

ОГЛЯД

УДК 582.635.3:595.7:591.557

**МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ РОСЛИН РОДУ *FICUS* L.  
(*MORACEAE*) У КОНТЕКСТІ ЇХНЬОЇ СИСТЕМАТИКИ ТА  
ВЗАЄМОВІДНОСИН ІЗ КОМАХАМИ**

**Є. Сосновський**

*Львівський національний університет імені Івана Франка, Ботанічний сад  
вул. Черемшину, 44, Львів 79014, Україна  
e-mail: eugene\_biol@i.ua*

У статті наведено огляд досліджень, присвячених систематиці рослин роду *Ficus*, особливостям їхньої морфології та взаємовідносин із комахами. Проаналізовано важливість міроморфологічних і анатомічних параметрів вегетативних органів фікусів як діагностичних ознак на рівні таксонів підродового рангу. Зроблено спробу віднайти зв'язок між специфічністю комах-консортів рослин роду *Ficus* і морфолого-анатомічними параметрами останніх, а також їхньою систематикою. Показано існування такого зв'язку для комах-запилювачів фікусів, які мутуалістично пов'язані зі своїми рослинами-господарями. Поряд із цим, нестача фактичних даних на сьогоднішній час не дає змоги виявити подібні зв'язки для комах-фітофагів, асоційованих із вегетативними органами фікусів.

*Ключові слова:* систематика фікусів, діагностичні ознаки, міроморфологія, угруповання комах-фітофагів, специфічність.

Рід *Ficus* (*Moraceae*) є одним із найчисленніших серед покритонасінних рослин і охоплює близько 750 видів, поширених у тропічному та субтропічному поясах усіх континентів [11]. Центром поширення роду є Азійсько-Австралійський регіон, який охоплює материкову й островну частину Південно-Східної Азії, Індонезію, Австралію та прилеглі острови Тихого океану (Нова Каледонія, Вануату). У цьому регіоні трапляється близько 70% усіх видів фікусів. Решта видів розподілені майже порівну між Африкою з прилеглими островами Індійського океану та Південною й Центральною Америкою [11, 13, 24].

Велике різноманіття морфологічних ознак і стратегій росту фікусів, поєднане зі видовим багатством роду і пантропічним типом ареалу, робить ці рослини важливим компонентом тропічних лісових біоценозів як із флористичної точки зору, так і з екологічної. Фікуси вважаються ключовим ресурсом для рослиноїдних тварин тропічних лісів, включаючи членистоногих [9, 100, 105]. Поряд із цим, широке впровадження фікусів у культуру як декоративних або господарсько-цінних рослин і, як наслідок, їхня натуралізація у нових регіонах [74] призвели до значного поширення роду за межі його природного ареалу, зростання морфологічної мінливості його представників та включення нових видів організмів у консортивні зв'язки цих рослин.

Морфологічні дослідження рослин роду *Ficus* мають давню історію, упродовж якої мотивом для таких досліджень були як таксономічні опрацювання флор різних регіонів, вивчення екологічних особливостей цих рослин і взаємовідносин з іншими організмами, так і з'ясування їхніх властивостей, які є потенційно корисними для людини. Морфологічні особливості фікусів досліджували на різних рівнях організації – від молекулярного до організмowego, з урахуванням питань їхньої фізіології та біохімії [3, 33, 63, 86, 101, 114].

цитології та генетики [31, 49], морфогенезу органів і їхніх структурних компонентів [32, 39, 47, 54, 62, 73, 97, 112], екоморфології [5, 28, 38, 50], репродуктивної біології [54, 69, 86, 113], екології поширення [100], систематики [41, 86, 107], а також прикладного значення у різних галузях господарства [1, 2, 4, 6, 82, 91, 101] тощо. Крім того, проводилася також низка досліджень з екології угруповань комах-фітофагів на рослинах роду *Ficus*, які, серед іншого, включали аналіз морфологічних параметрів рослин і їхнього впливу на структуру угруповань і харчову поведінку цих фітофагів [8, 9, 116], а також аналіз структурних видозмін вегетативних органів рослин під впливом діяльності фітофагів [40]. У даній роботі зроблено спробу проаналізувати на основі літературних даних взаємозв'язок систематики рослин роду *Ficus*, їхніх морфологічних ознак і спеціалізації комах-консортиєв цих рослин з метою встановити тенденції та ступінь його вираженості й потенційні можливості використання. Слід наголосити, що під терміном «морфологічні ознаки» у даній статті розуміються як зовнішні макро- і мікрморфологічні параметри рослин, так і особливості їхньої анатомічної будови.

### **1. Історія систематики роду *Ficus* із наголосом на ознаки, на яких базувалися його класифікації**

На основі огляду опублікованих робіт можна зробити висновок, що основний напрям досліджень структурної організації рослин роду *Ficus* пов'язаний саме з їхньою системою. На нашу думку, для цього є декілька причин. По-перше, систематика фікусів, як і будь-яких інших рослин, базується перш за все на морфологічних ознаках. По-друге, високий ступінь поліморфізму фікусів, виявлений у ході історії досліджень роду, призвів до (1) суперечливості різних підходів до його класифікації на основі відмінних систематичних ознак, (2) актуальності з'ясування філогенії роду й обґрунтування виділення конкретних таксонів та (3) потреби виокремлення низки легкоживаних систематичних ознак рослин для розпізнавання цих таксонів. Існували різні підходи до класифікації роду *Ficus*, які базувалися як на морфологічних ознаках вегетативних органів рослин, так і на морфофункціональних особливостях їхнього запилення. В окремих системах класифікація фікусів розглядалась у тісному взаємозв'язку з класифікацією їхніх комах-запилювачів. Загалом, з точки зору морфології рослин, можна сказати, що упродовж історії систематики роду *Ficus* комплекс ознак, які використовувалися для виділення його надвидових таксонів, послідовно змінювався від суто вегетативних макроскопічних до суто генеративних та, у кінцевому рахунку, їхнього поєднання з урахуванням деяких мікроанатомічних параметрів.

Найбільш рання валідна згадка роду *Ficus* міститься у другому томі праці К. Ліннея «Species plantarum» [66]. У ній наводиться короткий опис кількох видів фікусів, які розрізняються, перш за все, за формою листової пластинки; відзначається також зовнішній вигляд плодів, а у деяких видів – наявність додаткових коренів і форма росту. Однак про наявність уже на той час відомостей щодо будови та розташування квіток різного типу у рослин фікусів свідчить хоча б той факт, що К. Лінней відносить цей рід до класу полігамних рослин, зокрема групи Polyoesia [66], або Trioesia [67]. Опис роду *Ficus* загалом, хоча й досить поверхневий, вперше трапляється у п'ятому виданні «Genera plantarum» [67], де автор і наводить короткі дані стосовно будови квітки цих рослин. Першу спробу класифікувати рід *Ficus* зробив К. Тунберг [106]. Взавши за основу форму листової пластинки, він виділив дві групи фікусів – із роздільною (включала 3 види) та нероздільною (24 види) пластинкою. Крім того, у праці автор досить детально розглянув будову квітки та сиконія як сукупність ознак, характерних для роду *Ficus* у цілому.

Саме на ознаках генеративних органів рослин базувалася система Г. Гаспартіні [45, 46], який розділив рід *Ficus* на 10 окремих родів: *Ficus* Gasp., *Caprificus* Gasp., *Tenorea*

Gasp., *Urostigma* Gasp., *Macrophthalma* Gasp. (= *Visiania* Gasp.), *Cystogyne* Gasp., *Galoglychia* Gasp., *Covellia* Gasp., *Sycomorus* Gasp. та *Erythrogyne* Vis. Слід відзначити, що на той час кількість відомих видів фікусів значно зросла порівняно із такою за часів К. Тунберга. Ф. Міквел [71, 72], який прийняв концепцію Г. Гаспартіні, дещо модернізував його систему, об'єднав деякі роди та запропонував нові. Загалом, 7 родів він розділив на 3 групи невизначеного рангу залежно від наявності перигонія у квітках:

1. Усі квітки з перигонієм: роди *Urostigma* (Gasp.) Miq., *Pharmacosycea* Miq., *Pogonotrophe* Miq., *Sycomorus* (Gasp.) Miq., *Ficus* L.
2. Жіночі квітки позбавлені перигонія: рід *Covellia* (Gasp.) Miq.
3. Усі квітки голі: рід *Synoecia* Miq.

У межах родів автор виділяв групи на основі як будови генеративних органів, так і форми листків. Однак пізніше Ф. Міквел об'єднав усі зазначені роди в один рід *Ficus*, виділивши у ньому низку підродів [70].

Після цього упродовж тривалого часу не пропонувалося нових підходів до класифікації роду [11, 13, 24]. У другій половині ХХ ст. Е. Корнер [37], опрацювавши рід *Ficus* у флорі Азії й Австралазії, запропонував нову його класифікацію. У цій системі, як і в попередній, головною таксономічною ознакою була будова квітки, однак бралися до уваги також особливості сиконіїв, насінин, трихом, а також анатомічної будови листків (зокрема, розподіл цистолітів). Система включала 4 підроди: *Urostigma*, *Pharmacosycea*, *Sycomorus* і *Ficus*, які містили низку таксонів нижчого рангу (секція, підсекція, серія, підсерія). Саме цю класифікацію слід вважати базисом для розробки сучасної системи роду, оскільки остання значною мірою бере до уваги погляди Е. Корнера та, фактично, є результатом доопрацювання фікусів Австрало-Азійського регіону як центру їхнього видового багатства [13, 24].

К. Берг розпочав свою роботу над родом *Ficus* із його опрацювання у флорі Африки та частково – неотропіків [11, 12, 25]. Недоліком Корнерівської класифікації він вважав нехтування макроморфологічними параметрами вегетативних органів рослин [11, 13, 24]. Крім того, К. Берг поставив на меті розробити систему, яка б відображала філогенетичний розвиток фікусів і, зокрема, їхньої системи запилення [11]. Оскільки на той час була вже відома висока видоспецифічність запилювачів-агаонід до фікусів-господарів [53], логічним було припустити можливість поєднання обидвох класифікацій (запилювачів і фікусів) для досягнення цієї мети. Саме це зробив, зокрема, Б. Рамірець [92], який дещо переробив вищезгадану систему Е. Корнера, співставивши таксони фікусів із родами комах-запилювачів і врахувавши морфологічні ознаки останніх, спосіб запилення й деякі морфофізіологічні особливості сиконіїв. Хоча ця класифікація і не набула широкого використання, погляди Б. Раміреца мали значний вплив на подальший розвиток систематики роду *Ficus*.

К. Берг [11], проаналізувавши морфологічні особливості й життєві форми фікусів, а також специфічність їхніх запилювачів, виділив у роді дві основні групи рослин: одна містила тільки однодомні види, інша – переважно дводомні, (гіно)дієційні. До першої він відніс підроди *Pharmacosycea* та *Urostigma* у розумінні Е. Корнера, до другої – *Ficus* і *Sycomorus*. При цьому К. Берг намагався обґрунтувати виділення підгруп на основі будови генеративних органів рослин, наявності специфічних запилювачів та враховуючи особливості будови листків і форм росту рослин [11].

Погляди К. Берга на систему роду *Ficus* остаточно сформувалися після опрацювання ним фікусів у флорі Малезійської флористичної області. Наслідком цього стало створення якісно нової класифікації роду, яку К. Берг спочатку виклав у серії статей [13–19], що передували головній його праці, опублікованій у співавторстві з Е. Корнером [24]. Ця

система є останньою на сьогодні та складається з 6-ти підродів, поділених на 19 секцій і 26 підсекцій (див. таблицю). У деяких таксонах К. Берг виділив неофіційні групи гіпотетично споріднених видів замість використання рангу серій і підсерій, як у системі Е. Корнера [22, 24]. У цій класифікації К. Берг певною мірою досягнув своєї мети щодо відображення філогенії фікусів, оскільки, за його словами, запропонована система перебуває у відповідності з таксономією комах-запилувачів і більш-менш узгоджується з даними молекулярно-генетичних аналізів [24]. Однак слід все ж таки додати, що більш сучасні дані [94-96] свідчать про парафілію усіх підродів у системі К. Берга, за винятком підроду *Sycidium*, хоча більшість секцій і визнаються монофілетичними.

За основу своєї класифікації К. Берг узяв морфологічні ознаки генеративних і вегетативних органів рослин. На рівні підродів велике значення має також географічний чинник [13, 24]. Таксономічного значення надається таким генеративним ознакам рослин, як будова оцвітчини та маточки, кількість і будова приквіток, тичинок і пістлодів у квітках, характер розташування тичинкових і безстатевих квіток у сиконіях, особливості остіолярного отвору сиконіїв, зовнішні макро- і мікрморфологічні ознаки сиконіїв, а також характер розташування останніх на пагоні рослини тощо. Серед ознак вегетативних органів рослин враховується характер розташування воскових залоз на листовій пластинці, ступінь опушення поверхні листків і стебла, морфологічні особливості прилистків, наявність і розміщення цистолітів у листках, а серед макропоказників – тип розташування листків на пагоні, форма листової пластинки та її краю, диморфізм листків, наявність адвентивних коренів, а також характер галуження пагонів і форма росту рослин. Наведені показники використовуються при виділенні таксонів різного рангу – від підродів до підсекцій і видів [11, 13–19, 24, 25].

У тісному зв'язку зі систематикою роду *Ficus* проводилися й екоморфологічні дослідження цих рослин. При описі таксонів різного рангу до уваги брали також характер життєвої форми рослин, яка іноді виступала досить вагомим (хоча і не основним) систематичним критерієм. Так, геміепіфітна життєва форма та здатність утворювати екстенсивну систему повітряних коренів вважаються атрибутами підроду *Urostigma*, хоча перша ознака трапляється також у деяких видів інших підродів. Ліаноподібна форма росту і функціональний диморфізм листків дають змогу із високим ступенем упевненості віднести рослину до підроду *Synoecia* [11, 13, 24]. Важливою систематичною ознакою деяких фікусів К. Берг вважав також галуження пагонів типу *Terminalia*, яке виникає унаслідок переривчастого (стрибкоподібного) симподіального росту [24].

Поза вищезгаданими авторами, таксономічне вивчення фікусів проводили чимало інших дослідників, зокрема, при опрацюванні роду в регіональних флорах різних територій, описі нових видів і спробах виділення таксонів різного рангу. Цілком природно, що такі дослідження базувалися на морфологічному аналізі рослин. Флористичні опрацювання різних регіонів, фактично, надали матеріал для досягнення видового багатства фікусів і створення сучасної системи роду. Таких досліджень проведено чимало і немає потреби окремо зупинятися на кожній праці з аналізом тих ознак, які використовувалися при описі тих чи інших таксонів. Так, лише для флори Африки та прилеглих островів можна нарахувати більше 50 праць по фікусах [25, 109, 111], для Центральної та Південної Америки – більше 60 [11, 12, 23, 84–86, 88], не кажучи вже про центр видового багатства роду – Південно-Східну Азію, Австралію та прилеглі острови [11, 21, 24, 30, 42, 61, 64, 79, 108, 117].

**2. Морфоструктурна організація вегетативних органів фікусів як комплекс діагностичних ознак**

Сучасна система роду *Ficus* L. за К. Бергом [13–19, 24]

| Підрід                                     | Секція   | Підсекція   |
|--|--|---|
| <i>Ficus</i>                               | <i>Ficus</i>   | <i>Ficus</i><br><i>Frutescentiae</i> Sata   |
|  | <i>Erioseycea</i> Miq.   | <i>Erioseycea</i> (Miq.) Corner<br><i>Auratae</i> (Corner) C.C. Berg  |
| <i>Synoecia</i> (Miq.) Miq.                | <i>Kissosycea</i> Miq.<br><i>Rhizocladus</i> Endl.   | –<br><i>Plagiostigma</i> (Miq.) C.C. Berg<br><i>Pogonotrophe</i> (Miq.) C.C. Berg<br><i>Punctulifoliae</i> Sata<br><i>Trichocarpeae</i> (Corner) C.C. Berg  |
| <i>Sycidium</i> (Miq.) Mildbr.<br>& Burret | <i>Sycidium</i> Miq.<br><i>Palaeomorphe</i> King   | –<br>–  |
| <i>Sycomorus</i> (Gasp.) Miq.              | <i>Sycomorus</i>   | <i>Sycomorus</i><br><i>Neomorphe</i> (King) C.C. Berg   |
|  | <i>Hemicardia</i> C.C. Berg<br><i>Adenosperma</i> Corner<br><i>Dammaropsis</i> (Warb.) C.C. Berg<br><i>Papuasyce</i> (Corner) C.C. Berg<br><i>Boscheria</i> (Teijsm. & de Vriese) –<br>C.C. Berg<br><i>Sycocarpus</i> Miq. | –<br>–<br>–<br>–<br>–<br>–<br>–<br><i>Sycocarpus</i><br><i>Macrostyla</i> Corner  |
| <i>Pharmacosycea</i> (Miq.)<br>Miq.        | <i>Pharmacosycea</i> (Miq.) Benth. &<br>Hook.f. <sup>1</sup><br><i>Oreoseycea</i> (Miq.) Miq.  | <i>Bergianae</i> Carvajal & Shabes<br><i>Petenenses</i> Carvajal & Shabes<br><i>Glandulosae</i> C.C. Berg<br><i>Pedunculatae</i> Sata   |
| <i>Urostigma</i> (Gasp.) Miq.              | <i>Americanae</i> Miq. <sup>2</sup><br><i>Urostigma</i> (Gasp.) Endl.<br><br><i>Stilpnophyllum</i> Endl.<br><br><i>Galoglychia</i> (Gasp.) Endl. <sup>3</sup>  | –<br><i>Urostigma</i> (Gasp.) C.C. Berg<br><i>Conosycea</i> (Miq.) C.C. Berg<br><i>Stilpnophyllum</i> (Endl.) C.C. Berg<br><i>Malvanthera</i> (Corner) C.C. Berg<br><i>Galoglychia</i> (Gasp.) Endl.<br><i>Platyphyllae</i> (Mildbr. & Burret) C.C. Berg<br><i>Chlamydodora</i> (Mildbr. & Burret) C.C. Berg<br><i>Crassicostae</i> (Mildbr. & Burret) C.C. Berg<br><i>Cyathistipulae</i> (Mildbr. & Burret) C.C. Berg<br><i>Caulocarpae</i> (Mildbr. & Burret) C.C. Berg |

**Приміткм.** <sup>1</sup> Згідно із [20]; <sup>2</sup> згідно із [11]; <sup>3</sup> згідно із [10].

Низка морфологічних досліджень роду *Ficus* стосувалася вивчення мікроструктури листків з метою встановлення ознак рослин, які мають діагностичне значення та слугували б ефективними критеріями для розпізнавання окремих таксонів на основі вегетативних структур і розробки легкоживаних ідентифікаційних ключів. Значення мікоморфологічних і анатомічних параметрів листків фікусів для таксономії вперше продемонстрував О. Реннер [93]. Проаналізувавши епідерму й анатомічні особливості листка різних представників родини *Moraceae*, він виділив низку ознак, які відрізняють рід *Ficus* від інших родів цієї родини, а також окремі види та надвидові таксони фікусів, прийняті на той час. Більш детальне дослідження анатомічної будови листка фікусів провів Дж. Філпott [87], однак таксономічний аспект у його праці був незначним. Головна увага приділялася особливостям будови та співвідношення різних тканин листка у фікусів різних видів і екоморфотипів (мезоморфні та ксероморфні види) з наголосом на їхнє функціональне навантаження.

Ціла низка праць із морфології й анатомії листка присвячена африканським видам фікусів. Так, Дж. В. ван Греунінг зі співавторами [110] побудували ідентифікаційний ключ видів, використавши для цього такі ознаки, як кількість шарів епідерми та стовпчастої

паренхіми, характер розташування та розмір замикаючих клітин продихів порівняно з основними клітинами епідерми, розташування клітин-літоцистів, тип губчастої паренхіми, наявність трихом тощо. Однак авторам не вдалося чітко показати діагностичне значення таких показників на рівні надвидових таксонів фікусів. Втім, це могло бути наслідком того, що окремі таксони були представлені у дослідженні невеликою кількістю видів.

Ґрунтовне дослідження морфологічних ознак африканських видів фікусів провели у Нігерії, де встановили низку параметрів, які є стабільними у межах певних таксономічних груп цих рослин або мінливими залежно від екологічних чинників [102–104]. Для виявлення таксономічних ознак рослин автори аналізували як макроскопічні параметри листків і сиконіїв (довжина та ширина листка, листкової пластинки, сиконія, довжина черешка і ніжки сиконія та їхні співвідношення), так і мікроструктурні ознаки листків (кількість епідермальних шарів і форма їхніх клітин, наявність і тип трихом і воскового шару, тип і розміри продихів, наявність гідатод, кількість шарів стовпчастої паренхіми, особливості провідних пучків тощо). За словами авторів [102], результати аналізу макропоказників добре узгоджуються із класифікаціями роду за Е. Корнером [37], Б. Рамірецом [92] і К. Бергом [11], за винятком деяких розбіжностей на рівні підсекцій. Стосовно мікроскопічних ознак, діагностичне значення більшості поверхневих структур листка виявилось невеликим [104], і в основу ідентифікаційного ключа видів фікусів були покладені переважно особливості анатомічної будови їхніх листків [103]. Важливість анатомічної будови листка фікусів як комплексу діагностичних ознак була також проілюстрована на прикладі будови провідних пучків у черешках листків американських видів фікусів [29].

Однак слід відзначити наявність розбіжностей цих даних із результатами низки інших подібних досліджень. Так, на основі аналізу макроморфологічних параметрів і жилкування листків фікусів, особливостей їхнього розташування на пагоні дослідники з Єгипту не виявили зв'язку цих показників із традиційною на той час класифікацією роду за Е. Корнером [68]. У свою чергу, дослідження, проведені на фікусах в оранжерейній культурі ботанічного саду в Польщі [59], свідчать про вагому роль саме епідермальних мікроструктур як діагностичних ознак на рівні видів і підвидових таксонів, хоча для розпізнавання підродів цих рослин такі показники є менш суттєвими, що в цілому узгоджується із даними деяких вищезгаданих досліджень [110]. Значно відрізняються у цьому зв'язку більш сучасні дані [80, 81], які показують наявність чітких відмінностей між окремими підродами, секціями та підсекціями африканських фікусів, згідно з класифікацією роду за К. Бергом [11], у структурі епідерми листка. Слід додати, що подібні висновки також були отримані у деяких сучасних [57] і більш ранніх дослідженнях [7].

Таким чином, як видно із проведеного нами огляду, дані щодо таксономічного та діагностичного значення мікрморфологічних і анатомічних параметрів листка у роді *Ficus* є досить суперечливими, хоча й відображають певні відмінності між окремими таксонами цих рослин. Поряд із цим варто наголосити, що у всіх зазначених вище дослідженнях автори спиралися на класифікації роду, які передували сучасній, запропонованій К. Бергом у "Flora Malesiana" [24], хоча і мали з нею багато спільного. В останній праці К. Берг дав певною мірою узагальнення будови листка й різноманітності епідермальних структур фікусів, спираючись вже на свою систему роду. Діагностичне значення у ній присвоюється, зокрема, залозистим трихомам, які розділено на декілька морфотипів, що притаманні певним таксонам фікусів. Іншими ознаками, що мають діагностичне значення на рівні надвидових таксонів, є наявність септованих незалозистих трихом, а також U-подібного, замкненого або трабекулярного типу обкладки провідних пучків. Значна увага приділяється типам роз-

ташування цистолітів у листках, зокрема їхній наявності в абаксіальній чи адаксіальній епідермі або повній їх відсутності. Є ще низка таких ознак, проте у більшості випадків все ж таки не простежується чіткої закономірності щодо приналежності окремих ознак будови листка конкретним таксонам фікусів, і завжди можливі певні винятки. Отже, можна зробити висновок, що хоча мікроструктурні параметри листка і включають цілу низку важливих діагностичних ознак у межах роду *Ficus*, але при розмежуванні надвидових таксонів їх слід використовувати у комплексі з іншими показниками, зокрема макроморфологічними особливостями вегетативних і генеративних органів рослин, будовою сиконіїв і квітки тощо.

Окрім будови листків і генеративних структур рослин, які є основними постачальниками діагностичних ознак для розмежування таксонів різного рангу [80], численні дослідження показують важливу роль у цьому анатомії деревини [48]. Щодо рослин роду *Ficus*, то більшість досліджень з цього питання охоплювали тільки окремі види, зокрема, при порівнянні будови їхньої деревини або окремих структур з такою у інших рослин певної регіональної флори [48]. Поряд із цим, деякі дослідники показали високий ступінь одноманітності будови деревини у межах роду *Ficus* та, з іншого боку, її специфічності у межах родини *Moraceae*, що, у свою чергу, слугує додатковим критерієм для виокремлення цього роду з-поміж інших представників зазначеної родини [24, 56, 60].

### 3. Морфологічні ознаки фікусів у контексті взаємовідносин рослин із комахами

Одним із основних напрямів досліджень рослин роду *Ficus*, крім систематики, є особливості їхніх взаємовідносин із комахами – як запилювачами, так і фітофагами. У цьому контексті важливе місце посідають морфолого-анатомічні особливості фікусів як рослин-господарів для зазначених груп комах, оскільки структура рослини, у поєднанні з її фізіолого-біохімічними особливостями, відображає комплекс її пристосувань для співіснування з іншими компонентами біоценозу та має значний вплив на функціонування угруповань асоційованих із нею організмів [26, 83].

Відмінною особливістю фікусів, завдяки якій цей рід привернув до себе увагу багатьох дослідників, є їхня унікальна система запилення, що передбачає облігатні мутуалістичні відносини рослин із комахами-запилювачами з родини *Agaonidae* (*Hymenoptera: Chalcidoidea*) та високий ступінь видової специфічності останніх [24, 53]. Суть зазначеного мутуалізму полягає у тому, що рослина надає комасі добре захищене місце для розмноження та розвитку, тоді як комаха, у свою чергу, забезпечує запилення шляхом перенесення пилку з квіток одного сиконія у квітки іншого [112]. Останнє неможливе за допомогою будь-яких інших способів, оскільки суцвіття фікусів (сиконій) повністю замкнене [113]. Самиця комахи, приваблена хімічними атрактантами сиконія, потрапляє усередину нього через спеціальний отвір (*ostiole*) і відкладає яйця у зав'язь маточкових квіток (т. зв. «галові квітки»), де згодом розвивається нове покоління цих комах. Досягнувши стадії імаго, вони виходять зі своїх галів, копулюють, збирають пилок (активно або пасивно) із тичинкових квіток, що розташовані поряд, та залишають сиконій у пошуках нових особин того ж виду фікуса, щоб розпочати цикл знову. При відкладанні яєць самицею пилок із її тіла потрапляє на приймочку інших сусідніх квіток («насінні квітки»), у яких довжина стовпчика маточки є більшою, ніж у галових квітках; у цих квітках розвиваються насінини [24, 25, 36]. Таким чином, для фікусів характерна гетеростилія: у галових квітках із коротким стовпчиком маточки розвиваються комахи, а насінні квітки з довгим стовпчиком, що не дає змоги самиці відкласти у них яйця, утворюють насінини. Однак повна гетеростилія розвинена лише у (гіно)дієційних видів фікусів, де насінні квітки містяться в одних сиконіях, а галові разом із тичинковими – в інших. У однодомних же видів усі типи квіток наявні в одному сиконії,

а довжина стовпчика маточки характеризується безперервною мінливістю (неповна гетеростилія). Окрім цього, для фікусів характерний досить тривалий проміжок часу між дозріванням маточок і пиляків (подовжена вторинна протогінія), оскільки процес запилення здійснюється особинами однієї генерації запилювачів, а збір пилку з пиляків – іншої з інтервалом у кілька тижнів або навіть місяців [24, 36, 53, 113].

З огляду на вищезазначене, проведені до цього часу анатомічні дослідження сиконіїв фікусів неодмінно мали торкатися питань не лише репродуктивної біології, фенології та систематики цих рослин, а й екології їхнього запилення та онтогенезу комах-запилювачів. При цьому зазначені питання розглядаються, як правило, у тісному взаємозв'язку [112]. Такі ознаки, як будова квітки, тип запилення (топоцентричне й етодинамічне) і таксономічна приналежність комах-запилювачів, як вже зазначалося, використовувались у різних класифікаціях роду *Ficus* [11, 37, 92]. Систематика запилювачів, у свою чергу, тісно пов'язана з їхніми морфологічними ознаками, які, як було встановлено, виявляють динаміку кореляційних зв'язків із будовою квіток, сиконія та способом запилення на філогенетичному рівні [36, 44, 55, 58, 115].

Дослідження будови квітки фікусів проводилися ще у першій половині XVIII ст. [89]. І. Гаспартіні [46] при вивченні будови сиконіїв описав розвиток усередині них комах *Cynips psenes* ex Linnaeo та пов'язані з цим процеси морфогенезу квіток фікуса-господаря. Упродовж років накопичувалися дані щодо будови сиконіїв різних видів фікусів, біологічних та екологічних особливостей комах-запилювачів, що, у свою чергу, мало вплив на формування уявлень про філогенетичні зв'язки як між фікусами та їхніми запилювачами, так і у межах самого роду *Ficus*. При цьому процес перенесення пилку та власне запилення квіток фікусів тривалий час залишався недослідженим, допоки не був описаний, починаючи з кінця 60-х років минулого століття [25]. Тоді ж був вивчений процес морфогенезу і дозрівання сиконіїв, розділений на декілька стадій, в основі яких, знову ж таки, лежать процеси дозрівання приймочки маточки у квітках, виділення атрактантів, запилення квіток і відкладання яєць запилювачами, розвиток насінин і комах та вихід останніх із сиконіїв, а також набуття сиконіями стану, необхідного для їхнього розповсюдження за допомогою плодючих тварин [43]. На сьогодні зібрано чималий за обсягом матеріал стосовно мутуалізму в системі «фікус-запилювач» і пов'язаних із цим питань морфофункціональної організації генеративних органів фікусів, про що свідчить низка праць, присвячених узагальненню усього масиву даних і виділенню основних тенденцій таких досліджень [24, 35, 36, 51–53]. Огляд публікацій із цієї тематики свідчить про зростання ролі методів філогенетичного аналізу при вивченні взаємозв'язків фікусів і асоційованих із ними запилювачів [55, 94–96, 115].

Упродовж історії досліджень структурної організації сиконіїв фікусів, їхнього внутрішнього середовища та мутуалістичних відносин із запилювачами було виявлено цілий комплекс інших організмів, що є ендопаразитами сиконіїв або трофічно з ними пов'язані. Найбільшу групу серед них, як виявилось, утворюють представники тієї самої родини перетинчастокрилих комах, до якої належать і запилювачі фікусів, а саме *Agaonidae*, та деяких споріднених родин [9, 24, 25, 36, 90]. Поза тим, була показана функціональна неоднорідність цієї групи, у межах якої виділилися три основні категорії паразитичних комах: галоутворювачі (відкладають яйця всередину зав'язі маточкових квіток і утворюють гали, подібно до запилювачів), інквіліни (їхні личинки живляться галами інших комах) і паразитоїди (їхні личинки розвиваються як ектопаразити личинок інших комах усередині сиконіїв). При цьому у багатьох галоутворювачів і всіх паразитоїдів самиця не проникає



всередину сиконія для відкладання яєць, а пронизує його стінку ззовні за допомогою довгого яйцекладу [24, 36, 43, 90]. Таким чином, личинки двох груп комах серед зазначених, як зрештою, і всіх запилювачів фікусів, є фітофагами, оскільки живляться тканинами сиконія, усередині якого розвиваються [9, 24, 25, 36]. Низка авторів проілюструвала функціонування іншої ланки комплексу асоційованих зі сиконіями організмів – хижаків, представлених личинками комах, які розвиваються всередині сиконіїв поряд із запилювачами та паразитами, а також видами, які живуть поза межами сиконіїв, але живляться представниками останніх, впливаючи, таким чином, на функціонування цілого комплексу [27, 34, 98].

Детальний огляд досліджень, присвячених вивченню фауни членистоногих-фітофагів, асоційованих із рослинами роду *Ficus*, був зроблений І. Бассетом зі співробітниками [9], які зібрали опубліковані дані майже по 2 000 видів членистоногих, що живляться на фікусах у всьому світі. Серед таксонів фітофагів, асоційованих зі сиконіями фікусів, за кількістю відомих видів значно переважала родина *Agaonidae*, що, ймовірно, було наслідком порівняно високого ступеня дослідженості фауни запилювачів і паразитів сиконіїв [9]. Поряд із цим, автори виділили низку інших функціональних груп фітофагів, асоційованих із вегетативними органами фікусів: сисні фітофаги (живляться клітинами мезофілу, флоєми або ксилеми), листогризучі фітофаги (вільноживучі, галоутворюючі та мінери), стеблові фітофаги (живляться живими тканинами стебла і гілок або ж пошкоджують стару деревину) та кореневі фітофаги [9]. На основі літературних даних автори також здійснили порівняння угруповань фітофагів на фікусах залежно від їхньої функціональної групи (порівнювали ступінь специфічності фітофагів) і географічного поширення (порівнювали видове багатство) [9].

При вивченні екології угруповань фітофагів на рослинах роду *Ficus* у Новій Гвінеї [8, 9, 65, 75–78] дослідники, серед іншого, торкалися питань впливу морфологічних параметрів вегетативних органів рослин на структуру угруповань і чисельність комах-фітофагів, які на них трапляються. Зокрема, брали до уваги такі морфологічні та морфологічні характеристики досліджуваних рослин, як ступінь опушення листків, інтенсивність витікання латексу з листків при їхньому відрізання, ритмічність продукування листків, а також швидкість їхнього росту, тобто період від розкриття бруньки до повного дозрівання листків [8]. Результати експериментів і спостережень показали, що два останні показники серед зазначених є найкращими предикторами видового багатства угруповань сисних і деяких листогризучих фітофагів. На думку авторів, такий зв'язок ґрунтується на тривалості періоду, упродовж якого для фітофагів є доступним високоякісний харчовий ресурс – молоді листки, а також на кількості цього ресурсу в конкретний період часу [8]. Слід зазначити, що молоді листки рослин часто розглядаються як високоякісна їжа для фітофагів з тієї причини, що транспорт поживних речовин у них є інтенсивнішим порівняно зі зрілими листками, а ступінь розвитку фізичних складників конституційної резистентності проти фітофагів є нижчим [8, 26, 83]. Поряд із цим, досить неочікуваною для самих дослідників виявилася відсутність впливу опушення листків на видове багатство фітофагів, хоча ця ознака, як відомо, може бути ефективним природним бар'єром проти таких організмів [8, 26].

Вплив мікроморфологічних параметрів листків рослин на структуру угруповань і чисельність особин комах-фітофагів був досить добре проілюстрований на прикладі природних угруповань рослин різного систематичного положення, які не включали рід *Ficus* [83, 99]. Так, дослідження австралійських вчених [83] показали наявність істотної кореляції між чисельністю комах-фітофагів різних функціональних груп і такими параметрами листків

рослин, як розмір і щільність розташування продохів, товщина листової пластинки та кутикули, наявність гіподерми, глибина залягання флоєми та ксилеми у провідних пучках, частка лігніфікованої площі провідних пучків, площа поверхні листків тощо. У той же час автори наголошують на унікальності подібних досліджень, оскільки більшість сучасних даних щодо залежності трофічної спеціалізації фітофагів від морфологічних параметрів рослин-господарів стосується певних конкретних видів як перших, так і других, і не охоплює їхні угруповання [83]. Беручи до уваги високий ступінь різноманітності морфологічних параметрів рослин роду *Ficus*, про що вже зазначалось у попередніх розділах цієї статті, фікуси можуть бути досить зручним об'єктом для таких досліджень. Крім того, широкий ареал роду дає змогу проводити подібні дослідження з урахуванням географічного фактора, тобто порівнювати дані, отримані з різних частин ареалу представників одного роду рослин, що може певною мірою пролити світло на ступінь поширення феномена залежності структури угруповань членистоногих-фітофагів від конкретних морфометричних параметрів рослин-господарів. Зрештою, вагоме значення багатьох мікро- та макроморфологічних характеристик фікусів як діагностичних ознак у межах підродових таксонів різного рангу надає потенційну можливість зафіксувати зв'язок між трофічною вибірковістю фітофагів і систематичним положенням рослин-господарів у межах роду *Ficus*. Це, у свою чергу, створює передумови для передбачення харчової поведінки фітофагів в угрупованнях рослин, які містять у своєму складі представників певних таксонів фікусів – як у природних місцезростаннях, так і за умов культури цих рослин.

При цьому слід, однак, пам'ятати про наявність певних обмежуючих чинників, які можуть частково або повністю знівелювати значення результатів таких досліджень. Наприклад, набір морфометричних параметрів рослин одного роду, які корелюють зі структурою угруповань членистоногих-фітофагів, що на них трапляються, може відрізнитися від такого у рослин інших родів або будь-яких таксономічних груп, наслідком чого буде відсутність глобального значення виявлених залежностей. З огляду на це, дослідження угруповань рослин, які складаються із представників різних таксонів, було би більш прийнятним. Щодо географічного фактора, різниця у кліматичних умовах і структурі біоти загалом між різними регіонами поширення одного роду рослин може мати визначальний вплив на кореляційні зв'язки між структурою угруповань фітофагів і параметрами рослин, від яких вона залежить [83]. Те саме стосується різниці між природними умовами росту рослин і умовами тієї місцевості, де вони культивуються. Нарешті, певна пластичність і непостійність класифікації різних таксонів рослин залежно від ознак, на яких ґрунтується така класифікація, як було проілюстровано на прикладі роду *Ficus* у першому розділі цієї статті, створює перешкоди для порівняння таксонів або функціональних груп фітофагів із таксонами їхніх рослин-господарів, які, залежно від класифікації як перших, так і останніх, можуть виявляти або не виявляти кореляційні зв'язки між собою.

Таким чином, на основі огляду сучасних відомостей з питань систематики, морфоструктурної організації рослин роду *Ficus* і особливостей їхніх взаємозв'язків із комахами, виділено напрям досліджень, який, незважаючи на низку пов'язаних із ним суперечностей, є актуальним на сьогодні і потребує подальшого розвитку з метою (1) глибшого розуміння специфіки взаємовідносин членистоногих-фітофагів та їхніх рослин-господарів, а також (2) розробки способів використання особливостей цих взаємовідносин у керуванні популяціями зазначених організмів.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Глухов А. З., Стрельников И. И. Фитонцидная эффективность и морфометрическая изменчивость видов рода *Ficus* L. // Проблемы экологии та охорони природи техногенного регіону. 2011. № 1 (11). С. 51–57.
2. Горницька І. П., Мартин Г. Г. Особливості мікроскопічної будови фікусів як критерії добору їх для інтер'єрів // Укр. ботан. журнал. 1992. Вип. 49. № 1. С. 34–39.
3. Лабунская Е. А. Взаимоотношение автотрофной и гетеротрофной ткани в процессе развития химерного листа *Ficus benjamina* 'Starlight': автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12. М., 2009. 25 с.
4. Серая А. С. Интродукция некоторых видов рода *Ficus* L. и использование их в фитодизайне: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Новосибирск, 2008. 22 с.
5. Фёдоров А. А. Древесные эпифиты и фикусы-удушители в тропических лесах Китая // Ботан. журнал. 1959. № 44. С. 1409–1424.
6. Araújo N. D. Morfoanatomia foliar de *Ficus* subg. *Urostigma* (Gasp.) Miq. (Moraceae) de ocorrência na Paraíba e revisão etnomedicinal de *Ficus* L. para o Brasil: Diss. de Mestrado. João Pessoa-PB. 2012. 70 p.
7. Baijnath H., Naidoo S. Role of leaf surface characters in the taxonomy of the genus *Ficus* L. (Moraceae) // Proc. Electr. Micr. Soc. S. Afr. 1979. Vol. 9. P. 61–62.
8. Basset Y., Novotny V. Species richness of insect herbivore communities on *Ficus* in Papua New Guinea // Biol. J. Linn. Soc. 1999. Vol. 67. P. 477–499.
9. Basset Y., Novotny V., Weiblen G. *Ficus*: a resource for arthropods in the tropics, with particular reference to New Guinea // Forests and insects (ed. Watt A.D., Stork N.E., Hunter M.D.). London: Chapman & Hall, 1997. P. 341–361.
10. Berg C. C. Subdivision of *Ficus* subg. *Urostigma* sect. *Galoglychia* (Moraceae) // Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., C. 1986. Vol. 89. N 2. P. 121–127.
11. Berg C. C. Classification and distribution of *Ficus* // Experientia. 1989. Vol. 45. P. 605–611.
12. Berg C. C. Moreae, Artocarpeae, and Dorstenia (Moraceae), with introductions to the family and *Ficus* and with additions and corrections to Flora Neotropica Monograph 7 // Flora Neotropica Monograph 83. New York: The New York Botanical Garden, 2001. 346 p.
13. Berg C. C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 1: the main subdivision of *Ficus*: the subgenera // Blumea. 2003a. Vol. 48. P. 167–178.
14. Berg C. C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 2: *Ficus* subgenus *Pharmacosycea* section *Oreosycea* // Blumea. 2003b. Vol. 48. P. 289–301.
15. Berg C. C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 3: *Ficus* subgenus *Ficus* // Blumea. 2003c. Vol. 48. P. 529–550.
16. Berg C. C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 4: *Ficus* subgenus *Synoecia* // Blumea. 2003d. Vol. 48. P. 551–571.
17. Berg C. C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 5: *Ficus* subgenus *Sycidium* // Blumea. 2003e. Vol. 48. P. 573–597.
18. Berg C. C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 6: *Ficus* subgenus *Sycomor* // Blumea. 2004a. Vol. 49. P. 155–200.
19. Berg C. C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 7: *Ficus* subgenus *Urostigma* // Blumea. 2004b. Vol. 49. P. 463–480.
20. Berg C. C. The subdivision of *Ficus* subgenus *Pharmacosycea* section *Pharmacosycea* (Moraceae) // Blumea. 2006. Vol. 51. P. 147–151.
21. Berg C. C. Precursory taxonomic studies on *Ficus* (Moraceae) for the Flora of Thailand // Thai For. Bull. (Bot.). 2007a. Vol. 35. P. 4–28.

22. Berg C. C. Proposals for treating four species complexes in *Ficus* subgenus *Urostigma* section *Americanae* (Moraceae) // *Blumea*. 2007b. Vol. 52. P. 295–312.
23. Berg C. C., Carauta J. P. P. New species of *Ficus* (Moraceae) from Brazil // *Brittonia*. 2002. Vol. 54. N 4. P. 236–250.
24. Berg C. C., Corner E. J. H. Moraceae (*Ficus*) // *Flora Malesiana* (ed. Nootboom H.P.). Leiden: National Herbarium Nederland, 2005. Ser. 1. Vol. 17. Part 2. 730 p.
25. Berg C. C., Wiebes J. T. African fig trees and fig wasps // *Verh. Kon. Ned. Akad. Wet., afd. Natk.* Amsterdam, 1992. 2de reeks. Deel 89. 298 p.
26. Bernays E. A., Chapman R. F. Host-plant selection by phytophagous insects // *Contemporary Topics in Entomology*. New York: Chapman & Hall, 1994. Vol. 2. 312 p.
27. Bronstein J. L. Predators of fig wasps // *Biotropica*. 1988. Vol. 20. N 3. P. 215–219.
28. Caraglio Y. Architecture de quelques espèces du genre *Ficus* L.: Diplôme d'études approfondies d'écologie. Botanique tropicale. Montpellier. 1985. 73 p.
29. Carvajal S., Shabes L. K. Estructura anatómica des los pecíolos de especies americanas del género *Ficus* L. (Moraceae) // *Ibugana*. 2005. Vol. 13. Núm. 1. P. 49–66.
30. Chaudhary L. B., Sudhakar J. V., Kumar A. et al. Synopsis of the genus *Ficus* L. (Moraceae) in India // *Taiwania*. 2012. Vol. 57. N 2. P. 193–216.
31. Chen C. C., Chen Y. R. Study on laminar hydathodes of *Ficus formosana* (Moraceae) I. Morphology and ultrastructure // *Bot. Bull. Acad. Sin.* 2005. Vol. 46. P. 279–292.
32. Chen C. C., Chen Y. R. Study on laminar hydathodes of *Ficus formosana* (Moraceae) II. Morphogenesis of hydathodes // *Bot. Stud.* 2006. Vol. 47. P. 279–292.
33. Chen C. C., Chen Y. R. Study on laminar hydathodes of *Ficus formosana* (Moraceae) III. Salt injury of guttation on hydathodes // *Bot. Stud.* 2007. Vol. 48. P. 215–226.
34. Compton S. G., Robertson H. G. Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinators // *Ecology*. 1988. Vol. 69. P. 1302–1305.
35. Compton S. G., Wiebes J. T., Berg C. C. The biology of fig trees and their associated animals // *J. Biogeogr.* 1996. Vol. 23. P. 405–407.
36. Cook J. M., Rasplus J.-Y. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs // *Trends Ecol. Evol.* 2003. Vol. 18. N 5. P. 241–248.
37. Corner E. J. H. Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with keys to identification // *Gard. Bull. (Singap.)*. 1965. Vol. 21. P. 1–186.
38. Cowart N. M., Graham J. H. Within- and among-individual variation in fluctuating asymmetry of leaves in the fig (*Ficus carica* L.) // *Int. J. Plant Sci.* 1999. Vol. 160. N 1. P. 116–121.
39. Davies F. T. A histological and physiological analysis of adventitious root formation in juvenile and mature cuttings of *Ficus pumila* L.: Diss. ... Doctor of Philosophy. Florida. 1978. 99 p.
40. De Souza S. C. P. M., Kraus J. E., Isaias R. M. S., Neves L. de J. Anatomical and ultrastructural aspects of leaf galls in *Ficus microcarpa* L. f. (Moraceae) induced by *Gynaikothrips ficorum* Marchal (Thysanoptera) // *Acta Bot. Bras.* 2000. Vol. 14. N 1. P. 57–69.
41. Dixon D. J. A comparison of the leaf anatomy of *Ficus subpuberula*, *F. atricha* and *F. brachypoda* (Moraceae) // *Nuytsia*. 2002. Vol. 15. N 1. P. 27–32.
42. Dixon D. J. A taxonomic revision of the Australian *Ficus* species in the section *Malvanthera* (*Ficus* subg. *Urostigma*: Moraceae) // *Telopea*. 2003. Vol. 10. P. 125–153.
43. Galil J., Eisikowitch D. On the pollination of *Ficus sycomorus* in East Africa // *Ecology*. 1968. Vol. 49. P. 259–269.
44. Galil J., Meiri L. Number and structure of anthers in fig syconia in relation to behaviour of the pollen vectors // *New Phytol.* 1981. Vol. 88. P. 83–87.

45. *Gasparrini G.* Nova genera quae super nonnullis Fici speciebus. Neapoli, 1844. 11 p.
46. *Gasparrini G.* Ricerche sulla natura del caprifico e del fico, e sulla caprificazione // Rendiconto delle adunanze e de' lavori della reale Accademia delle Scienze. 1845. N 23. P. 321–414.
47. *Grambast N.* Sur la structure et le développement de l'appareil stomatique dans le genre *Ficus* // Revue Gén. Bot. 1954. Vol. 61. P. 607–631.
48. *Gregory M.* Bibliography of systematic wood anatomy of Dicotyledons // IAWA J. Suppl. 1. 1994. P. 1–266.
49. *Hans A. J.* Cytomorphology of arborescent Moraceae // J. Arnold Arbor. 1972. Vol. 53. P. 216–225.
50. *Harrison R. D., Hamid A. A., Kenta T.* et al. The diversity of hemi-epiphytic figs (*Ficus*, Moraceae) in a Bornean lowland rain forest // Biol. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 78. P. 439–455.
51. *Harrison R. D., Yamamura N.* A few more hypotheses for the evolution of dioecy in figs (*Ficus*, Moraceae) // Oikos. 2003. Vol. 100. N 3. P. 628–635.
52. *Herre E. A., Jandér K. C., Machado C. A.* Evolutionary ecology of figs and their associates: recent progress and outstanding puzzles // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2008. Vol. 39. P. 439–458.
53. *Janzen D. H.* How to be a fig // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 13–51.
54. *Johri B. M., Konar R. N.* The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* Linn. // Phytomorphology. 1956. Vol. 6. P. 97–111.
55. *Jousselin E., Rasplus J.-Y., Kjellberg F.* Convergence and coevolution in a mutualism: evidence from a molecular phylogeny of *Ficus* // Evolution. 2003. Vol. 57. N 6. P. 1255–1269.
56. *Kachroo P., Bhat M. M.* The stem anatomy in taxonomy of Urticales // J. Econ. Taxon. Bot. 1982. Vol. 3. P. 633–644.
57. *Khan K. Y., Khan M. A., Ahmad M.* et al. Foliar epidermal anatomy of some ethnobotanically important species of genus *Ficus* Linn // J. Med. Plant. Res. 2011. Vol. 5. N 9. P. 1627–1638.
58. *Kjellberg F., Jousselin E., Bronstein J. L.* et al. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits // Proc. R. Soc. Lond. B. 2001. Vol. 268. P. 1113–1121.
59. *Klimko M., Truchan M.* Morphological variability of the leaf epidermis in selected taxa of the genus *Ficus* L. (Moraceae) and its taxonomic implications // Acta Soc. Bot. Pol. 2006. Vol. 75. N 4. P. 309–324.
60. *Koek-Noorman J., Topper S. M. C., ter Welle B. J. H.* The systematic wood anatomy of the Moraceae (Urticales) III. Tribe Ficeae // IAWA Bull. n.s. 1984. Vol. 5. N 4. P. 330–334.
61. *Kumar A., Bajpai O., Mishra A. K.* et al. Assessment of diversity in the genus *Ficus* L. (Moraceae) of Katarniaghat Wildlife Sanctuary, Uttar Pradesh, India // Amer. J. Plant Sci. 2011. Vol. 2. P. 78–92.
62. *Kuo-Huang L. L., Hung L. F.* The formation of lenticels on the branches of *Ficus microcarpa* L. f. // Taiwania. 1995. Vol. 40. N 2. P. 139–150.
63. *Kuo-Huang L. L., Yen T. B., Chen S. C.* Formation of calcium oxalate and calcium carbonate depositions in the leaves of *Ficus pumila* L. var. *awkeotsang* (Makino) Corner // Taiwania. 2002. Vol. 47. N 1. P. 1–10.
64. *Laman T., Weiblen G. D.* Figs of Gunung Palung National Park (West Kalimantan, Indonesia) // Trop. Biodivers. 1998. Vol. 5. N 3. P. 245–297.
65. *Lepš J., Novotný V., Basset Y.* Habitat and successional status of plants in relation to the communities of their leaf-chewing herbivores in Papua New Guinea // J. Ecol. 2001. Vol. 89. P. 186–199.
66. *Linnaei C.* Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexual digestas. Holmiae, Impensis Laurentii Salvii. 1753. T. II. P. 561–1200.

67. *Linnaei C.* Genera plantarum eorumque characteres naturales secundum numerum, figuram, situm, et proportionem omnium fructificationis partium: Ed. quinta ab auct. reform. et aucta. Holmiae, Impensis Laurentii Salvii. 1754. 522 p.
68. *Loutfy M. H. A., Karakish E. A. K., Khalifa S. F., Mira E. R. A.* Numerical taxonomic evaluation of leaf architecture of some species of genus *Ficus* L. // *Int. J. Agr. Biol.* 2005. Vol. 7. N 3. P. 352–357.
69. *Machado A. F. P., de Souza A. M., Leitão C. A. E.* Secretory structures at syconia and flowers of *Ficus enormis* (Moraceae): a specialization at ostiolar bracts and the first report of inflorescence collectors // *Flora*. 2013. Vol. 208. P. 45–51.
70. *Miquel F. A. G.* Annotationes de *Ficus* speciebus // *Ann. Mus. Lugd.-Bat.* 1867. T. 3. P. 260–300.
71. *Miquel F. A. G.* Prodromus monographiae *Ficum* // *London J. Bot.* 1847. Vol. 6. P. 514–588.
72. *Miquel F. A. G.* Prodromus monographiae *Ficum* // *London J. Bot.* 1848. Vol. 7. P. 64–78, 109–116, 221–236, 425–471.
73. *Möbius M.* Beitrag zur Anatomie der *Ficus*blätter: *Ber. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt in Main*, 1897. S. 117–138.
74. *Nadel H., Frank J. H., Knight R. J.* Escapees and accomplices: the naturalization of exotic *Ficus* and their associated faunas in Florida // *Fla. Entomol.* 1992. Vol. 75. N 1. P. 29–38.
75. *Novotny V., Basset Y.* Seasonality of sap-sucking insects (Auchenorrhyncha, Hemiptera) feeding on *Ficus* (Moraceae) in a lowland rain forest in New Guinea // *Oecologia*. 1998. Vol. 115. P. 514–522.
76. *Novotny V., Basset Y., Miller S. E.* et al. Host specialization of leaf-chewing insects in New Guinea rainforest // *J. Anim. Ecol.* 2002. Vol. 71. P. 400–412.
77. *Novotny V., Basset Y., Samuelson G. A., Miller S. E.* Host use by chrysomelid beetles feeding on Moraceae and Euphorbiaceae in New Guinea // *Adv. Chrysomelidae Biol.* 1999. Vol. 1. P. 343–360.
78. *Novotny V., Miller S. E., Basset Y.* et al. An altitudinal comparison of caterpillar (Lepidoptera) assemblages on *Ficus* trees in Papua New Guinea // *J. Biogeogr.* 2005. Vol. 32. P. 1303–1314.
79. *Okamoto M.* A list of *Ficus* specimens collected in the expedition to Ceram Island (Moluccas, Indonesia) in 1984–85, with ecological and taxonomic notes // *Occas. pap. Osaka Mus. Nat. Hist.* 1994. Vol. 2. N 10. P. 143–152.
80. *Ogunkunle A. T. J.* The value of leaf epidermal characters in diagnosing some Nigerian species of *Ficus* L. (Moraceae) // *Res. J. Bot.* 2013. Vol. 8. N 1. P. 1–14.
81. *Ogunkunle A. T. J., Oladele F. A.* Leaf epidermal studies in some Nigerian species of *Ficus* L. (Moraceae) // *Plant. Syst. Evol.* 2008a. Vol. 274. P. 209–221.
82. *Ogunkunle A. T. J., Oladele F. A.* Structural dimensions and paper making potentials of wood in some Nigerian species of *Ficus* L. (Moraceae) // *Adv. Nat. Appl. Sci.* 2008b. Vol. 2. N 3. P. 103–111.
83. *Peeters P. J.* Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insect guilds // *Biol. J. Linn. Soc.* 2002. Vol. 77. P. 43–65.
84. *Pederneiras L. C., da Costa A. F., de Araujo D. S. D., Carauta J. P. P.* Moraceae das restingas do estado do Rio de Janeiro // *Rodriguésia*. 2011. Vol. 62. N 1. P. 77–92.
85. *Pelissari G., Neto S. R.* *Ficus* (Moraceae) da Serra da Mantiqueira, Brasil // *Rodriguésia*. 2013. Vol. 64. N 1. P. 91–111.
86. *Pereira R. A. S.* Trabalhos sobre *Ficus* (Moraceae) desenvolvidos no Brazil // *Albertoa. Sér. Urticineae*. 2005. Vol. 22. P. 157–164.

87. *Philpott J.* A blade tissue study of leaves of forty-seven species of *Ficus* // *Bot. Gaz.* 1953. Vol. 115. P. 15–35.
88. *Piedra-Malagón E. M., Rodríguez R. R., Ibarra-Manríquez G.* El género *Ficus* (Moraceae) en el Estado de Morelos, México // *Acta Bot. Mex.* 2006. Vol. 75. P. 45–75.
89. *Pontederica G.* Anthologia, sive de floribus natura. Patavii, Typ. Seminarii. 1720. Vol. 26. 303 p.
90. *Proffitt M., Schatz B., Borges R. M., Hossaert-McKey M.* Chemical mediation and niche partitioning in non-pollinating fig-wasp communities // *J. Anim. Ecol.* 2007. Vol. 76. P. 296–303.
91. *Quintanar A., Castrejón J. L. Z.* Anatomía e histoquímica de la corteza de cinco especies de Moraceae // *Polibotánica.* 2004. Vol. 17. P. 15–38.
92. *Ramírez B. W.* A new classification of *Ficus* // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1977. Vol. 64. P. 296–310.
93. *Renner O.* Beiträge zur anatomie und systematic der Artocarpeen und Conocephalen, insbesondere der Gattung *Ficus* // *Bot. Jahrb. Syst.* 1907. B. 39. S. 319–448.
94. *Rønsted N., Weiblen G. D., Clement W. L.* et al. Reconstructing the phylogeny of figs (*Ficus*, Moraceae) to reveal the history of the fig pollination mutualism // *Symbiosis.* 2008a. Vol. 45. P. 45–56.
95. *Rønsted N., Weiblen G. D., Cook J. M.* et al. 60 million years of co-divergence in the fig-wasp symbiosis // *Proc. Roy. Soc. Lond.* 2005. Vol. 272. P. 2593–2599.
96. *Rønsted N., Weiblen G. D., Savolainen V., Cook J. M.* Phylogeny, biogeography, and ecology of *Ficus* section *Malvanthera* (Moraceae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2008b. Vol. 48. P. 12–22.
97. *Sajwan V. S., Harjal N., Paliwal G. S.* Developmental anatomy of the leaf of *Ficus religiosa* L. // *Ann. Bot.* 1977. Vol. 41. P. 293–302.
98. *Schatz B., Proffitt M., Rakhi B. V.* et al. Complex interactions on fig trees: ants capturing parasitic wasps as possible indirect mutualists of the fig-fig wasp interaction // *Oikos.* 2006. Vol. 113. P. 344–352.
99. *Schuldt A., Bruelheide H., Durka W.* et al. Plant traits affecting herbivory on tree recruits in highly diverse subtropical forests // *Ecol. Lett.* 2012. Vol. 15. N 7. P. 732–739.
100. *Shanahan M. J.* *Ficus* seed dispersal guilds: ecology, evolution and conservation implications: Diss. ... Doctor of Philosophy. Leeds. 2000. 213 p.
101. *Singh A. P., Wi S. G., Chung G. C.* et al. The micromorphology and protein characterization of rubber particles in *Ficus carica*, *Ficus benghalensis* and *Hevea brasiliensis* // *J. Exp. Bot.* 2003. Vol. 54. N 384. P. 985–992.
102. *Sonibare M. A., Jayeola A. A., Egunyomi A.* A morphometric analysis of the genus *Ficus* Linn. (Moraceae) // *Afr. J. Biotechnol.* 2004. Vol. 3. N 4. P. 229–235.
103. *Sonibare M. A., Jayeola A. A., Egunyomi A.* Comparative leaf anatomy of *Ficus* Linn. species (Moraceae) from Nigeria // *J. Appl. Sci.* 2006. Vol. 6. N 15. P. 3016–3025.
104. *Sonibare M. A., Jayeola A. A., Egunyomi A., Murata J.* A survey of epidermal morphology in *Ficus* Linn. (Moraceae) of Nigeria // *Bot. Bull. Acad. Sin.* 2005. Vol. 46. P. 231–238.
105. *Terborgh J.* Keystone plant resources in the tropical forest // *Conservation biology: the science of scarcity and diversity* (ed. Soule M.E.). Sunderland: Sinauer Associates, 1986. P. 330–344.
106. *Thunberg C. P.* *Ficus* genus: Dissertatione botanica. Upsaliae. 1786. 16 p.
107. *Tzeng H. Y., Chuang J. C., Ou C. H., Lu F. Y.* Study of the morphology of pyrenes of *Ficus* in Taiwan in the subgenera of *Sycidium* and *Sycomor* // *Taiwan J. For. Sci.* 2006. Vol. 21. N 4. P. 461–472.
108. *Ungricht S., Rasplus J.-Y., Kjellberg F.* Nomenclature of the endemic monoecious fig trees (Moraceae: *Ficus* L.) of New Caledonia and Vanuatu (Pacific Ocean) // *Taxon.* 2003. Vol. 52. P. 319–325.

109. *Van Greuning J. V.* A synopsis of the genus *Ficus* (Moraceae) in southern Africa // *S. Afr. J. Bot.* 1990. Vol. 56. N 6. P. 599–630.
110. *Van Greuning J. V., Robbertse P. J., Grobbelaar N.* The taxonomic value of leaf anatomy in the genus *Ficus* // *S. Afr. J. Bot.* 1984. Vol. 3. N 5. P. 297–305.
111. *Van Noort S., Gardiner A. J., Tolley K. A.* New records of *Ficus* (Moraceae) species emphasize the conservation significance of inselbergs in Mozambique // *S. Afr. J. Bot.* 2007. Vol. 73. P. 642–649.
112. *Verkerke W.* Anatomy of *Ficus ottoniifolia* (Moraceae) syconia and its role in the fig-fig wasp symbiosis // *Proc. K. Ned. Akad. Wet. C.* 1986. Vol. 89. N 4. P. 443–469.
113. *Verkerke W.* Structure and function of the fig // *Experientia.* 1989. Vol. 45. N 7. P. 612–622.
114. *Vreede M. C.* Topography of the laticiferous system in the genus *Ficus* // *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg.* 1949. Vol. 51. Part 2. P. 125–149.
115. *Weiblen G. D.* Correlated evolution in fig pollination // *Syst. Biol.* 2004. Vol. 53. N 1. P. 128–139.
116. *Xiang H., Chen J.* Interspecific variation of plant traits associated with resistance to herbivory among four species of *Ficus* (Moraceae) // *Ann. Bot.* 2004. Vol. 94. N 3. P. 377–384.
117. *Zhou Z., Gilbert M. G.* Moraceae // *Flora of China.* Vol. 5 (Ulmaceae through Basellaceae) (ed. Wu C.-Y., Raven P.H.). Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2003. P. 21–73.

Стаття: надійшла до редакції 09.10.13

доопрацьована 27.01.14

прийнята до друку 30.01.14

## MORPHOLOGICAL FEATURES OF PLANTS OF THE GENUS *FICUS* L. (*MORACEAE*) IN RELATION TO THEIR TAXONOMY AND THE INTERACTIONS WITH INSECTS

Y. Sosnovsky

*Ivan Franko National University of Lviv, Botanical Garden  
44, Cheremshyna St., Lviv 79014, Ukraine  
e-mail: eugene\_biol@i.ua*

The article contains a review of the studies on the taxonomy of the genus *Ficus*, its morphological features, and the interactions with insects. The importance of micro-morphological and anatomical characters of *Ficus* vegetative organs as diagnostic features at the level of infrageneric taxa was analysed. The attempt was made to find the relation between host specificity of insect consorts of *Ficus* and morphoanatomical features of the latter as well as their taxonomy. Such a relation was shown to exist between *Ficus* and its insect pollinators, which have mutualistic relationships between each other. Meanwhile, lack of the data does not make it possible to detect such relation for herbivorous arthropods associated with *Ficus* vegetative organs.

*Keywords:* *Ficus* taxonomy, diagnostic features, micromorphology, herbivorous insect assemblages, specificity.



---

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ РОДА  
*FICUS* L. (*MORACEAE*) В КОНТЕКСТЕ ИХ СИСТЕМАТИКИ И  
ВЗАИМООТНОШЕНИЙ С НАСЕКОМЫМИ**

**Е. Сосновский**

*Львовский национальный университет имени Ивана Франко*

*Ботанический сад*

*ул. Черемшины, 44, Львов 79014, Украина*

*e-mail: eugene\_biol@i.ua*

В статье приведен обзор исследований, посвященных систематике растений рода *Ficus*, особенностям их морфологии и взаимоотношений с насекомыми. Проанализирована значимость микроморфологических и анатомических параметров вегетативных органов фикусов в качестве диагностических признаков на уровне таксонов подродового ранга. Сделана попытка обнаружить связь между хозяйской специфичностью насекомых-консортов растений рода *Ficus* и морфолого-анатомическими признаками последних, а также их систематикой. Отмечено существование указанной связи для насекомых-опылителей фикусов, которые являются мутуалистами своих растений-хозяев. Наряду с этим, недостаток фактических данных не позволяет судить о наличии подобных связей для насекомых-фитофагов, ассоциированных с вегетативными органами фикусов.

*Ключевые слова:* систематика фикусов, диагностические признаки, микроморфология, сообщества насекомых-фитофагов, специфичность.