спеціальності 101 – Екологія

Юрій ПШЕБИШЕВСЬКИЙ

Науковий керівник:

к.б.н., доц. Уляна ЛЕГЕТА

Рецензент _____

(прізвище та ініціали, кафедра, університет)

До захисту допущено:

Протокол засідання кафедри № ____

від „____” _____ 2024 р.

зав. кафедри _____ проф. **Марія ФЕДОРЯК**

Чернівці – 2024

АНОТАЦІЯ

Пшебишевський Ю.В. Способи і шляхи запилення рослин, придатних для поширення в Україні (на прикладі родини Asteraceae). *Кваліфікаційна робота другого (магістерського) рівня вищої освіти*. Спеціальність 101 Екологія. Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича. Чернівці, 2024.

Розглянуто 24 представники родини Asteraceae, внесених до переліку «Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні». Здійснено їх систематичний та біоморфологічний аналіз, а також досліджено їх основні способи і шляхи запилення та видовий склад антофільного комплексу «рослина-запилювач».

Ключові слова: запилення, перехресне запилення, самозапилення, ентомофілія, анемофілія, Asteraceae

ANNOTATION

Pshebyshevskiy Y.V. Ways and means of the plant pollination suitable for distribution in Ukraine (on the example of the Asteraceae family). *Qualification work of the second (magister) level of higher education*. Specialty 101 Ecology. Yuriy Fedkovich Chernivtsi National University. Chernivtsi, 2024.

The author reviewed 24 representatives of the Asteraceae family included in the list of the «State register of plant varieties suitable for distribution in Ukraine». It were their systematic and biomorphological analysis and it were investigated their main methods and ways of pollination and their species composition of the anthophilic complex "plant-pollinator".

Key words: pollination, cross-pollination, self-pollination, entomophilia, anemophily, Asteraceae

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

Юрій ПШЕБИШЕВСЬКИЙ

(підпис)

ЗМІСТ

ВСТУП	...3
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	...5
1.1. . Коеволюція системи «рослина-запилювач» як еволюційно вигідний механізм пристосованості для успішного існування видів	...5
1.2. Запилення: типи, способи, шляхи, механізми, агенти	...12
1.3. Особливості запилення у Asteraceae	...23
	...27
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДОЛОГІЯ ДОСЛІДЖЕННЯ	
2.1. Об'єкт, предмет та методологія дослідження	...26
2.2. Загальні відомості про родину Asteraceae	...31
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ	...38
3.1. Коротка характеристика досліджуваних представників родини Asteraceae, внесених до «Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні»	...38
3.2. Аналіз способів та шляхів запилення у досліджуваних представників Asteracea	...50
3.3. Сфери та напрями потенційного використання досліджуваних представників родини Asteraceae, внесених до Держреєстру України	...57
ВИСНОВКИ	...64
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	...65
ДОДАТКИ	...70

ВСТУП

Актуальність. Планета переживає епоху 6-го масового вимирання біоти. Особливу тривогу викликає збіднення популяцій Insecta, які складають $\sim 2/3$ усіх видів біоти на Землі та відіграють ключову роль у підтримці стабільності екосистеми і надання екосистемних послуг. При цьому, однією з найважливіших послуг екосистеми є запилення рослин, від якого залежить продовольча безпека суспільства та функціонування природних екосистем і планети загалом. Так, наприклад, підраховано, що в глобальному масштабі економічна цінність запилення рослин *Apis mellifera* L. оцінюється ~ 500 млрд. \$ на рік (Чайка та ін., 2021).

Asteraceae є найчисельнішою родиною рослин, яка нараховує більше 30 тисяч видів, що входять до 2 тисяч родів, розповсюджених на всіх континентах планети (окрім Антарктиди) у різних рослинних угрупованнях та є одними з економічно важливих сільськогосподарських, лікарських, медоносних, декоративних та ін. культур. Очевидно, що для рослин даної родини запилення, зокрема ентомофілія, є важливим фактором для їх успішного існування (Khan, Kumar, Udikeri, 2023). Втім в Україні дослідження даного питання проводяться недостатньо чи фрагментарно, що й зумовлює актуальність нашої роботи.

З огляду на зазначене вище **мета роботи**: аналіз способів та шляхів запилення рослин родини Asteraceae, внесених до «Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні» (Державний реєстр..., 2023).

Перед нами стояли наступні **завдання**:

1. виокремити представників родини Asteraceae, внесених до Держреєстру;
2. проаналізувати способи та шляхи їх запилення;
3. з'ясувати систематичну приналежність агентів-запилення, асоційованих із виявленими представниками Asteraceae;
4. розглянути сфери та напрями потенційного використання досліджуваних рослин родини Asteraceae.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Коеволюція системи «рослина-запилювач» як еволюційно вигідний механізм пристосованості для успішного існування видів

Система «рослина-запилювач» широко вивчається протягом останніх десятиліть за допомогою двосторонніх мереж взаємодії, де види запилювачів пов'язані з видами рослин, які вони відвідують. Втім концентрація уваги на видах, не помічає існуючі внутрішньовидові варіації, об'єднуючи всіх особин в одну групу. Тому сформувалася низка досліджень, спрямована на розгляд питання щодо особливостей інтеграції фенологічної варіації квітки та запилювачів (Arroyo-Correa, Bartomeus, Jordano, 2021; Dupont et al., 2014; Tur et al., 2015; Gomez, Perfectti, Klingenberg, 2014).

Квіти зоозапилювальних рослин є інтегрованими структурами, сформованими під дією природного відбору, опосередкованого самими запилювачами. Вважається, що спеціалізація запилення збільшує величину інтеграції квітів. При цьому, квіти тварино-запильних рослин є складними структурами, які підвищують придатність, сприяючи поведінковій та морфологічній відповідності з запилювачами (Gomez, Perfectti, Klingenberg, 2014). Як і в більшості складних структур, ефективність виконання квіткою своїх функцій залежить від того, наскільки точно всі її частини працюють разом. Згідно з цією ідеєю, надзвичайно важливою є роль природного відбору у сприянні функціональній координації частин квітки. Повідомляється, що у рослин, що запилюються тваринами, запилювачі відіграють велику роль в еволюції не лише ознак квітів, але й інтеграції квітів (Rosas-Guertero et al., 2011). Запилювачі, окрім впливу на середнє значення та варіативність флористичних ознак шляхом здійснення спрямованого та стабілізуючого відбору, також можуть накладати кореляційний відбір на певні комбінації флористичних ознак (Maad, 2020). Вочевидь, морфологічна інтеграція зоозапильних квітів буде вищою, ніж у

вітрозапильних чи самозапильних (Ordano et al., 2018).

Вважається, що інтеграція квітів буде більшою у видів рослин зі спеціалізованими системами запилення. Адже, спеціалізовані системи запилення зміцнюють інтеграцію квітів, натомість «всеможливі» системи запилення послаблюють її, головним чином через те, що рослини, які можуть запилюватися будь-яким способом і шляхом, піддаються частому конфліктному відбору внаслідок одночасної взаємодії з різними функціональними групами запилювачів, що мають контрастну морфологію, уподобання та харчову поведінку. За цих обставин локальне співпоширення кількох типів запилювачів, що накладає протилежний відбір, скасовує появу послідовного відбору за певними квітковими ознаками, запобігаючи еволюції високоінтегрованих квітів (Gomez, Perfectti, Klingenberg, 2014). Втім, для деяких видів виявлено несподівано тісну квіткову інтеграцію у рослин з різноманітними можливими системами запилення (Armbruster et al., 1999; Edwards, 2011). Ці суперечливі результати можуть частково бути наслідком порівняння інтеграції між неспорідненими видами рослин і включенням коваріації між ознаками, які не належать до того самого функціонального модуля (Pigliucci, 2013).

Функціональні модулі системи «квітка-запилювач» складаються з генетично інтегрованих частин, які виконують спільну функцію та працюють незалежно від інших модулів (Klingenberg, 2018). Види з різних ліній можуть відрізнятися не тільки функціональною інтеграцією (інтеграція функціональних модулів), але також інтеграцією розвитку (коваріація між морфологічними елементами внаслідок моделі розвитку). Оскільки філогенетично споріднені види мають подібні шляхи розвитку, дослідження корельованої еволюції інтеграції квітів і узагальнення запилення в філогенетичному контексті допомагає розгадати: чи є інтеграція адаптивною реакцією на запилювачів, чи, навпаки, вона виникла в результаті неадаптивних процесів. Проте залишається відкритим питання: чи спричинить будь-яка макроеволюційна зміна різноманітності

запилювачів супутню зміну величини інтеграції квітів (Herrera et al., 2022).

Науковцями за допомогою мережевого аналізу показано, що у мережі запилення рослин, які враховують показники ефективності запилення в тому числі й відвідування квітів, дозволяють отримати інформацію про різну роль відвідувачів квітів в угрупованні, охоплюючи велику кількість коменсалістських/антагоністичних взаємодій і більш обмежений набір мутуалістичних відносин, що лежать в основі еволюції конвергентних квіткових фенотипів у рослин (de Santiago-Hernandez et al., 2019).

Біотичний та абіотичний контекст окремих рослин у популяціях рослин, що запилюються тваринами, може впливати на поведінку запилювачів у пошуку їжі. Рухи запилювачів регулюють потік пилку між особинами рослин і, зрештою, визначають успіх розмноження окремої рослини. Тому основні чинники цієї контекстної залежності взаємодій на популяційному рівні та їхні функціональні наслідки для окремих екземплярів повсякчас вивчаються (Arroyo-Correa, Bartomeus, Jordano, 2021). З'ясовано, що ефективність запилення квіткових рослин залежить від комплексу різних факторів (рис. 1.1) (Адамчук, 2020).

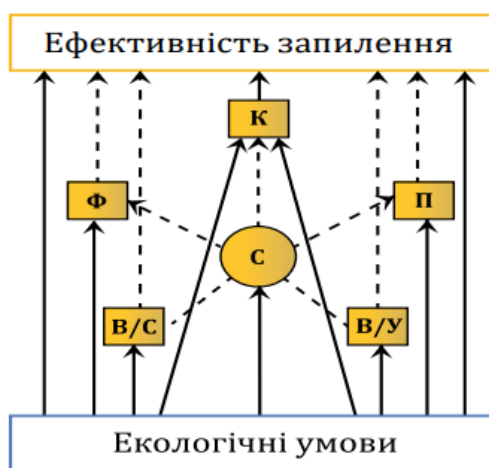


Рис. 1.1. Вплив взаємодії комплексу факторів на ефективність запилення комахозапильних рослин

Примітка: с – спадковість, ф – фенотип комах-запилювачів; п – поведінка комах-запилювачів; к – кількість комах запилювачів; в/у – внутрішньогніздові умови; в/с – віковий склад комах-запилювачів.

Пересування запилювачів у пошуках їжі впливає на те, як відбувається перенесення пилку між особинами рослин, які запилюються тваринами, в межах популяції, що в кінцевому підсумку впливає на їхні репродуктивні результати (Arroyo-Correa, Bartomeus, Jordano, 2021) . У загальній системі запилення популяція рослин зазвичай складається з особин, які відрізняються за рівнем привабливості запилювачів, і, отже, запилювачі, які відвідують дану рослину, є підмножиною «банку» потенційних запилювачів. Ці міжіндивідуальні відмінності у групі запилювачів окремих рослин частково сприяють створенню не випадкових моделей подій перенесення пилку (Valverde, 2017), що може вплинути на динаміку популяції та локальне структурування генетичного різноманіття через мережу подій асортативного спарювання.

Окремі рослини в більшості популяцій відрізняються за своїм фенотипом, і ця відмінність серед рослин (наприклад, у розмірі рослини та квітки або фенології цвітіння) може спричинити відмінності в їхній ніші запилення через відмінні переваги різних гільдій запилювачів (Gomez et al., 2014). Таким чином, очікується, що окремі рослини, що демонструють подібні фенотипи, взаємодітимуть із подібною групою запилювачів, сприяючи процесу запліднення серед цих рослин (Gomez et al., 2011). Крім того, відмінності у фенологічних моделях серед видів-запилювачів можуть створювати часові варіації в наявності запилювачів, що призводить до відмінностей у групі запилювачів, які взаємодіють із рослинами, що відрізняються у фенології цвітіння. З одного боку, очікується, що окремі рослини з вищою синхронністю цвітіння у своїй популяції будуть мати спільних запилювачів з більшою кількістю специфічних пристосувань; але, з іншого боку, вони також можуть взаємодіяти з меншою кількістю запилювачів через внутрішньовидову конкуренцію. Таким чином, більш висока синхронність цвітіння серед конкретних «спеціалістів» може вплинути на рівень спільного використання запилювачів і, отже, підвищити внутрішньопопуляційну асортативність (Weis, 2015).

На варіації ніші запилювача серед окремих рослин також може впливати їхнє просторове положення в популяції (Rodríguez-Rodríguez et al., 2017). Просторова позиція визначає екологічний контекст рослин, такий як мікротопографічні умови та місцеве рослинне угруповання, якому вони піддаються (наприклад, внутрішньовидова та міжвидова конкуренція), породжуючи різні аспекти контекстної залежності результатів взаємодії (Chamberlain et al., 2014). Оскільки види-запилювачі можуть шукати їжу в певних мікрорайонах, очікується, що поодинокі розташування окремих рослин у популяції вплине на їхню взаємодію з запилювачами і, як наслідок, на моделі спільного використання запилювачів серед «спеціалізованих» рослин (Rodríguez-Rodríguez et al., 2015). Більшість досліджень взаємодії рослин із запилювачами не розглядають цей просторовий компонент, який може призвести до важливих обмежень, враховуючи дрібномасштабний розподіл ресурсів між комахами-запилювачами в популяції рослин та просторову неоднорідність у складі «сусідства» (Arroyo-Correa, Bartomeus, Jordano, 2021).

Взаємодія рослини-запилювачі широко вивчалися протягом останніх десятиліть за допомогою двостороннього мережевого аналізу взаємодій. Але такий підхід не помічає існуючі внутрішньовидові варіації, об'єднуючи всіх особин в одну групу (Dupont et al., 2014; Tur et al., 2015). На відміну від популяційного підходу, індивідуальний мережевий аналіз можна використовувати для розкриття процесів на популяційному рівні (Rodríguez-Rodríguez et al., 2017; Soares et al., 2021; Valverde et al., 2016) і прямих взаємодій розглядаючи демографічних та еволюційних питань. У двосторонній індивідуальній мережі в межах популяції рослин види запилювачів пов'язані з окремими рослинами, які вони відвідують. Коли це проектується в однороздільну мережу, окремі рослини візуалізуються як вузли, а зв'язки, що з'єднують ці вузли, зображують рівень спільного використання запилювачів, що може служити показником ймовірності запліднення. Такий підхід дозволяє вивчати

науковцям односторонні взаємодії з конкретною рослиною і конкретним запилювачем та потенційні випадки запліднення структуровані в популяції рослин (Arroyo-Correa, Bartomeus, Jordano, 2021).

Оскільки внутрішньопопуляційні варіації у фенотипі, фенології та конкретному біоценозі можуть визначати, як окремі рослини взаємодіють із запилювачами, очікується, що вони також вплинуть на відносне розташування цих рослин у однороздільній мережі. Хоча існують чіткі гіпотези, які свідчать про те, що рослини, які займають центральні позиції, можуть отримати вигоду від більш високого рівня спільного використання запилювачів із конспецифічними, збільшуючи ймовірність спаровування та, отже, їх репродуктивний успіх (Arroyo-Correa, Bartomeus, Jordano, 2021; Gomez & Perfectti, 2012; Soares et al., 2021).

Дослідниками нещодавно розроблено моделі експоненційних випадкових графів (ERGM), що дозволяють оцінити, як морфо-фізіологічні особливості рослин впливають на конфігурацію складних мереж. Такий аналіз корисний для перевірки гіпотез щодо процесів, які формують мережі шляхом моделювання ймовірності встановлення взаємодії як функції характеристик осіб (вузлів) і цінності інших зв'язків у мережі. ERGM відрізняються від традиційно використовуваних описових підходів тим, що вони заохочують і підтримують ідентифікацію основних механізмів, які пояснюють всю структуру мережі. Незважаючи на те, що останнім часом цей аналітичний інструмент широко використовувався в дослідженнях соціальних мереж, його рідко розглядали для аналізу екологічних мереж (Arroyo-Correa et al., 2021; Miguel et al., 2018).

Науковцями (Arroyo-Correa, Bartomeus, Jordano, 2021) на основі мережевого підходу доведено відмінності у взаємозв'язках між двосторонньою та односторонньою системою «рослина–запилювач» та її вплив на успішність розвитку даних рослин (рис. 1.2). У даному випадку увага звертається на те, що окремі рослини відрізняються за фенотипічними ознаками (наприклад, розміром,

кількістю квітів і наявністю квіткових вказівників) та характеристиками мікробіоценозу (різні тони основного кольору рис. 1.2а). Очевидно, що кількість нащадків на окрему рослину збільшиться разом із кількістю відвідувань запилювачів, спільних з іншими окремими рослинами, оскільки це збільшує ймовірність бути залученими до перенесення пилку та, зрештою, до процесу запліднення.

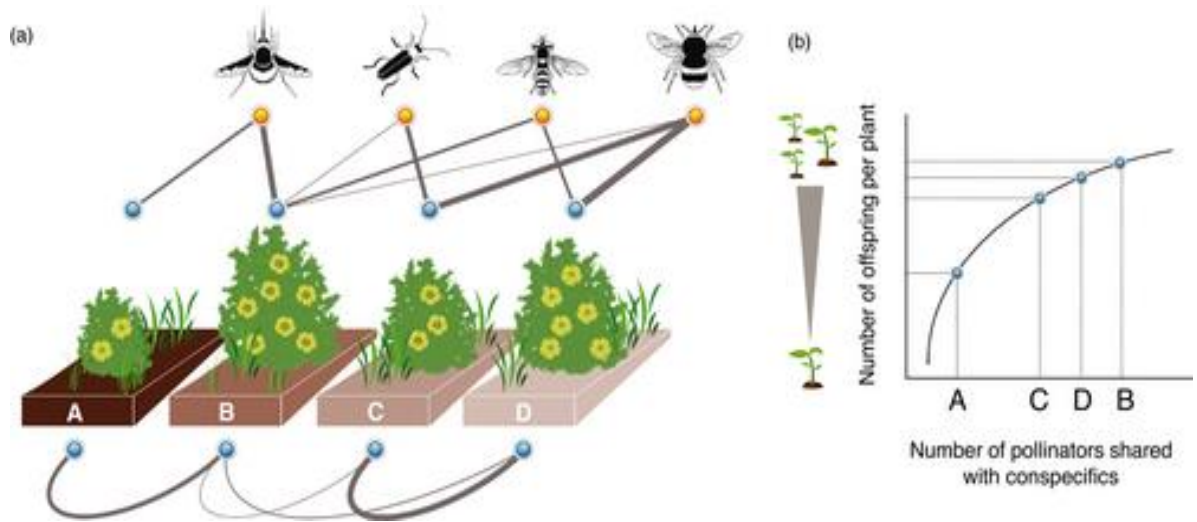


Рис. 1.2. Концептуальна діаграма, що ілюструє взаємозв'язок між двосторонньою та односторонньою мережами в системі «рослина–запилювач»

(а) та її наслідки для успішного розмноження рослин (b) (Arroyo-Correa, Bartomeus, Jordano, 2021)

Примітка: (а) Зв'язки в двосторонній мережі демонструють кількість відвідувань кожного виду запилювачів до кожної окремої рослини (вгорі), тоді як зв'язки в односторонній мережі зображують кількість відвідувань запилювачів, спільних для кожної окремої пари рослин (внизу) (b)

Варіації в ознаках як рослинних, так і тваринних партнерів все частіше визнаються силами, що структурують екологічні мережі на рівні взаємодії між видами (Bartomeus et al., 2016). Подібним чином варіації внутрішньовидових ознак можуть відігравати важливу роль у формуванні індивідуальних мереж (Miguel et al., 2018). Окрема роль відводиться специфічним атрибутам рослин (індивідуальний фенотип, фенологія та мікросайт), які формують окрему

структуру мережі в системі «рослина-запилювач». Тобто, існує постійний відносний внесок зовнішніх і внутрішніх атрибутів рослин при ймовірності збільшення взаємодії для окремих рослин.

Продемонстровано, що варіації внутрішньовидових ознак у квіткових і вегетативних фенотипах серед рослин впливають на встановлення взаємодії з видами-запилювачами (Dupont et al., 2014; Gomez & Perfectti, 2012; Weber & Kolb, 2013). Цей ефект зростає, щоб вплинути на структуру індивідуальної мережі запилення. Так, науковцями доведено, що ймовірність взаємодії з більшою кількістю видів комах-запилювачів збільшується разом із розміром квіткових вказівників, що в подальшому позитивно впливає на привабливість запилювачів (Arroyo-Correa, Bartomeus, Jordano, 2021). Також показано топологічну роль (місце розташування мережі) комбінації як внутрішніх, так і зовнішніх атрибутів рослин, які є точними для прогнозування репродуктивних результатів взаємодії між рослинами та запилювачами, а також мають значний вплив на придатність рослин (Rodríguez-Rodríguez et al., 2017; Soares et al., 2021).

Таким чином, структура екологічної мережі на популяційному рівні формується так, щоб виокремити особливості (атрибути) рослин проти атрибутів мікросередовища їх існування, розмежовуючи при цьому основні чинники контекстної залежності взаємодій. Також показано як індивідуальні рослинні варіації внутрішніх чи зовнішніх атрибутів передбачувано змінюють функціональні результати мутуалістичних взаємодій. Цей тісний зв'язок між міжіндивідуальними варіаціями властивостей рослин та їх придатністю може бути особливо актуальним у середовищах існування з неоднорідністю біотичних і абіотичних змінних, які впливають на поведінку запилювачів у пошуку їжі в рослинних популяціях. Така контекстна залежність взаємодії видів в системі «рослина-запилювач» впливає на еволюційні та екологічні процеси, що відбуваються в популяціях, і дозволяє передбачити потенційну реакцію цих популяцій на зміни навколишнього середовища.

1.2. Запилення: типи, способи, шляхи, механізми, агенти

Запилення є екосистемною функцією, життєво важливою для наземних екосистем і продовольчої безпеки людства загалом. Як передумова для запліднення, запилення має важливе значення для збереження переважної більшості диких рослин світу, а також для культивування більшості плодових і насінневих культур. Даний процес також відіграє важливу роль у селекційній діяльності, спрямованій на покращення ознак та продуктивності рослин. Крім того, дослідження запилення є безцінними для розуміння еволюції квіткових рослин та їх поширення в сучасному світі (Alpuente, Miranda, Cursach, 2023).

Метою кожного живого організму, в тому числі рослин, є створення потомства для наступного покоління. Одним із способів, за допомогою якого рослини можуть давати потомство, є утворення насіння, що містить генетичну інформацію для формування нової рослини. Квіти – є знаряддям, за допомогою яких рослини утворюють своє насіння. Останнє може утворюватися лише тоді, коли пилок переноситься між квітами одного виду. Отож, процес запилення є актом перенесення пилових зерен із чоловічого пиляка на жіноче рильце, що в подальшому сприяє успішному статевому розмноженню вищих рослин.

Процеси розвитку, регульовані запиленням, разом готують квітку до запліднення та ембріогенезу, водночас спричиняючи втрату органів квітки, які виконали свою функцію розповсюдження та сприйняття пилку. Компоненти цього процесу включають зміни в пігментації квітки, старіння та відпадання органів квітки, ріст і розвиток зав'язі, а в деяких випадках запилення також запускає розвиток яйцеклітини та жіночого гаметофіту в очікуванні запліднення. Розвиток, регульований запиленням, ініціюється подією первинного запилення на поверхні стигми, але оскільки процеси розвитку відбуваються в дистальних органах квітки, то активізуються міжорганні сигнали, які підсилюють і передають сигнал первинного запилення до органів квітки (Gomez et al., 2014).

Покритонасінні є найуспішнішими наземними рослинами, оскільки

флористичні адаптації, що підвищують ефективність перенесення пилку та заохочують перехресне запилення, були головним рушієм еволюції та диверсифікації. Будучи малорухливими організмами, рослини зазвичай повинні залучати послуги зовнішніх агентів для транспортування пилку. Серед квіткових рослин це (приблизно в порядку зменшення значення) комахи, вітер, птахи, ссавці та вода. Як правило, Покритонасінні взаємодіють із запилювачами, «пропонуючи винагороду» (пилок і/або нектар) за послуги запилення. Зоозапилення зазвичай є ненавмисним наслідком діяльності тварин на квітці. Запилювач часто їсть або збирає пилок через його білок та інші поживні властивості або потягує нектар із квітки, коли пилкові зерна прикріплюються до тіла тварини. Коли тварина відвідує іншу квітку з тієї ж причини, пилок може впасти на рильце квітки, що в подальшому сприяє успішному розмноженню квітки (Alpuente, Miranda, Cursach, 2023).

Процес запилення може бути двох типів: самозапилення та перехресне запилення. У випадку, коли яйцеклітина в зав'язі квітки запліднюється сперматозоїдом із пилкового зерна, утвореного тією самою квіткою або ж іншою квіткою з тієї самої рослини, то у будь-якому з цих двох випадків мова йде про самозапилення (самозапліднення; автогамія); якщо ж сперматозоїд, надійшов з пилку, отриманого з іншої особини рослини, то такий процес називається перехресним запиленням (або гетерогамія чи алогамія).

В природі поширеними є обидва процеси, втім перехресне запилення очевидно має певні еволюційні переваги для виду, зокрема: утворене насіння поєднує спадкові ознаки обох батьків і отримані нащадки, як правило, більш різноманітні, ніж це було б у випадку самозапилення. У мінливому середовищі деякі особини, утворені в результаті перехресного запилення, все ще можуть виявитися здатними пристосуватися до нових умов, забезпечуючи виживання виду, тоді як нащадки, утворені в результаті самозапилення, зазвичай, не здатні адаптуватися. Самозапилення та самозапліднення, хоча й безпечне в стабільних умовах навколишнього середовища, втім в еволюційному аспекті є «тупиком». Існує також

більш помітна різниця між самозапиленням і аутбридингом (перехресним запиленням): у перехреснозапильних видів, де працюють обидва методи, перехресне запилення зазвичай дає більше якісного насіння. Яскравою демонстрацією цього ефекту є гібридна кукурудза (маїс), кращий продукт, який є результатом схрещування кількох спеціально виведених ліній (Alpuente, Miranda, Cursach, 2023).

Очевидно, що багато видів рослин розвинули механізми, які перешкоджають самозапиленню. Так, деякі (наприклад, види *Salix*), стали дводомними: одні рослини утворюють лише «чоловічі» (тичинкові) квітки, а інші – лише «жіночі» (маточкові). Натомість, у однодомних рослин (види, у яких тичинкові та маточкові квіти знаходяться на одній особині) та у рослин з гермафродитними квітками (квіти, що мають і тичинки, і маточки), поширеним способом запобігання самозаплідненню є розсіпання пилку до або після періоду сприйнятливості рилець. Дане явище відоме як дихогамія. Більш звичайна форма дихогамії – протоандрія – проявляється швидшим дозріванням тичинок за маточки і особливо зустрічається у таких квітів, що запилюються комахами, (напр., у *Epilobium angustifolium*). Протилежним явищем є протогінія, тобто швидше дозрівають маточки (напр., у *Arum palaestinum* і багатьох вітрозапильних рослин).

Особливістю будови квітів, яка перешкоджає самозапиленню, є гетеростилія, що проявляється зміною довжини стовпчика маточки. Наприклад, у *Primula vulgaris* приблизно половина особин мають так звані “pin” квіти, які мають короткі тичинки та довгий стовпчик, тоді як інша половина має “thrum” квітки, у яких стовпчик короткий, а тичинки довгі. Бджоли навряд чи можуть не перенести пилок, який вони отримують з одного типу квіток, на рильця іншого типу. Така генетична система, яка регулює структуру квітки в таких рослин побудована так, що перехресне запилення автоматично підтримує співвідношення 50:50 між “pin” та “thrum” квітками (Love et al., 2016).

Хімічна самонесумісність є ще одним способом запобігання

самозаплідненню. У цьому явищі, яке залежить від хімічних речовин у рослині, пилок може не прорости на рильці тієї самої квітки, з якої він утворився, або після проростання пилова трубка може не рости нормально вниз, відповідно не відбудеться запліднення. Процес контролюється генетично; він не є сталим і може змінюватися протягом сезону цвітіння. Не дивно, що хімічна несумісність зазвичай не зустрічається у тих рослин, які мають сильні структурні або часові бар'єри проти самозапилення. Формування одного такого механізму в ході еволюції, очевидно, було достатньо для більшості видів рослин.

Існують й механізми, що сприяють самозапиленню. У багатьох випадках успішне самозапилення відбувається в кінці життєвого циклу квітки, якщо не відбулося перехресне запилення. Таке самозапилення може бути досягнуто шляхом викривлення тичинок або стовпчика. Це може бути еволюційною перевагою, коли тварин-запилювачів тимчасово не вистачає або коли рослини в популяції розкидані на значні відстані. За таких умов самозапилення дозволяє проіснувати виду, поки не настануть кращі умови для аутбридингу. Таке самозапилення поширене серед однорічних рослин; адже вони часто повинні давати велику кількість насіння для швидкої та масової колонізації будь-якої незаселеної ділянки землі, яка стає їм доступною (якщо в певний рік однорічна рослина взагалі не дасть насіння, виживання виду може бути під загрозою) (Love et al., 2016).

Стабільне звикання до самозапилення успішно виробили деякі види рослин, природні запилювачі яких вимерли. Самозапилення також практикується при культивуванні багатьох с/г харчових культур. Деякі з цих рослин є клейстогамними – види, у яких квітки не розкриваються, обумовлюючи забезпечення екстремального способу самозапилення. Подібним процесом є апоміксис, розвиток яйцеклітини закінчується перетворенням в насіння без запліднення. Апоміксис легко продемонструвати на газонних рослинах роду *Taraxacum*, які дають насіння, навіть якщо тичинки та стрижні обрізані безпосередньо перед розпусканням квітів. Постійний апоміксис має ті ж плюси та мінуси, що й тривале самозапилення.

Нащадки виявляють дуже низьку генетичну мінливість, але вони добре виживають, якщо вид добре пристосований до свого середовища проживання і у випадку стабільності умов навколишнього середовища.

Ще одним еволюційним механізмом пристосувань до успішного розвитку та існування виду є комахозапилення. Існує близько 250 000 видів покритонасінних рослин, з яких 70 % рослин залежать від комах-запилювачів, а 30 % нашої продуктової бази людства залежить саме від ентомофільних рослин. Важливими загонами антофільних комах (живляться квітами) є *Collembolla* та *Arachnida*, *Coleoptera*, *Diptera*, *Lepidoptera* і найважливіший з них, *Hymenoptera*. Пріоритетна роль медоносних бджіл як ефективних запилювачів різних культурних рослин обговорюється низкою авторів, оскільки ними можна керувати в достатній кількості та отримувати стабільність процесу запилення квітів (Faheem et al., 2004).

Для запилення комахами мають значення характеристики (атрибути) квітки: форма віночка, форма контуру, довжина квітів, колір, запах, нектар, пилок та інші особливості квітки. Вважається, що забарвлення квітів, яке комахами сприймається першочергово, є «рекламою» присутності нектару, а більш конкретні орієнтири нектару (такі як візерунки з точок або ліній, контрастні кольорові плями або особливі візерунки запаху) сформовані біля входу в квітку, вказуючи шлях до нектару, прихованого всередині. У той же час у складній схемі паралельної еволюції з'явилися групи комах із сисним ротовим апаратом, здатним харчуватися нектаром.

Квіти, що запилюються бджолами яскраво забарвлені (відбивають світло в синій-фіолетової частинах спектра) з нектароводами з нектаром, виробленим протягом дня. Яскравий або світлий колір характерний для квітів, які запилюються метеликами (частіше віддають перевагу рожевим або червоним) і кажанами, та мають відповідний запах, а також нектароводи (нектар виробляється вночі). Червоні квіти, відкриті протягом дня, є більш привабливими для птахів (Herrera et al., 2022).

Ефективність комахозапилення значною мірою залежить від певних атрибутів і характеристик запилювачів, наприклад, від їх зору, нюху та смаку,

анатомії, харчових уподобань, поведінки та здатності до навчання.

Абіотичні фактори середовища (такі як температура, світло, вітер, опади тощо) також впливають на відвідування квітів комахами, поведінку при пошуку їжі та ефективність запилення.

В природному середовищі поширеними агентами перехресного запилення є: вітер, вода, комахи (бджоли, жуки, мухи, оси, джмелі, метелики, міль), птахи та ссавці (Gomez et al., 2014).

У сучасному світі бджоли є чи не найважливішими комахами-запилювачами. Дорослі особини, живлячись майже виключно нектаром, годують і своїх личинок нектаром, а також пилом; медоносні бджоли виготовляють мед (модифікований нектар) для своїх личинок. Для добування корму, у них виробилися вражаючі фізичні та поведінкові пристосування, такі як довгі язики (до 2,5 см), часто волохате тіло і спеціальні пилкові кошики (Herrera et al., 2022).

Чутливість бджіл до ультрафіолету дозволяє слідувати нектаро-провідникам, які не помітні для людського ока. Вони здатні відчувати смак кількох різних цукрів, а також їх можна навчити розрізняти ароматичні, солодкі чи м'ятні запахи, втім на неприємні запахи реакції немає. Також важливо, що робочі бджоли можуть повідомляти одна одній як відстань, так і напрямок багатого джерела їжі за допомогою спеціальних танців.

Особливостями морфології бджолозапильних квітів є, перш за все, їх яскраве забарвлення; на близькій відстані в дію вступають також спеціальні візерунки та аромати. Багато квітів пропонують своїм відвідувачам посадкову платформу у вигляді широкої нижньої губи, на яку бджола сідає перед тим, як пролізти усередину квітки, яка зазвичай містить і тичинки, і маточки. Гермафродитизм більшості бджолиних квітів сприяє ефективності запилення, оскільки квітка надає і отримує пилок під час одного візиту запилювача, а запилювачу не переміститься від однієї квітки до іншої без пилку. Механізм багатьох бджолиних квіток допускає лише одне запилення. Пилкові зерна більшості бджолиних квітів є липкими, колючими або

дуже скульптурними, що забезпечує їх краще прилипання до тіла комах. Оскільки один візит квітки забезпечує достатню кількість «забраного» пилку, що згодом ініціює запліднення багатьох яйцеклітин, то більшість окремих бджолозапильних квітів дають багато насіння (de Santiago-Hernández et al., 2019).

Деякі оси також виступають запилювачами квітів, оскільки використовують пилок чи нектар для годівлі молодих особин. Ці комах надають перевагу коричнево-фіолетовому кольору квітки з легкодоступним нектаром. Квіти деяких середземноморських і австралійських орхідей настільки успішно імітують самок деяких ос (з родини *Scoliidae* та *Ichneumonidae*), що самці цих видів намагаються спаровуватися і збирають багато пилку на своїх тілах.

Квіти, що запилюються мухами, зазвичай приваблюють комах неприємним запахом. Мухи як група є набагато різноманітнішими за своїми звичками, ніж жуки. Самок мухи з коротким язичком можна ввести в оману розкритими квітами з запахом падаллю (напр., квіти стапелії чи рафлезії). Комарі, маючи довгий язик, є ефективними запилювачами деяких орхідей (напр., *Habenaria*). У Європі муха бджолина (*Bombylius*) є важливим запилювачем з довгим хоботком. Надзвичайно спеціалізованими мухами, які споживають нектар, є деякі південноафриканські мухи (напр., *Moegistorhynchus longirostris*, у якої язик має 60-70 мм). Жуки відвідують дрібні квіти, зібрані в суцвіття, або квіти з неприємним запахом відкритого типу, такі як бузина та глід, і основний їх мотив відвідування квітки – поїдання пилку. «Ненажерливість» квіткових жуків обумовила розвиток морфофізіологічних пристосувань у квітки. Так, деякі квіти (напр., дикі троянди, півонії та маки) в якості оборонної стратегії виробляють надлишок пилку, а деякі (напр., касія) мають два типи тичинок: одна виробляє спеціальний стерильний пилок, який комах використовують як їжу, а інша виробляє звичайний пилок для запліднення яйцеклітин. Інші квіти містять волоски або харчові компоненти, які поїдають комах (Soares et al., 2021).

Еволюція *Lepidoptera* дозволила цим комахам також харчуватися дарами

квітів, одночасно запилюючи їх. Цьому сприяли розвиток і самої квітки, і ротового апарату комах. Майже всі види лускокрилих мають язичок і хоботок, спеціально пристосований для смоктання. У спокійному стані хоботок згорнутий, і витягується під час живлення. Деякі метелики можуть споживати цукрові розчини ногами. У метеликів, які ведуть денний спосіб життя, і у молей, які ведуть нічний спосіб життя, виявлено відчуття кольору, схоже на бджолині вподобання. Як правило, колір і аромат разом направляють представників *Lepidoptera* до квітів, але в деяких випадках сильний акцент робиться лише на одному атрактанті (наприклад, деякі яструбині молі). Характерними особливостями квітів, що запилюються міллю, є: світле забарвлення, форма часто довга і вузька, без посадкових платформ, подекуди з бахромчастими пелюстками, багато нектару, який, зазвичай, знаходиться в шпорці; квіти відкриваються вночі і надзвичайно ароматні вночі. Особливостями квітів, що запилюються метеликами, є яскраво виражений колір (часто червоні), переважно дрібні, але згруповані разом у прямостоячі суцвіття з плоскою вершиною, які забезпечують простір для посадки метеликів.

У тропіках і південних помірних зонах птахи є такими ж важливими запилювачами як і комахи. Близько третини з 300 родин квіткових рослин мають принаймні деяких представників з орнітофільними квітами. Навпаки, близько 2000 видів птахів, які належать до 50 або більше родин, відвідують квіти більш-менш регулярно з метою отримання корму (нектару, пилку, чи комахам, павукі, що живуть у квітах). Особливостями пристосування до такого способу життя є їх тонкі, іноді вигнуті дзьоби і язики із щітками або у формі трубок. Дана група птахів покладається на свій потужний зір і відчуття кольору, яке нагадує людське (ультрафіолет не сприймається як колір, натомість добре розпізнається червоний, оранжевий; також зустрічаються розпізнавання при поєднанні додаткових кольорів, таких як помаранчевий і синій або зелений і червоний, і навіть білі квіти). Орнітофільні квіти зазвичай не пахнуть і відкриті вдень; вони більші за більшість комахозапильних квітів і мають ширшу квіткову трубку. Пташині квіти також міцно

сконструйовані як захист від щупалець відвідувачів, а яйцеклітини зберігаються в нижній частині зав'язі під квітковою камерою чи розміщені на кінці спеціального стебла або за «екраном», утвореним зрощеними основами тичинок. Останні, часто настільки міцні, що нагадують металевий дріт, і зазвичай численні, яскраво забарвлені та виступають так, що вони торкаються грудей або голови птаха. Пилкові зерна часто злипаються в грудки або ланцюжки, в результаті чого одне відвідування сприяє заплідненню сотень яйцеклітин. Загалом птахам потрібно набагато більше нектару на особину, ніж комахам. Відповідно, орнітофільні квіти виробляють багато нектару (Soares et al., 2021).

Абіотичними поширеними агентами запилення є вітер і вода. Запилення вітром (анемофілія) характерне для хвойних і примітивних саговників. Втім анемофілію у квіткових рослин, слід розглядати як вторинний розвиток. Швидше за все, це виникло, коли такі рослини покинули тропічні ліси, де вони виникли, і зіткнулися з більш несприятливими умовами середовища, де вітер послабив роль запаху як засобу приваблення комах; також дане явище обумовлено й відсутністю мух та жуків-запилювачів. За точністю запилення вітром є марнотратним процесом. Наприклад, одна чоловіча рослина *Mercurialis annua* виробляє 1,25 мільярда зерен пилку, які разносяться вітром; чоловіча рослина щавлю дає 400 мільйонів. Хоча, як правило, концентрація такого пилку стає дуже низькою приблизно на одній чверті милі (0,4 км) від джерела, тим не менш у вітряних районах він може долати значні відстані. Наприклад, сосновий пилок, який природно оснащений повітряними мішками, може подолати до 500 миль (800 км), хоча зерна можуть втратити свою життєздатність у процесі. Статистично це все ще дає лише невеликий шанс того, що окреме рильце буде запилене більш ніж одним або двома пилковими зернами. Також до кількості пилкових зерен на рильце відноситься той факт, що сухі зерна без клею та з гладкою поверхнею висипаються окремо. Оскільки кількість запліднювальних пилкових зерен низька, число сім'язачатків в одній квітці також низьке, і, як наслідок, низька кількість насіння в кожному плоді. У ліщини, горіха,

бука і дуба, наприклад, на квітку припадає лише два зачатки, а у кропиві дводомної, в'яза, берези, щиріці та злаків – лише по одному (Bartomeus et al., 2016).

Характерними особливостями квітів, що запилюються вітром, є їх непомітне забарвлення, дрібні розміри, вони позбавлені приваблювачів комах і «нагород» (таких як аромат, пелюстки чи нектар); цвітіння часто відбувається до розпускання листя навесні, або квіти можуть розташовуватися дуже високо на рослині; суцвіття, квітки або самі тичинки дуже рухомі, при появі вітру легко струшують пилок або контейнери з пилом (пиляки) чи вибухово розкриваються, коли на них потрапляє сонце, широко розкидаючи пилок у повітря. Рильця маточок часто довгі та розділені на плечі або частки, з метою збільшення площі, доступної для захоплення пилових зерен. Крім того, на відкритих місцевостях вітрозапильні рослини одного виду часто ростуть разом у щільних популяціях. Імовірність самозапилення, висока через саму природу запилення вітром, зведена до мінімуму тим фактом, що багато видів дводомні або мають окремі чоловічі та жіночі квітки на кожній рослині.

Гідрофілія – перехресне запилення, за якого агентом перенесення пилку є вода. Воно може бути: надводним (у валіснерії) і підводним (у різухи). У більшості водних рослин квітки і суцвіття підносяться над поверхнею води і запилення у них здійснюється, як і у наземних квітів у повітряному середовищі, за допомогою комах (біла водяна лілія, частуха, стрілолист, турча, пухирчатка та ін.) або вітру (рдесник, уруть та ін.). Справжнє водорозсіювання пилку, при якому пилові зерна змочуються водою та в подальшому запилюють квітку зустрічається у роголисників та зостери (морської трави). У *Potamogeton* і *Ruppia* пилок також розсіюється по воді, але він залишається гідрофобним. Часто рослини, які ростуть у воді (напр., *Podostemonaceae*), цвітуть у сухий сезон (коли рослини оголені), а запилення відбувається за допомогою вітру, комах або шляхом самозапилення. У деяких на поверхні водойми розвиваються окремо чоловічі та жіночі квітки, де перші перетворюються на крихітні вітрильники, які рухаються вітром, поки вони не зустрінуться з другими (жіночими) квітами. Вода рідко є справжнім середовищем

для розповсюдження пилку, і водофілія характерна для ~5% квіткових рослин (Bartomeus et al., 2016).

Запилення різноманітних квітів у товщі води має багато спільного у пристосуваннях. Квітки розпускаються у воді, не виступаючи над її поверхнею. У пиляках немає потовщень в стінках. Пилкові зерна мають лише одну тонку внутрішню оболонку – інтину, а екзина – зовнішня оболонка, вкрай редукована, її щільність близька до щільності води. У багатьох видів пилкові зерна часто ниткоподібні або сферичні та з'єднані за допомогою драглистої маси в ланцюжкові утворення. Іноді вони відразу ж після розтину пиляка проростають в трубочку і переносяться водою вже в такому стані. Ниткоподібна форма і «червоподібний» вигляд пилкових зерен підвищують їх плавучість і шанси на запилення. Ниткоподібні пилкові зерна взморника обплітаються навколо приймочок. Проте шанси на запилення у водних рослин невеликі, а ймовірність повторного запилення зовсім незначна. Цікаво, що при запиленні у воді і на її поверхні пилок не гине при зануренні у воду (Gomez, Perfectti, Klingenberg, 2024).

Інакше відбувається запилення на поверхні води. У цьому випадку квітки розташовуються і розпускаються на водній поверхні або безпосередньо над нею. Шансів на запилення тут більше, ніж під водою. У зв'язку з цим у зав'язях знаходиться не один, а кілька насінних зачатків. Запилення на поверхні води властиво валіснерії, елодеї та іншим рослинам. Найвідоміший приклад запилення на поверхні води має валіснерія — дводомна рослина, що росте у водоймах, а також вирощується в акваріумах. Дрібні чоловічі квітки з двома тичинками вільно плавають, як на човниках, на відкинутих донизу трьох листочках оцвітини. Підганяючись вітром, вони пересуваються по водній поверхні і наближаються до плаваючих жіночих квіток. При цьому може відбутися випадкове зіткнення пилкової маси з лопатями приймочок маточок. Подібно відбувається запилення у елодеї (Khan et al., 2023).

1.3. Особливості запилення у Айстрових

Представники Asteraceae використовують систему запилення, відому як плунжер (англ. plunger – ниряльник, пірнач) або вторинне запилення. У цій системі квіти сформовані так, що тичинки утворюють трубку навколо незрілого стовпчика, а їх пилкові поверхні обернені всередину. У міру того, як стовпчик подовжується всередині трубки пиляків, він виштовхує пилок на спеціальні волоски, розташовані під закритим рильцем. Ці волоски надають пилок запилювачам, поки рильце ще несприйнятливим, таким чином полегшуючи ауткроссинг (переміщення пилку між особинами). Коли рильце стає сприйнятливим, воно чекає на ауткросинговий пилок майже до кінця свого сприйнятливого періоду, після чого скручується вниз, щоб самозапилюватися волосками, вкритими пилом, таким чином забезпечуючи утворення насіння (Gillies et al., 2022).

Запилення Asteraceae здійснюється різними агентами, найчастіше це різні види комах. Окремі квіти більшості видів Asteraceae відносно малі, тому нектар у трубці віночка легко доступний для більшості комах-відвідувачів; яким не потрібен довгий язик, щоб дотягнутися до нього. Сам пилок вільно розміщується на поверхні головки, і одну головку, ймовірно, відвідають кілька видів комах.

Незначна кількість видів родини Asteraceae запилюється вітром; вони зазвичай мають маленькі і непомітні квіткові головки (наприклад, рід *Ambrosia*). Деякі види запилюються як вітром, так і комахами (наприклад, *Solidago speciosa* або золотушник виробляє значну кількість пилку в повітрі одночасно приваблюючи комах-відвідувачів). Відносно небагато видів Asteraceae є самозапилюваними (наприклад, рід *Psilocarphus*). Рідкісним явищем у Asteraceae є запилення птахами (наприклад, тропічний американський рід *Mutisia*) (Khan et al., 2023).

Послідовність цвітіння в поодиноких квіткових головках Asteraceae завжди доцентрова, характерна для гроновидного (невизначеного) суцвіття. Це означає,

що зовнішні квіти розпускаються першими, з прогресивною спіраллю цвітіння до центру головки. Вторинне розміщення головок (капітулесценцій) зазвичай цимозне (визначене, детермінантне). Першою зацвітає кінцева головка на головній осі, а потім кінцеві головки головних гілок. Після цього послідовність стає змішаною: як з цимозними, так і з гроноподібними суцвіттями. Лише зрідка, і тоді явно як похідний стан, вторинне суцвіття являється гроновидним впродовж періоду, при цьому нижні головки розпускаються першими, а верхівкові – останніми (Khan et al., 2023).

Квіткові рослини демонструють різні механізми флори, щоб зменшити ймовірність самозапилення в одностатевих квітках. Протандрія, де розкриття пильовика передує сприйнятливості стигми всередині квітки, є механізмом, поширеним у *Asteraceae* (Love et al., 2016). Багато видів *Asteraceae* виробляють або променисті, або дископодібні квіткові головки (капітули) (Gillies et al., 2022). Променеві капітули складаються із зовнішнього завитка променевих квіток, жіночих (маточкових) або безплідних, що оточують центральний диск гермафродитних дискових квіток. Навпаки, дископодібні (непроменеві) капітули повністю складаються з гермафродитних дискових квіток. Як у радіальних, так і в непроменевих капітулах усі квітки гермафродитного диска демонструють протандрію. У більшості видів *Asteraceae*, пилок вивільняється з пильовиків, розташованих біля верхівки трубки віночка над стрижнем, і коли стовпчик подовжується, пилок виштовхується з квітки стерильними волосками закритими на кінці і з несприйнятною роздвоєною стигмою (Leins, Erbar, 2016). Потім рильце відкривається і стає сприйнятливим до запилення, після чого власний пилок може впасти на його сприйнятливую поверхню, або може бути підхопленим запилювачем, чи здутим вітром або впасти з рильця на інші частини головки (Love et al., 2016).

У самонесумісних *Asteraceae* власний пилок не проростає на рильцях тієї самої рослини, але його осадження може спричинити закупорювання пилком або

рильцем (Barrett, 2022), таким чином зменшуючи доступ перехресного пилку до поверхонь стигми та ймовірність закладання насіння квіткою. Навпаки, у самосумісних видів, вочевидь, власний пилкок швидко проросте на рильці в тій самій квітці або сусідній квітці, що призведе до швидкого самозапліднення та запобігання ауткросингу, хоча, наскільки нам відомо, це має ніколи не досліджувався детально в жодних самосумісних *Asteraceae*.

У популяціях, що містять різні варіанти розпізнавання квітки, радіаційні рослини завжди демонструють більш високий рівень ауткросингу (3-35%) порівняно з нерадіаційними (тобто дискоїдними) рослинами (зазвичай <1%). Це пояснюється тим, що променеві капітули є більш привабливими для запилювачів і тому, що їх жіночі променеві квітки схрещуються з більшою швидкістю, ніж гермафродитні дискові квітки. Крім того, радіально виражені головки також містять більшу частоту квітів з довгими шипами, тобто з стигмами, що виступають значно вище краю трубки віночка, порівняно з квітками з короткими шипами, і це слугує додатковим фактором, що підвищує швидкість ауткросингу радіаційного варіанту (Love et al., 2016).

Автосамозапилення в межах гермафродитних квіток є менш успішним у радіаційному варіанті порівняно з нерадіаційним варіантом, при чому радіаційні капітули містять більше квітів з довгими головками через добу після того, як рильця вперше стають сприйнятливими (Irwin et al., 2016). Оскільки власне осідання пилку та/або проростання має бути відкладено в середньому на довше в радіаційних капітулах, гермафродитні квітки з довгими головками зберігатимуться довше в таких капітулах порівняно з непроменевими головками. Отже, очевидно, що через добу після першої активізації сприйнятливості рилець до пилку в променевих головках (в порівнянні з непроменевими) будуть присутні вищі квітки з довгими головками. Поширеними у квітів Айстрових також є варіації довжини стовпчика пилку всередині та між таксонами рослин, що має важливе функціональне значення (Love et al., 2016).

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Об'єкт, предмет та методологія досліджень

Матеріалом для наших досліджень слугував перелік рослин, внесених до «Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні» (Державний реєстр..., 2023). Відповідно *об'єктом* дослідження стали представники рослин родини Asteraceae, внесені в Держреєстр, а предметом – різноманітність варіацій запилення (способів, шляхів, агентів) для кожного окремого розглянутого представника родини Asteraceae.

«Державний реєстр сортів рослин, придатних для поширення в Україні» (далі – Держреєстр) являє собою офіційний перелік, куди внесені майже 9 тис. сортів та гібридів (без ліній) рослин, придатних для поширення в Україні (рис. 2.1). Майже 5 тис. сортів (або ~55 %) належать іноземній селекції, а 4 тис. (або ~45 %) вітчизняній. Нажаль, значний відсоток (>60 % від загального переліку) складають «мертві сорти» (по яких не ведеться первинне насінництво).

Відомості, що містяться у зазначеному Держреєстрі, є відкритими, загальнодоступними і безоплатними та мають статус офіційного джерела. При цьому, офіційною достовірною інформацією щодо державної реєстрації майнового права інтелектуальної власності на розповсюдження того чи іншого сорту рослин, які постійно подані у паперовому чи електронному вигляді, є:

- зазначення ботанічного таксону (українською та латинською мовами);
- назва сорту;
- метод створення;
- опис сорту;
- ім'я автора (авторів);
- номер та дата подання заявки;
- рік реєстрації;

- заявник;
- власник;
- володілець патенту;
- якість продукції сорту;
- група стиглості;
- напрям використання;
- країна, в якій створено сорт.
- зазначення характеристик сорту і його придатності для поширення на території України;
- фізико-географічні і природно-кліматичні зонові рекомендації використання сорту.

Відмітимо, що інформація про метод створення передбачає і відомості про самозапилення, перехресне запилення, чи це сорт-синтетик, чи гібрид.

Надання завідомо неправдивої інформації чи використання насіння і садивного матеріалу сортів рослин, внесених в Держреєстр, з порушенням майнового права інтелектуальної власності на розповсюдження відповідного сорту передбачає юридичну відповідальність. Тому суб'єктами насінництва та розсадництва культивування чи розведення сортів повинно відбуватися з дотриманням вимог Закону України «Про охорону прав на сорти рослин». Зокрема, ст. 38 цього закону передбачено виникнення права на поширення сорту в Україні з дня прийняття рішення про державну реєстрацію майнового права інтелектуальної власності на поширення сорту. Цією ж статтею заборонено поширення сортів, не внесених до Держреєстру, якщо інше не встановлено законом.

Внесення сорту до загального переліку Держреєстру проходить низку відбіркових етапів. З метою отримання статусу набуття права на сорт щорічно подається заявка до уповноваженого органу, після чого здійснюється експертиза, а згодом і державна реєстрація прав.



А)

Сільськогосподарські: олійні та прядивні

Agricultural: Oil and Fibre

Соняшник однорічний (Helianthus annuus L.)

Sunflower

Соняшник однорічний - батьківський компонент (Helianthus annuus L.)

Sunflower - parental component

Ріпак (озимий) (Brassica napus L. oleifera)

Rape Seed (Winter)

Ріпак (озимий) - батьківський компонент (Brassica napus L. oleifera)

Rape Seed (Winter) - parental component

Ріпак (ярий) (Brassica napus L. oleifera)

Rape Seed (Spring)

Ріпак (ярий) - батьківський компонент (Brassica napus L. oleifera)

Spring Rape Seed - parental component

Льон низький (олійний, кудряш) (Linum humile Mill.)

Linseed

Рижий посівний (ярий) (Camelina sativa (L.) Crantz)

Camelina, False Flax (Spring)

Гірчиця сарептська (яра) (Brassica juncea (L.) Czern.)

Brown Mustard (Spring)

Гірчиця біла (Sinapis alba L.)

White Mustard

Рицина звичайна (Ricinus communis L.)

Castorbean

Мак снотворний (Papaver somniferum L.)

Opium /Seed poppy

Арахіс підземний (Arachis hypogaea L.)

Groundnut

Б)

СКОРОЧЕННЯ ТЕРМІНІ	
®	патент
/	значок рівнозначності
Зона - Рекомендована зона вирощування	
П	Полісся
Л	Лісостеп
С	Степ
Кр	Крим
ЗГр	захищений ґрунт
1...15	тимчасові виноградарські зони
гідроп	гідропоніка
К	Карпати
ЗГр(СТ)	захищений ґрунт (скляна теплиця)
ЗГр(ПТ)	захищений ґрунт (плівкова теплиця)
Характеристика 1 - Напрямок використання	
впв	весняного промислового використання
оз	озимий
ЗПВ	для зон промислової вигодівлі
уц	урожайно-цукристий
цукр	цукристий
++	технічного напрямку
спц	спеція
парф	парфумерна промисловість
пер	переробка
фарм	фармацевтична промисловість
зпл	запилювач
слн	сильний
дф	добрий філер
цін	цінний
ф	філер
зерн	зерновий
зк	зерно-кормовий

В)

Заява № Application №	Назва сорту Variety denomination	Власник Owner	Заявник (с) Applicant	Метод створення Method of creation	Власник Owner	Заявник (с) Applicant	Метод створення Method of creation	Власник Owner	Заявник (с) Applicant	Метод створення Method of creation	Власник Owner	Заявник (с) Applicant	Метод створення Method of creation
--------------------------	-------------------------------------	------------------	--------------------------	---------------------------------------	------------------	--------------------------	---------------------------------------	------------------	--------------------------	---------------------------------------	------------------	--------------------------	---------------------------------------

Сільськогосподарські: олійні та прядивні

Agricultural: Oil and Fibre

Соняшник однорічний

Sunflower

Helianthus annuus L.

Helianthus debilis Nutt.; Helianthus indicus L.; Helianthus tuberosus L.; Helianthus platycephalus; Helianthus macrocarpus DC.; Helianthus ovatus Lehm.; Helianthus colossus O. Ktze.; Helianthus erythrocarpus Bartl.; Helianthus multiflorus Hook.; Helianthus grandiflorus Wender.; Helianthus cultus Venzl.; Helianthus ruderalis Venzl.

® 05017001	IP64A89 PR64A89 / PR64A89	767	767	1688	9	2008	СЛ	олн	сск	вл
05017024	MAC 97A MAC 97A / MAS 97A	924	924		924	2008	СЛ	олн	сск	вл
05017016	Milonga Milonga / Milonga	924	924		924	2008	СЛ	олн	сск	вл
® 05017014	Ribota Ribota / Ribota	F1	329	1702	1702	2008	С	олн	сск	вл
05017008	ПАН 901 PAN 901 / PAN 901	558	558		558	2007	С	олн	ср	вл
05017009	Vista Vista / Vista	485	485		485	2007	СЛ	олн	рс	вл
05017010	Laika Laika / Laika	485	485		485	2007	СЛ	олн	рс	вл
® 05017004	Monarch Monarch / Monarch	F1	879	879	879	2007	СЛ	вол	сск	вл
1210										

Г)

Рис. 2.1. Зовнішній вигляд (А) та фрагменти окремих сторінок (Б-Г)
«Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні»

Дотримуючись вимог ст. 16-18 ЗУ «Про охорону прав на сорти рослин» подається заявка особою, яка має на це право, до уповноваженого органу. Експертне дослідження проводиться для встановлення відповідності формальних ознак вимогам, передбачених ЗУ «Про охорону прав на сорти рослин» та затверджені центральним органом виконавчої влади. В сукупності це забезпечує формування державної політики у галузі охорони прав власності на сорти рослин. Кожного року українськими та зарубіжними заявниками подається 1-2 тисячі заявок для проведення кваліфікаційного експертного дослідження сортів рослин. Так, на реєстрацію потрапляє ~1,5 тис. сортів рослин, з яких ~70% – від іноземних заявників.

В подальшому нами було проаналізовано інформаційні достовірні джерела (літературні та інтернет ресурси) щодо способів, шляхів та комах-запилювачів кожного окремого досліджуваного представника родини Asteraceae.

Отримані дані упорядкували та систематизували у вигляді таблиці за допомогою комп'ютерної програми Excel. У даній таблиці окрім можливих варіантів запилення (відмітки про які позначали цифрою 1) вказували також джерело, з якого отримана ця інформація (рис. 2.2).

спосіб заповнення фаяржак Айстрові - Excel (Сбой активации продукта)

Файл Главная Вставка Разметка страницы Формулы Данные Рецензирование Вид Что вы хотите сделать? Вход Общий доступ

Вставить Шрифт Выравнивание Число

К34

	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
1		Напрям використання				Способи запилення			Список джерел	Анемофілії	Список	Гідрофілії	Список	
2			Список джерел	Самозапилення	Список джерел	Перехресне запилення								Орнітофілії
3				облігат	факультатив		облігат	факультатив						
4	Вид													
5	Artemisia dracuncul L.	Тархун здавна використовують як		1		https://www.fs.fed.us/database/feis/plants/shrub/artdra/all.html#802				1	https://www.fs.fed.us/database/feis/plants/shr			
6	Bidens tripartita L.	В ефірних маслах череди	https://www.researchgate.net/publication/323918362_SRAVNITELNYI_ANALIZ_KOMPONENTNOGO_SOSTAVA_EFIRNOGO_MASLA_TRAVY_VIDOV_CEREDY											
7	Callistephus chinensis (L.) Nees	використовуються в декор	https://cyberleninka.ru/article/v/botanichna-klasifikatsiya-ta-morfologo-biologichni-osoblivosti-rodu-callistephus-chinensis-l-ness-dlya-vikoristannya-v-ozelenenni											
8	Carthamus tinctorius L.	ця рослина використовується	http://dspace.nuph.edu.ua/bitstream	1		http://www.australia	1		http://www.australianoilseeds.com/_data/assets/pdf_file/0011/6788/final_Pandey_poster_					
9	Chrysanthemum L.	використовуються в декоративному садівництві	https://cyberleninka.ru/article/v/introduktsiya-i-selektsiya-melkotsvetkovykh-sortov-chr				1		http://nhb.gov.in/bulletin_files/flowers/chrysanthemum/chr001.pdf					
10	Chrysanthemum x hortorum Bailey	використовуються в декор	https://cyberleninka.ru/article/v/introduktsiya-i-selektsiya-melkotsvetkovykh-sortov-chr				1		http://nhb.gov.in/bulletin_files/flowers/chrysanthemum/chr001.pdf					
11	Cichorium endivia L.	листя використовуються як	http://ibc-uaas.at.ua/TEMP/ZBIRNIK/Zbirnik_3/Tkach.pdf											
12	Cichorium intybus L.	це господарсько цінна рослина	http://ibc-uaas.at.ua/TEMP/ZBIRNIK/Zbirnik_3/Tkach.pdf											
13	Dahlia Cav.	використовуються в декоративному садівництві		1		https://www.pubhort.org/ejhs/2004/file_16602.pdf								
14	Echinacea purpurea (L.) Moench	цінна лікарська, ефіроолійна	http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2009/02/2009-02-15.pdf				1		http://www.usask.ca/soilscrops/conference-proceedings/previous_years/Files/2004/2004d					
15	Echinops sphaerocephalus L.	Він є одним з чудових	Випуск 2(66) 2014 р. Серія «Сільськогосподарські науки» 142 Маційчук В. М., Світельський М. М., Федючка М. І., Коткова Т. М. ОСОБЛИВОСТІ ПРОВЕДЕННЯ ЕКСПЕРТИЗИ СОРТІВ ГОЛОВАТНЮ КРУГЛОГОЛОВОГО (E											
16	Helianthus annuus L.	використовується як ефі	https://pfaf.org/user/plant.aspx?LatinName=Helianthus+annuus											
17	Helianthus tuberosus L.	використовують як їстівну ро	https://pfaf.org/user/plant.aspx?LatinName=Helianthus+tuberosus											
18	Helianthus tuberosus L. x Helianthus annuus L.	як кормова і декоративна культу	https://core.ac.uk/download/pdf/82304600.pdf											
19	Helichrysum arenarium (L.) Moench	захворюваннях	http://sotok.net/katalogi-i-tablicy/3876-bessmertnik-peschanyj-helichrysum-arenarium.pdf											
20	Inula helenium L.	використовують як лікар	https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Inula+helenium	1		https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=inula+helenium								
21	Lactuca sativa L.	використовують як лікарсь	https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Lactuca+sativa	1		https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Lactuca+sativa								
22	Lactuca sativa L. var. angustana	як лікарський засіб (антиспазм)	https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Lactuca+sativa+angustana	1		https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Lactuca+sativa+angustana								
23	Lactuca sativa var. longifolia L.	використовується як спазмолі	https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Lactuca+sativa+longifolia	1		https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Lactuca+sativa+longifolia								
24	Matricaria recutita L.	використовується як лікарсь	https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Matricaria+recutita											
25	Silphium integrifolium Michx.	використовується як олійна к	https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Silphium+perfoliatum											
26	Silphium perfoliatum L.	використовується як енергет	https://www.researchgate.net/publication/316046715_Utilisation_of_Silphium_perfoliatum_as_a_food_source_by_honeybees											
27	Silybum marianum (L.) Gaertn.	використовується як їстівна	https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Silybum+marianum											
28	Stevia rebaudiana Bertoni	використовується як їстівна	https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Stevia+rebaudiana				1		https://www.researchgate.net/publication/284762442_The_Effect_of_Different_Pollination_M					

Рис. 2.2. Screen shot фрагменту «бази даних» з відомостями про способи і шляхи запилення та агентів-запилювачів досліджених рослин родини Asteraceae (авторська розробка)

2.2. Загальні відомості про родину Asteraceae

Asteraceae (Айстрові) або Compositae (Складноцвіті) – монотипний порядок найбільшого підкласу дводольних рослин Астеріди, є одним з найбільш високоорганізованих і широко розповсюджених по всій земній кулі рослин і налічує >20 тис. видів, що входять до ~1200 родів. У флорі України налічується близько 700 видів, які належать до ~120 родів. Asteraceae ділиться на 12 підродин, які в свою чергу поділяються на триби та підтриби. Життєві форми більшості представників Asteraceae це багаторічні чи однорічні трави, рідше кущі, напівкущі, сукуленти, ліани, або ж невеликі дерева (Черній, Падалко, 2024).

Серед Asteraceae багато важливих олійних, лікарських, кормових, овочевих, технічних культур. Деякі використовують як кавовий напій (напр., цикорій). Багато айстрових вирощують як декоративні рослини волошка, соняшник однорічний та деякі види золотушника входять до числа основних медодайних рослин (соняшник). Окремі представники можуть бути досить небезпечними, отруйними (геленіум, жовтозілля), алергенними (амброзія) чи злісними бур'янами (осот, будяк, лопух) (Черній, Падалко, 2024).

Підземна частина представлена стрижневою кореневою системою, кореневищем або бульбами. Стебла бувають різні: прямостоячі, виткі, повзучі, розгалужені, опушені або голі. Листорозміщення, зазвичай, почергове, рідше кільчасте чи супротивне. Листки переважно прості без прилистків, з розчленованими або суцільними листовими пластинками (пальчасто- і перисто-лопатеві, розсічені чи роздільні).

Для Айстрових характерне раннє «дозрівання» пиляків (протерандрія) та формування насінин без подвійного запліднення (апоміксис).

Особливості анатомічної будови рослин родини Asteraceae: провідна система – колатеральна; біфаціальна, рідко ізолатеральна будова листка; відсутність утворів; наявні повітряні волоски різноманітної будови (головчасті, Т-подібні, одноклітинні, багатоклітинні), ефірно-олійні залози (парні видільні

клітини – 6, 8, 10, розміщені у 2 ряди; 3 або 4 іноді й більше ярусів), а також ефірно-олійні вмістилища, молочники, смоляні ходи; характеризуються накопиченням інуліну та відсутністю крохмалю.

Квітки у Айстрових бувають як правильні, так і неправильні, різностатеві, двостатеві чи навіть стерильні, здебільшого дрібні, але зібрані в моноподіальне суцвіття – кошик. Подекуди можуть бути агрегатні суцвіття, (такі як зонтик-кошик, щиток-кошик, волоть-кошик, голівка-кошик та ін.). Вісь квітконоса утворює основу кошика – квітколоже різної форми і величини, верхня частина якого вкрита часто щетинками, лусочками, волосками. Кошик, зазвичай, оточений обгорткою, що сформована з листочків, розміщених 1-2 чи декілька рядів. Форма чашечки квіток зустрічається різною (гачечки, зубчики, волоски, летючка), в деякий випадках і зовсім відсутня.

Віночок квітки зрослопелюстковий, здебільшого 5-тичленний, язичковий, лійковидний, несправжньоязичковий, трубчастий. У квітці міститься 5 тичинок та 1 маточка. Тичинкові нитки вільні, пиляки, зазвичай, зрослі у форму трубки. Наявні нектарники. Зав'язь – нижня. Гінецей складається з 2-х зрослих плодолистиків; ценокарпний.

Плід ценокарпний, псевдомонокарпний, що являє собою сім'янку (подекуди з летючкою) з редукованою чашечкою або без неї.

У Айстрових відзначається розмаїття квітів. За композицією останніх класифікують на однорідноквіткові (гомогамні; на 1-му квітколожі розміщуються квіти 1-го типу (або трубчасті, або язичкові) та різнорідноквіткові (гетерогамні; коли на 1-му квітколожі всередині містяться трубчасті, а по периферії – лійковидні чи язичкові квіти. За будовою квітів Айстрові поділяють на 2 підродини: латукові/язичкові (*Liguliflorae*) і трубчатоцвіті (*Tubiflorae*). У першому випадку у кошику містяться виключно справжні язичкові 5-тизубчасті двостатеві квіти (несправжні язичкові квіти 3-зубчасті). У другому випадку кошики містять трубчасті чи іншого типу квіти (Черній, Падалко, 2024).

Найбільш очевидною та видатною загальною особливістю *Asteraceae* є те, що квітки згруповані в компактні форми – суцвіття (головки), які зовні нагадують окремі поодинокі квіти. Кожну таку головку зазвичай охоплює обгортка з маленьких видозмінених листків (приквітків). Крім того, у більш ніж половини представників родини квітки в крайньому ряду або рядах голівки мають видозмінений, переважно плоский і подовжений віночок, який нагадує окрему пелюстку більшості інших квітів. Таким чином, «пелюстки» ромашки або соняшника насправді є крайніми квітами голови. Суцвіття цієї родини може мати понад 1000 окремих квіток, а головки можуть бути згруповані в більш складні, вторинні композиції, які називаються капітулесценціями.

За наявності квіткових пелюсток у *Asteraceae* вони з'єднані разом своїми краями, утворюючи трубчастий або стрічковий віночок (зрослопелюсткове суцвіття), який часто має верхівкові зубці, що представляють собою кінчики пелюсток. Інші частини квітки прикріплені до верхівки зав'язі, а не під нею. Чашечка (чашолистки) складноцвітих настільки сильно видозмінені, на відміну від інших родин, що вона отримала іншу назву – папус (англ. *pappus*). Останній складається з однієї або багатьох сухих лусочок, остюків (маленьких загострених відростків) або капілярних (волоскових) щетинок; у деяких луски можуть з'єднуватися своїми краями, утворюючи кільце, схоже на вінець, на вершині яєчника. У кількох родів (наприклад, *Marshallia*) чашечка складається з п'яти правильно розташованих лусок, які гомологічні чашолисткам.

Маточка (жіноча структура) у айстрових складається з двох з'єднаних плодолистків, що утворюють складну зав'язь із кінцевим листком. Зазвичай на вершині зав'язі є нектароутворююча ділянка (нектарник) у формі маленького кільця, що оточує стовпчик. Зав'язь має тільки один осередок (насіннєву порожнину), з одиничним сім'язачатком, що відходить від основи. Той факт, що сім'язачаток є базальним, є найкращою єдиною ознакою, що відрізняє *Asteraceae* від споріднених родин.

Послідовність цвітіння в поодиноких квіткових головках *Asteraceae* завжди доцентрова, характерна для гроновидного (невизначеного) суцвіття. Це означає, що зовнішні квіти розпускаються першими, з прогресивною спіраллю цвітіння до центру головки. Вторинне розміщення головок (капітулесценцій) зазвичай цимозне (визначене, детермінантне). Першою зацвітає кінцева головка на головній осі, а потім кінцеві головки головних гілок. Після цього послідовність стає змішаною: як з цимозними, так і з гроноподібними суцвіттями. Лише зрідка, і тоді явно як похідний стан, вторинне суцвіття являється гроновидним впродовж періоду, при цьому нижні головки розпускаються першими, а верхівкові – останніми.

Розрізняють наступні головки суцвіть *Asteraceae*: дископодібні, радіальні, променеві та язичкові, що також залежить і від типів квітів, які вони містять. Найпростішим типом є дископодібна голівка (рис. 2.3), в якій квітки мають правильний трубчастий віночок з 4-5 верхівковими зубцями, що представляють кінчики пелюсток. Зазвичай всі квітки в дисковидній голівці двостатеві та плідні. Прикладом можуть бути *Echinops*.



Рис. 2.3.

Дископодібна голівка *Echinops*, яка складається лише з дискових квіток.



Рис. 2.4. Промениста голівка квітки *Gazania rigens* (суцвіття, схоже на ромашку, що складається з дискових квіток у центрі, оточених крайовими променями)

Промениста квітка (рис. 2.4) має дискові квітки в центрі, оточені одним або декількома крайовими рядами променевих квіток, які мають неправильний віночок. Віночки трубчасті в основі, але подовжені на зовнішній стороні в загальний плоску проекцію, промінь або язичок. В порівнянні з голівкою квітки ці промені є пелюсткоподібними частинами, і відрізняються від інших звичайних квітів. Променеві квітки в радіальних голівках бувають маточковими (жіночими), або нейтральними (з рудиментарною,

нефункціональною зав'яззю та без стовпчика).

Дископодібні квітки в радіальній голівці зазвичай мають обидві статі, але іноді вони функціонально тичинкові, з нормальним механізмом передачі пилку, але без функціональної зав'язі.

Іноді види з радіальними головками мутують таким чином, що більшість або всі дискові квіти перетворюються на променеві квіти, лише з кількома нормальними дисковими квітками в центрі (або без них). Ці “двоквіткові” форми не витримують конкуренції в природі, але їх цінують і зберігають у садівництві через їх яскравіші квіткові головки (рис.

2.5). Прикладом слугують хризантеми з «ромашковими квітами», що мають лише 1 крайовий ряд променевих квіток, мають звичайний тип променистої головки, але частіше культивовані види хризантем мають подвійні квітки. Садова жоржина є ще одним



Рис. 2.5. Цинія двоквіткова (*Zinnia elegans*) з махровим типом квітів

представником айстрових, який культивується як у звичайних, так і в двоцвітих типах, причому двоквіткові зустрічаються частіше. Китайські айстри, чорнобривці та цинії також зазвичай культивуються у вигляді махрових квіток (рис. 2.5).



Рис. 2.6. *Erigeron uniflorus* з комбінованим суцвіттям

Дископодібна голівка, особлива похідна променистого типу, нагадує дископодібну голівку без крайових променів; зовнішні квітки маточкові, з трубчастим віночком без променів. Наприклад, рослини роду *Gnaphalium*.

Деякі різновиди *Erigeron compositus* (рис. 2.6) демонструють серію переходів від променистого до дископодібного типу головки з різним ступенем деструкції язичків на маточкових квітках.

Хоча суцвіття з радіальними, дископодібними та променевими головками зустрічаються в різних трибах Asteraceae, язичкова голова майже повністю обмежена однією трибою – Lactuceae (Cichorieae), і зустрічається у всіх представників цієї триби. Язичкові головки повністю складаються з одного виду квітки – язичкових. Останні зовні нагадують променеві квітки променевих голівок, оскільки мають трубчастий віночок біля основи та подовжений із зовнішнього боку в плоску ремінчасту язичку. Вони відрізняються від променевих квіток тим, що вони досконалі (двостатеві), а язичковий лист складається з усіх 5 часток віночка і загалом має 5 кінцевих зубців. Прикладом може слугувати *Taraxacum* (рис. 2.7).



Рис. 2.7. Язичкова головка кульбаби *Taraxacum officinale*, яка складається лише з язичкових квіток.

Ще один вид квітів зустрічається майже у всіх представників Mutisieae (в основному тропічні рослини; лише один рід (*Gerbera*) культивується в регіонах з помірним кліматом). Більшість членів *Mutisieae* мають поодинокі або всі двогубі віночки (двопелюсткові), з великою 3-лопатевою (іноді 4-лопатевою) зовнішньою губою і меншою 2-лопатевою (або 1-лопатевою) внутрішньою. Ці двогубі квіти можуть бути як одностатеві (маточкові), так і двостатеві. Маточкові вони завжди є зовнішніми щодо будь-яких двостатевих квіток, які можуть бути присутніми в головці. Часто вони дуже схожі на звичайні променеві квіти, за винятком того, що на верхній частині трубки віночка, навпроти язика, є два маленьких зубця. Триба *Mutisieae* демонструє всі ступені переходу від типової дископодібної квітки до типової променевої квітки до типової язичкової квітки.

За особливостями будови простої квітки у Asteraceae розрізняють наступні типи:

	трубчасті – пелюстки в нижній частині зрощені у трубку, а у верхній частині розширюються і закінчуються 5 зубчиками, схожими на зірку; мають 5 тичинок і 1 маточку; це, наприклад, квіти розташовані у центральній частині суцвіття <i>Helianthus annuus</i> L., <i>Matricaria chamomilla</i>
	язичкові – мають 5 тичинок та 1 маточку, їх пелюстки зростаються у вигляді язичка (тому і така назва), закінчуючись на верхівці 5 зубчиками; це, наприклад, язичкові квіти суцвіття кульбаби.
	несправжньоязичкові – зовні схожі на язичкові, але верхня частина їх віночка має лише 3 зубчики; не мають тичинок, часто і маточки; мають яскраве забарвлення квітів, що приваблює комах-запилювачів; ці квіти часто розміщуються по периферії суцвіття і схожі до його «пелюсток».
	лійчасті – пелюстки зростаються у вигляді лійки; часто яскраво забарвлені; не мають тичинок і маточки; квіти слугують лише для приваблення комах-запилювачів.

Досить часто у рослин родини Айстрові спостерігається поєднання декількох видів квітів у одному суцвітті (рис. 2.8).



Лише трубчасті
(напр., у
Tanacetum)



Лише язичкові
(напр.,
Taraxacum)



Трубчасті та
несправжньоязичкові
(напр., *Matricaria*)



Трубчасті та
лійчасті
(напр., *Centaurea*)

Рис. 2.8. Приклади суцвіть з різними типами квітів, що зустрічаються у рослин родини Asteraceae

РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

3.1. Коротка характеристика досліджуваних представників родини Asteraceae, внесених до «Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні»

З метою ідентифікації та класифікації представників рослинного світу проводять систематичний аналіз, приурочуючись до основних таксономічних одиниць (до виду, роду, родини, порядку, класу, відділу, царства). Хоча внутрішньородові таксони роду є досить монолітними конгломератами і в їх межах систематика на рівні видів проблематична (особливо в часи використання виключно морфологічних методів), втім за останні 2-3 десятиліття систематика зазнала позитивних кардинальних змін завдяки використанню молекулярно-генетичних та інших сучасних методів досліджень (Шиндер, 2021).

Загалом систематичний підхід дозволяє висвітлити тісні еволюційно сформовані взаємозв'язки між екологією, морфологією, біохімією, анатомією, фізіологією, генетикою та біогеографією тих чи інших конкретних представників (Новіков та ін., 2015). Тому, першим етапом наших досліджень став таксономічний аналіз щодо з'ясування систематичного положення досліджуваних представників Asteraceae.

Так, згідно систематичного аналізу родина Asteraceae належать до відділу Streptophyta, надкласу Magnoliophyta, класу Eudicots; Dicotyledones, підкласу Asterids, Порядку Asterales. При цьому, нами встановлено, що в переліку «Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні» станом на 01.01.2024 р. наведено 24 представники родини Asteraceae, які репрезентовані 4-ма підродинами, 17-ма родами, 20 видами, 2-ма гібридами, 2 сортами-синтетиками (табл. 3.1).

Таблиця 3.1

**Представники родини Asteraceae, внесені до «Державного реєстру сортів
рослин, придатних для поширення в Україні» станом на 2023 р.
(Державний реєстр..., 2023)**

№ з/п	Підродина	Рід	Представник		
			Українська назва	Латинська назва	Загальний вигляд
1	Asteroideae	<i>Artemisia</i>	Полин-екстрагон, тархун	<i>Artemisia dracunculus</i> L.	
2		<i>Bidens</i>	Череда трироздільна	<i>Bidens tripartita</i> L.	
3		<i>Callistephus</i>	Айстра садова	<i>Callistephus chinensis</i> (L.) Nees	
4		<i>Chrysanthemum</i>	Хризантема	<i>Chrysanthemum</i> L.	
5			Хризантема садова (гібридна)	<i>Chrysanthemum x</i> <i>hortorum</i> Bailey	
6		<i>Echinacea</i>	Ехінацея пурпурова	<i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench	
7		<i>Echinops</i>	Головатень круглоголовий	<i>Echinops</i> <i>sphaerocephalus</i> L.	
8		<i>Helianthus</i>	Соняшник однорічний	<i>Helianthus annuus</i> L.	

			Продовження таблиці 3.1		
9			Топінамбур або соняшник бульбистий	<i>Helianthus tuberosus</i> L.	
10			Топінсоняшник	<i>Helianthus tuberosus</i> L. x <i>Helianthus annuus</i> L.	
11		<i>Helichrysum</i>	Цмин піщаний	<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	
12		<i>Inula</i>	Оман високий	<i>Inula helenium</i> L.	
13		<i>Matricaria</i>	Ромашка лікарська	<i>Matricaria recutita</i> L.	
14		<i>Silphium</i>	Сильфій цільнолистий	<i>Silphium integrifolium</i> Michx.	
15			Сильфій пронизанолистий	<i>Silphium perfoliatum</i> L.	
16		<i>Stevia</i>	Стевія або «медова трава»	<i>Stevia rebaudiana</i> Bertoni	
17	Carduoideae	<i>Carthamus</i>	Сафлор красильний (крокіс фарбувальний)	<i>Carthamus tinctorius</i> L.	

		Продовження таблиці 3.1			
18		<i>Silybum</i>	Розторопша плямиста	<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	
19	Cichorioideae	<i>Cichorium</i>	Цикорій салатний або городній	<i>Cichorium endivia</i> L.	
20			Цикорій дикий або петрові батоги	<i>Cichorium intybus</i> L.	
21		<i>Lactuca</i>	Спаржевий салат або уйсун	<i>Lactuca sativa</i> L. var. angustana	
22			Салат ромен або кос	<i>Lactuca sativa</i> var. <i>longifolia</i> L.	
23			Салат посівний	<i>Lactuca sativa</i> L.	
24	Dahliaoideae	<i>Dahlia</i>	Жоржина	<i>Dahlia</i> Cav.	

Відомо, що квітка є системою органів, завдяки якій здійснюється процес статевого розмноження, зокрема насіннєвого, у покритонасінних рослин. Зазвичай, квітка виникає із пазушних та апікальних меристем пагона і представляє спеціалізований репродуктивний орган, що функціонує як статевий і як спороносний (в ній може відбуватися гаметогенез, статевий процес, спорогенез). В зв'язку з цим квітка є важливою складовою частиною рослинного організму, що має специфічну будову та власну характеристику (Складанюк, Маленко, 2016).

У суцвіттях *Asteraceae* розрізняють 4 типи квіток: язичкові, трубчаті, лійковидні, несправжньоязичкові. Для трубчастих квітів характерне зростання усіх пелюстків у нижній частині у вигляді трубки, яка розширюється у верхній частині і має 5-ть зубчиків у вигляді зірки; квітка міститься 1 маточку і 5 тичинок. Для язичкових квітів характерне зростання пелюстків у вигляді язичка (тому і така назва), який закінчується 5-ма зубчиками; квітка міститься 1 маточку і 5 тичинок. Несправжньоязичкові квітки дещо схожі (зовні) на язичкові, проте на верхівці віночка мають лише 3 зубчики; у них відсутні тичинки, подекуди й маточки (завдяки яскравому забарвленню увагу звертають комахи-запилювачі). Схожі характеристики притаманні і лійчастим квіткам, які також служать лише для приваблення комах-запилювачів (у них відсутні тичинки і маточки, а віночок сформований із зрослих забарвлених пелюстків у вигляді лійки, що й обумовило їх назву).

У одному кошику *Asteraceae* квіти можуть бути одного типу, наприклад, усі квіти язичкові (*Taraxacum*, *Cichorium*) чи трубчаті (*Helichrysum*, *Bidens*, *Artemisia*, *Tanacetum*); іноді трапляється так, що крайові квітки – маточкові, несправжньоязичкові чи нестатеві, а в центральній зоні – трубчаті (наприклад, у деревію, соняшника, календули, хамоміли, ехінацеї); або ж периферійні квіти – нестатеві, лійкоподібні, а центральні – трубчаті (наприклад, у волошки).

Окремо зупинимось на короткій характеристиці досліджуваних представників родини Asteraceae, зокрема, на морфологічних особливостях їх квітів та суцвіть як генеративних органів, що забезпечують запилення.

Artemisia dracunculus L. (полин-естрагон або більш відомий як тархун) являє собою багаторічну трав'янисту рослину висотою до 1,5 м. Квіти зібрані в кулеподібний кошик, дрібні, жовті чи білуваті. Насінини темно-коричневого кольору. Плоди – дрібні, плоскі. Квітує в липні-вересні. Розмножується переважно вегетативно (пагонами чи поділом куща), рідше – генеративно (насінням і здійснюється шляхом плідного насіннєвого виробництва, тобто на один екземпляр виробляється до мільйона насінин) (Комарова, Євтушенко, 2021).

Bidens tripartita L. (череда трироздільна) представлена однорічними трав'янистими рослинами висотою до 1 м, стебла яких, зазвичай, поодинокі, прямостоячі, супротивно-галузисті, голі або злегка опушені. Квіти дрібні, лише трубчасті, жовто-коричневого кольору. Суцвіття – кошики з 2-шаровою обгорткою поодинокі; бувають зібрані на кінцях пагонів по 2-3. Насіння мають зазубрені ості (2 іноді є коротка третя). Цвіте влітку та на початку осені (липні-вересні).

Helichrysum arenarium (цмин пісковий) є багаторічною трав'янистою рослиною, для якої характерна наявність декількох кулястих дрібних кошиків лимонно-жовтого кольору, що зібрані на верхівках пагонів в складні щитоподібні. Квіти, що розташовані в середній частині кошика, дрібні, трубчасті, двостатеві (містять залозки) і майже вдвічі коротші за крайові. Останні трубчасто-нитковидні, жіночі (маточкові), численні, однорядні лимонно-жовтого кольору. Квітка містить 5 тичинок (із зрослими пиляками) та 1 маточку (з 1 стовпчиком, дволопатевою приймочкою і нижньою зав'яззю).

Callistephus chinensis (айстра садова) є багаторічною трав'янистою рослиною висотою до 0,5 м з поодинокими великими кошиками (~8-10 см в діаметрі) на верхівках стебел чи гілок. Квітколоже голе і ямчате. У кошику всі

квіти плодючі і бувають двох типів: серединні – трубчасті, двостатеві, жовтого кольору (подекуди язичкові квіти формують увесь кошик (махрові квітки); крайові – язичкові, маточкові, білого червоного, синього чи фіолетового кольору.

Carthamus tinctorius L. (сафлор красильний або крокіс фарбувальний) є однорічною (рідше дворічною) рослиною висотою від 0,4 м до 1,5 м, Квітки дрібні трубчасті, 5-тироздільні, червоного, жовтого, помаранчевого кольору (іноді бувають білими). Квіти зібрані у суцвіття (по 25-60 шт.) кошик (в діаметрі 1,5-3 см). Останніх може бути 14-60 шт. на 1 екземплярі (залежно від сорту). Цвітіння однієї рослини розтягується на місяць (період цвітіння – липень-серпень).

Рід *Chrysanthemum* L. (хризантеми) складається з ~40 видів і включає багато декоративних сортів. Є високо-декоративною та універсальною у використанні культурою, що легко розмножується, пересаджується і зберігає життєздатність як під час бутонізації, так і під час масового цвітіння, виявляє стійкість хвороб, шкідників та інших негативних чинників. Велике сортове різноманіття хризантем, включаючи й *Chrysanthemum × hortorum* Bailey, дає можливість створювати дрібноквіткові сорти, які можуть змінюватися при культивуванні їх в різних екологічних умовах. Вивчення галуження генеративних пагонів показало, що структура квітконосу досліджених сортів хризантеми складається з трьох рівнів – пагони першого, другого і третього порядків. Зазвичай, на першому рівні формується 4, 5 пагонів, кожен із яких поділяється на 3, 7 пагони, або на 3, 3 пагони (на кожному з них розвивається окреме суцвіття). Загалом може сформуватися до 5-7 сотень суцвіть. Квіти можуть бути плескаті, кулясті, помпонні, анемоновидні, лучевидні, павуковидні чи відігнуті. За розміром квітів розрізняють хризантеми крупно-, середньо- та дрібноквіткові, а за формою – прості і махрові (мультифлорна хризантема). Звичайна хризантема на кожній гілці має здебільшого 1 великий квітковий бутон зі стандартними розмірами пелюсток, а мультифлорна – формує багато маленьких квітів з

багатьма пелюстками, створюючи враження букету на куші (Чипиляк, Коршиков, Лінкевич, 2020).

Cichorium endivia L. (цикорій салатний або городній) є однорічною або дворічною трав'янистою рослиною, натомість *Cichorium intybus* L. (цикорій дикий або Петрові батоги) – багаторічною, висотою до 1 м (іноді й більше). Всі квіти у цикорію язичкового типу, двостатеві, розміщені на верхівкових корзинках по 2-5 шт. у пазухах верхніх листків. Суцвіття – кошик (діаметром 3-5 см), здебільшого сидять пучками в пазухах листків. Обгортка корзинок 2-рядна, внутрішні листочки удвічі довші за зовнішні. Віночок блакитного кольору (іноді білого чи рожевого), з 5 зубчиками. Усі квіти язичкові. Цвіте з червня по вересень. Цікавим є те, що кошики цикорію дикого розкриваються у чітко визначений час (о 5-6-й годині вранці і о 10-й закриваються, тому вони використані при створенні квіткового годинника; також їх можна використовувати і як барометр, адже кошики цикорію не розкриваються на дощ).

Dahlia Cav. (жоржина) є багаторічною трав'янистою рослиною заввишки від 0,3 м до 2 м з бульбоподібно потовщеним корінням. Формує великі кошики (діаметром 10-12 см і більше), що містить велику кількість трубчастих (двостатевих) і язичкових (маточкових) квітів різного кольору та відтінків. Обгортка кошика трьохрядна (Берідза, Ковальчук, 2019; Циганська, 2020).

Echinacea purpurea L. (ехінацея пурпурова) є багаторічною трав'янистою рослиною з продовгуватими, темно-зеленими стеблами у вигляді куща висотою до 1 м. Має поодинокі великі квіти (діаметром до 15 см) пурпурово-рожевого кольору з жовто-коричневою серединою; язичкові квітки на верхівці загострені пурпурово-рожевого кольору, трубчасті – червонувато-коричневого кольору. Формує і великі суцвіття – кошики (до 15 см в діаметрі). Цвіте близько 60 днів з липня по вересень (Поспелов, 2012).

Echinops sphaerocephalus L. (головатень круглоголовий) є багаторічною трав'янистою рослиною заввишки 0,5-1,5 м. Квіти трубчасті, зібрані у великі

кулясті суцвіття, формуючи так звані «головки» (діаметром 4-6 см) блакитно-сірого кольору (іноді з білим віночком) та виступаючими темно-блакитними пиляками.

Helianthus annuus L. (соняшник однорічний) представляє собою 1-річну трав'янисту рослину висотою від 0,6 м до 3 м з прямим стеблом (переважно без гілок), покритим жорсткими волосками. Формує великі кошики (до 0,3-0,5 м у діаметрі). Квіти двох типів: крайові – язичкові, зазвичай безплідні, оранжево-жовтого кольору; серединні – трубчасті, двостатеві, буро-жовтого кольору, численні (500-2000). Квіти містять 5 вільних тичинок (але пиляки зрощені). Віночок 5-тичленний. Цвіте протягом 30 днів у липні-серпні.

Helianthus tuberosus L. (топінамбур) є багаторічною бульбоносною рослиною висотою близько 1.5 м (іноді ~4 м) із опушеним прямим стеблом та яйцеподібними листками. Суцвіття – кошики жовтого кольору (6-10 см в діаметрі), кожен з яких містить 10-20 квіток.

Helianthus tuberosus L. x *Helianthus annuus* L. (топінсоняшник) – відносно нова для України культура, що являє собою міжвидовий гібрид соняшника однорічного та топінambuра. Є 1-річною бульбоносною рослиною, яка зовні нагадує звичайний соняшник. Втім має низку відмінностей: більш тонкі стебла, дрібніше листя, краща олистеність, менші кошики і дрібніше насіння.

Inula helenium L. (оман високий) є багаторічною трав'янистою рослиною висотою 1-2,5 м із запушеним прямим стеблом, з товстим м'ясистим кореневищем та великими (до 18-25 см завширшки та до 50 см завдовжки) черговими листками. Кошики нечисленні, але відносно великі (діаметром 6-8 см). Всі квіти плідні, 5-тичленні жовтого кольору; є двох типів: крайові – маточкові, язичкові, у 2 рази довші за обгортку, серединні – двостатеві, трубчасті. Квіти містять по 5 тичинок та 1 маточці. Квітколоже плоске, голе (іноді трохи випукле). Обгортка багаторядна, напівкуляста, із зелених ланцетних листочків.

Lactuca sativa L. (салат посівний) є однорічною трав'янистою рослиною з добре розвиненими великими листками світло-зеленого, зеленого чи темно-зеленого кольору. Пластинка листка зморшкувата, пухирчаста чи майже гладка. Квіткові стебла добре розгалужені висотою до 0,6-1,2 м. Суцвіття – невеликі кошики, але мають багато квітів (двостатевих з язичками) жовтого кольору. Після запліднення утворюються малі плоди, що містять летючі насінини (~1000 шт.).

Lactuca sativa L. var. *angustana* (спаржевий салат або уйсун) – малопоширений (в Україні) різновид салату, що являє собою 1-річну трав'янисту рослину з потужними стеблами. Формує суцвіття такі ж як і в *L. sativa*. Лише один сорт Погонич внесений до Держреєстру сортів рослин. Причиною такого стану є насамперед обмежена науково-популярна інформація про рослину та відсутність обґрунтованих розробок технології вирощування у відповідних ґрунтово-кліматичних зонах (Лещук та ін., 2019).

Lactuca sativa L. var. *longifolia* (салат ромен або кос) різновид сорту салату, що являє собою 1-річну трав'янисту рослину. Росте у високій головці міцного листя темно-зеленого кольору з твердими центральними ребрами. Перевагою цього сорту є менша засвоюваність нітратів і більша кількість провітаміну А та вітаміну С

Matricaria recutita L. (ромашка лікарська) є 1-річною трав'янистою рослиною висотою 15-50 см з прямим але часто розгалуженим стеблом. Кошики мають квіти двох типів: язичкові (крайові, жіночі, білі) та трубчасті (серединні, двостатеві, 5-тилопатеві, жовті). Цвіте з весни до пізнього літа (у травні-серпні) (Складанюк, Маленко, 2016).

Silphium integrifolium Michx. (сильфій цільнолистий) є багаторічною трав'янистою рослиною висотою до 2 м, що розвивається з волокнистої кореневої системи. Рослина може утворювати до 100 стебел. Кошики гетерогамні (діаметром 4-8 см), у верхівках зібрані у волотисті або кистевидні суцвіття. Останні можуть містити як 1 так і декілька (до 15) квіткових головок, які

вистелені 2-3 рядами безволосих чи шорстких (іноді залозистих) обгортки. Кожна головка містить до 36 жовтих променеви квітів і чисельні жовті дискові квіти. Квіти двох типів: язичкові (розміщені по краю, маточкові) та трубчасті (розміщені в центрі двостатеві). У плоді наявний маленький мішок (Vilela et al., 2020).

Silphium perfoliatum L. (сильфій пронизанолистий) є багаторічною культурою з дуже великим урожаєм зеленої маси. Формує потужний кущ з прямих порожніх 8-10 стебел висотою до 2-4 м. Суцвіття дрібні, розміщені на кінцях квітконосних пагонів; багаточисельні кошики (16-20 шт. по 4-6 см у діаметрі). Обгортка напівсферична, з розсіченнями по краям, висотою 12-25 см. Нерівномірність (по висоті рослини) розміщення суцвіть обумовлює неоднорідність досягання та якості насіння, що також є наслідком розтягнутості періоду його утворення, запилення і формування. Встановлено, що насіннева продуктивність безпосередньо залежить від порядку розташування кошиків на дихазії. Так, чим вищий порядок, тим нижча крупність, вирівняність і схожість насіння (Vilela et al., 2020).

Silybum marianum (L.) Gaertn. (розторопша плямиста) – однорічна трав'яниста рослина з прямостоячим стеблом заввишки до 1,5 м та великими перистими листками з характерними блискучими білими краплями і смугами (що і обумовило видову назва – плямиста). На кінцях кожного стебла квіти зібрані в круглі кошики (часто одиночні, довгасті чи кулясті). Квіти трубчасті, рожевого, фіолетового чи білого кольору. Кошики починають формуватися з липня, плодоносити – у серпні-вересні.

Stevia rebaudiana Bertoni (Стевія Ребо) є багаторічною трав'янистою рослиною (іноді чагарником) заввишки до 1 м, з опушеним тонким стеблом та обернено-ланцетоподібними листками. Суцвіття – кошик – складається з п'яти невеликих квітів з блідо-пурпуровою серцевиною. Рослини *S. rebaudiana* дуже відрізняються між собою за формою та габітусом стебел, кущів та пагонів. Так,

виділяють більше десяти форм стевії (залежно від довжини і числа бокових пагонів, кута їх прикріплення до стебел, облистяності). Деякі науковці виділяють 25-30 морфотипів стевії.

На основі вище наведеної характеристики розглянутих представників (з акцентом на особливості морфології їх квітів та суцвіть як генеративних органів, що забезпечують запилення) нами здійснено узагальнюючий аналіз (рис. 3.1-3.4).

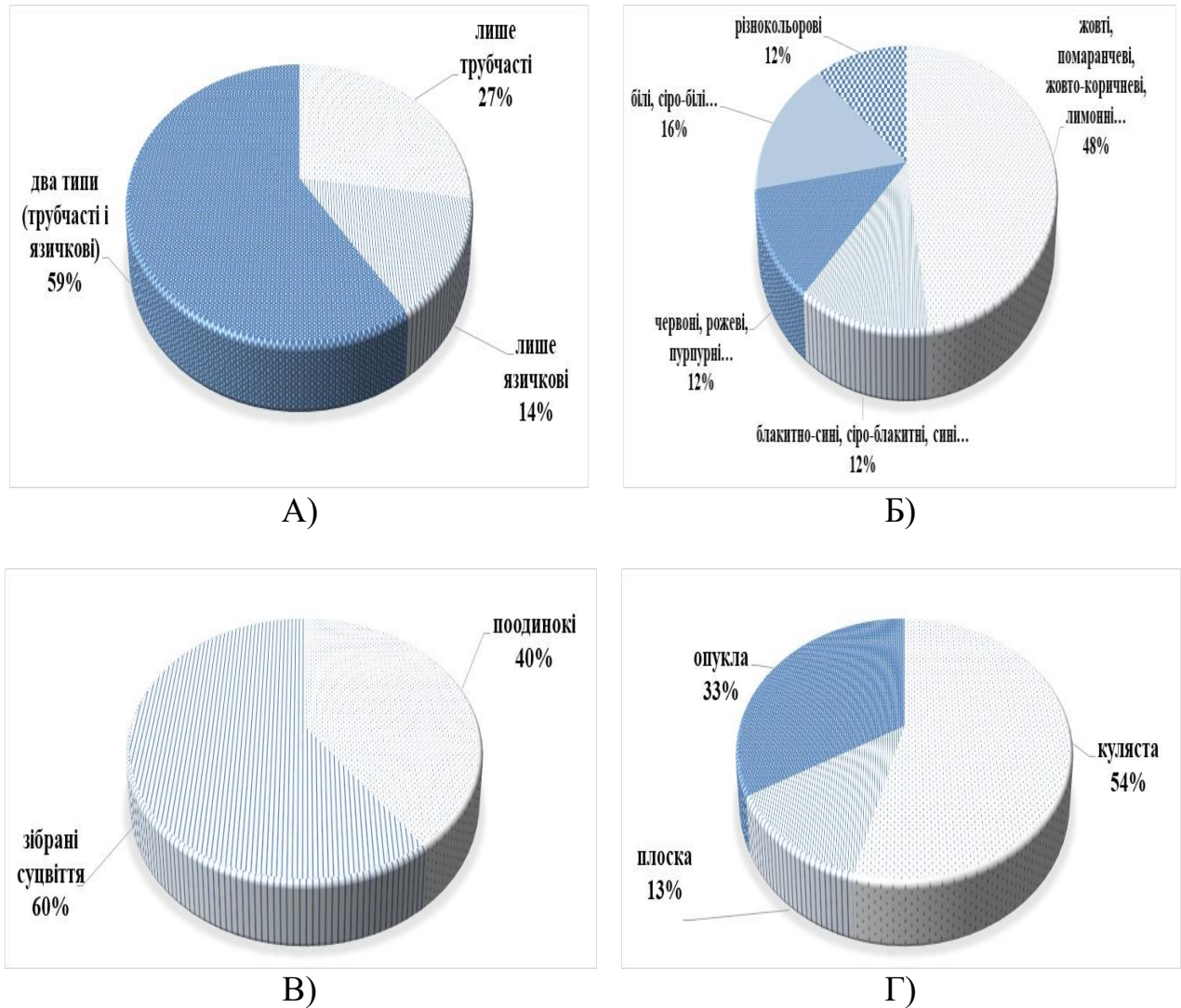


Рис. 3.1. Відсотковий розподіл досліджуваних представників родини Asteraceae, внесених до «Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Українза»: А – наявністю типів квітів у суцвітті, Б – кольором квітів; В – розміщенням квітів на рослині; Г – формою суцвіть (кошиків)

Таким чином, бачимо, що домінуючими серед досліджуваних представників родини Asteraceae, внесених до «Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні», біоморфами є багаторічні трав'янисті рослини, габітус яких частіше представлений прямостоячими розгалуженими стеблами кущоподібної форми, та суцвіттями – кошиками (зазвичай жовто-оранжевого кольору з обгорткою), що містять здебільшого диференційовані квіти двох типів: язичкові (крайові, маточкові) та трубчасті (серединні, двостатеві). При цьому переважною формою кошика є кулястоподібна або опукла (випукла).

3.2. Аналіз способів та шляхів запилення у досліджуваних представників Asteraceae

Для кращої реалізації процесу запилення у рослин еволюційно виробилася низка механізмів та пристосувань. Так, наприклад, у представників родини Asteraceae одним з таких пристосувань є групування квітів у суцвіття, що прискорює запилення, адже відстань між квітами суттєво зменшується, відповідно комахам не варто щоразу перелітати в пошуках нових квітів. Крім того, у ентомофільних рослин дрібні квіти, зібранні в суцвіття, виявляються для комах більш помітними на значній відстані, відповідно отримується потрібний результат без значної затрати пластичного матеріалу. Групування квітів у суцвіття є ефективним і для вітрозапильних рослин, обумовлюючи краще рознесення пилку та подальше його уловлювання. Перевагою суцвіття є і те, що у суцвітті формується більше число плодів і насінин, ніж в поодиноких квітках. Отже, суцвіття представляючи систему видозмінених пагонів з квітками, забезпечую кращий процес їх запилення, що в подальшому сприяє збільшенню чисельності виду та його розповсюдженню (Шевченко, Маленко, 2016).

Аналізуючи способи та шляхи запилення у досліджуваних представників Asteraceae, нами встановлено, що найбільш поширеним є комбінований (змішаний, сумісний) варіант: у розглянутих рослин спостерігаються випадки як алогамії, так й автогамії (наприклад, *Carthamus tinctorius* L.; рис. 3.2, рис. 3.3). Наприклад, *Stevia rebaudiana* Bertoni – перехреснозапильна рослина, переважно ентомофіл. При цьому, на приймочки маточки (яка під час цвітіння видовжується і значно піднімається над віночком квітки), пилок потрапляє зазвичай за допомогою комах. Самі ж пиляки розміщуються нижче лопатей приймочки маточки. Виступаючи назовні, пилок висипається в середину квітки, таким чином перешкоджаючи вітрозапиленню та сприяючи комахозапиленню. Втім, у літературних джерелах є відомості про наявність у *S. rebaudiana* облігатного апоміксису чи самозапилення (Yadav et al., 2011). Перехресне запилення для рослини *A. dracunculus* L. вважається правилом, але деякі дослідники спостерігали випадки самозапилення (Комарова, Євтушенко, 2021).

Встановлено, що переважаючим є перехресний спосіб запилення. Останній здійснюється шляхом анемофілії чи ентомофілії (табл. 3.2). В першому випадку мова йде лише про одного представника – *Artemisia dracunculus* L. (хоча є відомості і про випадки відвідування комахами, які полюбляють пилок (Комарова, Євтушенко, 2021). Натомість, у другому ж випадку епізоди комахозапилення зафіксовані для всіх решти досліджуваних представників.

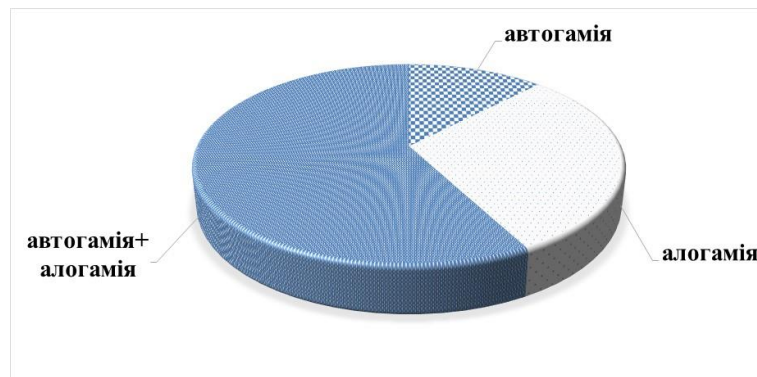


Рис. 3.2. Способи запилення у досліджуваних представників родини Asteraceae, внесених до Держреєстру України, %

Пригадаємо, що автогамію у рослин називають процесом самозапилення та самозапліднення, а під алогамією розуміють перехресне запилення, яке передбачає перенесення пилку з однієї рослини на іншу, в результаті чого в подальшому відбувається запліднення квітки. При цьому, алогамія (з метою уникнення ендогамної депресії) включає, зазвичай, перехресне запліднення між неспорідненими особинами, обумовлюючи маскування шкідливих рецесивних алелей у потомків. І навпаки, у випадку спорідненого інбридингу, в тому числі самозапліднення у рослин, зокрема, й автоміктичний партеногенез у Hymenoptera (а в нашому випадку це найбільш представлений ряд серед потенційних агентів-запилювачів; рис. 3.4), спостерігається тенденція експресії шкідливих рецесивних алелей (більш відома як ендогамна депресія).

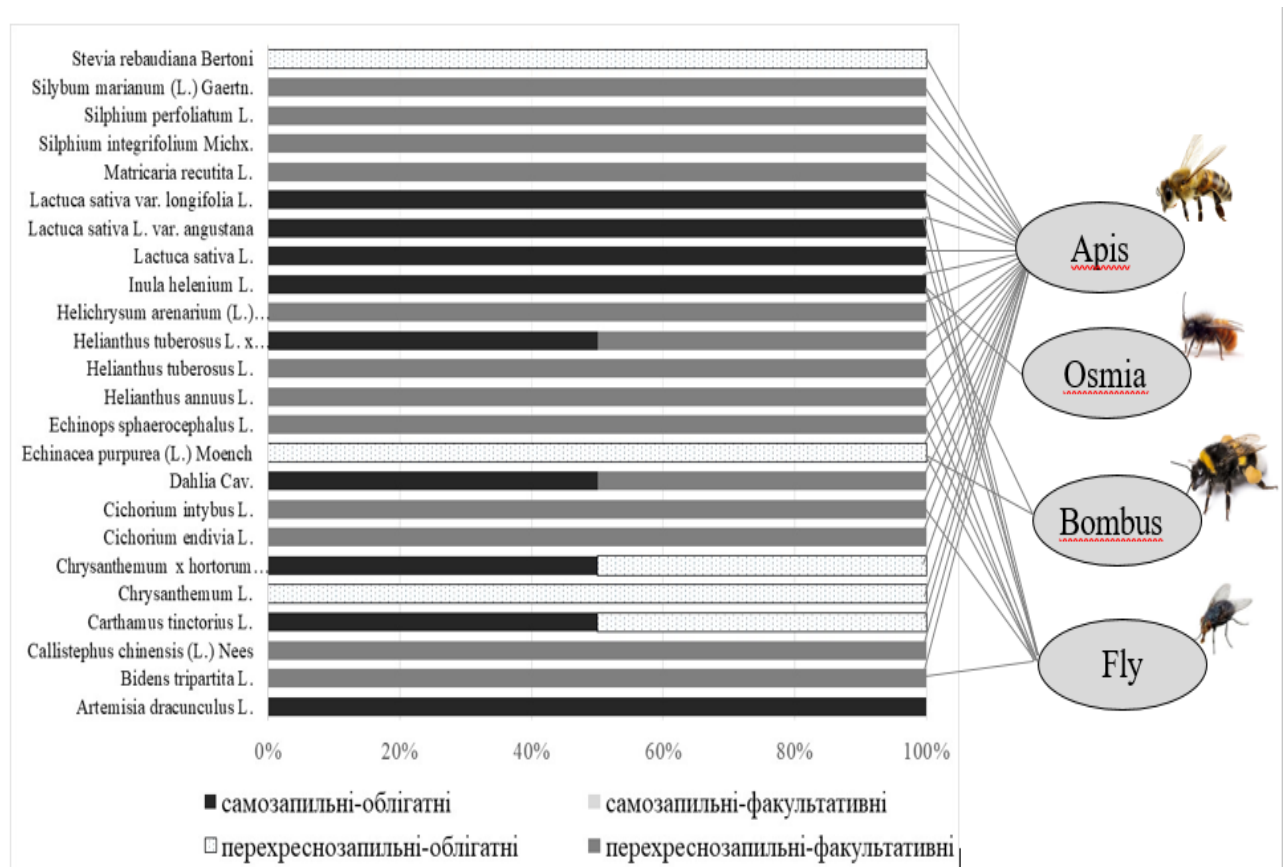


Рис. 3.3. Диференціація способів, шляхів та агентів запилення у досліджуваних представників Asteraceae, внесених до Держреєстру України, %

В результаті аналізу інформації, поданої в літературних джерел щодо випадків відвідування тими чи іншими комахами квіток досліджуваних представників Айстрових нами з'ясовано, що з-посеред агентів-запилювачів зустрічаються (табл. 3.2):

- бджоли (Apis, Bees, Anthophila) – ряд Перетинчастокрилі (Hymenoptera) родина Бджолині (Apidae);
- осмії (Osmia) – ряд Перетинчастокрилі (Hymenoptera) родина Мегакілід (Megachilidae);
- мухи (Fly) – ряд Двокрилі (Diptera) родина Мухи (Muscidae);
- джмелі (Bombus) – ряд Перетинчастокрилі (Hymenoptera) родина Бджолині (Apidae).

Отже, враховуючи таксономічний підхід бачимо, що найбільш представлений ряд серед потенційних агентів-запилювачів є Перетинчастокрилі (Hymenoptera), а серед родин – Бджолині (Apidae) (рис. 3.4).

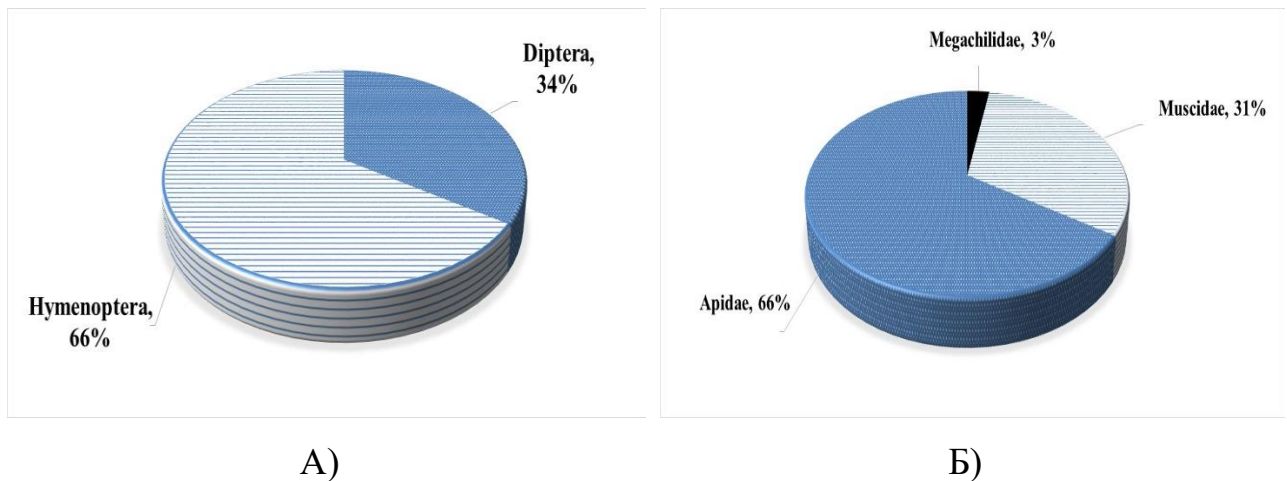


Рис. 3.4. Відсотковий розподіл представленості комах-запилювачів за таксономічними рядами (А) та родинами (Б), %

Таблиця 3.2

**Шляхи запилення та агенти-запилювачі досліджуваних
представників родини Asteraceae, внесених до Держреєстру України, %**

№ з/п	Представники	Анемофілія	Ентомофілія			
			Запилювачі (Pollinator)			
			Бджоли (Apis, Bees, Anthophila)	Осмії (Osmia)	Джмелі (Bombus)	Мухи (Fly)
1	<i>Artemisia dracunculus</i> L.	+				
2	<i>Bidens tripartita</i> L.		+			+
3	<i>Callistephus chinensis</i> (L.) Nees		+			
4	<i>Carthamus tinctorius</i> L.		+			
5	<i>Chrysanthemum</i> L.		+			
6	<i>Chrysanthemum x hortorum</i> Bailey		+			
7	<i>Cichorium endivia</i> L.		+			
8	<i>Cichorium intybus</i> L.		+			+
9	<i>Dahlia</i> Cav.					
10	<i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench		+		+	+
11	<i>Echinops sphaerocephalus</i> L.		+			+
12	<i>Helianthus annuus</i> L.		+			+
13	<i>Helianthus tuberosus</i> L.		+			+
14	<i>Helianthus tuberosus</i> L. x <i>Helianthus annuus</i> L.		+			+
15	<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench		+			
16	<i>Inula helenium</i> L.		+	+	+	+
17	<i>Lactuca sativa</i> L.					+
18	<i>Lactuca sativa</i> L. var. <i>angustana</i>					+
19	<i>Lactuca sativa</i> var. <i>longifolia</i> L.					+
20	<i>Matricaria recutita</i> L.		+			+
21	<i>Silphium integrifolium</i> Michx.		+			
22	<i>Silphium perfoliatum</i> L.		+			
23	<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.		+			
24	<i>Stevia rebaudiana</i> Bertoni		+			

Як бачимо з таблиці 3.2 ключова роль серед агентів-запилювачів належить представникам роду *Apis*. Так, за частотою згадування про випадки відвідування

досліджуваних екземплярів Asteraceae тими чи іншими комахами (не зважаючи на рід, вид, сорт, гібрид) бджоли зазначаються у ~79,2 % випадків від загальної кількості досліджуваних представників. На другому місці – мухи, які наводяться у ~45,8 % випадків, на третьому – джмелі (у ~8,3 % випадків), на останньому – осмії (у ~4,2 % випадків) (табл. 3.2; рис. 3.5).

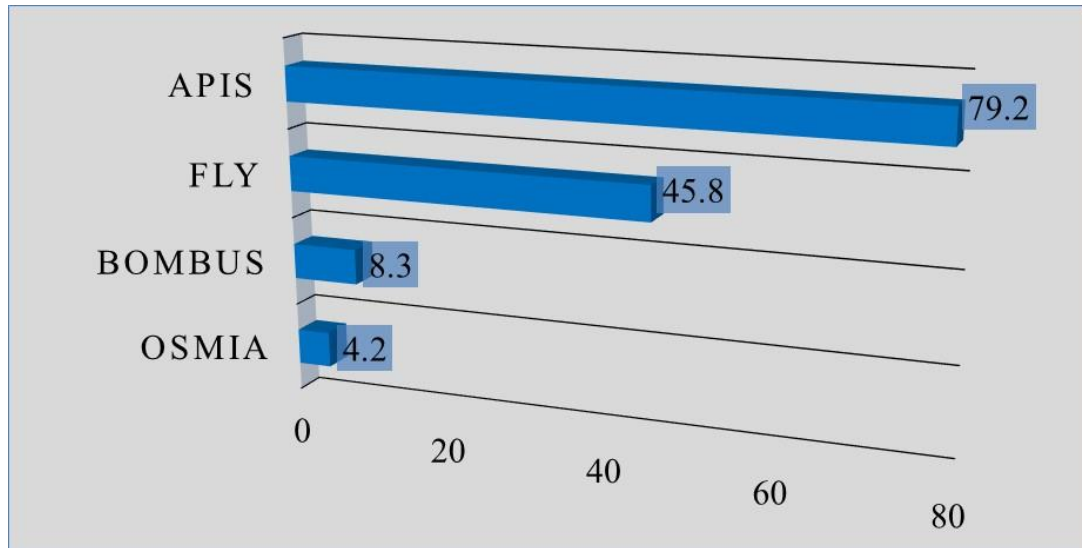


Рис. 3.5. Ентомофільний комплекс запилювачів
(за частотою згадування про випадки відвідування досліджуваних представників Asteraceae комахами в літературних джерелах)

Отож аналіз видового складу антофільного комплексу «рослина-запилювач» родини Asteraceae виявив, що за частотою їх відвідуваності комахи-запилювачі розміщуються у наступному рейтинговому ряді: Apis → Fly → Bombus → Osmia. Тобто бачимо, що у досліджуваних рослин Asteraceae немає чіткої прив'язки до конкретного агенту запилення, що вказує на відсутність виражених морфологічних чи фізіологічних пристосувань у будові квітки розглянутих екземплярів Asteraceae. Крім того, оскільки у квіткових рослин на приймочку маточки часто потрапляє пилок від різних потенційних донорів, і, щоб досягти зав'язі, проростає крізь приймочку, то материнська рослина-реципієнт має можливість «відбирати» пилок, залишаючи пилок з відносно менш

споріднених рослин-донорів. Тобто, такий відбір спрямований на сприяння алогамії, водночас уникаючи ендогамної депресії. Крім того, насіння може вибірково абортуватися, в залежності від спорідненості батьківських особин (Soares, 2017).

У досліджуваних представників сформувалися різні стратегії щодо реалізації «привертання уваги» комах-запилювачів. Так, наприклад, більшість сортів *Chrysanthemum* привертають увагу комах-запилювачів шляхом реалізації стратегії високої квіткової продуктивності (в діапазоні 470...680 суцвіть), що можливе через формування не 9 і більше квітконосів («Lipstic») та галуження генеративного пагону на I рівні (5 і більше одиниць або завдяки галуженню квітконосу на II рівні по 4-5 одиниць («Ромашкове поле», «Violet Baby») (Чипиляк, Коршиков, Лінкевич, 2020).

Часто перехреснозапильність, зокрема бджолозапилення, сприяє здійсненню не лише таких важливих функцій як запліднення чи статеве розмноження, а й приносить «побічну» користь, наприклад, збір меду та апіпродукції. Тут можна згадати про *Carthamus tinctorius* L. як про перехреснозапильну рослину, зокрема бджолозапильну, з якої за сприятливих умов бджоли можуть зібрати до 20-25 кг/га (Байдала, Мірзоева, 2023). *Silphium integrifolium* Michx. є рослиною-господарем і нектарником для багатьох видів бджіл, бабок та метеликів (Vilela et al., 2020). Окрім згаданих як медоносні рослини, що запилюються найчастіше бджолами, наводять також *Echinops sphaerocephalus* L., *Inula helenium* L., *Echinacea purpurea* (L.) Moench, а також рослини родів *Cichorium*, *Helianthus*.

Таким чином, аналіз способів і шляхів запилення у досліджуваних представників *Asteraceae* засвідчив про сумісність алогамії й автогамії з домінуванням перехресного способу запилення, що найчастіше реалізується шляхом ентомофілії завдяки агентам-запилювачам (серед яких провідне місце належить комахам роду *Apis*).

3.3. Сфери та напрями потенційного використання досліджуваних представників родини Asteraceae, внесених до Держреєстру України

Рослини родини Asteraceae є одними з найбільш досліджуваних і відомих ще з давніх часів, тому велика кількість представників цієї родини знайшла використання в різних сферах. Перш за все, найчастіше їх застосовують в медичній та с/г галузях. Адже багато рослин родини Айстрових є джерелом флавоноїдів, терпеноїдів, антоціанів, каротиноїдів; фенольних, жирних та органічних кислот, кумаринів, сапонінів, стеринів, дубильні речовини та ін., містяться низку важливих біологічно активних речовин, зокрема, інулін, пектин, арабіногалактани, полісахариди та ін., що виявляють широкий спектр терапевтичних ефектів. У с/г Айстрові використовуються як олійні, медоносні, овочеві та ін. культури, і в подальшому з них виготовляють продукти харчування, масла, субпродукти тощо. Досить активно рослини Asteraceae садять в декоративних цілях для прикраси парків, скверів, алей, садів, присадибних ділянок тощо. Очевидно, що важливу роль Складноцвіті відіграють у навколишньому природному середовищі. Адже, перш за все, вони є компонентом мережевого трофічного ланцюга біоценозів, виступаючи харчовою базою для гризунів, ссавців, птахів та комах-запилювачів. Втім є і «негативне значення» представників даної родини, оскільки серед них зустрічаються злісні бур'яни (Mohanta et al., 2023). Вочевидь, загалом, дана родина характеризується неоціненною роллю як для природи, так і для суспільства та потребує всебічного поглибленого вивчення потенційних можливостей їх використання.

Тому наступним напрямом нашої роботи став аналіз практичного використання досліджуваних представників родини Asteraceae. Опрацювавши низку науково-популярних інформаційних джерел, а також ознайомившись з відомостями Держреєстру, нами узагальнено сфери і напрямки практичного потенційного використання досліджуваних рослин чи їх продукції (табл. 3.3, рис. 3.6).

Таблиця 3.3

**Сфери та напрями потенційного використання досліджуваних
представників родини Asteraceae, внесених до Держреєстру України**

№ з/п	Представники	Відомості Держреєстру	Інші довідкові інформаційні джерела
1	<i>Artemisia dracunculus</i> L.	спц	тонізуючий, бактерицидний, протицинготний, протигельмінтний і сечогінний засіб; для профілактики, протизастудний і лікування авітамінозу; зелень надає бадьорості, нормалізує артеріальний тиск, роботу нервової і серцево-судинної с-м, стимулює секрецію шлункового соку, покращує метаболізм (зокрема, ліпідний і холестериновий обмін) та імунітет; у народі використовують при лікуванні хронічної мігрені, затяжних депресій, зубного болю, потенції, безсоння
2	<i>Bidens tripartita</i> L.	лік	ефірні масла містять поліацитилени, які володіють бактерицидними, фунгіцидними, протизапальними, протималарійними, протираковими ефектами
3	<i>Callistephus chinensis</i> (L.) Nees	-	у декоративному садівництві
4	<i>Carthamus tinctorius</i> L.	олн	з пелюсток отримують барвник, з насіння – олію, яка використовується в медичних, косметичних цілях та при виготовленні харчової продукції
5	<i>Chrysanthemum</i> L.	озл., зріз	завдяки різноманітності квітів та кущів, часто використовують у декоративному садівництві
6	<i>Chrysanthemum x hortorum</i> Bailey	озл., зріз	завдяки різноманітності квітів та кущів, часто використовують у декоративному садівництві
7	<i>Cichorium endivia</i> L.	свж	листя споживають у свіжому вигляді; містить багато вітаміну С та каротину
8	<i>Cichorium intybus</i> L.	свж	поліфункціональна господарсько цінна рослина; цінний медонос; коріння використовуються в якості заміни кави, а листя споживають у свіжому вигляді
9	<i>Dahlia</i> Cav.	дкр., озл., зріз	в декоративному садівництві
10	<i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench	лік, мед, фарм	цінна лікарська, медоносна, ефіроолійна, декоративна рослина
11	<i>Echinops sphaerocephalus</i> L.	-	виділяє нектар за будь-якої погоди, тому часто культивують біля бджолиних пасік, на непридатних для обробітку ділянках; насіння містить алкалоїд ехінопсин, яких стимулює нервову, м'язову та серцево-судинну систему,

			підвищує артеріальний тиск, знижує втомленість, слабкість, головний біль, відновлює апетит і сон; передозування, навпаки, призводить до зниження артеріального тиску та судомів
12	<i>Helianthus annuus</i> L.	олн	як ефіроолійна, медоносна, харчова і декоративна культура; в медицині як протиревматичний, сечогінний, антипсоріатичний, відхаркувальний засіб
13	<i>Helianthus tuberosus</i> L.	олн	як харчова культура; є чудовим джерелом біомаси; у народній медицині як сечогінний, сперматогенетичний, жовчогінний, шлунковий і тонізуючий засіб
14	<i>Helianthus tuberosus</i> L.x <i>Helianthus annuus</i> L.	олн	як кормова і декоративна культура
15	<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	лік	в медичних цілях при атеросклерозі, порушеннях ліпідного обміну, ожирінні, цукровому діабеті, захворюваннях жовчовивідної системи, при ішемічній хворобі серця...; квіти також використовують від молі, і для отримання жовтого барвника
16	<i>Inula helenium</i> L.	лік	як лікарський препарат; ароматизатор; для отримання синього барвника
17	<i>Lactuca sativa</i> L.	свж., сал	як лікарський та протигельмінтний препарат; листя споживають у свіжому вигляді;
18	<i>Lactuca sativa</i> L. var. <i>angustana</i>	свж., сал	як лікарський антиспазматичний, відхаркувальний, протигельмінтний седативний засіб; листя споживають у свіжому вигляді;
19	<i>Lactuca sativa</i> var. <i>longifolia</i> L.	свж., сал	як спазмолітичний, травний, сечогінний, наркотичний, гіпнотичний та седативний засіб; протигельмінтний
20	<i>Matricaria recutita</i> L.	лік	як лікарський препарат і есенціальний засіб; барвник; репелент;
21	<i>Silphium integrifolium</i> Michx.	сил	олійна культура; як лікарський засіб (антиспазматичний; гепатопротекторний, потогінний; стимулюючий, тонізуючий)
22	<i>Silphium perfoliatum</i> L.	сил	енергетична, медоносна, лікарська рослина
23	<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	лік., х	олійна, харчова і лікарська культура (виявляє в'язучий, потогінний; гепатопротекторний, жовчогінний; сечогінний, тонізуючий гомеопатичний ефекти); як біодобриво.
24	<i>Stevia rebaudiana</i> Berton	лік., х	харчова і лікарська культура (при гіпоглікемії)

Примітка: тут і подалі: олн – олійний, х – харчовий, сил – силосний, свж – споживання у свіжому вигляді, озл – озеленення, спц – спеція, дкр – декоративне оформлення, лік – лікарський, мед – медонос, фарм - фармацевтична промисловість

Узагальнюючи таблицю 3.3, можна сказати, що розглянуті види за частотою згадування можливих варіантів їх використання (рис. 3.6), згадуються у лікарських цілях (у ~30 % випадків). Мова йде про такі рослини як *Matricaria recutita* L., *Echinacea purpurea* (L.) Moench, *Stevia rebaudiana* Bertoni, *Inula helenium* L., *Bidens tripartita* L., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Silybum marianum* (L.) Gaertn. На другому місці серед пріоритетних напрямів їх використання виявилось «споживання у свіжому вигляді» (наприклад, це усі представники родів *Lactuca* та *Cichorium*). Третю позицію зайняли олійні культури, а саме рослини роду *Helianthus* та *Carthamus tinctorius* L. Також серед розглянутих представників популярним є їх використання як декоративних екземплярів чи з метою озеленення, зрізування тощо. Це, наприклад, рослини родів *Chrysanthemum* L. чи *Dahlia* Cav.

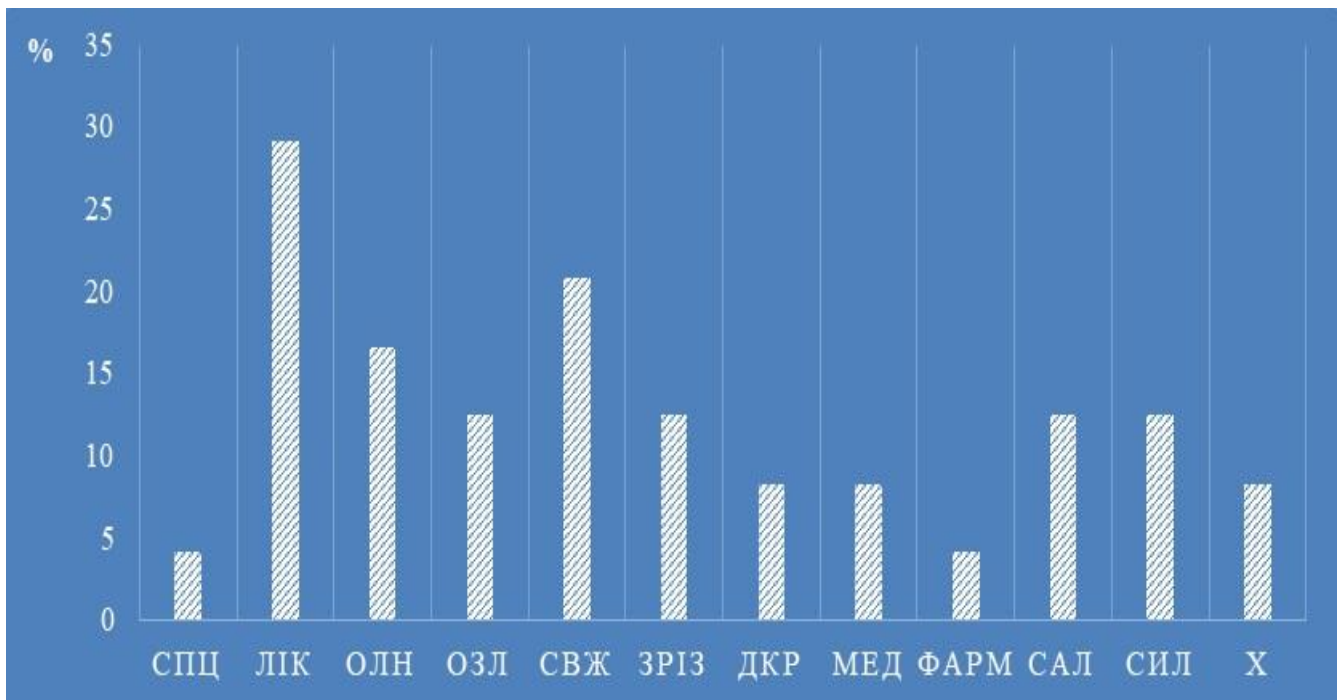


Рис. 3.6. Відсотковий розподіл потенційних варіантів використання досліджуваних представників Asteraceae, внесених до Держреєстру України, за різними напрямками та сферами їх реалізації, %

У науково-популярних довідкових джерелах розглянуті представники родини Asteraceae згадуються у наступних аспектах (подекуди й дещо відмінних від відомостей, зазначених у табл. 3.3):

- пелюстки квітів *Dahlia* Cav. використовують у салатах; відварений бульбокорінь споживають як овоч, що має гіркий смак, натомість екстракт бульби (відомий під назвою «дакопа») має солодкий смак і використовується як напій чи ароматизатор; у корінні міститься інулін, який не засвоюється організмом, але може перетворюватися у фруктозу (має солодкий присмак), яку дозволено для вживання діабетиками; з насінневих головок та й самих квітів отримують помаранчевий барвник (Берідза, Ковальчук, 2019; Циганська, 2020);

- рослини роду *Cichorium* L. (культивуються як кореневі, листові культури, ендивій і ескаріол) збагачені каротином, фолієвою, пектиновою та аскорбіновою кислотами, калієм, залізом, містять БАР (інулін – полісахарид, що використовується як замітник цукру і крохмалю при діабеті; антибін – глікозид, що покращує роботу серцево-судинної системи та органів ШКТ).

- *Echinacea purpurea* (L.) Moench культивують як цінну кормову (білкову), лікарську, декоративну культуру (останнє практикується у групових і поодиноких посадках у клумбах, квітниках, рабатках, альпійських гірках тощо).

- рослини роду *Helianthus* L. є цінними олійними культурами, олію яких використовують як безпосередньо (споживають у свіжому вигляді, є цінним харчовим дієтичним продуктом), так і опосередковано, піддаючи подальшій обробці для виготовлення мила, фарб, лаків, лінолеуму тощо; також соняшник є цінною медоносною культурою (з 1 га – 40-75 кг седу), препарати соняшника застосовують часто у народній медицині (як спазмолітичний та протималярійний засіб; олію як розчинник у лікуванні); різні частини рослин віднайшли своє застосування (так, стебла і макухи йдуть на корм худобі, насіння споживають в свіжому чи приготовленому вигляді, висушена серцевина горить як селітра, із золи отримують поташ, калій, селітру...) (Гавілей та ін., 2023);

- бульби *Helianthus tuberosus* L. їстівні, а рослину вирощують як кормову, технічну і харчову культуру (Гавілей та ін., 2023);

- гібрид *Heliantus tuberosus* × *Heliantus annuus* L. виявився чудової енергетичною, медоносною і кормовою рослиною; часто використовують в якості сировини для цукрової та крохмало-патокової промисловості, і для виробництва спирту, фруктози, інуліну... (Каленська та ін., 2022);

- *Inula helenium* L. є не лише відомою лікарською, фарбувальною рослиною, а й ефіроолійною, медоносною, харчовою і декоративною рослиною. Так, ефірна олія *Inula* L. містить біциклічні сесквітерпенові лактони і має протиглісні, фітонцидні, антисептичні, протизапальні властивості, які пов'язані з присутністю. Відвар кореневищ використовують як відхаркувальний, сечогінний та жовчогінний засіб, а також лікують бронхіальну астму, цукровий діабет, гастрити, виразки, малярію, туберкульоз, застуду, хвороби серця, нирок, виснаження, лихоманку, коросту, лишай, рани, жовтяницю, гіпертонію; екстракти з омани входять до низки відомих фітопрепаратів як індивідуальних, так і комплексних фітопрепаратів (напр., «Доктор Мом», «Бальзам Бітнера», «Тонзилгон Н», «Урофлукс», «Пектосол», «Бронховітол») (Єренко та ін., 2012).

- рослини *Helichrysum arenarium* (L.) Moench широко використовуються як лікарська, кормова, фарбувальна (з квітів отримують жовтий барвник), декоративна (на кам'яних гірках, клумбах) рослина, а також володіють фітонцидними й інсектицидними (проти молі) властивостями. Кошики цмину застосовують при хворобах печінки і жовчного міхура; вони містять антибіотик аренарин, що має бактерицидний ефект; рослини (до початку цвітіння) добре поїдають вівці, кози (Гудзенко, 2014);

- *Silybum marianum* (L.) Gaertn володіє лікувальними властивостями завдяки силімарину – біоактивній речовині, яка відновлює клітини печінки (виліковує гепатит і цироз печінки), покращує роботу ШКТ і серцево-судинної системи (знижує рівень холестерину в крові та артеріальний тиск), є корисною

для профілактики гастриту тощо; також може використовуватися і як декоративна рослина (Корнілова, 2015);

- *Cichorium intybus* L. відомий як замінник кави, для чого використовують його коріння; втім *C. intybus* є цінним медодаєм і пилкодаєм (за сприятливих умов медопродуктивність може досягати 100 кг/га; мед голубуватого кольору); цикорій слугує і кормовою базою для худоби на пасовищах, а також використовується у народній медицині (Минкін, 2024);

- *Matricaria recutita* L. впроваджена в промислове культивування на плантаціях лікарських рослин; також застосовується у парфумерній, косметичній галузях і при порцеляновому виробництві; втім ромашка лікарська часто зустрічається як бур'ян вздовж доріг, на полях, городах, пустирях, в садах тощо; на пасовищах поїдається худобою, але молоко набуває неприємного запаху (Складанюк, Маленко, 2016);

- *Silphium perfoliatum* L. – рослини різнобічного господарського використання: як кормова, медоносна, декоративна, силосна культура (на полях залишається багато післяжнивних і післяукісних решток цієї рослини і завдяки великій кількості вітамінів та низькому вмісту клітковини зелена маса силфію виступає цінною сировиною для заготівлі кормового вітамінізованого трав'яного борошна). *S. integrifolium integrifolium* Michx. культивується як олійна рослина та в якості корму для худоби. (Vilela et al., 2020);

- *Stevia rebaudiana* Bertoni – відома як «медова трава», з давня використовують у харчовій фармацевтичній промисловості як дієтичну добавку і цукрозамінник для діабетиків (не поступаючись таким цукрозамінникам як ксиліт, сорбіт, аспартам, сахарин), тривале вживання нормалізує АТ, підвищує імунітет, позитивно впливає на роботу серцево-судинної системи, знижує вміст холестерину, виводить з організму радіонукліди і шлаки; стевія володіє консервуючими, бактерицидними та фунгіцидними властивостями (Марчишин, Козачок, Гудзь, 2015).

ВИСНОВКИ

1. Встановлено, що у переліку «Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні» станом на 01.01.2024 р. наведено 24 представники родини Asteraceae, репрезентовані 4-ма підродинами, 17-ма родами, 20 видами, 2-ма гібридами та 2-ма сортами-синтетиками.
2. Аналіз способів і шляхів запилення досліджуваних представників Asteraceae засвідчив про переважання сумісності алогамії й автогамії з домінуванням перехресного способу запилення, що найчастіше реалізується шляхом ентомофілії, де ключове місце належить агентам-запилювачам роду *Apis* (зокрема, *Apis mellifera* L.).
3. Проаналізовано видовий склад антофільного комплексу «рослина-запилювач» та встановлено, що за частотою відвідуваності рослин родини Asteraceae комахи-запилювачі розміщуються у наступному рейтинговому ряді (у спадному порядку): *Apis* → *Fly* → *Bombus* → *Osmia*.
4. Розглянувши сфери та напрями потенційного використання досліджуваних представників Айстрових з'ясовано, що дані види найчастіше культивуються як лікарські, олійні, харчові, медоносні та декоративні культури.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Адамчук Л. О. Ефективне використання бджіл для запилення садів та ягідників : методичні рекомендації. Київ: СТ-Друк, 2020. 130 с.
2. Байдала В., Мірзоєва Т. Господарська цінність технічних нішевих культур і перспективи розвитку їхнього виробництва. *Економіка і управління бізнесом*. 2023. Vol. 14 (1). Р. 154–162.
3. Берідза О., Ковальчук І. Оцінка колекційного фонду рослин роду *Dahlia* Cav. у Кременецькому ботанічному саду. *Lesya Ukrainka Eastern European National Univ-ty Scientific Bulletin. Series: Biol. Sciences*. 2019. № 3 (387). С. 59–64.
4. Гавілей О., Панькова С., Полякова Л., Чорна Г. Поживний склад та поліфенольний профіль листя соняшнику однорічного (*Helianthus annuus* L.). *Вісник аграрної науки*. 2023. № 101 (4). С. 45–51.
5. Гудзенко А. В. Розроблення підходів до стандартизації цмину піщового (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.) в рослинних сумішах. *Фармацевтичний журнал*. 2014. № 6. С. 77–84.
6. Державний реєстр сортів рослин, придатних для поширення в Україні : веб-сайт. URL : [https://www.rivneprod.gov.ua/wp-content/uploads/2019/05/Derzhavnyj_reyestr-sortiv-roslyn-prydatnyh-dlya-poshyrennya-v-Ukrayini-\(дата звернення 16.04.2024\)](https://www.rivneprod.gov.ua/wp-content/uploads/2019/05/Derzhavnyj_reyestr-sortiv-roslyn-prydatnyh-dlya-poshyrennya-v-Ukrayini-(дата звернення 16.04.2024)).
7. Єренко О. К., Мазулін О. В., Смойловська Г. П., Гречана О. В., Мазулін Г. В. Вивчення компонентного складу ефірних олій з трави омани високого (*Inula helenium* L.), омани британського (*Inula Britannica* L.) флори України. *Фармацевтичний журнал*. 2012. № 4. С. 85–92.
8. Каленська С. М., Рахметов Д. Б., Новицька Н. В., Мокрієнко В. А., Гарбар Л. А., Юник А. В., ... & Пилипенко В. С. Енергетичні та сировинні рослинні ресурси. Київ НУБіП України, 2022. 274 с.
9. Комарова І.О., Євтушенко Е.О. Екологічна структура рослинних угруповань

- криворізького урбопромислового комплексу. *Екологічний вісник Криворіжжя*. 2021. Вип. 6. С. 106–118.
10. Корнілова Н. А. Агроекологічне обґрунтування формування декоративних та оздоровчих фітокомплексів із використанням лікарських рослин. *Фізіологія рослин і генетика*. 2015. № 47 (3). С. 244–252.
 11. Лещук Н., Коховська І., Башкатова О., Дидів О., Дидів І. Особливості ідентифікації сортів *Lactuca sativa* L. var. *angustana* jrish. *Вісник Львівського національного аграрного університету. Агрономія*. 2019. № 1 (23). С. 119–123.
 12. Марчишин С. М., Козачок С. С., Гудзь Н. А. Леткі сполуки стевії (*Stevia rebaudiana* Bertoni). *Фармацевтичний журнал*. 2015. № 1 (3). С. 58–63.
 13. Минкін М. В. Цикорій коренеплідний в Україні – від вивчення до освоєння. *Науковий тиждень у Крутах – 2024: матеріали VIII Міжнародної науково-практичної конференції (у рамках IX наукового форуму (13-14 березня 2024 р., с. Крути, Чернігівська обл.)*. С. 134–140.
 14. Поспелов С. В. Особливості розвитку суцвіть і цвітіння ехінацеї пурпурової (*Echinacea purpurea* (L.) Moench) та ехінацеї блідої (*Echinacea pallida* Nutt.) в Лісостепу України. *Scientific Progress & Innovations*. 2012. № 1 (3). С. 35–43.
 15. Складанюк А. О., Маленко Я. В. Особливості таксономічного складу та будови квіток найбільш поширених рослин паркової зони смт. Нововоронцовка. *Екологічний вісник Криворіжжя*. 2016. № 2. С. 101–106. <https://doi.org/10.31812/ecobulletinkrd.v2i0.6794>
 16. Циганська О. І. Характеристика сортів роду *Dahlia* cav., що досліджуються в умовах архітектурно-експозиційної ділянки ВНАУ. *Напрями досліджень в аграрній науці: стан та перспективи: мат. всеукр. наук.-практ. конф. Вінниця, 2020*. С. 4–7.
 17. Чайка В., Лісовий М., Мінайло Н. Еколого-економічна оцінка екосистемних послуг на прикладі комах-запілювачів. *Біологічні системи: теорія та інновації*. 2021. Том 12, вип. 2. С. 17–23.

- 18.Черній М. Світовий ринок овочевих рослин родини (Asteraceae Dumort) та проблеми екологічних особливостей сьогодення. Збірник матеріалів Міжнародної конференції. Тернопіль, 2024. Вип. 1. С. 133–135.
- 19.Чипиляк Т. Ф., Коршиков І. І., Лінкевич О. О. Декоративність хризантеми гібридної (*Chrysanthemum* × *hortorum* Bailey) в умовах степового Придніпров'я. *Екологічні науки*. 2020. № 4 (31). С. 188–192.
- 20.Шевченко В. О., Маленко Я. В. Суцвіття як особливий тип пагонових систем. *Екологічний вісник Криворіжжя*. 2016. № 2. С. 106–111.
<https://doi.org/10.31812/ecobulletinkrd.v2i0.6797>
- 21.Шиндер О. І. Таксономічний комплекс *Centaurea stoebe* sl (Asteraceae) у флорі України. Вид у біології: теорія та практика: збірник наукових праць. Київ, 2021. С. 237–251.
- 22.Alpuente N., Miranda M. A., Cursach J. Pollination biology of *Aristolochia bianorii* Sennen & Pau: promoting cross-pollination but assuring reproductive success in island ecosystems. *Plant Biology*. 2023. Vol. 25 (2). P. 296–307.
- 23.Arroyo-Correa B., Bartomeus I., Jordano P. Individual-based plant–pollinator networks are structured by phenotypic and microsite plant traits. *Journal of Ecology*. 2021. Vol. 109 (8). P. 2832–2844.
- 24.Barrett S. Sexual interference of the floral kind. *Heredity*. 2022. Vol. 88. P. 154–159.
- 25.Bartomeus I., Gravel D., Tylianakis J. M., Aizen M. A., Dickie I. A., Bernard-Verdier M. A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology*. 2016. Vol. 30 (12). P. 1894–1903. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12666>
- 26.Chamberlain S. A., Bronstein J. L., Rudgers J. A. How context dependent are species interactions? *Ecology Letters*. 2014. Vol. 17 (7). P. 881–890.
<https://doi.org/10.1111/ele.12279>
- 27.de Santiago-Hernandez M. H., Marten-Rodriguez S., Lopezaraiza-Mikel M., Oyama K., González-Rodríguez A., Quesada M. The role of pollination

- effectiveness on the attributes of interaction networks: from floral visitation to plant fitness. *Ecology*. 2019. Vol. 100 (10). e02803.
28. Dupont Y. L., Trøjelsgaard K., Hagen M., Henriksen M. V., Olesen J. M., Pedersen N. M., Kissling W. D. Spatial structure of an individual-based plant–pollinator network. *Oikos*. 2014. Vol. 123 (11). P. 1301–1310. <https://doi.org/10.1111/oik.014>
 29. Edwards CE, Weinig C. The quantitative-genetic and QTL architecture of trait integration and modularity in *Brassica rapa* across simulated seasonal settings. *Heredity*. 2011. Vol. 106. P. 661–677. (doi:10.1038/hdy.2010.103).
 30. Gillies ACM, Cubas P, Coen ES, Abbott RJ. Making rays in the Asteraceae: genetics and evolution of radiate and discoid flower heads. In: Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA, editors. *Developmental genetics and plant evolution*. London: Taylor & Francis. 2022. P. 233–246.
 31. Gomez J. M., Perfectti F. Fitness consequences of centrality in mutualistic individual-based networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012. Vol. 279 (1734). P. 1754–1760.
 32. Gomez J. M., Muñoz-Pajares A. J., Abdelaziz M., Lorite J., Perfectti F. Evolution of pollination niches and floral divergence in the generalist plant *Erysimum mediohispanicum*. *Annals of Botany*. 2014. Vol. 113 (2). P. 237–249.
 33. Gomez J.M, Perfectti F., Klingenberg C.P. The role of pollinator diversity in the evolution of corolla shape integration in a plant clade of general pollination. *Philosophical Papers of the Royal Society. Biological Sciences*. 2014. Vol. 369 (1649). P. 20130257.
 34. Herrera C.M., Cerda X., Garcia M.B., Guitian J., Medrano M., Rey P.J., Sanchez-Lafuente A.M. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *J. Evol. Biol.* 2022. Vol. 15. P. 108–121. doi:10.1046/j.1420-9101.2002.00365.x.
 35. Irwin J.A., Ashton P.A., Bretagnolle F., Abbott R.J. The long and the short of it: long-styled florets are associated with higher outcrossing rate in *Senecio vulgaris*

- and result from delayed self-pollen germination. *Plant Ecology & Diversity*. 2016. Vol. 9. P. 159–165.
36. Klingenberg C.P. Morphological integration and developmental modularity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2018. Vol. 39. P. 115–132.
 37. Leins P., Erbar C. Secondary pollen presentation syndromes of the Asterales – a phylogenetic perspective. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. 2016. Vol. 127. P. 83–103.
 38. Love J., Graham S. W., Irwin J. A., Ashton P. A., Bretagnolle F. Self-pollination, style length development and seed set in self-compatible Asteraceae: evidence from *Senecio vulgaris* L. *Plant ecology & diversity*. 2016. Vol. 9 (4). P. 371–379.
 39. Maad J. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. *Evolution*. 2020. Vol. 54. P. 112–123. doi:10.1111/j.0014-382.
 40. Mg D., Khan M. S., Kumar G., Udikeri A. Pollinator interaction with selected ‘weeds’ flora, Asteraceae, in the context of land use. *Oriental insects*. 2023. Vol. 57 (3). P. 935–950.
 41. Miguel M. F., Jordano P., Tabeni S., Campos C. M. Context-dependency and anthropogenic effects on individual plant–frugivore networks. *Oikos*. 2018. Vol. 127 (7). P. 1045–1059. <https://doi.org/10.1111/oik.04978>
 42. Mohanta Y. K., Mishra A. K., Nongbet A., Chakrabartty I., Mahanta S., Sarma B., ... & Panda S. K. Potential use of the Asteraceae family as a cure for diabetes: A review of ethnopharmacology to modern day drug and nutraceuticals developments. *Frontiers in Pharmacology*. 2023. Vol. 14. 1153600.
 43. Ordano M, Fornoni J, Boege K, Domínguez CA. The adaptive value of phenotypic floral integration. *New Phytol*. 2018. Vol. 179. P. 1183–1192. doi:10.1111/j.1469-
 44. Pigliucci M. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecol. Lett.* 2013. Vol. 6. P. 265–272. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00428.x.
 45. Rodríguez-Rodríguez M. C., Jordano P., Valido A. Hotspots of damage by antagonists shape the spatial structure of plant–pollinator interactions. *Ecology*.

2015. Vol. 96 (8). P. 2181–2191. <https://doi.org/10.1890/14-2467.1>
46. Rodríguez-Rodríguez M. C., Jordano P., Valido A. Functional consequences of plant–animal interactions along the mutualism-antagonism gradient. *Ecology*. 2017. Vol. 98 (5). P. 1266–1276. <https://doi.org/10.1002/ecy.1756>
47. Rosas-Guerrero V., Quesada M., Armbruster W.S., Perez-Barrales R., Smith S.D. Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution*. 2011. Vol. 65. P. 350–364. (doi:10.1111/j.1558-5646.2010.01140.x).
48. Soares N. C., Maruyama P. K., Staggemeier V. G., Morellato L. P. C., Araújo, M. S. The role of individual variation in flowering and pollination in the reproductive success of a crepuscular buzz-pollinated plant. *Annals of Botany*. 2021. Vol. 127 (2). P. 213–222. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa163>
49. Tur C., Olesen J. M., Traveset A. Increasing modularity when downscaling networks from species to individuals. *Oikos*. 2015. Vol. 124 (5). P. 581–592.
50. Valverde J. Generalización estructurada: Dinámica evolutiva a escala espacial fina en un sistema generalista (PhD diss.). Universidad de Granada. ISBN: 2017. 173 p.
51. Vilela A. E., Gonzalez-Paleo L., Ravetta D. A., Murrell E. G., Van Tassel D. L.. Balancing forage production, seed yield, and pest management in the perennial sunflower *Silphium integrifolium* (Asteraceae). *Agronomy*. 2020. Vol. 10 (10). P. 1471. doi:10.3390/agronomy10101471.
52. Weber A., Kolb A. Local plant density, pollination and trait-fitness relationships in a perennial herb. *Plant Biology*. 2013. Vol. 15 (2). P. 335–343. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00645.x>
53. Weis A. E. Direct and indirect assortative mating: A multivariate approach to plant flowering schedules. *Journal of Evolutionary Biology*. 2005. Vol. 18 (3). P. 536–546. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00891.x>
54. Yadav A., Singh S., Dhyan D., Ahuja P. A review on the improvement of stevia [*Stevia rebaudiana* (Bertoni)]. *Canad. j. of plant science*. 2011. Vol. 91 (1). P. 1–27.