ISSN 2415-8860 (online)
ISSN 0372-4123 (print)
2025 Vol. 82 No. 4 (489)

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

A JOURNAL FOR BOTANY & MYCOLOGY

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ



UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL is a scientific journal publishing articles and contributions on all aspects of botany and mycology, including general issues, taxonomy, floristics, vegetation science, ecology, evolutionary biology, geography, history of flora and vegetation as well as morphology, anatomy, physiology, biochemistry, cell and molecular biology of plants and fungi.

Publication languages: English and Ukrainian

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ публікує статті з усіх напрямів ботаніки та мікології, в тому числі із загальних питань, систематики, флористики, геоботаніки, екології, еволюційної біології, географії, історії флори та рослинності, а також морфології, анатомії, фізіології, біохімії, клітинної та молекулярної біології рослин і грибів.

Статті друкуються англійською та українською мовами

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief
Sergei L. MOSYAKIN

Associate Editors
Ganna V. BOIKO
Vera P. HAYOVA

Dirk C. ALBACH (Oldenburg, Germany)
Illya I. CHORNEY (Chernivtsi, Ukraine)
Peter J. de LANGE (Auckland, New Zealand)
Yakiv P. DIDUKH (Kyiv, Ukraine)
Mykola M. FEDORONCHUK (Kyiv, Ukraine)
Zigmantas GUDŽINSKAS (Vilnius, Lithuania)
Vasyl P. HELUTA (Kyiv, Ukraine)
Bogdan JACKOWIAK (Poznan, Poland)
Jürgen KELLERMANN (Adelaide, Australia)
Olexander E. KHODOSOVTSEV (Kherson, Ukraine)
Sergey Y. KONDRATYUK (Kyiv, Ukraine)
Iryna V. KOSAKIVSKA (Kyiv, Ukraine)
Karol MARHOLD (Bratislava, Slovakia)
Eviatar NEVO (Haifa, Israel)
Peter RAVEN (St. Louis, USA)
Myroslav V. SHEVERA (Kyiv, Ukraine)
Natalia M. SHYIAN (Kyiv, Ukraine)
Maryna M. SUKHOMLYN (Kyiv, Ukraine)
Susumu TAKAMATSU (Tsu, Japan)
Filip VERLOOVE (Meise, Belgium)
Oxana M. VYNOGRADOVA (Kyiv, Ukraine)
Solomon P. WASSER (Haifa, Israel)
Olena K. ZOLOTAREVA (Kyiv, Ukraine)

Editorial Assistant
Mariya D. ALEINIKOVA

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор
Сергій Л. МОСЯКІН

Заступники головного редактора
Ганна В. БОЙКО
Віра П. ГАЙОВА

Дірк К. АЛЬБАХ (Ольденбург, Німеччина)
Ілля І. ЧОРНЕЙ (Чернівці, Україна)
Пітер Дж. де ЛАНГЕ (Окленд, Нова Зеландія)
Яків П. ДІДУХ (Київ, Україна)
Микола М. ФЕДОРОНЧУК (Київ, Україна)
Зігмантас ГУДЖИНСКАС (Вільнюс, Литва)
Василь П. ГЕЛЮТА (Київ, Україна)
Богдан ЯЦКОВЯК (Познань, Польща)
Юрген КЕЛЛЕРМАНН (Аделаїда, Австралія)
Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ (Херсон, Україна)
Сергій Я. КОНДРАТЮК (Київ, Україна)
Ірина В. КОСАКІВСЬКА (Київ, Україна)
Кароль МАРГОЛЬД (Братислава, Словаччина)
Евіатар НЕВО (Хайфа, Ізраїль)
Пітер РЕЙВЕН (Сент-Луїс, США)
Мирослав В. ШЕВЕРА (Київ, Україна)
Наталія М. ШИЯН (Київ, Україна)
Марина М. СУХОМЛИН (Київ, Україна)
Сусуму ТАКАМАЦУ (Цу, Японія)
Філіп ВЕРЛООВ (Мейсе, Бельгія)
Оксана М. ВИНОГРАДОВА (Київ, Україна)
Соломон П. ВАССЕР (Хайфа, Ізраїль)
Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА (Київ, Україна)

Відповідальний секретар
Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

Front cover: *Parasola lilatincta* (Bender & Uljé) Redhead, Vilgalys & Hopple, a new for Ukraine record from the Kholodnyi Yar National Nature Park, Ukraine (see the article by Pluzhnyk & Prydiuk on pages 291–305 in this issue).

Photo by © Andriy Pluzhnyk

На обкладинці: *Parasola lilatincta* (Bender & Uljé) Redhead, Vilgalys & Hopple, новий для України вид з Національного природного парку "Холодний Яр" (див. статтю Плужника, Придюка на стор. 291–305 у цьому номері).

Фото © Андрій Плужник

NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE
M.G. KHOLODNY INSTITUTE OF BOTANY OF THE NAS OF UKRAINE

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

2025
Vol. 82
4 (489)

PUBLISHED BIMONTHLY
SCIENTIFIC JOURNAL
FOUNDED IN 1921
KYIV

CONTENTS

General Issues, Reviews and Discussions

KOLUPAEV Yu.E., SHKLIAREVSKYI M.A. Accumulation of proline in vegetative organs of *Triticum aestivum* (*Poaceae*) under drought conditions in the early phases of development: a meta-analysis of data 277

Mycological Records

PLUZHNYK A.V., PRYDIUK M.P. New records of agaricoid fungi from the Kholodnyi Yar National Nature Park 291

Biotechnology, Physiology and Biochemistry

RUBTSOVA O.L., VAKULENKO T.B., LEVON V.F., CHYZHANKOVA V.I. Anthocyanin content in the aboveground organs of *Rosa rugosa* and *Rosa* 'Rotes Phaenomen' (*Rosaceae*) 306

ЗМІСТ

Загальні проблеми, огляди та дискусії

КОЛУПАЄВ Ю.Є., ШКЛЯРЕВСЬКИЙ М.А. Накопичення проліну у вегетативних органах *Triticum aestivum* (*Poaceae*) за умов посухи на ранніх фазах розвитку: мета-аналіз даних 277

Мікологічні знахідки

ПЛУЖНИК А.В., ПРИДЮК М.П. Нові знахідки агарикоїдних грибів на території Національного природного парку "Холодний Яр" 291

Біотехнологія, фізіологія, біохімія

РУБЦОВА О.Л., ВАКУЛЕНКО Т.Б., ЛЕВОН В.Ф., ЧИЖАНЬКОВА В.І. Вміст антоціанів у надземних органах *Rosa rugosa* та *Rosa* 'Rotes Phaenomen' (*Rosaceae*) 306

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

NIKITINA E., MIRZAYEVA S., ALIEVA K., ERGASHOV I., YUSUPOV Z. Complete chloroplast genomes and phylogenetic positions of species of the genus *Ziziphora* (*Lamiaceae*) from Uzbekistan 314

BLANCHON D.J., WILSON P.G., MOSYAKIN S.L., de LANGE P.J. Nomenclatural problems with corrected orthography and possible solutions: the curious case of "*Caloplaca L. B. Moorii*" Zahlbr. (*Teloschistaceae*) 326

Biotechnology, Physiology and Biochemistry

BONDARUK S.V., KORZH R.A., AL-MAALI G.A. Biotransformation of xenobiotics by mycelium of *Laricifomes officinalis* (*Polyporales*, *Basidiomycota*) . . . 336

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

BONDARENKO H.M., GAMULYA G.Yu. New and rare hybrids of Eudicots in the flora of Kharkiv Region, Ukraine. 345

Vegetation Science, Ecology and Conservation

MOYSIYENKO I.I., DIDUKH Ya.P., ZAVIALOVA L.V., KUCHER O.O., SHAPOVAL V.V., CHUSOVA O.O., KHODOSOVTSEV O.Ye., HRAD Yu.A., DYRENKO N.V. Ecological-floristic analysis of the impact of field fortification constructions on forest phytosystems 367

Систематика, флористика, географія рослин

НІКІТІНА Є., МІРЗАЄВА С., АЛІЄВА К., ЄРГАШОВ І., ЮСУПОВ З. Повний хлоропластний геном і філогенетичне положення видів роду *Ziziphora* (*Lamiaceae*) флори Узбекистану 314

БЛАНШОН Д.Дж., ВІЛСОН П.Г., МОСЯКІН С.Л., де ЛАНГЕ П.Дж. Номенклатурні проблеми з виправленням орфографії та можливі рішення: цікавий випадок із назвою "*Caloplaca L. B. Moorii*" Zahlbr. (*Teloschistaceae*) 326

Біотехнологія, фізіологія, біохімія

БОНДАРУК С.В., КОРЖ Р.А., АЛЬ-МААЛІ Г.А. Біотрансформація ксенобіотиків міцелієм *Laricifomes officinalis* (*Polyporales*, *Basidiomycota*) . . . 336

Систематика, флористика, географія рослин

БОНДАРЕНКО Г.М., ГАМУЛЯ Ю.Г. Нові та рідкісні гібриди справжніх дводольних рослин у флорі Харківської області (Україна) 345

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

МОЙСІЄНКО І.І., ДІДУХ Я.П., ЗАВ'ЯЛОВА Л.В., КУЧЕР О.О., ШАПОВАЛ В.В., ЧУСОВА О.О., ХОДОСОВЦЕВ О.Є., ГРАД Ю.А., ДИРЕНКО Н.В. Еколого-флористичний аналіз впливу розбудови польових фортифікацій на лісові фітосистеми 367

Approved by the Academic Council of the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine
(Resolution No. 6 of 17 June 2025)

Editorial office address: M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Tel.: +380 44 235 4182
E-mail: *secretary_ubzh@ukr.net*
Web: https://ukrbotj.co.ua

Media ID (ідентифікатор медіа): R30-03012. Decision of the National Council of Television and Radio Broadcasting of Ukraine of 21.03.2024 No. 890

Technical editor O.Ye. Bondarenko

Layout N.S. Reshetnykova

Submitted for printing on 15.09.2025. Format 84 × 108/16. Typeface. Minion Pro
Conventional printed sheets 11,34. Physical printed sheets 13,49. Circulation 100 copies. Order no. 7781

Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine
4 Tereschenkivska Str., Kyiv 01024, Ukraine

Certificate of entry to the State Register of Publishing Agents
series ДК No. 544 of 27.07.2001

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.277
REVIEW ARTICLE

Накопичення проліну у вегетативних органах *Triticum aestivum* (*Poaceae*) за умов посухи на ранніх фазах розвитку: мета-аналіз даних

Юрій Є. КОЛУПАЄВ [1,2,3*], **Максим А. ШКЛЯРЕВСЬКИЙ** [4]
[1] Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, проспект Героїв Харкова 142, Харків 61060, Україна
[2] Державний біотехнологічний університет, вул. Алчевських 44, Харків 61022, Україна
[3] Полтавський державний аграрний університет, вул. Сковороди 1/3, Полтава 36003, Україна
[4] Intego Group, вул. Манізера 8, Харків 61002, Україна
* Автор для листування: *plant_biology@ukr.net*

Реферат. Пролін вважається одним з найважливіших осмолітів, що накопичуються рослинами у відповідь на дію стресових чинників, які спричиняють зневоднення клітин. Накопичено великий масив даних стосовно змін вмісту проліну у культурних рослин різних генотипів за дії осмотичних стресів. Це повною мірою стосується і одного з найважливіших культурних злаків — м'якої пшениці (*Triticum aestivum*). Проте цим дан`им бракує об'єктивної оцінки і систематизації. Мета роботи полягала у проведенні мета-аналізу даних щодо змін вмісту проліну у рослин пшениці різних генотипів на ранніх фазах розвитку за дії посухи. Для обробки були вибрані лише експериментальні дані, отримані в контрольованих факторостатних умовах. Іншим ключовим критерієм вибору досліджень для включення в мета-аналіз була наявність об'єктивних даних про рівень посухостійкості досліджуваних генотипів. У результаті були визначені відношення середніх значень вмісту проліну у рослин за умов стресу до середніх значень в контролі — ln(R/R), отримані на підставі 112 досліджень, представлених у 21 журнальній статті. Зроблено висновок, що у вегетативних органах *T. aestivum* за дії посухи вміст проліну достовірно підвищується. Водночас вірогідної різниці у ступені підвищення цього показника у стійких та чутливих генотипів немає. Іншими словами, зростання вмісту проліну у пшениці є універсальною реакцією на осмотичний стрес. Окремо обговорюється питання інтерпретації даних стосовно підвищеної посухостійкості трансформантів зі зміненим синтезом або катаболізмом проліну.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, мета-аналіз, посуха, пролін, стійкість

Вступ

Посилення впливу на рослини абіотичних стресів, у першу чергу посухи, екстремальних високих температур та засолення, стає однією з головних загроз глобальній продовольчій

ARTICLE HISTORY. Submitted 10 January 2025. Revised 15 July 2025. Published 29 August 2025
CITATION. Kolupaev Yu.E., Shkliarevskyi M.A. 2025. Accumulation of proline in vegetative organs of *Triticum aestivum* (*Poaceae*) under drought conditions in the early phases of development: a meta-analysis of data. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(4): 277–290. [In Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.277
© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

безпеці. Згідно зі статистикою, у період з 2008 до 2018 року посуха у світі була основною причиною втрат урожаю, складаючи понад 34% загальних втрат глобального сільського господарства (Lau et al., 2025). Зниження водопостачання на 40% від оптимального призводить до падіння врожайності більшості зернових культур на 20–40% (Kolupaev, Blume, 2022). Зокрема, спричинюване посухою зниження врожайності пшениці та кукурудзи в період 1980–2015 рр. у світі складало 20,6% и 39,3% відповідно (Munaweera et al., 2022). Водночас прогнозується, що до 2050 р. потреба світового сільського господарства у прісній воді може зрости вдвічі, проте через зміни клімату її доступність може знизитися на 50% (Gupta et al., 2020). Таким чином, актуальність підвищення посухостійкості культурних рослин дедалі посилюватиметься.

Для вирішення цієї проблеми залучаються як традиційні селекційно-генетичні підходи, так і біотехнологічні методи поліпшення сільськогосподарських культур. Такі методи генної інженерії, як надекспресія, РНК-інтерференція та редагування геному забезпечують досить швидке покращення ознак основних сільськогосподарських культур (Yerlikaya et al., 2024). Не менш популярним прийомом підвищення стійкості рослин до абіотичних стресів, зокрема посухи, є використання фітогормонів, їхніх штучних аналогів та інших біорегуляторів. Спектр цих сполук дедалі розширюється (Kosakivska et al., 2022a, 2022b; Lau et al., 2025). Водночас ефективне застосування всіх цих підходів передбачає поглиблення уявлень про механізми стійкості рослин до несприятливих чинників, пов'язаних із кліматичними змінами. Найбільш виразні метаболічні зміни рослин у відповідь на дію стресорів можуть використовуватися при доборі матеріалу для схрещувань у селекції за ознаками стійкості, оцінці результативності генно-інженерних маніпуляцій та ефективності дії регуляторів росту.

Відомо, що однією з основних стратегій адаптації рослин до посухи є накопичення сумісних осмолітів (Cha-Um et al., 2019; Ozturk et al., 2021). Серед них особлива роль належить проліну, який нині вважається найбільш вивченим мультифункціональним стресовим метаболітом (Forlani et al., 2019). Він є однією із протеїногенних амінокислот, необхідних для біосинтезу білка, водночас може діяти як осмопротектор, стабілізувати макромолекули (шаперонний ефект), функціонувати як скавенджер вільних радикалів (пряма антиоксидантна дія) і брати участь у підтриманні окиснювально-відновного балансу (Szabados, Savouré, 2010; Ghosh et al., 2022; Raza et al., 2023). Зокрема, сам процес синтезу проліну може виконувати роль механізму споживання надлишку NADPH, що утворюється при функціонуванні фотосинтетичного апарату за стресових умов, коли внаслідок закривання продихів зменшується асиміляція CO_2 і відповідно уповільнюється витрата відновних еквівалентів (Alvarez et al., 2022). Водночас окиснення проліну в нефотосинтезуючих органах, передусім в коренях, може зумовлювати посилене генерування відновників $FADH_2$ і NADH для доставки електронів до мітохондріального електрон-транспортного ланцюга.

Упродовж останніх десятиліть в літературі накопичувалися відомості про зв'язок між вмістом ендогенного проліну та стійкістю рослин до абіотичних стресів, пов'язаних із зневодненням клітин (Mansour, Salama, 2020; Ghosh et al., 2022). Іншим підтвердженням участі проліну в захисті рослин за дії стресових чинників є експерименти з підвищення стійкості рослин під впливом екзогенного проліну, проведені на ряді видів рослин (El-Beltagi et al., 2020; Mansour, Salama, 2020; Mockevičiūtė et al., 2023). Роль проліну в адаптації також доведена створенням генно-інженерних рослин з посиленим синтезом або пригніченим катаболізмом проліну (Vendruscolo et al., 2007; Kaur, Asthir, 2015; Ren et al., 2018; Dubrovna et al., 2020, 2022).

У роботах, виконаних на рослинах з різних таксономічних груп, показано позитивний зв'язок між вмістом проліну і стійкістю відповідних генотипів до осмотичних стресів (Mansour, Salama, 2020). Зокрема, такі дані отримані на прикладах злаків *Hordeum vulgare* L. (Dbira et al., 2018) та *Oryza sativa* L. (Sánchez-Reinoso et al., 2014), орхідей роду *Anoectochilus* Blume (Mei et al., 2018) і низки інших таксонів.

Серед зернових злаків, які зазнають істотного негативного впливу посухи в багатьох регіонах світу, одним з найбільш стратегічно важливих є пшениця (Wu, Yang, 2024). Посуха негативно впливає на рослини пшениці практично на всіх фазах онтогенезу — від проростання зернівок до наливу зерна (Hasanuzzaman et al., 2018). При цьому в Україні та багатьох інших країнах

рослини озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) дуже часто піддаються дії посухи як на ранніх фазах (під час проростання насіння, що перебуває в ґрунті, і росту етіольованих проростків до їхнього виходу на поверхню ґрунту), так і пізніших — у стадії 2–3 листків. Це пов'язано з посухами, що постійно фіксуються у вересні–жовтні, особливо в південних і східних регіонах України (Romanenko et al., 2018). Водночас яра пшениця так само може зазнавати впливу посухи на ранніх фазах розвитку через весняні посухи (Khomenko et al., 2017). Стрес посухи у ювенільний період може спричинити пригнічення росту рослин на наступних етапах онтогенезу і, зрештою, значне зниження врожайності (Hasanuzzaman et al., 2018).

Для вирішення проблеми стійкості пшениці до осмотичних стресів, як і для багатьох інших культурних рослин, використовуються селекційно-генетичні, генно-інженерні та фізіологічні підходи (Yerlikaya et al., 2024). Водночас для їхнього застосування необхідний постійний скринінг стійкості рослин. Традиційно вміст проліну вважається одним з біохімічних маркерів генотипів пшениці з підвищеною стійкістю до посухи (Pykalo et al., 2020). Наразі дані про зв'язок між накопиченням проліну і розвитком стійкості рослин пшениці, як і багатьох інших видів, є суперечливими (Mansour, Salama, 2020; Kolupaev et al., 2023). Наприклад, показана відсутність значимої кореляції між накопиченням проліну і посухостійкістю семи сортів пшениці у фазі 1–2 листків (Kolupaev et al., 2024). Більше того, в експерименті з одночасним використанням 30 сортів пшениці було показано, що у 11 сортів з найвищим індексом чутливості до сольового стресу, який включає в себе і дію осмотичного стресу, відзначалося найбільш істотне підвищення вмісту проліну (Poustini et al., 2007). При цьому авторами встановлено вірогідну зворотну кореляцію між вмістом проліну в листках (на генеративній фазі розвитку рослин) і накопиченням біомаси за умов сольового стресу.

Водночас отримання трансформантів пшениці з підвищеним вмістом проліну, які відрізнялися високою посухостійкістю (Dubrovna et al., 2022; Renzetti et al., 2024), та поява нових відомостей про мультифункціональність проліну як стресового метаболіту (Alvarez et al., 2022) спонукають до пошуку більш об'єктивних способів аналізу даних щодо накопичення проліну рослинами певних видів і можливих зв'язків між його вмістом та стійкістю рослин до конкретних стресових чинників. Одним з них є застосування мета-аналізу даних, яке стає дедалі популярнішим у стресовій біології рослин. Робота Y. Sun і співавт. (2020) стала першим мета-аналізом даних щодо основних реакцій рослин на посуху. У ній було проаналізовано 18 фізіологічних і біохімічних показників, але без будь-якого урахування таксономічної приналежності рослин. Водночас добре відомо, що адаптивні стратегії навіть у рослин, що належать до близьких таксонів, можуть істотно відрізнятися. Зважаючи на це, актуальним є проведення мета-аналізу саме в межах даних про адаптацію конкретного виду рослин. Цей підхід нещодавно використано при дослідженні впливу дефіциту води на накопичення проліну на прикладі рослин сої (*Glycine max* (L.) Merr.) (Schneider et al., 2025). Однак подібних узагальнень для більшості інших видів рослин дотепер не проводилося. Стосовно такого важливого виду як *T. aestivum*, нам відомо лише одне мета-аналітичне узагальнення (Wu, Yang, 2024). Але у ньому аналізувалися дані виключно для рослин озимої пшениці, вирощуваної в польових умовах або на експериментальних майданчиках на території Китаю, і стосувалися вони періоду від поновлення весняної вегетації до наливу зерна. При цьому рівень стійкості рослин різних сортів не враховувався. Отже, на сьогодні відсутні будь-які об'єктивні узагальнення даних щодо змін вмісту проліну в пшениці за дії посухи на ранніх стадіях розвитку. Водночас скринінг стійкості генотипів пшениці із застосуванням експрес-методів найчастіше здійснюється саме на найбільш ранніх стадіях розвитку рослин (Pykalo et al., 2020).

У зв'язку з викладеним вище, метою роботи стало проведення бібліографічного пошуку і наступного мета-аналізу даних щодо вмісту проліну на ранніх фазах розвитку у рослин пшениці з різною посухостійкістю в оптимальних і стресових умовах. Ми намагались з'ясувати, наскільки стабільною є реакція підвищення вмісту проліну в *T. aestivum* у відповідь на посуху на ранніх фазах розвитку і наскільки залежать параметри такої реакції від посухостійкості досліджуваних генотипів.

Матеріали та методи

Основний пошук даних здійснювали в базі *Google Scholar* (https://scholar.google.com/) з охопленням періоду від 2005 до 2024 року включно, використовуючи відповідні варіанти поєднання ключових слів: "drought AND proline AND wheat", "drought AND proline AND *Triticum aestivum*", "water deficit AND proline AND wheat", "water deficit AND proline AND *Triticum aestivum*". Шляхом перегляду назв і анотацій джерел до 10-ї (включно) сторінки пошуку було відібрано 86 оригінальних наукових статей, при цьому були видалені огляди, матеріали конференцій, дублюючі та інші невідповідні публікації.

Для подальшого використання в мета-аналізі ці відібрані статті були проаналізовані на відповідність таким критеріям: (1) наявність абсолютних даних про вміст проліну у рослин дослідної і контрольної груп; (2) наявність даних про кількість повторень та стандартні відхилення результатів; (3) наявність у кожному дослідженні не менш ніж двох генотипів рослин з різною стійкістю; (4) наявність даних про стійкість досліджуваних рослин; при цьому крім поділу генотипів на стійкі та нестійкі авторами досліджень, враховувалася наявність у статті об'єктивних даних стосовно стійкості генотипів, насамперед характеристик, що відображають ріст (збільшення біомаси та/або лінійного росту); за відсутності ростових даних висновок про відмінності у стійкості сортів робили на підставі порівняння інших інтегральних показників (водний дефіцит, стан мембран, вміст фотосинтетичних пігментів); за наявності у дослідженні великої кількості сортів з різною стійкістю розраховували умовний середній показник збереження росту за умов стресу для всіх генотипів досліджуваної групи (індекс стійкості), після чого сорти, які його перевищували, класифікували як "стійкі" і, навпаки, генотипи з показниками нижчими від умовних середніх відносили до нестійких; (5) рівень стресового впливу — від помірного до сильного (у більшості досліджень використовувалися стресові впливи, які спричиняли інгібування росту рослин на 30–70%; якщо в роботі одночасно досліджували вплив стресів різної сили, то для розрахунків використовували величини, отримані за дії стресів середньої або вищої від середньої сили); (6) використання для аналізу надземної частини рослин — зелених листків або пагонів етіольованих проростків; (7) перебування рослин на вегетативній фазі розвитку і у контрольованих факторостатних умовах. Результати досліджень, проведених за польових умов або на експериментальних майданчиках без регуляції температури і освітлення, не враховувалися. В усіх роботах, включених до мета-аналізу, стрес посухи створювався за допомогою непроникних поліетиленгліколів (ПЕГ) або шляхом припинення поливу з одночасним контролем вологості субстрату.

Після видалення статей, які не відповідали одному або кільком переліченим вище критеріям, для мета-аналізу було залишено 112 парних досліджень, вилучених з 21 статті (табл. S1, рис. 1). Декілька пар варіантів (контроль і дослід з певним генотипом), що належали до однієї статті, оцінювалися як незалежні спостереження, як це зазвичай використовується в мета-аналізі у галузі біології рослин (Klümper, Qaim, 2014; Sun et al., 2020; Renzetti et al., 2024). Дані, представлені в статтях у графічній формі, вилучали з текстів за допомогою програми WebPlotDigitizer (Burda et al., 2017).

Величини ефектів оцінювали, розраховуючи натуральний логарифм відношення середнього значення вмісту проліну за дії стресу до середнього значення контролю: ln(R/R), який також позначають як log[Rom] (log transformed ratios of means). Аналіз виконували з використанням random-effects model (модель випадкових ефектів). Для оцінки параметрів моделі застосовували REML — restricted maximum likelihood estimator. REML є стандартним у багатьох передових пакетах статистичного програмного забезпечення і дозволяє відносно точно виявляти закономірності за невеликої кількості даних.

Всі перетворення даних, аналіз та візуалізацію здійснювали за допомогою мови програмування R версії 4.4.1 (R Core Team, 2019) з використанням пакета metafor (Viechtbauer, 2010).

Результати та обговорення

Проаналізовані дослідження відрізнялися значною варіабельністю (рис. 1). Це ймовірно зумовлено різними експериментальними умовами, незважаючи на наявність певних рамок у виборі даних для аналізу (див. вище). Зокрема, незважаючи на те, що всі рослини перебували

на вегетативній фазі розвитку, їхній вік у різних дослідженнях варіював від чотирьох днів до одного місяця. Тривалість впливу та інтенсивність посухи також відрізнялася, хоча в усіх експериментах цей чинник істотно пригнічував ріст та/або вірогідно позначався на таких інтегральних показниках, як величина водного дефіциту в тканинах листків, вміст фотосинтетичних пігментів, проникність мембран, рівень маркерів окиснювального стресу (див., наприклад: Marcińska et al., 2013; Faisal et al., 2019; Kirova et al., 2021; Nasirzadeh et al., 2021). Ще один чинник, який не категоризувався в цьому та більшості інших мета-аналізів — динаміка змін вмісту проліну. Відомо, що його вміст може істотно залежати від фази стресової реакції, а не лише від дії стресового чинника як такого (Oboznyi et al, 2013). Проте, величини вмісту проліну в зібраному для аналізу пулі даних отримані через різні часові відрізки від початку стресових впливів.

Гетерогенність результатів також може бути зумовлена наявністю великої кількості різних генотипів — сортів, а також ліній трансгенних рослин. Крім того, на результатах міг позначатися істотно відмінний статистичний внесок окремих пулів досліджень (даних окремо взятих статей). Так, у багатьох дослідженнях використовувалося лише по два генотипи, що за триразового повторення сумарно давало для вимірювань лише шість величин. Водночас у роботах G. Kaur і співавт. (2018), S. Faisal і співавт. (2019) і V. Sharma і співавт. (2022) представлені результати, отримані на 15–20 різних сортах. Зважаючи на це, специфіка дизайну експериментів саме у цих роботах могла позначитися на оцінці загальної картини.

В цілому мета-аналіз засвідчив значний вплив стресу, спричинюваного дефіцитом води, на вміст проліну в надземних органах проростків пшениці (рис. 2). Водночас вірогідних відмінностей у сукупності даних для стійких і чутливих генотипів не виявлено. Так для вибірки стійких генотипів розмір ефекту склав 1,01 (CI 0,82–1,21), а для нестійких — 1,12 (CI 0,93–1,31). При цьому в 12 статтях з 21 виявлено більш істотне підвищення вмісту проліну в листках у відповідь на посуху в стійких генотипів (рис. 1). Натомість у даних із восьми статей вірогідних відмінностей у величинах змін вмісту проліну у відповідь на стрес між групами стійких і нестійких не виявлено. Слід зауважити, що саме на ці публікації припало 60 досліджень, тобто більше половини усього пулу (табл. S1). Більш суттєве зростання вмісту проліну у відповідь на посуху в нестійкого сорту виявлено лише у роботі A. Michaletti і співавт. (2018). Зауважимо, що в ній використовувалися сорти ярої м'якої пшениці. У переважній більшості інших робіт експериментальними об'єктами були озимі сорти, хоча в окремих випадках у публікаціях вказаний лише вид (*T. aestivum*). Однак, враховуючи, що в експериментах використовувалися лише молоді рослини (максимальний вік 1 місяць), виявлення відмінностей у реакції на посуху, пов'язаних з особливостями розвитку, малоймовірне. Таким чином, є підстави констатувати саме відсутність позитивних зв'язків між змінами вмісту проліну і стійкістю певних генотипів *T. aestivum* до осмотичного стресу.

Більш переконливо наявність або відсутність зв'язків між вмістом проліну і стійкістю генотипів міг би показати розрахунок кореляції змін вмісту проліну з інтегральними фізіологічними показниками, насамперед ростовими. Однак, на жаль, у пулі робіт, відібраних для мета-аналізу, використовувалися дуже різні показники та підходи для оцінки фізіологічного стану рослин. У деяких роботах наводяться величини лінійного росту надземної частини і коренів у контрольних і дослідних варіантах, в інших — відповідні величини біомаси. У низці публікацій ці показники наводяться у відносних, а не абсолютних одиницях, таких як індекси толерантності або, навпаки, індекси інгібування росту. Також, як зазначалося вище, як маркери реакції на стрес використовувалися й інші показники — зміни вмісту фотосинтетичних пігментів, пошкодження мембран і т. ін. Отже, при категоризації генотипів на стійкі і чутливі у зібраному пулі досліджень неможливо було використовувати релевантний єдиний математично вимірюваний показник. Це в свою чергу не дало змоги обчислити кореляції між вмістом проліну та інтегральними фізіологічними показниками для всього пулу даних. Зважаючи на це, ми здійснили спробу розрахувати коефіцієнти кореляції між вмістом проліну за стресових умов і ростовими показниками в межах окремих робіт, в яких була достатня для оцінки вірогідності кількість кореляційних пар (більше шести). У деяких роботах такі показники

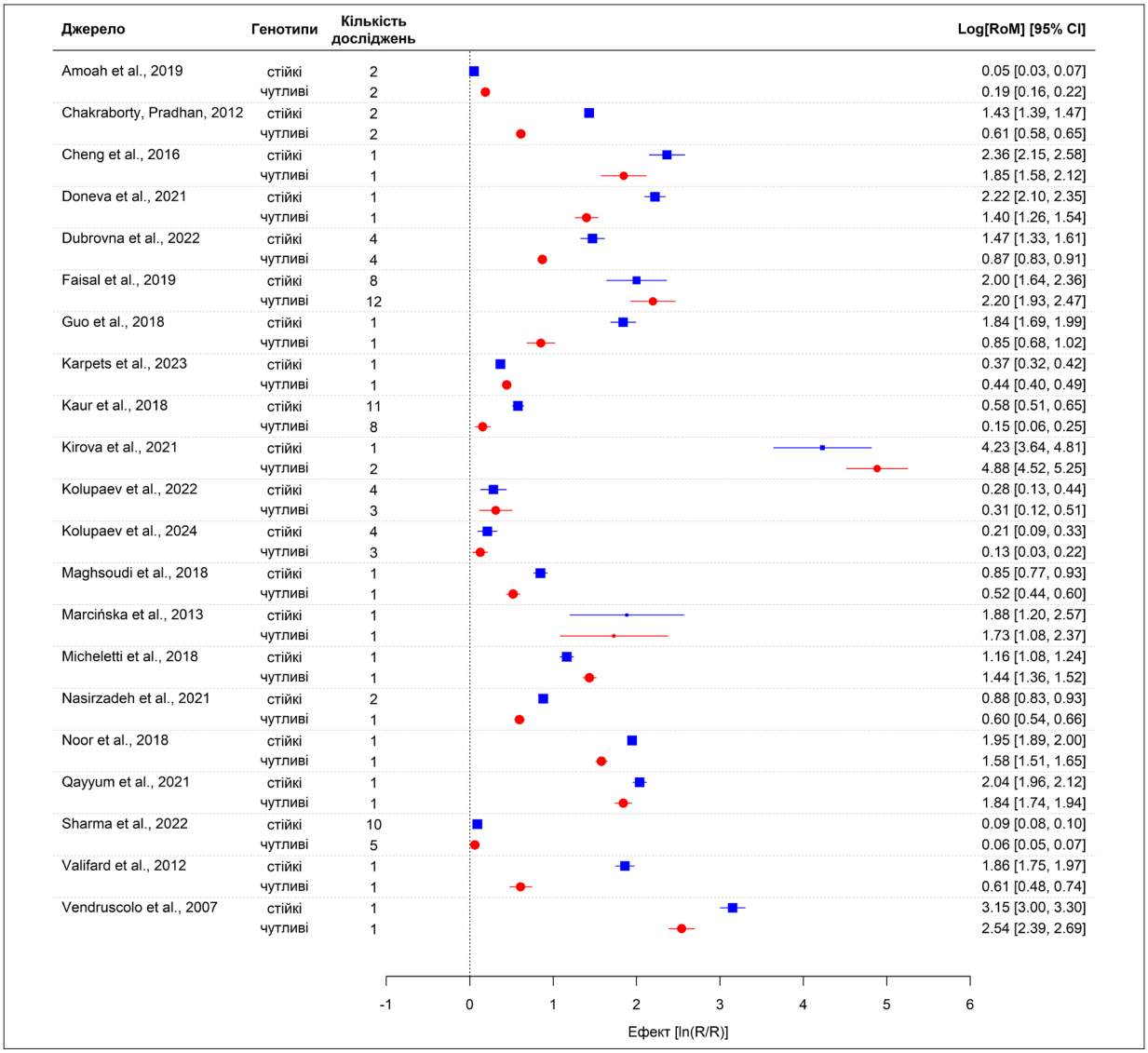


Рис. 1. Розмір ефекту зміни вмісту проліну у вегетативних органах пшениці стійких і чутливих генотипів за дії посухи (осмотичного стресу) у дослідженнях, обраних для мета-аналізу

Fig. 1. Effect size of proline content changes in vegetative organs of resistant and sensitive wheat genotypes under drought conditions (osmotic stress) in the studies selected for the meta-analysis

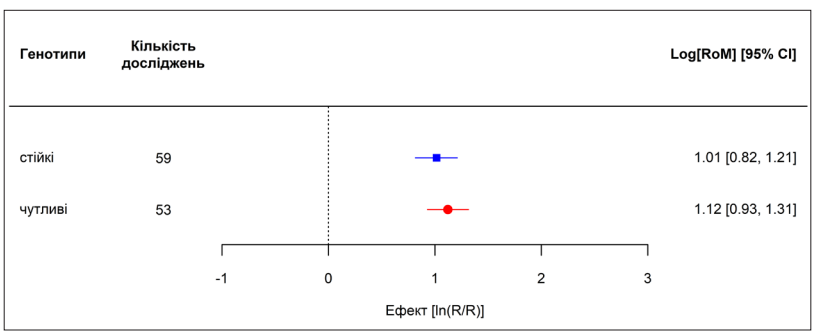


Рис. 2. Середні зміни вмісту проліну за сукупністю даних у стійких і чутливих генотипів пшениці за дії посухи (осмотичного стресу). Представлені розміри ефекту та їхні довірчі інтервали

Fig. 2. Average changes in proline content across the data in resistant and sensitive wheat genotypes under drought (osmotic stress). Effect sizes and their confidence intervals are shown

Таблиця 1. **Кореляція вмісту проліну в листках пшениці за умов стресу з ростовими показниками та маркером окиснювального стресу**

Table 1. **Correlation of proline content in wheat leaves under stress conditions with growth parameters and an oxidative stress marker**

Об'єкт і умови стресового впливу	Кількість кореляційних пар	Кореляція з ростовим показником		Кореляція з показником окиснювального стресу		Літературні джерела
		Показник	*r*	Показник	*r*	
Проростки після пророщування насіння на 12% ПЕГ 6000 (4 доби)	7	Індекс інгібування росту пагонів	0,49	Вміст МДА	0,91*	Kolupaev et al., 2022
Рослини після пророщування насіння і росту в присутності 10% ПЕГ 6000 (15 діб)	20	Довжина надземної частини	0,54*	–	–	Faisal et al., 2019
Рослини у віці 9 днів після 4-денної дії ґрунтової посухи (вологість 25–30% від повної вологоємності)	7	Індекс інгібування накопичення біомаси надземної частини	0,04	Вміст МДА	0,78*	Kolupaev et al., 2024
Рослини у віці 12 днів після 5-добового впливу ПЕГ 6000 (1 МПа)	15	Біомаса надземної частини	–0,55	–	–	Sharma et al., 2022

* Вірогідно за $p \leq 0,05$.

були розраховані самими авторами. Відповідні дані наведені в табл. 1. Показано, що у семи сортів етіольованих проростків пшениці вміст проліну за стресових умов позитивно корелював з пригніченням росту (кореляція середньої сили, $r = 0,49$). Проте через невелику кількість кореляційних пар цю величину не можна визнати вірогідною за $p \leq 0,05$. Інший результат був отриманий в експерименті з більш тривалим вирощуванням рослин на розчині ПЕГ 6000; у цьому разі виявилося, що вміст проліну в листках за стресових умов позитивно корелював з довжиною надземної частини (Faisal et al., 2019; табл. 1). Спостерігалася кореляція середньої сили ($r = 0,54$), але ця величина виявилася значимою при $p \leq 0,05$ завдяки великій кількості кореляційних пар у дослідженні (n = 20). Натомість за 5-добового впливу ПЕГ 6000 на рослини, попередньо вирощені за фізіологічно нормальних умов, картина виявилася протилежною: вміст проліну перебував у зворотній кореляції з показниками біомаси надземної частини рослин (Sharma et al., 2022; табл. 1). Щоправда, досить високий коефіцієнт кореляції ($r = –0,55$) виявився невірогідним при $p \leq 0,05$ через недостатню кількість кореляційних пар. Зрештою, в експерименті зі створенням посухи у ґрунтовій культурі була показана відсутність будь-якої кореляції між показниками росту рослин і вмістом проліну (Kolupaev et al., 2024; табл. 1). Таким чином, дані щодо зв'язків між ростом рослин пшениці за стресових умов і накопиченням ними проліну суперечливі, водночас причини такої суперечливості навряд чи можуть бути пояснені лише відмінностями у дизайні експериментів.

Існують дані, які вказують на те, що вміст проліну є маркером не стільки стійкості, скільки впливу посухи як стресора на рослини (Meena et al., 2019). Іншими загальновідомими індикаторами стресового стану рослин є показники, що характеризують розвиток окиснювального стресу. Найбільш універсальним серед них вважається вміст одного з кінцевих продуктів пероксидного окиснення ліпідів — малонового діальдегіду (МДА). Загальний мета-аналіз біохімічних показників рослин за умов посухи (без урахування видової приналежності) показав схожий ступінь підвищення вмісту проліну і МДА (Sun et al., 2020). Співставними виявилися і величини підвищення вмісту цих сполук у рослин озимої пшениці за дії посухи у період після поновлення весняної вегетації і на генеративних фазах розвитку (Wu, Yang, 2024). Проте даних для порівняння вмісту проліну і МДА за стресових умов на ранніх фазах розвитку пшениці поки що недостатньо для проведення мета-аналізу. Обидва показники для сортів пшениці з різною посухостійкістю аналізувалися лише в поодиноких роботах. У

наших дослідженнях, виконаних на семи сортах пшениці, що піддавалися дії посухи на стадіях етіольованих проростків та 1–2 листків, показано дуже тісну кореляцію між вмістом проліну і вмістом МДА у відповідь на стрес (табл. 1).

Такі дані спонукають до інтерпретації змін вмісту проліну не лише як осмопротекторної реакції, а як більш універсальної ознаки стресу. Показано, що у пагонах і коренях етіольованих проростків пшениці після впливу на них помірних високотемпературного і осмотичного стресів (таких, що спричиняли ефект загартування — підвищення стійкості до сильніших стресових впливів) вміст проліну майже не змінювався (Oboznyi et al., 2013). Водночас вміст проліну зростав після ушкоджувальних теплового і осмотичного стресів, яким проростки піддавалися після попереднього загартування. Ці дані вказують на те, що активація синтезу проліну потребує відносно сильного впливу, але водночас цей ефект виразніше проявляється у рослин, які перед сильним стресовим впливом зазнали загартувальної дії відповідних чинників.

Цікава феноменологія змін вмісту проліну була показана при дослідженні реакції проростків пшениці чотирьох сортів з різною посухостійкістю на дію прямих агентів окиснювального стресу — пероксиду водню і сульфату заліза (II) (Yastreb et al., 2023). Як виявилось, два посухостійкі сорти мали високу стійкість до дії обох агентів окиснювального стресу, що фіксувалося за меншим інгібуванням росту і меншим проявом окиснювальних пошкоджень (вмістом МДА). Водночас два нестійкі сорти, у яких за дії H_2O_2 і $FeSO_4$ сильно зростав вміст МДА та істотно пригнічувався ріст, накопичували набагато більше проліну порівняно зі стійкими сортами за таких самих умов. Таким чином, можна констатувати тісний зв'язок між інтенсивністю окиснювального стресу і накопиченням проліну.

Останніми роками отримано експериментальні дані, що свідчать про роль окиснювального стресу в індукуванні синтезу проліну. Наприклад, показано, що передобробка проростків проса скавенжером пероксиду водню (диметилтіосечовиною) або інгібітором NADPH-оксидази (імідазолом) усувала ефект накопичення проліну, спричинюваний сольовим стресом (Vayner et al., 2013). Пізніше інгібіторним методом, а також з використанням мутантів арабідопсису (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.), в яких відсутня експресія генів ключових молекулярних форм NADPH-оксидази (*AtRbohD* або *AtRbohF*), була показана роль пероксиду водню в регуляції експресії гена піролін-5-карбоксилатсинтази (*P5CS*) і накопичення проліну за умов сольового або осмотичного стресів (Ben Rejeb et al., 2015). Отже, нині вважається, що АФК є одним із сигнальних посередників, необхідних для індукування синтезу проліну (Alvarez et al., 2022). Це може бути одним із пояснень тісного прямого кореляційного зв'язку між вмістом проліну і продукту пероксидного окиснення ліпідів МДА у тканинах проростків за умов зневоднення (табл. 1).

Водночас індукування синтезу проліну може розглядатися як захисна реакція саме на окиснювальний стрес (Alvarez et al., 2022). Досить давно були зафіксовані феномени зменшення вмісту продукту пероксидного окиснення ліпідів МДА в рослинних тканинах за стресових умов під впливом екзогенного проліну (Alía et al., 1997). У той же час у клітинах дріжджів зі зниженим вмістом проліну, зумовленим надекспресією ферменту катаболізму проліну проліндегідрогенази, генерувалася підвищена кількість АФК (Szabados, Savoure, 2010). Механізми антиоксидантної дії проліну дотепер з'ясовані не повністю. Сучасні моделі, що пояснюють такі ефекти, базуються на доведеній здатності проліну зв'язувати гідроксильний радикал, відомостях про ймовірну взаємодію з супероксидним радикалом і синглетним киснем, а також опосередкованим (стабілізуючим) впливом проліну на антиоксидантні ферменти за стресових умов (Rehman et al., 2021; Alvarez et al., 2022). З іншого боку, нещодавно отримано експериментальні докази здатності проліну за певних умов спричиняти ефект окиснювального стресу. Цим може супроводжуватися посилений катаболізм проліну з участю проліндегідрогенази, яка постачає електрони в мітохондріальний електрон-транспортний ланцюг, що призводить до запуску продукування АФК в мітохондріях (Alvarez et al., 2022). Такі сигнали можуть підсилюватися за рахунок активації NADPH-оксидази самими ж АФК (Zarse et al., 2012; Fabro et al., 2016). Подібні процеси можуть мати важливе значення для взаємодії рослини з патогенами (Alvarez et al., 2022). Однак обговорення цієї складової дії проліну виходить за рамки теми даної статті.

Так чи інакше, результати досліджень зв'язків між вмістом проліну і стійкістю рослин до осмотичних стресів, напевно, слід розглядати з урахуванням його мультифункціональної дії, а не лише осмопротекторної. До речі, останнім часом переглядаються уявлення про особливо великий внесок проліну в збільшення осмолярності клітинного соку. Як свідчать узагальнені розрахунки, проведені на підставі досліджень, в яких визначався сумарний вміст усіх основних осмолітів, внесок проліну в зростання осмолярності клітинного соку зазвичай може становити не більше 3–15% за умови 100-разового (!) підвищення вмісту проліну, що трапляється дуже рідко (Forlani et al., 2019). Хоча в апексах коренів внесок проліну в спричинюване стресами зростання осмолярності може бути істотно більшим — до 50% (Voetberg, Sharp, 1991). Однак в цілому, ймовірно, роль проліну як осмопротектора переоцінена, натомість недооціненими і мало дослідженими залишаються його інші функції, пов'язані, зокрема, з підтриманням окиснювально-відновного балансу, шапероннимі і можливими сигнальними ефектами.

Складне залучення проліну до процесів знешкодження і генерації АФК, утворення відновних еквівалентів, а також модуляції функціональної активності багатьох білків дозволяє розглядати пролін як один з "регуляторних центрів" у функціонуванні рослинних клітин (Alvarez et al., 2022). Зважаючи на це, абсолютна кількість проліну в клітинах за стресових умов, ймовірно, далеко не завжди може бути прямо пов'язана зі стійкістю рослинного об'єкта.

Як один з найбільш вагомих аргументів на користь протекторної дії проліну за осмотичних стресів розглядаються дані про високу стійкість трансформантів із підвищеним вмістом проліну. Водночас стійкість таких рослин може бути пов'язана не лише з підвищеним вмістом проліну в них, а й зі змінами у функціонуванні інших компонентів стрес-протекторних систем. Наприклад, введення дволанцюгового РНК-супресора гена проліндегідрогенази арабідопсису в рослини пшениці призводило не тільки до підвищення вмісту проліну та стійкості до ґрунтової посухи, а й до зростання активності антиоксидантних ферментів супероксиддисмутази (СОД) та аскорбатпероксидази в хлоропластах (Dubrovna et al., 2020). Проте механізми впливу проліну на активність антиоксидантних ферментів мало вивчені, хоча отримані дані, які вказують на можливість модуляції експресії генів СОД під дією проліну (De Carvalho et al., 2013).

Вплив трансформації, що спричиняє підвищення вмісту проліну, на функціонування багатьох складових стрес-протекторних систем показаний і на прикладах інших видів рослин. Так, проведений недавно мета-аналіз даних, що стосуються функціонування стрес-протекторних систем у трансформантів, репрезентованих 100 видами дводольних і 99 видами однодольних рослин, показав, що за умов осмотичних стресів трансформанти відрізнялися не лише підвищеним вмістом проліну, а й високим вмістом цукрів, високою активністю каталази, аскорбатпероксидази та неспецифічної пероксидази (Renzetti et al., 2024).

Не виключено, що підвищений вміст проліну в цих рослин виконує не лише осмопротекторну функцію, а й регуляторну, пов'язану із прямим та/або опосередкованим залученням у сигнальні мережі (Kaur, Asthir, 2015). Зв'язок проліну з редокс-регуляцією та кількома метаболічними шляхами означає, що пролін є не лише захисною сполукою, а й може діяти як метаболічний сигнал, що контролює клітинний гомеостаз у відповідь на зміну умов навколишнього середовища (Alvarez et al., 2022). Зважаючи на це, майже очевидною видається складність інтерпретації зв'язків між кількісним вмістом проліну в тканинах і стійкістю до посухи рослини конкретного генотипу.

Таким чином, проведений огляд літератури із залученням мета-аналізу засвідчує, що для виду *T. aestivum* накопичення проліну є універсальною реакцією на осмотичний стрес для рослин різного віку, принаймні у межах вегетативної фази розвитку. Як свідчать дані, отримані щодо інших видів, закономірності для генеративної фази, на якій пролін виконує важливі функції, пов'язані не лише зі стресовими реакціями, можуть істотно відрізнятися (Schneider et al., 2025). Зважаючи на це, з'ясування закономірностей змін вмісту проліну за дії стресових чинників на генеративній фазі розвитку пшениці потребує спеціальних досліджень.

Дані мета-аналізу стосовно вегетативної фази засвідчили відсутність прямого зв'язку між вмістом проліну і посухостійкістю конкретних генотипів. До певної міри такий результат може бути пов'язаний з недоліками самого мета-аналізу.

Недостатня його ефективність у рамках цієї роботи може бути зумовлена відносно невеликим обсягом даних, які прийнятні для залучення до мета-аналізу, і неможливістю більш чіткої категоризації даних (зокрема, неможливістю включення таких категорій, як вік рослин і динаміка змін вмісту проліну під час дії стресового чинника). Ще одна невизначеність виникає через використання авторами досліджень різних критеріїв для поділу сортів на стійкі й чутливі, що зменшує об'єктивність обробки даних. Разом із тим, відсутність доказу прямого зв'язку між вмістом проліну та стійкістю генотипів пшениці до посухи може бути зумовлена не лише причинами, пов'язаними з дизайном експериментів і складнощами обробки даних, а й з особливою мультифункціональною роллю проліну у рослин за стресових і нормальних умов. Не виключено, що окремі і найменш досліджені на даний час його функції (антиоксидантна, шаперонна, сигнально-регуляторна та інші) не пов'язані прямо із загальним його вмістом у тканинах. Такі функції можуть реалізовуватися за рахунок тонкої компартменталізації певних субклітинних пулів проліну (Kaur, Asthir, 2015), а також динамічних локальних змін його вмісту в клітинах, що характерно для добре досліджених сигнальних посередників, зокрема кальцію і АФК (Tuteja, Sopory, 2008; Mittler et al., 2011).

Таким чином, застосування мета-аналізу спонукає як до критичної оцінки й пошуку шляхів удосконалення дизайну експериментів з вивчення ролі проліну, так і до вивчення принципово нових аспектів його дії в рослинних клітинах за стресових умов.

Подяки

Робота виконана за часткової підтримки проєкту 17.01.01.02.Ф "*Розроблення та оптимізація методологічних підходів до ідентифікації генофонду озимих зернових культур за рівнем адаптивності до абіотичних чинників в онтогенезі*" (№ ДР 0121U100564)

ДОДАТКОВІ ДОСЛІДНИЦЬКІ ДАНІ

Ця стаття містить електронний додаток (Таблиця S1. Вміст проліну у рослин пшениці різних генотипів за дії посухи / Table S1. Proline content in wheat plants of different genotypes under drought stress), доступний за посиланням: ukrbotj82-04-277-S1.pdf (50 KB).

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Ю.Є. Колупаєв: https://orcid.org/0000-0001-7151-906X
М.А. Шкляревський: https://orcid.org/0000-0001-7781-4481

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

Alia, Saradhi P.P., Mohanty P. 1997. Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical-induced photodamage. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 38: 253–257. https://doi.org/10.1016/S1011-1344(96)07470-2

Alvarez M.E., Savouré A., Szabados L. 2022. Proline metabolism as regulatory hub. *Trends in Plant Science*, 27(1): 39–55. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.07.009

Amoah J.N., Ko C.S., Yoon J.S., Weon S.Y. 2019. Effect of drought acclimation on oxidative stress and transcript expression in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Interactions*, 14(1): 492–505. https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1662098

Ben Rejeb K., Lefebvre-De Vos D., Le Disquet I., Leprince A.S., Bordenave M., Maldiney R., Jdey A., Abdelly C., Savouré A. 2015. Hydrogen peroxide produced by NADPH oxidases increases proline accumulation during salt or mannitol stress in *Arabidopsis thaliana*. *The New Phytologist*, 208(4): 1138–1148. https://doi.org/10.1111/nph.13550

Burda B.U., O'Connor E.A., Webber E.M., Redmond N., Perdue L.A. 2017. Estimating data from figures with a Web-based program: Considerations for a systematic review. *Research Synthesis Methods*, 8: 258–262. https://doi.org/10.1002/jrsm.1232

Chakraborty U., Pradhan B. 2012. Drought stress-induced oxidative stress and antioxidative responses in four wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 58(6): 617–630. https://doi.org/10.1080/03650340.2010.533660

Cha-Um S., Rai V., Takabe T. 2019. Proline, glycinebetaine, and trehalose uptake and inter-organ transport in plants under stress. In: *Osmoprotectant-mediated abiotic stress tolerance in plants: Recent advances and future perspectives*. Eds M.A.

Hossain, V. Kumar, D.J Burritt., M. Fujita, P.S.A. Mäkelä. Switzerland AG Cham: Springer Nature, pp. 201–223. https://doi.org/10.1007/978-3-030-27423-8_9

Cheng L., Wang Y., He Q., Li H., Zhang X., Zhang F. 2016. Comparative proteomics illustrates the complexity of drought resistance mechanisms in two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under dehydration and rehydration. *BMC Plant Biology*, 16(1): 188. https://doi.org/10.1186/s12870-016-0871-8

Dbira S., Al Hassan M., Gramazio P., Ferchichi A., Vicente O., Prohens J., Boscaiu M. 2018. Variable levels of tolerance to water stress (drought) and associated biochemical markers in Tunisian barley landraces. *Molecules*, 23: 613. https://doi.org/10.3390/molecules23030613

De Carvalho K., de Campos M.K.F., Domingues D.S., Pereira L.F.P., Vieira L.G.E. 2013. The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic Swingle citrumelo. *Molecular Biology Reports*, 40(4): 3269–3279. https://doi.org/10.1007/s11033-012-2402-5

Dubrovna O.V., Priadkina G.O., Mykhalska S.I., Komisarenko A.G. 2022. Drought-tolerance of transgenic winter wheat with partial suppression of the proline dehydrogenase gene. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 13(4): 385–392. https://doi.org/10.15421/022251

Dubrovna O.V., Stasik O.O., Priadkina G.O., Zborivska O.V., Sokolovska-Sergiienko O.G. 2020. Resistance of genetically modified wheat plants, containing a doublestranded RNA suppressor of the proline dehydrogenase gene, to soil moisture deficiency. *Agricultural Science and Practi*ce, 7(2): 24–34. https://doi.org/10.15407/agrisp7.02.024

El-Beltagi H.S., Mohamed H.I., Sofy M.R. 2020. Role of ascorbic acid, glutathione and proline applied as singly or in sequence combination in improving chickpea plant through physiological change and antioxidant defense under different levels of irrigation intervals. *Molecules*, 25: 1702. https://doi.org/10.3390/molecules25071702

Fabro G., Rizzi Y.S., Alvarez M.E. 2016. *Arabidopsis* proline dehydrogenase contributes to flagellin-mediated PAMP-triggered immunity by affecting RBOHD. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 29(8): 620–628. https://doi.org/10.1094/MPMI-01-16-0003-R

Faisal S., Mujtaba S.M., Asma, Mahboob W. 2019. Polyethylene glycol mediated osmotic stress impacts on growth and biochemical aspects of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 22: 213–223. https://doi.org/10.1007/s12892-018-0166-0

Forlani G., Trovato M., Funck D., Signorelli S. 2019. Regulation of proline accumulation and its molecular and physiological functions in stress defence. In: *Osmoprotectant-mediated abiotic stress tolerance in plants: recent advances and future perspectives*. Eds M.A. Hossain, V. Kumar, D.J. Burritt, M. Fujita, P.S.A. Mäkelä. Switzerland AG Cham: Springer Nature, pp. 73–97. https://doi.org/10.1007/978-3-030-27423-8_3

Ghosh U.K., Islam M.N., Siddiqui M.N., Cao X., Khan M.A.R. 2022. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms. *Plant Biology*, 24(2): 227–239. https://doi.org/10.1111/plb.13363

Guo R., Shi L., Jiao Y., Li M., Zhong X., Gu F., Liu Q., Xia X. 2018. Metabolic responses to drought stress in the tissues of drought-tolerant and drought-sensitive wheat genotype seedlings. *AoB Plants*, 10(2): ply016. https://doi.org/10.1093/aobpla/ply016

Gupta A., Rico-Medina A., Caño-Delgado A.I. 2020. The physiology of plant responses to drought. *Science*, 368(6488): 266–269. https://doi.org/10.1126/science.aaz7614

Hasanuzzaman M., Mahmud J.A., Anee T.I., Nahar K.M., Islam T. 2018. Drought stress tolerance in wheat: Omics approaches in understanding and enhancing antioxidant defense abiotic stress-mediated sensing and signaling in plants: an omics perspective. In: *Abiotic Stress-Mediated Sensing and Signaling in Plants: An Omics Perspective*. Eds S.M. Zargar, M.Y. Zargar. Singapore: Springer Nature, pp. 267–307. https://doi.org/10.1007/978-981-10-7479-0_10

Karpets Yu.V., Taraban D.A., Kokorev A.I., Yastreb T.O., Kobyzeva L.N., Kolupaev Yu.E. 2023. Response of wheat seedlings with different drought tolerance to melatonin action under osmotic stress. *Agriculture and Forestry*, 69(5): 53–69. https://doi.org/10.17707/AgricultForest.69.4.05

Kaur G., Asthir B. 2015. Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. *Biologia Plantarum*, 59: 609–619. https://doi.org/10.1007/s10535-015-0549-3

Kaur G., Asthir B., Bains N.S. 2018. Modulation of proline metabolism under drought and salt stress conditions in wheat seedlings. *Indian Journal of Biochemistry & Biophysics*, 55: 114–124.

Kirova E., Pecheva D., Simova-Stoilova L. 2021. Drought response in winter wheat: protection from oxidative stress and mutagenesis effect. *Acta Physiologiae Plantarum*, 43: 8. https://doi.org/10.1007/s11738-020-03182-1

Khomenko S.O., Kochmarskyi V.S., Fedorenko I.V., Fedorenko M.V. 2017. Drought tolerance and yield components of bread spring wheat collection samples in environments of the Forest-Steppe of Ukraine. *Myronivka Bulletin*, 4: 79–87. [Хоменко С.О., Кочмарський В.С., Федоренко І.В., Федоренко М.В. 2017. Посухостійкість та елементи продуктивності колекційних зразків пшениці м'якої ярої в умовах Лісостепу України. *Миронівський вісник*, 4: 79–87.] https://doi.org/10.31073/mvis201704-07

Klümper W., Qaim M. 2014. A meta-analysis of the impacts of genetically modified crops. *PloS ONE*, 9(11): e111629. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111629

Kolupaev Yu.E., Blume Ya.B. 2022. Plant adaptation to changing environment and its enhancement. *The Open Agriculture Journal*, 16 (Suppl-1, M1): e187433152208251. https://doi.org/10.2174/18743315-v16-e2208251

Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Salii A.M., Kokorev A.I., Ryabchun N.I., Zmiievska O.A., Shkliarevskyi M.A. 2022. State of antioxidant and osmoprotective systems in etiolated winter wheat seedlings of different cultivars due to their drought tolerance. *Zemdirbyste-Agriculture*, 109(4): 313–322. https://doi.org/10.13080/z-a.2022.109.040

Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Ryabchun N.I., Kokorev A.I., Kolomatska V.P., Dmitriev A.P. 2023. Redox homeostasis of cereals during acclimation to drought. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 35(2): 133–168. https://doi.org/10.1007/s40626-023-00271-7

Kolupaev Yu.E., Ryabchun N.I., Leonov O.Yu., Kokorev A.I., Taraban D.A., Shakhov I.V., Shkliarevskyi M.A., Yastreb T.O. 2024. Functioning of the antioxidant and osmoprotective systems of *Triticum aestivum* cultivars growing under soil drought conditions. *Botanica*, 30(3): 102–116. https://doi.org/10.35513/Botlit.2024.3.1

Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M., Romanenko K.O. 2022a. Effects of exogenous bacterial quorum-sensing signal molecule/messenger N-hexanoyl-L-homoserine lactone (C6-HSL) on acorn germination and plant growth of *Quercus robur* and *Q. rubra* (*Fagaceae*). *Ukrainian Botanical Journal*, 79(5): 329–338. [Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Романенко К.О. 2022а. Вплив екзогенної обробки водним розчином сигнальної молекули-медіатора бактеріального походження N-гексаноїлL-гомосеринлактону (С6-ГГЛ) на проростання жолудів і ріст рослин *Quercus robur* і *Q. rubra* (*Fagaceae*). *Український ботанічний журнал*, 79(5): 329–338.] https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.05.329

Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Babenko L.M., Voytenko L.V., Romanenko K.O., Vasyuk V.A. 2022b. Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses. *Molecular Biology Reports*, 49(1): 617–628. https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2

Lau S.-E., Lim L.W.T., Hamdan M.F., Chan C., Saidi N.B., Ong-Abdullah J., Tan B.C. 2025. Enhancing plant resilience to abiotic stress: The power of biostimulants. *Phyton — International Journal of Experimental Botany*, 94(1). https://doi.org/10.32604/phyton.2025.059930

Maghsoudi K., Emam Y., Niazi A., Pessarakli M., Arvin M.J. 2018. P5CS expression level and proline accumulation in the sensitive and tolerant wheat cultivars under control and drought stress conditions in the presence/absence of silicon and salicylic acid. *Journal of Plant Interactions*, 13(1): 461–471. https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1506516

Mansour M.M.F., Salama K.H.A. 2020. Proline and abiotic stresses: responses and adaptation. In: *Plant ecophysiology and adaptation under climate change: mechanisms and perspectives. II: mechanisms of adaptation and stress amelioration*. Ed. M. Hasanuzzaman. Singapore: Springer Nature, pp. 357–397. https://doi.org/10.1007/978-981-15-2172-0_12

Marcińska I., Czyczyło-Mysza I., Skrzypek E., Filek M., Grzesiak S., Grzesiak M.T., Janowiak F., Hura T., Dziurka M., Dziurka K., Nowakowska A., Quarrie S.A. 2013. Impact of osmotic stress on physiological and biochemical characteristics in drought-susceptible and drought-resistant wheat genotypes. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35: 451–461. https://doi.org/10.1007/s11738-012-1088-6

Meena M., Divyanshu K., Kumar S., Swapnil P., Zehra A., Shukla V., Yadav M., Upadhyay R.S. 2019. Regulation of L-proline biosynthesis, signal transduction, transport, accumulation and its vital role in plants during variable environmental conditions. *Heliyon*, 5(12): e02952. https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e02952

Mei Y., Qiu D., Xiao S., Chen D. 2018. Evaluation of high temperature tolerance and physiological responses of different *Anoectochilus* germplasm resources. *Applied Ecology and Environmental Research*, 16(5): 7017–7031. https://doi.org/10.15666/aeer/1605_70177031

Michaletti A., Naghavi M.R., Toorchi M., Zolla L., Rinalducci S. 2018. Metabolomics and proteomics reveal drought-stress responses of leaf tissues from spring-wheat. *Scientific Reports*, 8: 5710. https://doi.org/10.1038/s41598-018-24012-y

Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V.B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F. 2011. ROS signaling: the new wave? *Trends in Plant Science*, 16(6): 300–309. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.03.007

Mockevičiūtė R., Jurkonienė S., Šveikauskas V., Zareyan M., Jankovska-Bortkevič E., Jankauskienė J., Kozeko L., Gavelienė V. 2023. Probiotics, proline and calcium induced protective responses of triticum aestivum under drought stress. *Plants*, 12(6): 1301. https://doi.org/10.3390/plants12061301

Munaweera T.I.K., Jayawardana N.U., Rajaratnam R., Dissanayake N. 2022. Modern plant biotechnology as a strategy in addressing climate change and attaining food security. *Agriculture & Food Security*, 11: 26. https://doi.org/10.1186/s40066-022-00369-2

Nasirzadeh L., Sorkhilaleloo B., Majidi Hervan E., Fatehi F. 2021. Changes in antioxidant enzyme activities and gene expression profiles under drought stress in tolerant, intermediate, and susceptible wheat genotypes. *Cereal Research Communications*, 49: 83–89. https://doi.org/10.1007/s42976-020-00085-2

Noor S., Ali S., Rehman H., Ullah F., Ali G.M. 2018. Comparative study of transgenic (DREB1A) and non-transgenic wheat lines on relative water content, sugar, proline and chlorophyll under drought and salt stresses. *Sarhad Journal of Agriculture*, 34(4): 986–993. https://doi.org/10.17582/journal.sja/2018/34.4.986.993

Oboznyi A.I., Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O. 2013. Superoxide dismutase activity and the contents of low-molecular-weight protective compounds at the formation of cross-resistance of wheat seedlings to heat and osmotic stresses. *Agrokhimiya*, 8:

59–61. [Обозный А.И., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. 2013. Активность супероксиддисмутазы и содержание низкомолекулярных протекторных соединений при формировании перекрестной устойчивости проростков пшеницы к тепловому и осмотическому стрессам. *Агрохимия*, 8: 59–67.]

Ozturk M., Turkyilmaz Unal B., García-Caparrós P., Khursheed A., Gul A., Hasanuzzaman M. 2021. Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 172(2): 1321–1335. https://doi.org/10.1111/ppl.13297

Poustini K., Siosemardeh A., Ranjbar M. 2007. Proline accumulation as a response to salt stress in 30 wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 54: 925–934. https://doi.org/10.1007/s10722-006-9165-6

Pykalo S., Demydov O., Yurchenko T., Khomenko S., Humeniuk O., Kharchenko M., Prokopik N. 2020. Methods for evaluation of wheat breeding material for drought tolerance. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 82: 63–79. [Пикало С., Демидов О., Юрченко Т., Хоменко С., Гуменюк О., Харченко М., Прокопік Н. 2020. Методи оцінки посухостійкості селекційного матеріалу пшениці. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 82: 63–79.] https://doi.org/10.30970/vlubs.2020.82.05

Qayyum A., Al Ayoubi S., Sher A., Bibi Y., Ahmad S., Shen Z., Jenks M. A. 2021. Improvement in drought tolerance in bread wheat is related to an improvement in osmolyte production, antioxidant enzyme activities, and gaseous exchange. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 28(9): 5238–5249. https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.040

Raza A., Charagh S., Abbas S., Hassan M.U., Saeed F., Haider S., Sharif R., Anand A., Corpas F.J., Jin W., Varshney R.K. 2023. Assessment of proline function in higher plants under extreme temperatures. *Plant Biology*, 25(3): 379–395. https://doi.org/10.1111/plb.13510

Rehman A.U., Bashir F., Ayaydin F., Kóta Z., Páli T., Vass I. 2021. Proline is a quencher of singlet oxygen and superoxide both in in vitro systems and isolated thylakoids. *Physiologia Plantarum*, 172(1): 7–18. https://doi.org/10.1111/ppl.13265

Ren Y., Miao M., Meng Y., Cao J., Fan T., Yue J., Xiao F., Liu Y., Cao S. 2018. DFR1-mediated inhibition of proline degradation pathway regulates drought and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Cell Reports*, 23(13): 3960–3974. https://doi.org/10.1016/j.celrep.2018.04.011

Renzetti M., Bertolini E., Trovato M. 2024. Proline metabolism genes in transgenic plants: Meta-analysis under drought and salt stress. *Plants*, 13: 1913. https://doi.org/10.3390/plants13141913

Romanenko O., Kushch I., Zayets S., Solodushko M. 2018. Viability of seeds and sprouts of winter crop varieties under drought conditions of Steppe. *Ahroekolohichnyy Zhurnal*, 1: 87–95. [Романенко О.Л., Кущ І.С., Заєць С.О., Солодушко М.М. 2018. Вплив посушливих умов Степу на життєздатність насіння та проростків озимих зернових культур. *Агроекологічний журнал*, 1: 87–95.] https://doi.org/10.33730/2077-4893.1.2018.160584

Sánchez-Reinoso A.D., Garcés-Varón G., Restrepo-Díaz H. 2014. Biochemical and physiological characterization of three rice cultivars under different daytime temperature conditions. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 74(4): 373–379. https://doi.org/10.4067/S0718-58392014000400001

Schneider J.R., Wurlitzer W.B., Ferla N.J., Huzar-Novakowiski J., Chavarria G. 2025. A metanalytic study: does water deficit always increase soybean proline concentration? *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 37: article 4. https://doi.org/10.1007/s40626-024-00346-z

Sharma V., Kumar A., Chaudhary A., Mishra A., Rawat S., Basavaraj B.Y., Shami V., Kaushik P. 2022. Response of wheat genotypes to drought stress stimulated by PEG. *Stresses*, 2(1): 26–51. https://doi.org/10.3390/stresses2010003

Sun Y., Wang C., Chen H.Y.H., Ruan H. 2020. Response of plants to water stress: A meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*, 11: 978. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00978

Szabados L., Savouré A. 2010. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, 15(2): 89–97. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009

Tuteja N., Sopory S.K. 2008. Chemical signaling under abiotic stress environment in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 3(8): 525–536. https://doi.org/10.4161/psb.3.8.6186

Valifard M., Moradshahi A., Kholdebarin B. 2012. Biochemical and physiological responses of two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars to drought stress applied at seedling stage. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 14: 1567–1578.

Vayner A.O., Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O. 2013. Participation of hydrogen peroxide in induction of proline accumulation in millet plants under action of NaCl. *Bulletin of Kharkiv National University. Series Biology*, 2(29): 32–38. [Вайнер А.А., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. 2013. Участие пероксида водорода в индуцировании накопления пролина в растениях проса при действии NaCl. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*, 2(29): 32–38.]

Vendruscolo E.C.G., Schuster I., Pileggi M., Scapim C.A., Molinari H.B.C., Marur C.J., Vieira L.G.E. 2007. Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *Journal of Plant Physiology*, 164(10): 1367–1376. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.05.001

Viechtbauer W. 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software*, 36(3): 1–48. https://doi.org/10.18637/jss.v036.i03

Voetberg G.S., Sharp R.E. 1991. Growth of the maize primary root at low water potentials III. Role of increased proline deposition in osmotic adjustment. *Plant Physiology*, 96(4): 1125–1130. https://doi.org/10.1104/pp.96.4.1125

Wu H., Yang Z. 2024. Effects of drought stress and postdrought rewatering on winter wheat: A meta-analysis. *Agronomy*, 14(2): 298. https://doi.org/10.3390/agronomy14020298

Yastreb T.O., Kokorev A.I., Makaova B.E., Ryabchun N.I., Sakhno T. V., Dmitriev A.P., Kolupaev Yu.E. 2023. Response of the antioxidant system of wheat seedlings with different genotypes to exogenous prooxidants: the relationship with resistance to abiotic stressors. *Ukrainian Biochemical Journal*, 95(6): 81–96. https://doi.org/10.15407/ubj95.06.081

Yerlikaya B.A., Mostafa K., Aydin A., Yerlikaya S., Mehmood M., Yilmaz N.N., Yildirim K., Kavas M. 2024. Innovations in plant genome editing and biotechnology: addressing global agricultural challenges. *Turkish Journal of Botany*, 48(7): 351–375. https://doi.org/10.55730/1300-008X.2823

Zarse K., Schmeisser S., Groth M., Priebe S., Beuster G., Kuhlow D., Guthke R., Platzer M., Kahn C.R., Ristow M. 2012. Impaired insulin/IGF1 signaling extends life span by promoting mitochondrial L-proline catabolism to induce a transient ROS signal. *Cell Metabolism*, 15(4): 451–465. https://doi.org/10.1016/j.cmet.2012.02.013

Accumulation of proline in vegetative organs of *Triticum aestivum* (*Poaceae*) under drought conditions in the early phases of development: a meta-analysis of data

Yu.E. KOLUPAEV [1,2,3], M.A. SHKLIAREVSKYI [4]

[1] Yuriev Plant Production Institute, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, 142 Heroiv Kharkova Ave., Kharkiv 61060, Ukraine

[2] State Biotechnological University, 44 Alchevskykh Str., Kharkiv 61022, Ukraine

[3] Poltava State Agrarian University, 1/3 Skovorody Str., Poltava 36003, Ukraine

[4] Intego Group, 8 Manizera Str., Kharkiv 61002, Ukraine

Abstract. Proline is considered one of the most important osmolytes accumulated by plants in response to stress factors that cause cell dehydration. A significant body of data has been accumulated on changes in the proline content of cultivated plants of different genotypes under osmotic stress. This fully applies to one of the most important cultivated cereals — durum wheat (*Triticum aestivum*). However, these data lack objective evaluation and systematization. The aim of this study was to conduct a meta-analysis of data on changes in proline content in wheat plants of various genotypes at early phases of development under drought. Only experimental data obtained under controlled growth conditions were selected for processing. Another key criterion for selecting studies for inclusion in the meta-analysis was the availability of objective data on the level of drought tolerance of the studied genotypes. As a result, the ratios of the mean proline content in plants under stress conditions to the mean content in control conditions — ln(R/R) — were determined based on 112 studies presented in 21 journal articles. It was concluded that the proline content in the vegetative organs of *T. aestivum* under drought increases significantly. At the same time, there was no significant difference in the degree of increase of this indicator in drought-resistant and sensitive genotypes. In other words, the increase in proline content in wheat is a universal response to osmotic stress. The study also separately discusses the interpretation of data related to the enhanced drought tolerance of transformants with modified proline synthesis or catabolism.

Keywords: drought, meta-analysis, proline, resistance, *Triticum aestivum*

MYCOLOGICAL RECORDS
МІКОЛОГІЧНІ ЗНАХІДКИ

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.291
RESEARCH ARTICLE

Нові знахідки агарикоїдних грибів на території Національного природного парку "Холодний Яр"

Андрій В. ПЛУЖНИК [1,2*], **Микола П. ПРИДЮК** [3]

[1] Київський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська 64/13, Київ 01601, Україна
[2] Національний природний парк "Холодний Яр"
вул. Холодноярська 58, с. Грушківка 20810, Черкаська обл., Україна
[3] Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

* Автор для листування: *andriy.pluzhnik@knu.ua*

Реферат. Стаття містить інформацію про нові знахідки агарикоїдних грибів у Національному природному парку "Холодний Яр" (Черкаська область, Україна), виявлені протягом 2017–2024 рр. Наведено систематичний список цих видів із вказівками про їхнє місцезростання і субстрати. Два види (*Parasola lilatincta* і *Pholiotina nemoralis*) знайдені в Україні вперше. Для них подано описи макро- і мікроструктур, оригінальні фотографії плодових тіл і деталей анатомічної будови, а також дані про їхнє світове поширення. Загалом 58 видів уперше наведено для Правобережного Лісостепу. Ще вісім видів (*Agaricus abruptibulbus*, *Arrhenia epichysium*, *Conocybe ochrostriata*, *Deconica micropora*, *Galerina camerina*, *Leucocoprinus serenus*, *Tulosesus impatiens* і *Xerocomellus riparіellus*) є рідкісними в Україні.

Ключові слова: гриби, мікобіота, нові знахідки, природно-заповідний фонд, Україна, Черкаська область, *Basidiomycota*

Вступ

Вивчення видового різноманіття організмів на природоохоронних територіях є одним із важливих напрямів сучасних біологічних досліджень. З огляду на такі сучасні виклики як глобальні зміни клімату і військові дії на території України, регулярні обстеження та інвентаризація видового складу мікобіоти заповідних територій є важливою частиною заходів зі збереження видів і середовища їхнього існування. На сьогоднішній день однією з цікавих і перспективних територій для проведення ботанічних, мікологічних і зоологічних досліджень виступає нещодавно створений Національний природний парк (далі НПП) "Холодний Яр" (Черкаська область, Україна), відомий своєю природною та історико-культурною спадщиною.

НПП "Холодний Яр", заснований Указом Президента України у 2022 році (https://zakon.rada.

ARTICLE HISTORY. Submitted 28 March 2025. Revised 16 July 2025. Published 29 August 2025

CITATION. Pluzhnyk A.V., Prydiuk M.P. 2025. New records of agaricoid fungi from the Kholodnyi Yar National Nature Park. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(4): 291–305. [In Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.291

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

gov.ua/laws/show/2/2022#Text), являє собою реліктовий лісовий масив у центрі України, який є частиною Смарагдової мережі Європи (https://emerald.eea.europa.eu/?query=Adopted%20sites,SITECODE,UA0000261). Це унікальний лісовий масив на Придніпровській височині, в якому найповніше представлено флористичний комплекс східно-європейських свіжих широколистяних лісів. На менших площах трапляються також водний, прибережно-водний, лісо-болотний, лучно-болотний і лучно-степовий флористичні комплекси. Основу деревостанів становлять дуб звичайний (*Quercus robur* L.), ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.) та граб звичайний (*Carpinus betulus* L.), до яких домішуються й інші лісоутворюючі породи. Природно-кліматичні умови парку є достатньо сприятливими для розвитку і розмноження грибів різних таксономічних та екологічних груп, проте мікологічні дослідження на його території розпочалися лише нещодавно. Хоча вже з'явилося кілька публікацій, присвячених, зокрема, встановленню видового складу весняних сумчастих грибів (Pluzhnyk, Dzhagan, 2021), дереворуйнівних грибів (Pluzhnyk, Dzhagan, 2023) і гастероміцетів (Pluzhnyk, Dzhagan, 2024b) НПП "Холодний Яр", а також дослідженню поширення видів із Червоної книги України (https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#Text) в біоценозах парку (Pluzhnyk, Dzhagan, 2024a), обсяг отриманих даних поки що є відносно обмеженим. Загалом завдяки попереднім дослідженням вдалося значно розширити відомий раніше список видів грибів парку (Prudenko, Dzhagan, 2005, 2006) на 182 таксони.

Отже, метою нашого дослідження було провести обстеження, інвентаризацію видового складу агарикоїдних грибів НПП "Холодний Яр" і виділити групу рідкісних та цікавих видів грибів.

Матеріали та методи

Обстеження території НПП "Холодний Яр" здійснювалося переважно першим автором упродовж 2017–2024 рр. Збір зразків проводився маршрутно-експедиційним методом, під час якого для кожного зразка зазначали інформацію про субстрат, тип рослинного угруповання, дату і локалітет знахідки. Камеральну обробку і гербаризацію проводили відповідно до загальноприйнятих методик (Kalamees, 1965; Dudka, Wasser, 1987). Ідентифікацію видів здійснювали з використанням світлової мікроскопії на базі кафедри біології рослин ННЦ "Інститут біології та медицини" Київського національного університету імені Тараса Шевченка і відділу мікології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України за допомогою світлових мікроскопів Primo Star 1 (Carl Zeiss, Німеччина), XY-B2T (Ulab, Китай) та МБИ-3, а також різних визначників (Zerova et al., 1979; Sarnari, 1998, 2005; Hausknecht, 2009; Funga Nordica, 2012; Melzer, 2012, 2017). Сучасні прийняті назви таксонів подані згідно *Index Fungorum* (https://www.indexfungorum.org/), а таксономічне положення узгоджене з найновішими науковими даними (Hyde et al., 2024). Фотографії мікроструктур нових для України видів зроблені за допомогою світлового мікроскопа Olympus BX53, цифрової камери Olympus LC30 і програмного забезпечення Olympus CellSens Entry (Olympus, Японія) на базі відділу фікології, ліхенології та бріології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України.

Результати та обговорення

Узагальнений список усіх видів агарикоїдних грибів НПП "Холодний Яр", який включає як раніше опубліковані дані (Prudenko, Dzhagan, 2005, 2006; Dzhagan, Pluzhnyk, 2019; Pluzhnyk, Dzhagan, 2021, 2023, 2024a, 2024b), так і результати наших останніх досліджень, нараховує 231 вид із 92 родів, 33 родин і трьох порядків класу *Agaricomycetes* Doweld. Упродовж 2017–2024 рр. нам вдалося підтвердити власними знахідками 57 із 88 видів агарикоїдних грибів, виявлених попередніми дослідниками, а також виявити низку нових, у тому числі раніше невідомих або рідкісних в Україні. Оскільки інформація про значну частину видів грибів парку вже була опублікована у зазначених працях, ми наводимо нижче список лише тих 106 видів, які виявилися новими для НПП "Холодний Яр". Серед них два види (*Parasola lilatincta* (Bender & Uljé) Redhead, Vilgalys & Hopple та *Pholiotina nemoralis* (Harmaja) Bon) вперше знайдені в Україні, а ще вісім (*Agaricus abruptibulbus* Peck, *Arrhenia epichysium* (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys, *Conocybe ochrostriata* Hauskn., *Deconica micropora* (Noordel. & Verduin) Noordel., *Galerina camerina* (Fr.) Kühner, *Leucocoprinus serenus*

(Fr.) M. Asif, Saba & Vellinga, *Tulosesus impatiens* (Fr.) D. Wächt. & A. Melzer і *Xerocomellus riparriellus* (Redeuilh) Šutara) представлені в нашій країні невеликою кількістю знахідок. Оскільки територія парку повністю знаходиться в межах Черкаського району, при наведенні локалітетів інформація про адміністративний район не подається. Всі таксони у списку подаються в систематичному порядку.

AGARICALES

Agaricaceae

***Agaricus abruptibulbus* Peck**
На схід від с. Жаботин, 49°15'04.2"N, 32°19'05.6"E. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи та клена, на ґрунті, 13.06.2021. Знайдено групу плодових тіл. Рідкісний в Україні вид, відомий з п’яти міцезнаходжень, окрім вказаного (Wasser, 1980; Koretskyi, 1997; https://www.gbif.org/uk/species/5455910). Новий для Правобережного Лісостепу.

***Agaricus arvensis* Schaeff.**
На схід від с. Жаботин. Сухі луки, на ґрунті, 02.06.2020. Знайдено декілька екземплярів.

***Agaricus bisporus* (J.E. Lange) Imbach**

На північ від с. Головківка. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, вільхи, верби, на ґрунті, 04.05.2024. Знайдено групу плодових тіл.

***Agaricus bitorquis* (Quél.) Sacc.**
На північ від с. Головківка. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, вільхи, верби, на ґрунті, 04.05.2024. Знайдено декілька екземплярів.

***Agaricus macrocarpus* F.H. Møller** (рис. 1A).
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, сосни, осики, берези, тополі, черешні, на ґрунті, 03.11.2023. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Leucocoprinus serenus* (Fr.) M. Asif, Saba & Vellinga**
На південний схід від с. Жаботин, 49°12'94.5"N, 32°18'89.1"E. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, акації, сосни, берези, на ґрунті, 18.07.2023. Знайдене одне плодове тіло. Рідкісний в Україні вид, відомий з п’яти міцезнаходжень, окрім вказаного (Bobyak, 1907; Ganzha, 1960; Wasser, 1980; Prydiuk, in press). Новий для Правобережного Лісостепу.

***Macrolepiota excoriata* (Schaeff.) Wasser**
На південний схід від с. Жаботин. Луки, на ґрунті, 09.11.2024. Знайдене одне плодове тіло.

Amanitaceae

***Amanita ceciliae* (Berk. & Broome) Bas**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, акації, сосни, берези, на ґрунті, 04.06.2020. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Amanita crocea* (Quél.) Singer** (рис. 1B).
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, сосни, на ґрунті, 13.08.2021. Знайдене одне плодове тіло.

***Amanita excelsa* (Fr.) Bertill.**
На південь від с. Лубенці. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на ґрунті, 24.05.2020. Знайдене одне плодове тіло.

***Amanita regalis* (Fr.) Michael**
На схід та південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, акації, сосни, берези, на ґрунті, 04.10.2018, 04.06.2020. Двічі, по одному плодовому тілу. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Amanita vaginata* (Bull.) Lam.**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс з домішкою липи, клена, акації, сосни, берези, на ґрунті, 09.07.2020. Знайдено декілька екземплярів.

Bolbitiaceae

***Bolbitius titubans* (Bull.) Fr.** (рис. 1C).
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, сосни, черешні, на гнилій деревині *Fraxinus excelsior*, 20.04.2024. Знайдено два плодових тіла.

***Conocybe ochrostriata* Hauskn.**
На південний схід від с. Жаботин, 49°13'77.9"N, 32°19'81.4"E. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, акації, на лісовій підстилці, 04.10.2020. Знайдено декілька екземплярів. Третя знахідка в Україні (Prydiuk, 2015). Новий для Правобережного Лісостепу.

***Pholiotina nemoralis* (Harmaja) Bon**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на гнилій деревині *Quercus robur*, 20.04.2024. Знайдене одне плодове тіло. Новий для України вид.

Clitocybaceae

***Clitocybe concava* (Scop.) Gillet**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, ялини, берези, на ґрунті, 01.08.2017. Знайдене одне плодове тіло.

***Clitocybe subalutacea* (Batsch) P. Kumm.**
На північний схід від с. Грушківка. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в'яза, берези, сосни, ялини, осики, черешні, на лісовій підстилці, 30.09.2017. Знайдене одне плодове тіло.

***Clitocybe subtruncicola* Murrill**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, акації, верби, на гнилій деревині *Salix alba* L., 15.12.2022. Знайдене одне плодове тіло.

***Collybia rivulosa* (Pers.) Z.M. He & Zhu L. Yang**
На північ від хутора Буда. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на ґрунті, 01.11.2017. Знайдене одне плодове тіло.

***Collybia tuberosa* (Bull.) P. Kumm.**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на ґрунті, 06.05.2017. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

Cortinariaceae

***Cortinarius balaustinus* Fr.**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, сосни, берези, на ґрунті, 17.07.2018. Знайдено групу плодових тіл. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Cortinarius malicorius* Fr.**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, сосни, на ґрунті, 11.09.2017. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Cortinarius salor* Fr.**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, акації, берези, на ґрунті, 16.06.2017. Знайдене одне плодове тіло.

Crepidotaceae

***Crepidotus subverrucisporus* Pilát**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в'яза, сосни, осики, берези, тополі, черешні, на гнилій деревині *Tilia cordata* Mill., 03.11.2023. Знайдено групу плодових тіл. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Pleuroflammula tuberculosa* (Schaeff.) E. Horak**
На північний захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, сосни, на гнилій деревині *Quercus robur* L., 05.08.2023. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Simocybe sumptuosa* (P.D. Orton) Singer** (рис. 1K).
На захід від с. Мельники (03.11.2023) та на північ від с. Головківка (04.05.2024). Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в'яза, сосни, берези, тополі, черешні, на лісовій підстилці. Дві знахідки по декілька екземплярів.

Cyphellaceae

***Baeospora myosura* (Fr.) Singer**
На захід від с. Мельники. Сосновий ліс із домішкою дуба, клена, в'яза, ялиновий ліс, на минулорічних шишках *Pinus sylvestris* L. та *Picea abies* L., 10.10.2020, 19.10.2024. Реєстрували двічі, по декілька екземплярів.

Entolomataceae

***Entoloma aprile* (Britzelm.) Sacc.** (рис. 1D).
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на ґрунті, 20.04.2024. Знайдено декілька екземплярів.

***Entoloma vernum* S. Lundell**
На південний схід від с. Лубенці. Березняк із домішкою в'яза, дуба, сосни, осики, на ґрунті, 09.03.2020. Знайдено групу плодових тіл. Новий для Правобережного Лісостепу.

Hygrophoraceae

***Arrhenia epichysium* (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys**
На південний схід від с. Жаботин, 49°14'41.7"N, 32°20'01.8"E. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, акації, на гнилій деревині *Acer platanoindes* L., 03.10.2022. Знайдено декілька екземплярів. Третя знахідка в Україні (Pilát, 1940; Dudka et al., 2019).

Hymenogastraceae

***Galerina camerina* (Fr.) Kühner**
На південний схід від с. Жаботин, 49°12'82.3"N, 32°18'16.2"E. Дубовий ліс із домішкою липи, акації, берези, сосни, на моховій підстилці, 09.11.2024. Знайдено групу плодових тіл. Друга

знахідка в Україні (Prydiuk, 2016; Dudka et al., 2019). Новий для Правобережного Лісостепу.

***Gymnopilus junonius* (Fr.) P.D. Orton**
На північний схід від с. Ґрушківка. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, берези, сосни, ялини, осики, черешні, на ґрунті, 30.10.2024. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Hebeloma crustuliniforme* (Bull.) Quél.**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, сосни, осики, берези, тополі, черешні, на ґрунті, 03.11.2023. Знайдено декілька екземплярів.

Lyophyllaceae

***Calocybe gambosa* (Fr.) Donk**
На схід від с. Жаботин. Луки, на ґрунті, 01.05.2023. Знайдено групу плодових тіл.

Marasmiaceae

***Marasmius epiphyllus* (Pers.) Fr.**
На південний схід від с. Жаботин. Дубовий ліс із домішкою липи, акації, берези, сосни, на лісовій підстилці, 09.11.2024. Знайдено групу плодових тіл.

Melanoleucaceae

***Melanoleuca brevipes* (Bull.) Pat.** (рис. 1H).
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, в’яза, акації, верби, осики, на ґрунті, 04.05.2020. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

Mycenaceae

***Mycena arcangeliana* Bres.**
На південний схід від с. Жаботин. Дубовий ліс із домішкою липи, акації, берези, сосни, на лісовій підстилці, 09.11.2024. Знайдено групу плодових тіл. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Mycena maculata* P. Karst.**
На північний схід від с. Ґрушківка. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, берези, сосни, ялини, осики, черешні, на гнилій деревині *Quercus robur*, 18.10.2024. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Mycena niveipes* (Murrill) Murrill**
На північний захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, на ґрунті, 05.08.2023. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Mycena renati* Quél.** (рис. 1F).
На схід та на південний схід від с. Жаботин (04.05.2017, 18.07.2023), на південний захід від с. Мельники (20.04.2024). Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на гнилій деревині *Carpinus betulus*. Реєстрували тричі, групами плодових тіл.

***Mycena rosea* Gramberg**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена акації, на лісовій підстилці, 08.11.2019. Знайдене одне плодове тіло.

***Mycena stylobates* (Pers.) P. Kumm.**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, верби, на лісовій підстилці, 30.09.2017. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Mycena vitilis* (Fr.) Quél.**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, сосни, осики, берези, тополі, черешні, на лісовій підстилці, 03.11.2023. Знайдено декілька екземплярів.

Omphalotaceae

***Collybiopsis peronata* (Bolton) R.H. Petersen**
На схід від с. Жаботин (17.07.2018), на північний захід від с. Мельники (05.08.2023). Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, сосни, берези, на лісовій підстилці. Реєстрували двічі по декілька екземплярів.

***Gymnopus aquosus* (Bull.) Antonín & Noordel.**
На схід від с. Жаботин (19.09.2017, 24.07.2024), на південний схід від с. Лубенці (27.04.2024). Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, березняк із домішкою дуба, осики, сосни, акації, на ґрунті. Реєстрували тричі по декілька екземплярів.

Physalacriaceae

***Strobilurus stephanocystis* (Kühner & Romagn. ex Hora) Singer** (рис. 1L).
На північний схід від с. Ґрушківка. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, берези, сосни, ялини, осики, черешні, на ґрунті, 31.03.2024. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Strobilurus tenacellus* (Pers.) Singer**
На захід від с. Мельники. Сосновий ліс із домішкою дуба, клена, в’яза, на минулорічних

шишках *Pinus sylvestris*, 10.10.2020. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

Pleurotaceae

***Hohenbuehelia mastrucata* (Fr.) Singer**
На північний захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на гнилій деревині *Quercus robur*, 17.10.2024. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Hohenbuehelia petaloides* (Bull.) Schulzer**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, берези, на ґрунті, 16.06.2021. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Pleurotus cornucopiae* (Paulet) Quél.**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, берези, черешні, на гнилій деревині *Prunus avium* L., 31.08.2024. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Pleurotus dryinus* (Pers.) P. Kumm.** (рис. 1I).
На схід від с. Жаботин. Узлісся дубово-грабового лісу із домішкою липи, клена, яблуні, груші, на живому стовбурі *Malus sylvestris* (L.) Mill., 25.10.2024, 02.11.2024. Реєстрували двічі по декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quél.**
На північний захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на гнилій деревині *Quercus robur*, 25.06.2023, 17.10.2024. Реєстрували двічі, по декілька екземплярів.

Pluteaceae

***Pluteus pellitus* (Pers.) P. Kumm.**
На північний захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на гнилій деревині *Quercus robur*, 05.08.2023. Знайдене одне плодове тіло.

***Pluteus salicinus* (Pers.) P. Kumm.**
На схід від с. Жаботин. Узлісся дубово-грабового лісу із домішкою ясена, липи, клена, на гнилій деревині *Quercus robur*, 18.07.2023. Знайдено декілька екземплярів.

***Pluteus semibulbosus* (Lasch) Quél.**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в'яза, сосни, осики, берези, тополі, черешні, на гнилій деревині *Tilia cordata*, 03.11.2023. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

Porotheleaceae

***Megacollybia platyphylla* (Pers.) Kotl. & Pouzar**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, в'яза, берези, на гнилій деревині *Quercus robur*, 18.07.2023. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Pseudohydropus floccipes* (Fr.) Vizzini & Consiglio**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, акації, сосни, берези, на гнилій деревині *Quercus robur*, 18.07.2023. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

Psathyrellaceae

***Candolleomyces candolleanus* (Fr.) D. Wächt. & A. Melzer**
На захід від с. Мельники, на південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, акації, сосни, на ґрунті, 22.06.2024. Вид реєстрували двічі, в одному випадку кілька плодових тіл, в іншому – одне.

***Coprinellus disseminatus* (Pers.) J.E. Lange**
На південний схід від с. Лубенці. Сухі луки, на гнилій деревині *Acer negundo* L., 27.04.2024. Знайдено групу плодових тіл.

***Coprinellus silvaticus* (Peck) Gminder**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, акації, сосни, берези, на ґрунті, 17.06.2023. Знайдене одне плодове тіло.

***Coprinopsis mitrispora* (Bohus) L. Nagy, Vágvölgyi & Papp**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на ґрунті, 20.04.2024. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Parasola lilatincta* (Bender & Uljé) Redhead, Vilgalys & Hopple**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, акації, сосни, берези, на ґрунті, 17.06.2023. Знайдене одне плодове тіло. Новий для України вид.

***Psathyrella corrugis* (Pers.) Konrad & Maubl.**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, сосни, осики, берези, тополі, черешні, на ґрунті, 03.11.2023. Знайдено декілька екземплярів.

***Psathyrella fatua* (Fr.) Konrad & Maubl.**
На південний схід від с. Лубенці. Березняк із домішкою дуба, осики, сосни, акації, на ґрунті, 27.04.2024. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Psathyrella noli-tangere* (Fr.) A. Pearson & Dennis**
На схід від с. Жаботин. Заплавний вербовий ліс із домішкою клена, вільхи, берези, осики, в’яза, на лісовій підстилці, 19.04.2024. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Psathyrella olympiana* A.H. Sm.** (рис. 1J).
На північний схід від с. Ґрушківка. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, берези, сосни, ялини, осики, черешні, на ґрунті, 31.03.2024. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Psathyrella pseudogracilis* (Romagn.) M.M. Moser**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на лісовій підстилці, 19.10.2024. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Psathyrella spadiceogrisea* (Schaeff.) Maire**
На схід від с. Жаботин, на південний схід від с. Лубенці. Дубово-грабовий ліс із домішкою берези, сосни, березняк із домішкою дуба, осики, сосни, акації, на ґрунті, 09.04.2023, 27.04.2024. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Tulosesus callinus* (M. Lange & A.H. Sm.) D. Wächt. & A. Melzer**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, акації, на ґрунті, 04.10.2020. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Tulosesus impatiens* (Fr.) D. Wächt. & A. Melzer**
На захід від с. Мельники, 49°15'45.5"N, 32°24'20.7"E. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на лісовій підстилкці, 08.11.2019. Знайдено декілька екземплярів. П’ята знахідка в Україні (Prydiuk, 2015). Новий для Правобережного Лісостепу.

Sarcomyxaceae

***Sarcomyxa serotina* (Pers.) P. Karst.**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, черешні, на гнилій деревині *Quercus robur*, 14.10.2023. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

Strophariaceae

***Deconica micropora* (Noordel. & Verduin) Noordel.**
На захід від с. Мельники, 49°15'72.5"N, 32°27'49.8"E (25.02.2024) та на південний схід від с. Лубенці, 49°13'77.9"N, 32°19'81.4"E (27.04.2024). Сосновий ліс із домішкою дуба, березняк із домішкою дуба, осики, сосни, акації, на моховій підстилці. Реєстрували двічі, по декілька екземплярів. Друге місцезнаходження в Україні (Heluta et al., 2024). Новий для Правобережного Лісостепу.

***Leratiomyces squamosus* (Pers.) Bridge & Spooner**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на гнилій деревині *Carpinus betulus*, 13.10.2019. Знайдено декілька екземплярів.

***Pholiota aurivella* (Batsch) P. Kumm.** (рис. 1G).
На схід від с. Жаботин (07.10.2022, 14.10.2023), на північ та південний схід від х. Буда (15.10.2023, 18.10.2024). Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, берези, осики, на гнилій та живій деревині *Acer platanoindes*, *Betula pendula* Roth та *Populus tremula* L. Реєстрували чотири рази, по декілька екземплярів.

***Pholiota squarrosa* (Vahl) P. Kumm.**
На південний захід від с. Мельники (02.11.2023), на північний схід від с. Ґрушківка (18.10.2024). Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в’яза, берези, сосни, ялини, осики, черешні, на гнилій деревині *Fraxinus excelsior*, живій деревині *Quercus robur*. На території парку вид реєстрували двічі, групами.

Tricholomataceae

***Tricholoma albobrunneum* (Pers.) P. Kumm.**
На південний схід від с. Жаботин. Осичник із домішкою берези та сосни, на ґрунті, 05.10.2022. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Tricholoma argyraceum* (Bull.) Gillet**
На південний схід від с. Жаботин. Осичник із домішкою берези та сосни, на ґрунті, 05.10.2022. Знайдено декілька екземплярів.

***Tricholoma atrosquamosum* Sacc.**
На південний схід від с. Жаботин. Осичник із домішкою берези та сосни, на ґрунті, 05.10.2022. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Tricholoma terreum* (Schaeff.) P. Kumm.**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, в'яза, акації, верби, осики, на ґрунті, 21.10.2019. Знайдено декілька екземплярів.

Tubariaceae

***Cyclocybe erebia* (Fr.) Vizzini & Matheny**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, черешні, на ґрунті, 11.10.2020. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Flammulaster muricatus* (Fr.) Watling** (рис. 1E).
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в'яза, берези, сосни, модрини, на гнилій деревині *Carpinus betulus*, 03.08.2024. Знайдено декілька екземплярів.

***Tubaria furfuracea* (Pers.) Gillet**
На схід від с. Жаботин (13.12.2017), на захід від с. Мельники (25.02.2024), на північний схід від с. Ґрушківка (31.03.2024). Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в'яза, берези, сосни, ялини, осики, черешні, на гнилій деревині *Quercus robur*. Реєстрували тричі, по декілька екземплярів.

BOLETALES

Boletaceae

***Boletus pinophilus* Pilát & Dermek** (рис. 2A).
На південний схід від с. Лубенці. Сосновий ліс, на ґрунті, 03.10.2021. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Caloboletus radicans* (Pers.) Vizzini**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на ґрунті, 12.06.2024. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Hortiboletus rubellus* (Krombh.) Simonini, Vizzini & Gelardi** (рис. 2B).
На схід від с. Жаботин. Узлісся дубово-грабового лісу із домішкою липи, клена, на ґрунті, 22.09.2023. Знайдено декілька екземплярів.

***Imleria badia* (Fr.) Vizzini**
На захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, в'яза, сосни, берези, тополі, осики, черешні, на ґрунті, 18.10.2021. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Leccinellum pseudoscabrum* (Kallenb.) Mikšík** (рис. 2E).
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, в'яза, берези, на ґрунті, 18.07.2023. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Leccinum duriusculum* (Schulzer ex Kalchbr.) Singer** (рис. 2F).
На південний схід від с. Жаботин. Осичник із домішкою берези та сосни, на ґрунті, 17.07.2018, 22.06.2024. Знайдено декілька екземплярів.

***Neoboletus erythropus* (Pers.) C. Hahn**
На північний захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на ґрунті, 25.06.2023. Знайдено декілька екземплярів.

***Suillellus luridus* (Schaeff.) Murrill**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, на ґрунті, 07.06.2017. Знайдено декілька екземплярів.

***Suillellus queletii* (Schulzer) Vizzini, Simonini & Gelardi**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, берези, на ґрунті, 16.06.2019. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Tylopilus felleus* (Bull.) P. Karst.** (рис. 2I).
На північний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, берези, сосни, на ґрунті, 17.08.2021. Знайдене одне плодове тіло.

***Xerocomellus porosporus* (Imler ex Watling) Šutara**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, на ґрунті, 16.09.2017. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Xerocomellus pruinatus* (Fr. & Hök) Šutara** (рис. 2J).
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, на ґрунті, 11.08.2021. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Xerocomellus ripariellus* (Redeuilh) Šutara**
На схід від с. Жаботин, 49°13'09.3"N, 32°18'53.7"E. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, на ґрунті, 11.08.2021. Знайдено



Рис. 1. Деякі представники порядку *Agaricales*. A: *Agaricus macrocarpus*; B: *Amanita crocea*; C: *Bolbitius titubans*; D: *Entoloma aprile*; E: *Flammulaster muricatus*; F: *Mycena renati*; G: *Pholiota aurivella*; H: *Melanoleuca brevipes*; I: *Pleurotus dryinus*; J: *Psathyrella olympiana*; K: *Simocybe sumptuosa*; L: *Strobilurus stephanocystis*

Fig. 1. Some of the reported species (*Agaricales*)

декілька екземплярів. Друга знахідка в Україні (https://www.inaturalist.org/taxa/460465-Xerocomellus-ripariellus). Новий для Правобережного Лісостепу.

***Xerocomus subtomentosus* (L.) Quél.**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, на ґрунті, 11.08.2021. Знайдено декілька екземплярів.

Tapinellaceae

***Tapinella atrotomentosa* (Batsch) Šutara** (рис. 2H)
На схід від с. Жаботин (11.08.2021), на захід від с. Мельники (03.08.2024). Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, сосни, на гнилій деревині *Quercus robur* та *Pinus sylvestris*. Реєстрували двічі, знаходили по кілька плодових тіл. Новий для Правобережного Лісостепу.

RUSSULALES

Russulaceae

***Lactarius subdulcis* (Pers.) Gray**
На північний захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, сосни, на ґрунті, 05.08.2023. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Lactarius zonarius* (Bull.) Fr.** (рис. 2D)
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, на ґрунті, 11.08.2021. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Lactifluus piperatus* (L.) Roussel**
На південний схід від с. Жаботин. Осичник із домішкою в'яза, берези, на ґрунті, 18.07.2023. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Lactifluus volemus* (Fr.) Kuntze** (рис. 2C)
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на ґрунті, 07.10.2022. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Russula amethystina* Quél.**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на ґрунті, 18.07.2023. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Russula claroflava* Grove**
На північний захід від с. Мельники. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, берези, в'яза, на ґрунті, 05.08.2023. Знайдене одне плодове тіло. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Russula emetica* (Schaeff.) Pers.**
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, на ґрунті, 12.08.2021. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Russula olivacea* (Schaeff.) Fr.** (рис. 2G).
На схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою ясена, липи, клена, на ґрунті, 18.07.2023. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

***Russula pelargonia* Niolle**
На південний схід від с. Жаботин. Дубово-грабовий ліс із домішкою липи, клена, берези, на ґрунті, 19.09.2017. Знайдено декілька екземплярів. Новий для Правобережного Лісостепу.

Оскільки два види (*Parasola lilatincta* і *Pholiotina nemoralis*) виявились новими для України, то для цих таксонів нижче наводиться більше інформації, зокрема надано описи макро- та мікроознак знайдених зразків, оригінальні світлини плодових тіл і мікроструктур, а також інформація про світове поширення зазначених видів.

***Parasola lilatincta* (Bender & Uljé) Redhead, Vilgalys & Hopple**, in Redhead, Vilgalys, Moncalvo, Johnson & Hopple, Taxon 50(1): 236. 2001 (рис. 3).
≡ *Coprinus lilatinctus* Bender & Uljé, in Uljé & Bender, Persoonia 16(3): 373. 1997.

Шапинка 2–3 см у діам., гладенька, напівкуляста, рубчаста, жовто-коричнева до сірувато-червоно-коричневої, в центрі злегка вдавлена, блискучо-помаранчева до темно-помаранчевої. Пластинки вільні, білуваті, по краю чорнуваті. Ніжка 4,0–6,0 × 0,1 см, дещо звужується догори, зі злегка бульбоподібно потовщеною основою, гладенька, біла, крихка, без кільця. М'якуш білуватий, без особливого запаху та смаку. Споровий порошок чорний.

Спори (12,0–)13,0–14,5(–15,5) × (6,0–)8,5–11,0(–13,5) мкм, у середньому 14,5 × 9,9 мкм, приплюснуті, анфас округло-трикутні, округло-шестикутні або округлі, в профіль еліпсоподібні, з ексцентричною ростовою порою 2,0–2,5 мкм у діам., гладенькі, темно-коричневі в KOH. Базидії 17,0–22,0 × 6,0–9,0 мкм, 4-спорові, булавоподібні і циліндрично-булавоподібні, безбарвні в KOH, оточені 5–8



Рис. 2. Деякі представники порядків *Boletales* і *Russulales*. A: *Boletus pinophilus*; B: *Hortiboletus rubellus*; C: *Lactifluus volemus*; D: *Lactarius zonarius*; E: *Leccinellum pseudoscabrum*; F: *Leccinum duriusculum*; G: *Russula olivacea*; H: *Tapinella atrotomentosa*; I: *Tylopilus felleus*; J: *Xerocomellus pruinatus*

Fig. 2. Some of the reported species (*Boletales* and *Russulales*)

псевдопарафізами кожна. Хейлоцистиди 25–29 × 23–26 мкм, мішкоподібні, трапляються рідко. Плевроцистиди 34–40 × 11–140 мкм, циліндричні до майже мішкоподібних. Склероцистиди відсутні. Кутикула шапинки гіменіальна, складається з булавоподібних клітин розміром 33–37 × 9–12 мкм, заповнених дрібними крапельками олії.

Загальне поширення. Європа: Велика Британія, Данія, Іспанія, Італія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Словенія, Україна, Фінляндія, Франція, Швеція. Азія: Індія, Пакистан, Саудівська Аравія. Північна Америка: Канада, США. Африка: Ботсвана, Танзанія, Уганда. Австралазія: Австралія (Uljé, 2005; Hussain et al., 2016; https://www.gbif.org/species/2534514).

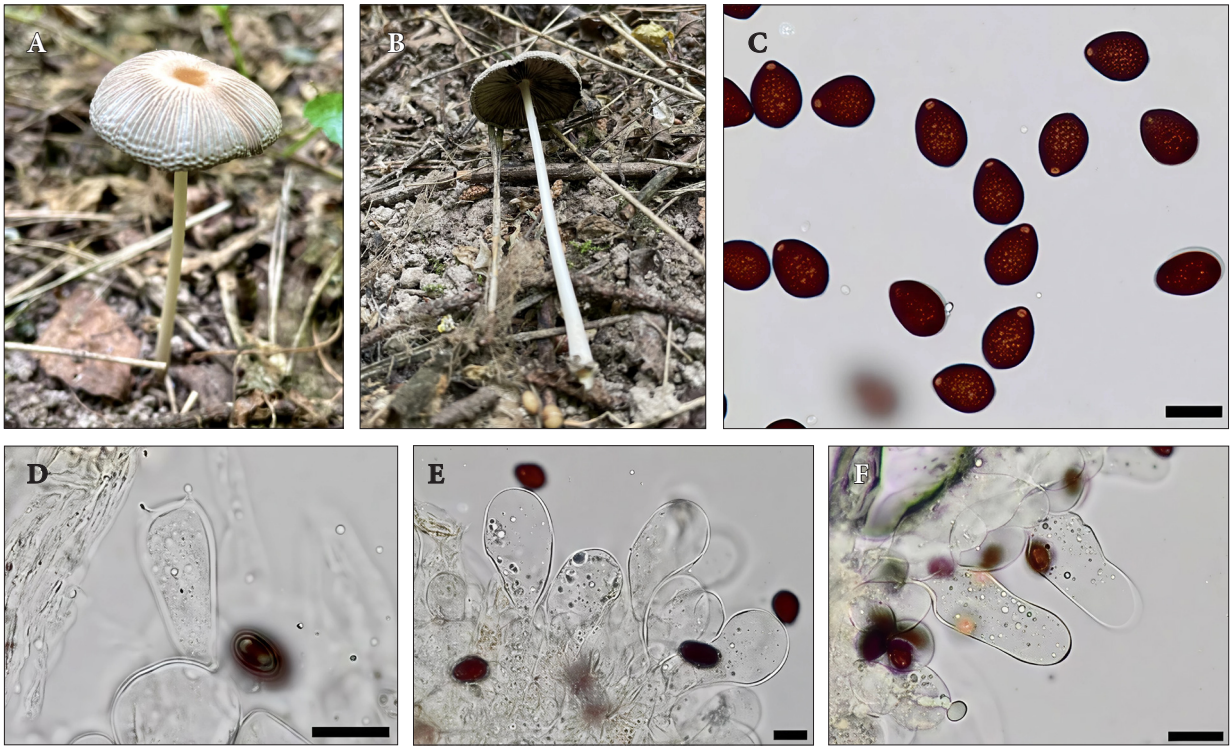


Рис. 3. *Parasola lilatincta*. A, B: плодові тіла; C: базидіоспори; D: базидії; E: клітини кутикули шапинки; F: хейлоцистиди. Масштаб: C, D, E — 10 µm, F — 20 µm

Fig. 3. *Parasola lilatincta*. A, B: fruit bodies; C: basidiospores; D: basidia; E: pileipellis cells; F: cheilocystidia. Bars: C, D, E — 10 µm, F — 20 µm

***Pholiotina nemoralis* (Harmaja) Bon**, Docums Mycol. 21(83): 38. 1991 (рис. 4).
≡ *Conocybe nemoralis* Harmaja, Beih. Sydowia 8: 182. 1979.

Шапинка 1,5–2,0 см у діам., напівкуляста до опуклої, гігрофанна, гладенька, у вологому стані прозоро-смугаста, в центрі коричнева до червонувато-коричневої, по краях світліша, помаранчево- або жовтувато-коричнева, в сухому стані — помаранчева, по краях із залишками покривала у вигляді білих або білуватих волокнистих пластівців, які швидко зникають. Пластинки вузькоприрослі або майже вільні, досить густі, опуклі, помаранчево-коричневі, згодом іржаво-коричневі, з світлішим дрібноторочкуватим краєм. Ніжка 4,0–6,0 × 0,15–0,3 см, циліндрична зі слабко потовщеною булавоподібною основою, трубчаста, на верхівці борошниста, нижче гладковолокниста, жовтувата, в нижній частині темніша жовтувато-коричнева. М'якуш блідо-помаранчево-коричневий, без особливого смаку, з грибним запахом. Споровий порошок іржаво-рудий.

Спори 10,0–12,5 × 5,0–6,3 мкм, анфас видовжено-яйцеподібні та яйцеподібно-еліпсоподібні, в профіль злегка мигдалеподібні, гладенькі, з центральною ростовою порою 1,0–1,5 мкм у діам., гладенькі, жовті та іржаво-коричневі в КОН. Базидії 18–30 × 7–9 мкм, булавоподібні, 4-спорові. Хейлоцистиди 15,0–30,0 × 6,0–9,0 × 2,5–5,0 мкм, пляшкоподібні, роздуто-веретеноподібні, мішкоподібні, часто зі злегка розширеною верхівкою 3–5 мкм завтов. Плевроцистиди відсутні. Каулоцистиди аналогічні хейлоцистидам. Кутикула шапинки гіменіальна, складається з булавоподібних клітин до 30 мкм завш.

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Велика Британія, Данія, Естонія, Іспанія, Італія, Латвія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція. Північна Америка: США (Harmaja, 1979; Hausknecht, 2009; https://www.gbif.org/species/3323299).

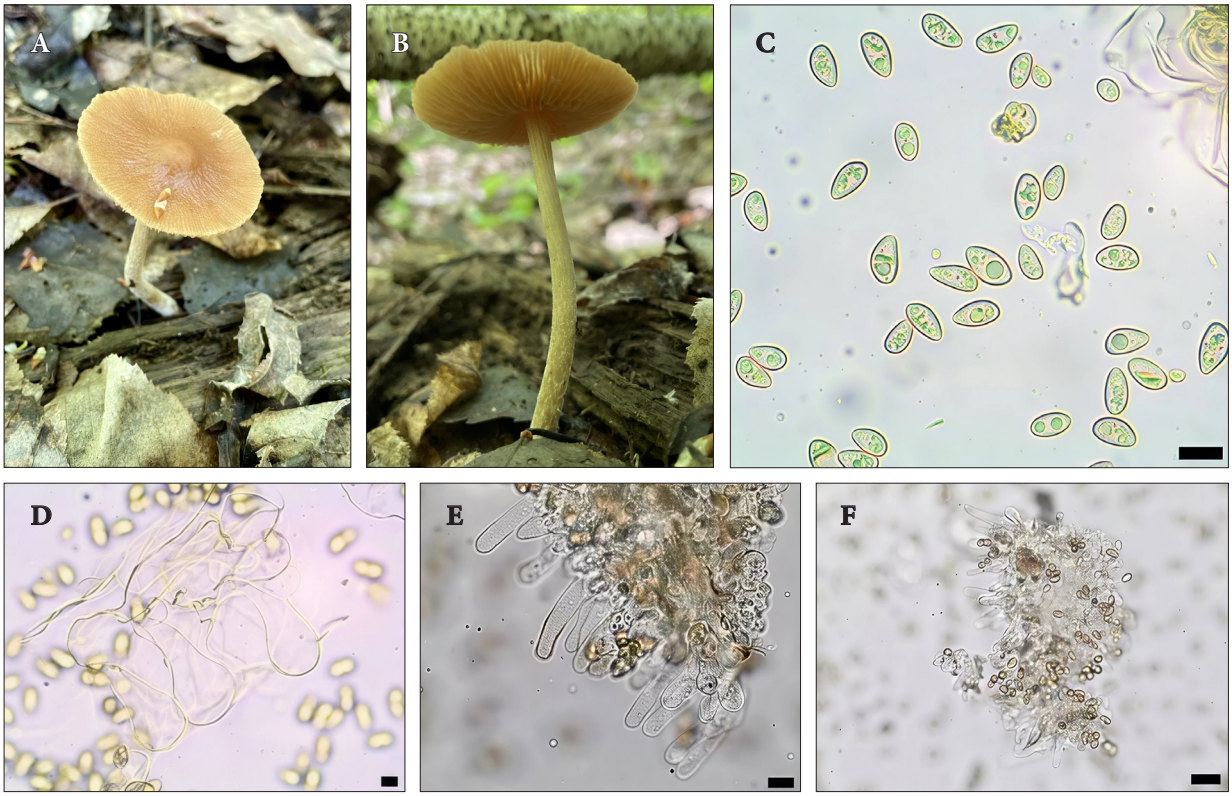


Рис. 4. *Pholiotina nemoralis*. A, B: плодові тіла; C: базидіоспори; D: клітини кутикули; E: каулоцистиди; F: хейлоцистиди. Масштаб: C, D, E — 10 µm, F — 20 µm

Fig. 4. *Pholiotina nemoralis*. A, B: fruit bodies; C: basidiospores; D: cuticule; E: caulocystidia; F: cheilocystidia. Bars: C, D, E — 10 µm, F — 20 µm

Висновки

У результаті проведеного дослідження вдалося значно поповнити відомості про видовий склад грибів НПП “Холодний Яр”. Наведено інформацію про місцезнаходження 106 видів агарикоїдних грибів, які виявилися новими для парку. Два з них уперше знайдені в Україні, 58 — на території Правобережного Лісостепу, а вісім видів є рідкісними на території нашої країни. Хоча на сьогоднішній день у парку зареєстровано 231 вид агарикоїдних грибів, дослідження цієї групи не можна вважати завершеними, оскільки досить сприятливі природні умови та різноманітність біоценозів НПП “Холодний Яр” дозволяють очікувати тут більшої видової різноманітності агарикоїдних грибів, щонайменше 300–400 видів.

Подяки

Автори висловлюють щиру вдячність завідувачу відділу фікології, ліхенології та бріології д.б.н., с.н.с. Т.І. Михайлюк за можливість скористатися світловим мікроскопом Olympus BX53 і цифровою камерою Olympus LC30, а також співробітникам та керівництву НПП “Холодний Яр” за допомогу в зборі грибів.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

А.В. Плужник: https://orcid.org/0000-0003-2644-6222
М.П. Придюк: https://orcid.org/0000-0001-5083-014X

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

Bobyak H. 1907. *Zbirnyk matematychno-pryrodopysno-likarskoi sektsii Naukovoho tovarystva im. Shevchenka*, 11: 1–41. [Боб'як Г. 1907. Причинки до микольогії східної Галичини. Гриби околиць Бережан. *Збірник математично-природописно-лікарської секції Наукового товариства ім. Шевченка*, 11: 1–40.]

Dudka I.A.,Wasser S.P. 1987. *Griby. Spravochnik mikologa i gribnika*. Kyiv: Naukova Dumka, 536 pp. [Дудка И.А., Вассер С.П. 1987. *Грибы. Справочник миколога и грибника*. Киев: Наукова думка, 536 с.]

Dudka I.O., Heluta V.P., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya., Akulov O.Yu., Hayova V.P., Zykova M.O., Andrianova T.V., Dzhagan V.V., Shcherbakova Yu.V. 2019. *Fungi of Reserves and National Nature Parks of the Ukrainian Carpathians*. Ed. V.P. Heluta. Kyiv: Naukova Dumka, 214 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Придюк М.П., Тихоненко Ю.Я., Акулов О.Ю., Гайова В.П., Зикова М.О., Андріанова Т.В., Джаган В.В., Щербакова Ю.В. 2019. *Гриби заповідників і національних природних парків Українських Карпат*. Ред. В.П. Гелюта. Київ: Наукова думка, 214 с.]

Dzhagan V.V., Pluzhnyk A.V. 2019. New records of fungi for the Kholodnyi Yar forest parcel. *Pryroda Zakhidnoho Polissya ta prylehlykh terytoriy*, 16: 156–160. [Джаган В.В., Плужник А.В. 2019. Нові знахідки грибів для урочища "Холодний Яр". *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*, 16: 156–160.]

Funga Nordica. 2012. *Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. Ed. H. Khudsen, J. Vesterholt. Copenhagen: Nordswamp, 1085 pp.

Ganzha R.V. 1960. Hryby poryadku *Agaricales* Zavorsklyanskykh suboriv. *Ukrainian Botanical Journal*, 17(5): 72–84. [Ганжа Р.В. 1960. Гриби порядку *Agaricales* Заворсклянських суборів. *Український ботанічний журнал*, 17(5): 72–84.]

Harmaja H. 1977. *Conocybe nemoralis* n. sp., a new species of the *Agaricales* from northern Finland. *Sydowia Beihefte*, 8: 182–186.

Hausknecht A. 2009. *A monograph of the genera Conocybe Fayod and Pholiotina Fayod in Europe*. Alassio: Edizioni Candusso, 968 pp.

Heluta V.P., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya., Zykova M.O., Hayova V.P., Andrianova T.V., Shevchenko M.V. 2024. *Fungi of the Right Bank Polissya of Ukraine*. Kyiv: Naukova Dumka, 487 pp. [Гелюта В.П., Придюк М.П., Тихоненко Ю.Я., Зикова М.О., Гайова В.П., Андріанова Т.В., Шевченко М.В. 2024. *Гриби Правобережного Полісся України*. Київ: Наукова думка, 487 с.] https://doi.org/10.15407/978-966-00-1953-9

Hussain S., Afshan N.-ul-S., Ahmad H. 2016. First record of *Parasola lilatincta* from Pakistan. *Mycotaxon*, 131(2): 316–322. https://doi.org/10.5248/131.317

Hyde K.D., Noorabadi M.T., Thiyagaraja V., He M.Q., Johnston P.R. et al. 2024. The 2024 Outline of *Fungi* and fungus-like taxa. *Mycosphere*, 15(1): 5146–6239. https://doi.org/10.5943/mycosphere/15/1/25

Kalamees K.A. 1965. On the problems and methods in mycosociology. In: *Problems of studying fungi and lichens*. Tartu: Acad. Sci. Est. SSR, pp. 14–21.

Koretskyi P.M. 1997. Nahruntovi makromitsety botanichnoho sadu im. O.V. Fomina Natsionalnoho universytetu im. T.H. Shevchenka. *Ukrainian Botanical Journal*, 54(1): 21–31. [Корецький П.М. 1997. Наґрунтові макроміцети ботанічного саду ім. О.В. Фоміна Національного університету ім. Т.Г. Шевченка. *Український ботанічний журнал*, 54(1): 21–31.]

Melzer A. 2012. Key to *Psathyrella*. Available at: https://web.micolosa.net/wp-content/uploads/claves-psathyrellas.pdf

Melzer A. 2017. Key to coprinoid species (*Coprinellus*, *Coprinopsis*, *Parasola*). Available at: https://www.fungipedia.org/media/kunena/attachments/5518/Clavescoprinellusycoprinopsis.pdf

Pilát A. 1940. Hymenomycetes Carpatorum orientalium. *Sborník Národního Muzea v Praze*, 2B(3): 37–80.

Pluzhnyk A.V., Dzhagan V.V. 2021. Spring ascomycetous fungi (*Ascomycota*) from the Kholodnyi Yar forest parcel. *Bulletin of the Taras Shevchenko National University of Kyiv. Biology*, 85(2): 37–41. [Плужник А.В., Джаган В.В. 2021. Весняні сумчасті гриби (*Ascomycota*) урочища "Холодний Яр". *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Біологія*, 85(2): 37–41.] https://doi.org/10.17721/1728_2748.2021.85.37-41

Pluzhnyk A.V., Dzhagan V.V. 2023. Current state and prospects of the research on xylotrophic fungi in the Kholodnyi Yar National Nature Park. *Bulletin of the Cherkasy Bohdan Khmelnytsky National University. Biological sciences*, 1: 58–71. [Плужник А.В., Джаган В.В. 2023. Сучасний стан та перспективи дослідження ксилотрофних грибів Національного природного парку "Холодний Яр". *Вісник Черкаського університету. Серія Біологічні науки*, 1: 58–71.] https://doi.org/10.31651/2076-5835-2018-1-2023-1-58-71

Pluzhnyk A.V., Dzhagan V.V. 2024a. Fungi of the Kholodnyi Yar National Nature Park listed in the *Red Data Book of Ukraine*. *Bulletin of the Taras Shevchenko National University of Kyiv. Biology*, 87(2): 34–45. [Плужник А.В., Джаган В.В. 2024a. Знахідки грибів Червоної книги України на території Національного природного парку "Холодний Яр". *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Біологія*, 87(2): 34–45.] https://doi.org/10.17721/1728.2748.2023.97.34-45

Pluzhnyk A.V., Dzhagan V.V. 2024b. Preliminary data on gasteroid fungi of the Kholodnyi Yar National Nature Park. *Sloboda Scientific Journal. Natural Sciences*, 2: 24–30. [Плужник А.В., Джаган В.В. 2024b. Попередні відомості про гастероїдні гриби Національного природного парку "Холодний Яр". *Слобожанський науковий вісник. Серія Природничі науки*, 2: 24–30.] https://doi.org/10.32782/naturalspu/2024.2.3

Prudenko M.M., Dzhagan V.V. 2005. Vydovyi sklad hrybiv urochyshcha “Kholodnyi Yar”. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 11(1): 21–28. [Пруденко М.М., Джаган В.В. 2005. Видовий склад грибів урочища “Холодний Яр”. *Заповідна справа в Україні*, 11(1): 21–28.]

Prudenko M.M., Dzhagan V.V. 2006. Novi dani pro hryby urochyshcha “Kholodnyi Yar”. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 12(2): 33–34. [Пруденко М.М., Джаган В.В. 2006. Нові дані про гриби урочища “Холодний Яр”. *Заповідна справа в Україні*, 12(2): 33–34.]

Prydiuk M.P. 2015. *Flora gribov Ukrainy. Bolbitiyevye i koprinovye griby*. Kyiv: Interservis, 597 pp. [Придюк Н.П. 2015. *Флора грибов Украины. Больбитиевые и коприновые грибы*. Киев: Интерсервис, 597 с.]

Prydiuk M.P. 2016. New and rare for Ukraine species of the genus *Galerina*, subgenus *Tubariopsis* (*Strophariaceae*). *Ukrainian Botanical Journal*, 73(1): 61–71. [Придюк М.П. 2016. Нові та рідкісні для України види роду *Galerina* із підроду *Tubariopsis* (*Strophariaceae*). *Український ботанічний журнал*, 73(1): 61–71.] https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.01.061

Sarnari M. 1998. *Monografia illustrata del Genere Russula in Europe.* Tomo 1. Trento: A.M.B. Fondazione Centro Studi Micologici, 799 pp.

Sarnari M. 2005. *Monografia illustrata del Genere Russula in Europe.* Tomo 2. Trento: A.M.B. Fondazione Centro Studi Micologici, 1567 pp.

Uljé C.B. 2005. *Coprinus* Pers. In: *Flora Agaricina Neerlandica.* Vol. 6. *Bolbitiaceae (Bolbitius, Conocybe, Pholiotina, Agrocybe) and Coprinaceae (I): the genus Coprinus*. Eds M.E. Noordeloos, Th.W.H. Kuyper, E.C. Vellinga. Boca Raton, etc.: Taylor & Francais, pp. 22–109.

Wasser S.P. 1980. *Flora gribov Ukrainy. Agarikovye griby.* Kyiv: Naukova Dumka, 328 pp. [Вассер С.П. 1980. *Флора грибов Украины. Агариковые грибы*. Киев: Наукова думка, 328 с.]

Zerova M.Ya., Sosin P.Ye., Rozhenko H.L. 1979. *Vyznachnyk hrybiv Ukrainy.* Vol. 5. *Bazydiomitsety.* Book 2. *Boletalni, strobilomitsetalni, trykholomatalni, entolomatalni, rusulalni, aharykalni, hasteromitsety*. Kyiv: Naukova Dumka, 565 pp. [Зерова М.Я., Сосін П.Є., Роженко Г.Л. 1979. *Визначник грибів України.* Т. 5. *Базидіоміцети.* Книга 2. *Болетальні, стробіломіцетальні, трихоломатальні, ентоломатальні, русулальні, агарикальні, гастероміцети*. Київ: Наукова думка, 565 с.]

New records of agaricoid fungi from the Kholodnyi Yar National Nature Park

A.V. PLUZHNYK [1,2], M.P. PRYDIUK [3]

[1] Taras Shevchenko National University of Kyiv,
64/13 Volodymyrska Str., Kyiv 01601, Ukraine

[2] Kholodnyi Yar National Nature Park,
58 Kholodnoyarska Str., Hrushkivka 20810, Cherkasy Region, Ukraine

[3] M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. The article provides information about new finds of agaricoid fungi recorded during 2017–2024 in the Kholodnyi Yar National Nature Park (Cherkasy Region, Ukraine). A list of species with the data on their habitats and substrates is presented. Two species, *Conocybe nemoralis* and *Parasola lilatincta*, are reported in Ukraine for the first time. Descriptions and original photographs of their fruit bodies and microscopic features, as well as data on their worldwide distribution are provided. For the Right Bank Forest-Steppe, 58 species are recorded for the first time. Additionally, eight rare in the country species (*Agaricus abruptibulbus*, *Arrhenia epichysium*, *Conocybe ochrostriata*, *Deconica micropora*, *Galerina camerina*, *Leucocoprinus serenus*, *Tulosesus impatiens*, and *Xerocomellus riparіellus*) are reported.

Keywords: *Basidiomycota*, Cherkasy Region, fungi, mycobiota, Nature Reserve Fund, new records, Ukraine

BIOTECHNOLOGY, PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY
БІОТЕХНОЛОГІЯ, ФІЗІОЛОГІЯ, БІОХІМІЯ

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.306
RESEARCH ARTICLE

Вміст антоціанів у надземних органах *Rosa rugosa* та *Rosa* 'Rotes Phaenomen' (*Rosaceae*)

Олена Л. РУБЦОВА *, **Тетяна Б. ВАКУЛЕНКО**, **Володимир Ф. ЛЕВОН**, **Валентина І. ЧИЖАНЬКОВА**
Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України,
вул. Садово-Ботанічна 1, Київ 01103, Україна
* Автор для листування: *olenarubtsova@gmail.com*

Реферат. Представлено результати вивчення вмісту антоціанів у вегетативних та генеративних органах рослин *Rosa* 'Rotes Phaenomen'. Встановлено значне переважання вмісту антоціанів у пагонах (на 43,1%), квітках (38,0%) та гіпантіях (30,3%) у дослідженого сорту порівняно з вихідним видом *Rosa rugosa*. Анатомічне дослідження пагонів у культивара 'Rotes Phaenomen' показало, що всі тканини (первинна кора, камбій, луб, деревина, серцевинні промені та серцевина) накопичують пурпурові пігменти. Значний вміст антоціанів у надземних органах (586,36 ± 15,75 мг/100 г сухої речовини у квітках, 205,26 ± 9,12 мг/100 г сухої речовини у пагонах та 141,18 ± 10,19 мг/100 г сухої речовини у м'якуші гіпантію) свідчить про перспективу промислового використання сорту як цінного джерела біологічно активних сполук. Рекомендовано залучати сорт 'Rotes Phaenomen' до селекційних програм зі створення сортів з високим вмістом антоціанів.

Ключові слова: антоціани, гіпантії, квітки, пагони, *Rosa*

Вступ

Антоціани належать до групи флавоноїдів і відповідають за різноманітну пігментацію у квітках і плодах, а також спостерігаються у листках, стеблах, пагонах, насінні та інших частинах рослин (Zhao et al., 2019). Завдяки високій здатності до нейтралізації вільних радикалів вони розглядаються як біологічно активні харчові сполуки з потенційно позитивним впливом на здоров'я людини, зокрема у контексті допоміжного лікування серцево-судинних, онкологічних та інших захворювань (Wang, 2023). Функції антоціанів у надземних органах рослин давно привертають увагу вчених. До основних функціональних гіпотез належать: захист мітохондрій від несприятливого впливу надлишку світла, ослаблення ультрафіолетового випромінювання, висока антиоксидантна активність (Gould, 2004; Smeriglio et al., 2016; Wu et al., 2025, etc.).

Види роду *Rosa* L. (*Rosaceae*) є серед найважливіших комерційних квіткових культур, що становлять значний інтерес не лише як рослинний матеріал для ландшафтного дизайну та зрізу квіток, а й як незамінне джерело фітопрепаратів для харчової, косметичної, парфумерної, медичної

ARTICLE HISTORY. Submitted 29 December 2024. Revised 17 June 2025. Published 29 August 2025
CITATION. Rubtsova O.L., Vakulenko T.B., Levon V.F., Chyzhankova V.I. 2025. Anthocyanin content in the aboveground organs of *Rosa rugosa* and *Rosa* 'Rotes Phaenomen' (*Rosaceae*). *Ukrainian Botanical Journal*, 82(4): 306–313. [In Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.306
© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

галузей (Demir et al., 2014; Rubtsova et al., 2017; Koval, Rubtsova, 2020). Кольоровий спектр понад 20 000 сортів троянд визначається в діапазоні від білих, жовтих, рожевих до інтенсивних фіолетових, помаранчевих і червоних тонів, при цьому пігменти локалізуються не лише в пелюстках квітки, але й в інших частинах рослин (Zhao et al., 2019; Rubtsova et al., 2022).

Крім традиційних видів, які зазвичай є джерелом трояндової олії (*Rosa damascena* Mill., *R. centifolia* L., *R. gallica* L. та їхні сорти), для харчових та медичних цілей використовуються *R. canina* L., *R. rugosa* Thunb., *R. roxburghii* Tratt., *R. laevigata* Michx. та інші види шипшин, пелюстки, бутони та м'якоть гіпантію яких застосовують для приготування квіткового чаю, варення, чіпсів, а фруктові трояндові вина мають вищу антиоксидантну активність, ніж деякі виноградні (Czyzowska et al., 2015; Fatrcová-Šramková et al., 2019; Cendrowski et al., 2021).

Rosa rugosa є широко відомим видом, який здавна застосовують у народній медицині та харчовій промисловості Східної Азії (Zhao et al., 2019). У Польщі *R. rugosa* вирощують на комерційних плантаціях (Cendrowski et al., 2021). Вид часто використовують в селекції декоративних троянд через ремонтантність та зимостійкість, а його гібриди, окрім декоративної цінності, демонструють найвищу активність поглинання вільних радикалів (Sparinska, Rostoks, 2012). За даними *Modern Roses-12*, що є останнім зведенням світової колекції троянд, селекціонери різних країн, починаючи з XIX ст., вивели 275 сортів, що походять від *R. rugosa*, зокрема, наводиться і сорт 'Rotes Phaenomen', виведений у Німеччині у 2002 р. (Modern Roses-12, 2007: 455). Разом з тим, у деяких регіонах здичавілі рослини цього виду є інвазійними і становлять небезпеку для природних екосистем (Kelager et al., 2013; Zhang et al., 2018; Ribotta et al., 2021, etc.).

У Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України зібрана колекція, яка налічує 32 сорти *R. rugosa*. Більшість сортів для поповнення колекції отримували у вигляді живців, які щепили на підщепу *R. canina*. Живці сорту 'Rotes Phaenomen' надійшли до колекції з Нікітського ботанічного саду — Національного наукового центру НААН України (м. Ялта) у 2010 р. Під час щеплення сорту при зрізуванні "вічка" з пагонів виділявся червоний сік. Таке явище при розмноженні нашої колекції троянд, яка нараховує 650 сортів, ми спостерігали вперше. Незважаючи на зовнішні ознаки, що вказують на можливий значний вміст пігментів (насичений пурпуровий колір пелюсток, тичинок, нектарного диску, горішків та пагонів), біохімічний склад рослин даного сорту в літературних джерелах не висвітлено. Це спонукало дослідити вміст антоціанів в квітках, пагонах і гіпантіях 'Rotes Phaenomen' (ці частини рослин найчастіше використовуються з медичною та харчовою ціллю) та порівняти з аналогічними даними вихідного виду *R. rugosa*.

Матеріали та методи

Біохімічні дослідження проводили в лабораторії відділу акліматизації плодових рослин Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України. Вміст антоціанів визначали в надземних органах (квітках, пагонах, м'якоті гіпантію) *R. rugosa* та *R. rugosa* 'Rotes Phaenomen'. Квітки та пагони збиралися одночасно, зберігалися в добре провітрюваному приміщенні без прямих сонячних променів при температурі 20–25 °C. Зразки сушили при 35–40 °C від 24 до 72 год. залежно від типу сировини та її вологості. Зразки подрібнювали в електромлині (Vektor HR-200). Розмір частинок після подрібнення становив 200 мкм.

Визначення антоціанів. Використовували аналітичний стандарт ціанідин-3-глюкозид виробництва компанії ChemFaces Biochemical Co., Ltd. (Ухань, Китай). Антоціани в кислому середовищі набувають стійкого забарвлення, що дозволяє кількісно оцінити їхній вміст спектрофотометрично при довжині хвилі 530 нм, при якій спостерігається максимум поглинання, співвідношення екстрагенту та субстрату 10 : 1 (Fuleki, Francis, 1968); 1,0 г подрібненої висушеної рослинної сировини гомогенізували в 10 мл 3,5%-вої соляної кислоти в 96%-му етанолі. Отриману масу тримали в темному місці 1–2 год при кімнатній температурі, періодично збовтуючи. Потім фільтрували, повторили екстракцію ще раз і об'єднали екстракти. Відбирали прозорий надосадовий шар для спектрофотометричного аналізу.

Розрахунок вмісту антоціанів у перерахунку на ціанідин-3-глюкозид проводили за формулою:

$$C_{ant} = \frac{D \times V \times R \times K}{l \times m},$$



Рис. 1. Забарвлення генеративних органів та їхніх частин *Rosa rugosa*. A: квітка; B: андроцей; C: м'якуш гіпантію; D: горішки

Fig. 1. Color of generative organs and their parts of Rosa rugosa. A: flower; B: androecium; C: hypanthium pulp; D: achenes

де D — оптична густина розчину; V — об'єм екстракту, мл; R — коефіцієнт розведення розчину 3,5% соляної кислоти в етанолі; l — робоча довжина кювети, см; m — наважка, г; K — коефіцієнт перерахунку, базується на каліброваному графіку для ціанідинових глікозидів у підкисленому етанолі.

Матеріал збирали з трьох рослин *R. rugosa* та трьох рослин *R. rugosa* 'Rotes Phaenomen', з кожної рослини відбирали по три зразки пагонів, квіток та м'якушу гіпантію. Статистичний аналіз проводили за допомогою програми IBM SPSS Statistics, версія 27.0.1. Визначали середні арифметичні та їхні стандартні помилки. Рівень достовірності встановлений на рівні $\alpha = 0,05$.

Оптичну густину всіх досліджуваних розчинів вимірювали за допомогою спектрофотометра ULAB 102UV (Китай).

Експериментальний матеріал для морфологічних спостережень зібрано протягом весняно-літнього періоду 2024 р. Роботу проводили з живими рослинами, препарати поперечних зрізів пагонів не оброблені жодним барвником та представлені в натуральній палітрі кольорів. Фотофіксацію зроблено за допомогою мікроскопа Stemmi-2000 (Carl Zeiss, Німеччина) при збільшеннях від ×6 до ×50 разів та цифрової фотокамери Canon Power Shot A-640. Морфологічні особливості описані та проаналізовані з використанням



Рис. 2. Забарвлення генеративних органів та їхніх частин *Rosa* 'Rotes Phaenomen'. A: квітка; B: андроцей; C: м'якуш гіпантію; D: горішки

Fig. 2. Color of generative organs and their parts of *Rosa* 'Rotes Phaenomen'. A: flower; B: androecium; C: hypanthium pulp; D: achenes

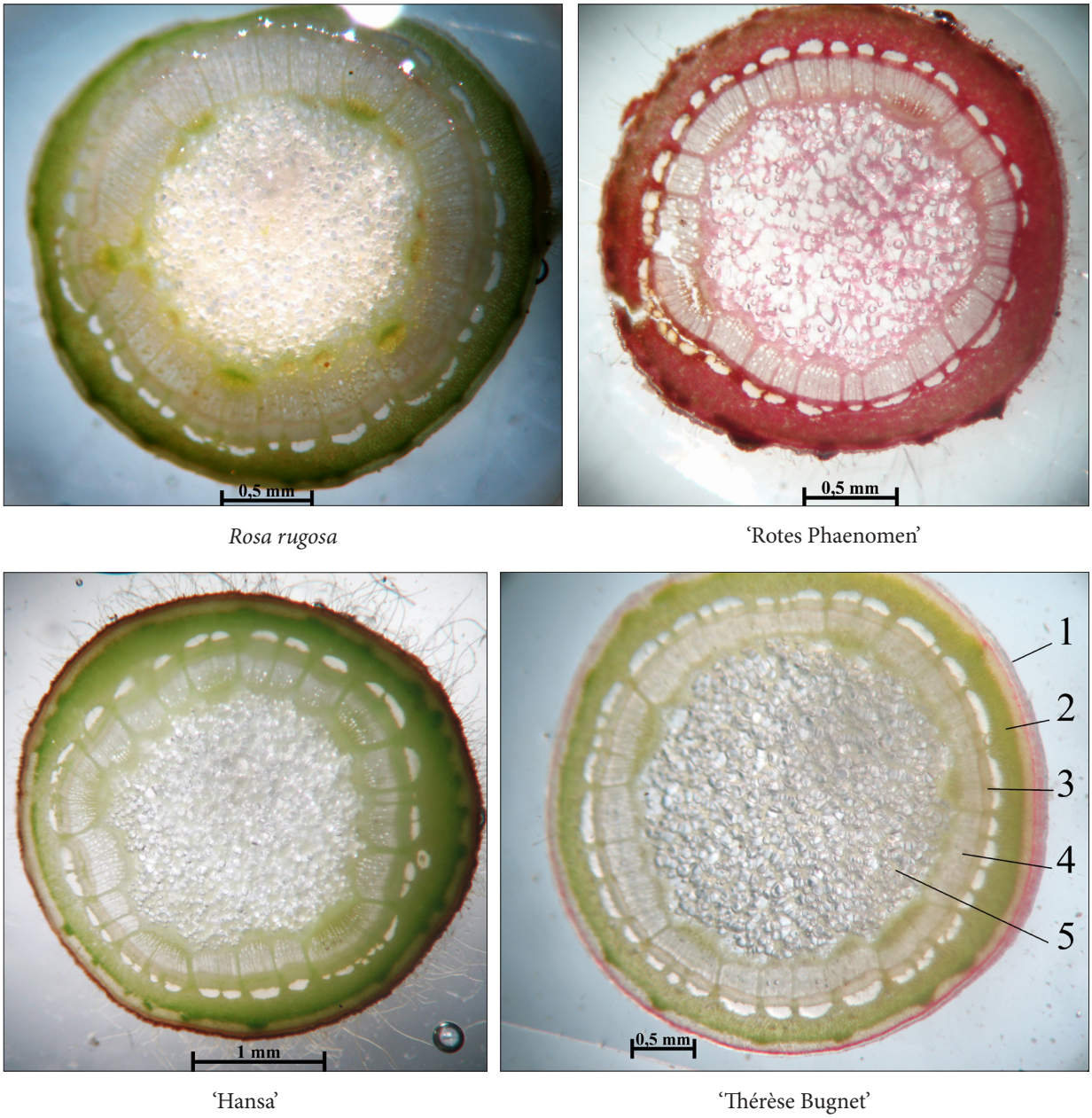
загальноприйнятих рекомендацій і термінології (Ziman et al., 2004).

Результати та обговорення

Дослідниками відмічена позитивна кореляція між вмістом антоціанів у різних частинах сортів троянд і насиченістю їхнього кольору: чим глибший колір, тим більший вміст антоціанів, тобто темніший колір може служити індикатором антиоксидантної активності (Kumari et al., 2017). При цьому в квітці на стадіях бутону та початкового розпускання накопичується високий вміст антоціанів, які у подальшому визначають її колір (Zhao et al., 2019).

Для вихідного виду *R. rugosa* характерне темно-рожеве забарвлення бутонів та пелюсток на стадії розпускання. Пиляки світло-жовті, тичинкові нитки з ледь помітним рожевим відтінком, який зникає по мірі розпускання квітки. М'якуш гіпантію на ранніх стадіях його формування світло-зелений, по мірі дозрівання оранжево-червоний, горішки світло-солом'яні (рис. 1A–D). Пагони світло-зелені, на поперечному зрізі всі тканини пагону (первинна кора, луб, деревина, камбіальне кільце, серцевинні промені та серцевина) зелених відтінків (зелені, світло-зелені чи зеленувато-білі) (рис. 3).

Квітки 'Rotes Phaenomen' на стадії бутону характеризується темно-фіолетовим



Rosa rugosa ‘Rotes Phaenomen’

‘Hansa’ ‘Thérèse Bugnet’

Рис. 3. Поперечні зрізи пагонів *Rosa rugosa* та її сортів: 1 — первинна кора; 2 — луб; 3 — камбій; 4 — деревина; 5 — серцевина

Fig. 3. Cross sections of shoots of *Rosa rugosa* and its cultivars: 1 — primary cortex; 2 — phloem; 3 — cambium; 4 — xylem; 5 — heartwood

забарвленням, пелюстки та елементи андроцею (тичинкові нитки, пиляки) — насиченого пурпурового кольору впродовж усього цвітіння. М’якуш гіпантію спочатку фіолетово-зелений, далі помаранчевий, часом з пурпуровим відтінком. Горішки спочатку світло-рожеві, по мірі дозрівання темно-рожеві (рис. 2A–D).

Пагони 'Rotes Phaenomen' фіолетово-зелені, поперечний зріз пагона свідчить про те, що найбільш інтенсивного пурпурового забарвлення набуває первинна кора, хлорофілоносна паренхіма мезодерми місцями має ледь зеленуватий відтінок. Масиви луб'яних волокон, камбіальне кільце, серцевина та серцевинні промені пурпурово-рожевого кольору. Тканина лубу має менш насичений блідо-рожевий колір (рис. 3). Враховуючи позитивну кореляцію між вмістом антоціанів та інтенсивністю забарвлення тканин, можна припустити, що найбільша їхня кількість сконцентрована в зовнішніх клітинних шарах пагону. Подібна закономірність спостерігається в інших рослин, зокрема у таких деревних плодових ліанах, як актинідія та лимонник китайський (Levon et al., 2020).

Для порівняння було проаналізовано поперечні зрізи пагонів сортів *R. rugosa* 'Hansa' та 'Thérèse Bugnet' з колекції троянд Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України. Для них також характерний пурпуровий відтінок пагонів, однак кількісний аналіз антоціанів цих сортів не проводили. Анатомічні зрізи свідчать про те, що пігменти в них локалізовані тонкою смужкою лише в шарах первинної кори, нижні шари (луб, деревина та серцевина) не мають пурпурового забарвлення, як і вихідний вид *R. rugosa* (рис. 3).

Проведений спектрофотометричний аналіз вмісту антоціанів різних частин рослин (квітки, пагони та гіпантії) *R. rugosa* та сорту 'Rotes Phaenomen' підтверджує візуальні спостереження. Сорт 'Rotes Phaenomen' має більш високий вміст антоціанів у досліджених органах, ніж *R. rugosa.* Кількість антоціанів у квітках 'Rotes Phaenomen' — 586,36 ± 15,75 мг/100 г сухої речовини, у пагонах — 205,26 ± 9,12 мг/100 г сухої речовини, у м'якуші гіпантію — 141,18 ± 10,19 мг/100 г сухої речовини.

Квітки *R. rugosa* містять антоціани в кількості 425 ± 14,43 мг/100 г сухої речовини, пагони — 143,48 ± 7,53 мг/100 г сухої речовини, гіпантії — 108,33 ± 14,43 мг/100 г сухої речовини. Отже, вміст антоціанів у квітках 'Rotes Phaenomen' вищий, ніж у квітках *R. rugosa* на 38,0%, у пагонах — на 43,1%, у гіпантіях — на 30,3%.

З літератури відомі показники вмісту антоціанів у пелюстках сортів індійської троянди *Rosa hybrida* L. Найвищий їхній рівень — 578,10 ± 11,71 мг/100 г сухої речовини — встановлено у сорту 'Ashwini', що виділяється найбільш насиченим кольором квітки (темно-червоним); у сорту 'Dr. S.S. Bhatnagar' — 369,86 ± 0,26 мг/100 г, у 'Nehru Centenary' — 288,15 ± 2,22 мг/100 г сухої речовини (Kumari et al., 2017).

Таким чином, виходячи з отриманих нами даних, вміст антоціанів у квітках 'Rotes Phaenomen' знаходиться на одному рівні або навіть перевищує вміст антоціанів у пелюстках сортів індійської троянди *Rosa hybrida* L. Вміст антоціанів у пагонах 'Rotes Phaenomen' дещо нижчий, однак перевищує кількісні показники антоціанів у плодах деяких сортів *Cornus mas* L. (кизил 'Мрія Шайдарової' — 166 мг/100 г сухої речовини; 'Соколіне' — 96 мг/100 г сухої речовини) (Levon, Klymenko, 2021).

Більшість гібридів *R. rugosa* цвітуть раз на рік на початку літа, що обмежує їхнє широке промислове використання, безперервно квітуючі сорти вважаються рідкісними. Досліджений нами ремонтантний сорт 'Rotes Phaenomen', маючи переваги перед вихідним *R. rugosa* за вмістом антоціанів у квітках, плодах та пагонах, може стати альтернативним джерелом природних антиоксидантів. Такі особливості сорту, як безперервне цвітіння, посухо- та морозостійкість, стійкість до ураження хворобами та шкідниками, невибагливість у культурі, на наше переконання, створюють перспективу для широкого його запровадження в малих господарствах та сімейних фермах.

Висновки

Досліджений нами ремонтантний сорт 'Rotes Phaenomen', маючи переваги за вмістом антоціанів у квітках, плодах та пагонах перед вихідним видом *R. rugosa* та деякими іншими сортами троянд, може стати альтернативним джерелом антиоксидантів. Вагомою перевагою, на нашу думку, може бути використання також пагонів сорту 'Rotes Phaenomen', окрім традиційних квіток та м'якуша гіпантіїв. Сорт вартий подальшого дослідження, оскільки має великий потенціал для ефективного використання у медичній, харчовій, косметологічній та інших галузях як цінне природне джерело біологічно активних сполук. Зважаючи на важливість виробництва функціональних продуктів харчування, отримані дані також допоможуть у виборі селекційних

матеріалів для виведення нових сортів троянд з високим вмістом антоціанів.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

О.Л. Рубцова: https://orcid.org/0000-0002-4255-8307
Т.Б. Вакуленко: https://orcid.org/0000-0002-9541-4462
В.Ф. Левон: https://orcid.org/0000-0003-2652-9984
В.І. Чижанькова: https://orcid.org/0000-0002-3372-9784

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

Cendrowski A., Królak M., Kalisz S. 2021. Polyphenols, L-ascorbic acid, and antioxidant activity in wines from rose fruits (*Rosa rugosa*). *Molecules*, 26(9): 2561. https://doi.org/10.3390/molecules26092561

Czyzowska A., Klewicka E., Pogorzelski E., Nowak A. 2015. Polyphenols, vitamin C and antioxidant activity in wines from *Rosa canina* L. and *Rosa rugosa* Thunb. *Journal of Food Composition and Analysis*, 39: 62–68. https://doi.org/10.1016/j.jfca.2014.11.009

Demir N., Yildiz O., Alpaslan M., Hayaloglu A. 2014. Evaluation of volatiles, phenolic compounds and antioxidant activities of rose hip (*Rosa* L.) fruits in Turkey. *LWT–Food Science and Technology*, 57(1): 126–133. https://doi.org/10.1016/j.lwt.2013.12.038

Fatrcová-Šramková K., Brindza J., Ivanišová E., Juríková T., Schwarzová M., Horčinová-Sedláčkova V., Grygorieva O. 2019. Morphological and antiradical characteristics of rugosa rose (*Rosa rugosa* Thunb.) fruits canned in different kind of honeys and in beverages from honey. *Potravinarstvo Slovak Journal of Food Sciences*, 13(1): 497–506. https://doi.org/10.5219/1065

Fuleki T., Francis F. 1968. Quantitative methods for anthocyanins. 1. Extraction and determination of total anthocyanin in cranberry juice. *Journal of Food Science*, 33(1): 72–77. https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.1968.tb00887.x

Gould K. 2004. Nature's Swiss Army knife: The diverse protective roles of anthocyanins in leaves. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*, 5: 314–320. https://doi.org/10.1155/S1110724304406147

Kelager A., Pedersen J.S., Bruun H.H. 2013. Multiple introductions and no loss of genetic diversity: Invasion history of Japanese Rose, *Rosa rugosa*, in Europe. *Biological Invasions*, 15: 1125–1141. https://doi.org/10.1007/s10530-012-0356-0

Koval I., Rubtsova O. 2020. Assessment of monoterpene components in wild rose petals extract. *Pakistan Journal of Analytical & Environmental Chemistry*, 2: 254–262. https://doi.org/10.21743/pjaec/2020.12.27

Kumari P., Raju D., Prasad K., Singh K., Saha S., Arora A., Hossain F. 2017. Quantification and correlation of anthocyanin pigments and their antioxidant activities in rose (*Rosa hybrida*) varieties. *The Indian Journal of Agricultural Sciences*, 87(10): 1340–1346. https://doi.org/10.56093/ijas.v87i10.74991

Levon V., Klymenko S. 2021. Content of anthocyanins and flavonols in the fruits of *Cornus* spp. *Agrobiodiversity for Improving Nutrition Health and Life Quality*, 5(1): 9–17. https://doi.org/10.15414/ainhlq.2021.0002

Levon V., Skrypchenko N., Horbenko N. 2020. The seasonal dynamics of the anthocyanins content in the woody fruit vines. *Scientific Bulletin of UNFU*, 30(5): 15–19. [Левон В., Скрипченко Н., Горбенко Н. Сезонна динаміка вмісту антоціанів у деревних плодових ліанах. *Науковий вісник НЛТУ України,* 30(5): 15–19.] https://doi.org/10.36930/40300502

Modern Roses 12. The comprehensive list of Roses in cultivation or of historical or botanical importance. 2007. Ed. Phillip Schorr. The American Rose Society: Shreveport; Louisiana, 576 pp.

Ribotta S., Liccari F., Muggia L., Pallavicini A., Bagnolini F., Tordoni E., Bacaro G. 2021. Invasion at the edge: The case of *Rosa rugosa* (*Rosaceae*) in Italy. *Diversity*, 13(12): 645. https://doi.org/10.3390/d13120645

Rubtsova O.L., Vakulenko T.B., Chyzhankova V.I. 2022. Morphological features of nectaries of some species of the genus *Rosa* (*Rosaceae*). *Ukrainian Botanical Journal*, 79(2): 103–113. [Рубцова О.Л., Вакуленко Т.Б., Чижанькова В.І. 2022. Морфологічні особливості нектарників видів роду *Rosa* (*Rosaceae*). *Український ботанічний журнал*, 79(2): 103–113.] https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.02.103

Rubtsova O.L., Koval I.V., Dzhurenko N.I., Palamarchuk O.P. 2017. Component composition of volatile organic substances of dog-rose petals. *Plant Varieties Studies and Protection*, 13(3): 285–293. [Рубцова О.Л., Коваль І.В., Джуренко Н.І., Паламарчук О.П. 2017. Компонентний склад летких органічних речовин пелюсток шипшин. 2017. *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин*, 13(3): 285–293.] http://doi.org/10.21498/2518-1017.13.3.2017.110711

Smeriglio A., Barreca D., Bellocco E., Trombetta D. 2016. Chemistry, pharmacology and health benefits of anthocyanins. *Phytotherapy Research*, 30(8): 1265–1286. https://doi.org/10.1002/ptr.5642

Sparinska A., Rostoks N. 2012. Comparing ornamental and other quality traits of *Rosa rugosa* hybrids in Latvia. In: *SHS Acta Horticulturae 953. XXIV International Eucarpia Symposium Section Ornamentals: Ornamental Breeding Worldwide*. Warsaw, Poland, pp. 277–283. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.953.38

Wang H. 2023. Beneficial medicinal effects and material applications of rose. *Heliyon*, 10(6): e23530. https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e23530

Wu Q., Ji X., Yang M., Geng Y., Li W. 2025. Anthocyanins through time: A bibliometric analysis of research progress and challenges from 1975 to 2024. *Food Reviews International*, [2025, Online Before Print]: 1–20. https://doi.org/10.1080/87559129.2025.2528099

Zhang S., Isermann M., Gan W., Breed M. 2018. Invasive *Rosa rugosa* populations outperform native populations, but some populations have greater invasive potential than others. *Scientific Reports*, 8: art. 5735. https://doi.org/10.1038/s41598-018-23974-3

Zhao M.Y., Sui X.M., Wang Y., Xu Z.D., Yu X.Y., Han X. 2019. Component analysis of anthocyanins in petals at different flowering stages of three *Rosa rugosa* hybrid cultivars. *Advances in Bioscience and Biotechnology*, 10(1): 1–11. https://doi.org/10.4236/abb.2019.101001

Ziman S., Mosyakin S., Bulakh O., Tsarenko O.M., Felbaba-Klushina L. 2004. *Illustrated reference book: morphology of flowering plants*. Uzhgorod: Medium, 156 pp. [Зиман С.М., Мосякін С.Л., Булах О.В., Царенко О.М., Фельбаба-Клушина Л.М. 2004. *Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин*. Ужгород: Медіум, 156 с.]

Anthocyanin content in the aboveground organs of *Rosa rugosa* and *Rosa* 'Rotes Phaenomen' (*Rosaceae*)

O.L. RUBTSOVA, T.B. VAKULENKO, V.F. LEVON, V.I. CHYZHANKOVA
M.M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine,
1 Sadovo-Botanichna Str., Kyiv 01103, Ukraine

Abstract. Results of the research of anthocyanin content in shoots, flowers, and hypanthia of *Rosa rugosa* and its cultivar 'Rotes Phaenomen' are reported. Compared to the original species *Rosa rugosa*, a significant predominance of anthocyanin content in shoots (by 43.1%), flowers (by 38.0%), and hypanthia (by 30.3%) of the 'Rotes Phaenomen' cultivar has been revealed. Anatomical examination of the shoots of 'Rotes Phaenomen' has demonstrated that all tissues (primary cortex, cambium, phloem, xylem, medullary rays, and heartwood) accumulate purple pigments. High anthocyanin content in the above-ground organs (586.36 ± 15.75 mg/100 g of dry matter in flowers, 205.26 ± 9.12 mg/100 g of dry matter in shoots, and 141.18 ± 10.19 mg/100 g of dry matter in hypanthium pulp) demonstrates the prospect of industrial usage of the 'Rotes Phaenomen' cultivar as a valuable source of bioactive compounds. It is recommended to include *Rosa* 'Rotes Phaenomen' into breeding programs for obtaining varieties with high anthocyanin content.

Keywords: anthocyanins, flowers, hypanthia, *Rosa*, shoots

PLANT TAXONOMY, GEOGRAPHY AND FLORISTICS
СИСТЕМАТИКА, ФЛОРИСТИКА, ГЕОГРАФІЯ РОСЛИН

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.314
RESEARCH ARTICLE

Complete chloroplast genomes and phylogenetic positions of species of the genus *Ziziphora* (*Lamiaceae*) from Uzbekistan

Elena NIKITINA [1], Saodat MIRZAYEVA [2], Kumush ALIEVA [1], Ibrokhimjon ERGASHOV [1,3], Ziyoviddin YUSUPOV [1*]

[1] Institute of Botany, Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, 32 Durmon yuli Str., Tashkent 100125, Republic of Uzbekistan
[2] Andijan State University, 129 University Str., Andijan 170100, Republic of Uzbekistan
[3] Fergana State University, 19 Murabbiylar Str., Fergana 150100, Republic of Uzbekistan

* Address for correspondence: *yusupov@mail.kib.ac.cn*

Abstract. Species of the genus *Ziziphora* (*Lamiaceae*) are valuable medicinal and economically significant plants in the flora of Uzbekistan. Due to morphological similarities among species, accurate identification has been challenging. This study presents the first comprehensive analysis of the complete chloroplast genomes of species of *Ziziphora* native to Uzbekistan. Comparative analysis revealed genome size variation, conserved circular structures, and differences in nucleotide compositions. Each genome contains 131 genes, 86 of which are protein-coding and mainly associated with photosynthesis and plastid function. A relatively low GC (~37.8%) content is characteristic of chloroplast DNA compared to nuclear genomes of *Ziziphora* species. Phylogenetic analyses based on whole chloroplast genomes and selected variable markers positioned *Ziziphora* species as a distinct monophyletic lineage within the tribe *Mentheae* of the subfamily *Nepetoideae*. The results support the use of chloroplast DNA as a reliable marker in molecular phylogenetic taxonomy and evolutionary studies. This research contributes essential insights into the genetic structure, evolutionary history, and taxonomic placement of taxa of *Ziziphora*, providing a valuable foundation for conservation strategies.

Keywords: chloroplast genome, genetic structure, genome size variation, *Lamiaceae*, molecular taxonomy, phylogenetic analysis, taxonomic placement, *Ziziphora*

Introduction

The genus *Ziziphora* L. (*Lamiaceae* Martinov, subfamily *Nepetoideae* Burnett, tribe *Mentheae* Dumort.) comprises aromatic and medicinal plants of significant therapeutic and economic value, particularly prominent in the traditional medicine systems of Central Asia and the Middle East. Globally, the genus currently encompasses 14 species (POWO, 2025–onward), which predominantly thrive in open, xerophytic environments. *Ziziphora* species are resilient to arid and semi-arid conditions, making them adaptable to diverse ecological zones. Central Asia, particularly Uzbekistan, serves as a

ARTICLE HISTORY. Submitted 15 April 2025. Revised 22 July 2025. Published 29 August 2025

CITATION. Nikitina E., Mirzayeva S., Alieva K., Ergashov I., Yusupov Z. 2025. Complete chloroplast genomes and phylogenetic positions of species of the genus *Ziziphora* (*Lamiaceae*) from Uzbekistan. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(4): 314–325. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.314

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

biodiversity hotspot and a probable center of origin for this genus, with seven species identified within the region: *Z. capitata* L., *Z. clinopodioides* Lam., *Z. pamiroalaica* Juz. (≡ *Z. clinopodioides* subsp. *pamiroalaica* (Juz.) Sennikov & Lazkov), *Z. persica* Bunge, *Z. suffruticosa* Pazij & Vved., *Z. tenuior* L., and *Z. pedicellata* Pazij & Vved. These species are distributed mainly across the foothill and mountainous zones of the Tien Shan, Pamir-Alai, and Western Tien Shan ranges, predominantly inhabiting dry, rocky slopes and montane environments.

Despite their ecological importance, accurate identification of *Ziziphora* species has been a considerable challenge due to their morphological similarities. Traditionally, species identification relied heavily on external traits and characters, such as leaf morphology, inflorescence structures, calyx shape, and even habitat preferences (Vvedensky, 1961; Tulyaganova, 1978). However, these methods often lead to misidentifications, as many species exhibit similar characters and their variability.

To overcome traditional taxonomic challenges, molecular techniques, particularly phylogenetic analysis using DNA nucleotide sequences, have been employed as more reliable methods for precise species identification. This approach is essential for accurately distinguishing species, supporting biodiversity conservation, and ensuring the sustainable use of these plants in various applications (Mirzayeva, 2023; Alieva et al., 2025; Dekhkonov et al., 2025; Ergashov et al., 2025). Moreover, the selection of appropriate molecular markers is crucial for advancing our understanding of relationships and evolutionary history of *Ziziphora* species.

Species of *Ziziphora* are components of the Irano-Turanian floristic region, which is known for its rich diversity and endemism, particularly among selected taxonomic groups of aromatic and medicinal plants. The genus' adaptability spans from mesic conditions in the western part of its total geographic range to more extreme xeric environments in Central Asia. Phylogenetic studies suggest that the diversification of *Ziziphora* is linked to orogenic events and climatic changes during the Miocene and Pliocene epochs of the Neogene. For instance, *Z. clinopodioides* (or a similar species) has been traced back to about 5–10 million years ago in the mountainous regions of northern Iran (Tabaripour et al., 2020).

In addition to their ecological and taxonomic significance, *Ziziphora* species have substantial economic and therapeutic value. They are widely utilized in traditional medicine for their sedative, antiseptic, carminative, and expectorant properties (Zhaparkulova, 2022; Abduraimov et al., 2023). *Ziziphora* essential oils, extracted from the aerial parts of these plants, contain bioactive compounds such as pulegone (40–89%), limonene, menthone, and caryophyllene, which exhibit various biological activities, including antibacterial, antifungal, and insecticidal effects (Olennikov, 2016; Šmejkal et al., 2016; Mohammadhosseini, 2017; Azimi et al., 2021). These oils hold great promise for pharmaceutical, industrial, and agricultural applications.

This study focuses on the comparative analysis of chloroplast genomes of the *Ziziphora* species found in Uzbekistan. We examine the genome size and structure, nucleotide diversity, and construct a phylogenetic tree based on chloroplast genome data to clarify species relationships and enhance our understanding of the genus' evolutionary history. Our findings will contribute to the ongoing efforts to accurately identify *Ziziphora* species and to explore their potential for conservation and industrial use.

Materials and Methods

Sampling

The objects of this research were five key species: *Ziziphora clinopodioides*, *Z. pamiroalaica*, *Z. pedicellata*, *Z. persica*, and *Z. tenuior* collected in Uzbekistan (Table 1, Fig. 1). Voucher herbarium specimens have been deposited at the National Herbarium of Uzbekistan (TASH), offering a valuable resource for further studies on plant systematics, phylogeny, and molecular evolution.

DNA extraction, library construction, and genome sequencing

Leaf tissues from *Ziziphora* species were used for genomic DNA extraction, utilizing the Tiangen kit according to the protocol provided by the manufacturer. For sequencing library preparation, the NEB kit was employed, which involved fragmenting the DNA into smaller pieces of around 350 base pairs, followed by the attachment of sequencing adapters and PCR amplification. The libraries were purified after preparation, and their quality was assessed using the Agilent 5400 system, with concentrations measured to ensure optimal quality.

These high-quality libraries were then sequenced using an Illumina platform at Novogene Bioinformatics Technology Co., a specialized sequencing

Table 1. **Information on the collected specimens of species of *Ziziphora***

Species	Length (bp)	ID number in GenBank	Locality in Uzbekistan, coordinates, altitude, date
Ziziphora tenuior L.	151 610	PV116305	Surkhandarya Province, Baysun District, 38°03'03"N, 67°26'42"E, 868 m, 1 June 2024
Z. persica Bunge	151 693	PV138185	Surkhandarya Province, Hissar Ridge, 38°33'35"N, 67°36'00"E, 1476 m, 26 May 2024
Z. pedicellata Pazij & Vved.	151 750	PV138187	Southwestern Pamir-Alay, Kugitang Ridge, stony slope, 38°34'17"N, 67°54'31"E, 1291 m, 9 July 2024
Z. pamiroalaica Juz.	151 725	PV138186	Pamir-Alay, Khoja-Gurgur-ata Mountains, 38°26'20"N, 67°28'04"E, 1864 m, 11 July 2024
Z. clinopodioides Lam.	151 728	PV116304	Urgut District, Zarafshan Ridge, 39°18'05"N, 66°54'43"E, 1618 m, 2 June 2024



Fig. 1. Habits of the studied species of *Ziziphora*. A: *Z. pedicellata*; B: *Z. persica*; C: *Z. tenuior*; D: *Z. pamiroalaica*; E: *Z. clinopodioides* (photos by S. Mirzayeva)

provider. The raw sequencing data underwent quality control to remove any unreliable reads, ensuring the accuracy of the dataset. The clean, high-quality reads were assembled into chloroplast genomes using the NOVOPlasty tool (Dierckxsens et al., 2017). For gene annotation, the chloroplast genome of *Clinopodium barosmum* (W.W. Sm.) Bräuchler & Heubl (≡ *Calamintha barosma* W.W. Sm. ≡ *Micromeria barosma* (W.W. Sm.) Hand.-Mazz.) served as a reference. Geneious software was used for annotation, and the results were manually curated to confirm the correctness of start and stop codons and to accurately define the exon and intron regions of the protein-coding genes (Kearse et al., 2012). The final annotated genome sequences generated during this study are available in GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov).

Structural visualization and nucleotide diversity analysis

To visualize the architecture of the *Ziziphora* chloroplast genome, a circular map was created using OGDRAW v1.1 (Greiner et al., 2019). For the assessment of genetic variability, nucleotide diversity (Pi) was calculated using DnaSP v6.12.03 (Rozas et al., 2017), applying a sliding window approach. A window size of 600 base pairs and a 200-base pair step size were used to detect regions of higher genetic variation, which may indicate evolutionary or functional significance.

Moreover, the IR (inverted repeat) regions and other essential structural features of the genome were analyzed using the IRscope tool (Amiryousefi et al., 2018). This tool provides a graphical representation that helps evaluate the integrity and structural organization of the IR regions, aiding in the interpretation of genomic features.

Phylogenetic tree construction

To explore the evolutionary relationships, 49 complete chloroplast genomes were selected for phylogenetic analysis, including five *Ziziphora* species, as well as *Paulownia catalpifolia* T. Gong ex D.Y. Hong, *P. kawakamii* T. Itô, and *P. tomentosa* (Thunb.) Steud. (*Paulowniaceae*) as outgroup species. The genomes were aligned using the MAFFT alignment tool (Katoh, Standley, 2013), which is particularly effective for large-scale genomic datasets. The maximum likelihood ML analysis was implemented in RAxML GUI 2.0 (Edler et al., 2021) with the best-fit GTR + G model and 1000 bootstrap replicates.

To select the most appropriate nucleotide substitution model for the analysis, the Akaike Information Criterion (AIC) was applied using jModelTest v.2.1.4 (Darriba et al., 2012). Phylogenetic tree visualization was performed in FigTree v1.4.0 (Rambaut, 2012). This model selection ensures that the phylogenetic tree construction is based on the most suitable substitution model, thereby improving the accuracy and reliability of the results.

Results and Discussion

Chloroplast genomes in phylogenetic research

In recent years, chloroplast genomes have become increasingly significant in plant phylogenetic research, providing key insights into the evolutionary connections between species and genera. These genomes are crucial for understanding genetic diversity and improving the accuracy of systematic studies. In this research, we present the first in-depth analysis of the complete chloroplast genomes of *Ziziphora* species. The genomes examined range in size between 151,610 and 151,750 base pairs (bp) and follow the typical structure of plant chloroplast genomes, which includes both large and small single-copy regions (LSC and SSC), along with two inverted repeat regions (IRs).

Each of the five *Ziziphora* chloroplast genomes contains 131 genes, of which 86 are protein-coding. These genes are involved in fundamental processes, such as photosynthesis, respiration, and other key chloroplast functions. The remaining genes are responsible for encoding tRNAs and rRNAs, which are essential for the chloroplast's internal translation mechanisms. A prominent feature of these genomes is their circular shape, which is common in plant chloroplasts and supports the efficient replication and expression of genes (Fig. 2). The genome is divided into two inverted repeat regions, sharing the same sequence because of their important function in genome stability (Menéndez et al., 2023), as well as a large and a small single-copy region, each of which holds different classes of functional genes. Thus, previously researches reported, that the substitution rate in the IR regions of angiosperm plastomes is 3.7 times lower than those in SC regions, playing a critical role in genome stability (Zhu et al., 2016). These findings emphasize the evolutionary significance of IR dynamics in shaping plastid genome structure.

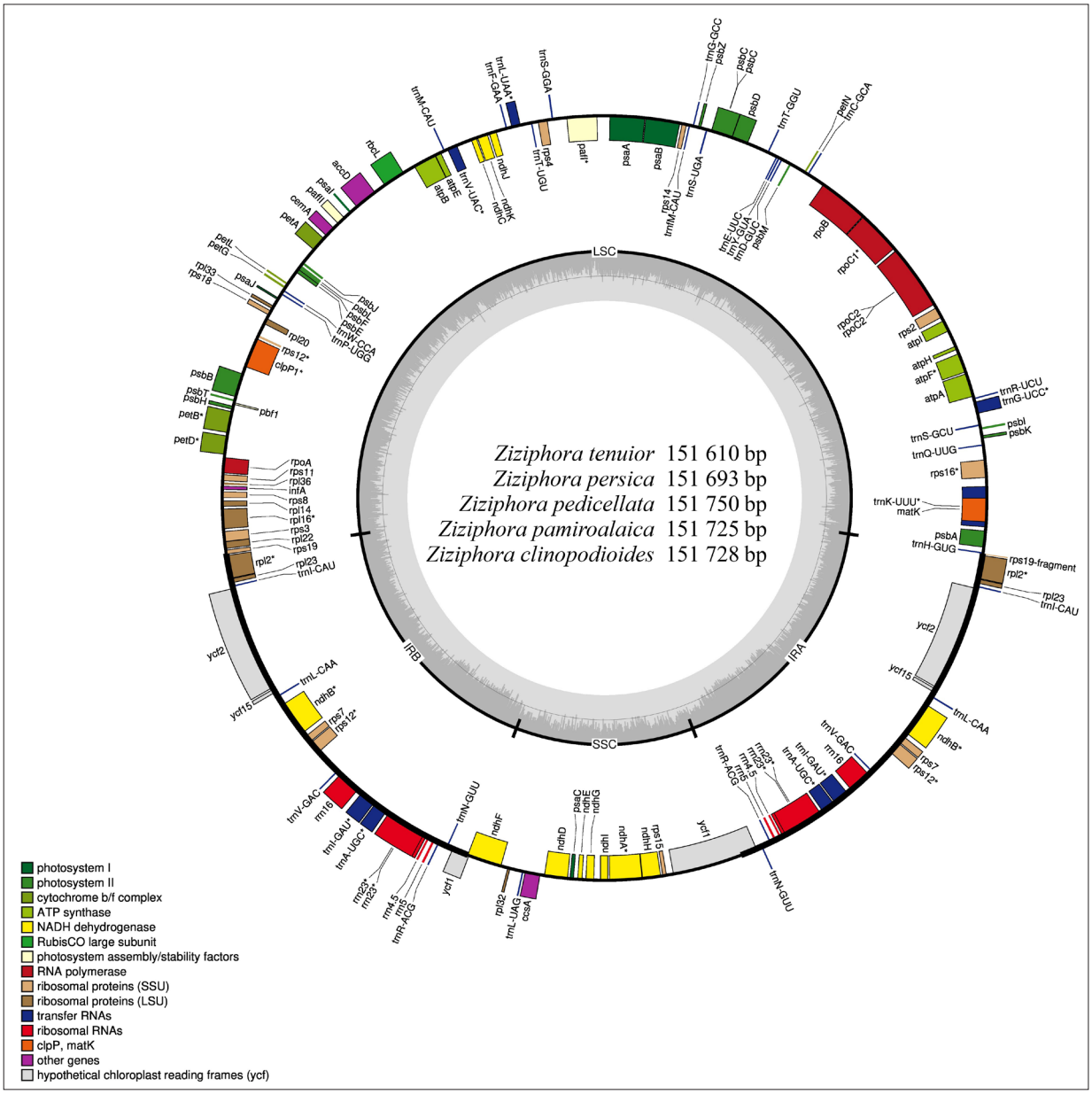


Fig. 2. Gene map of the chloroplast genome of the genus *Ziziphora*. Genes shown outside the outer circle are transcribed clockwise, and those inside are transcribed counterclockwise. Genes are color-coded according to different functional groups. Two copies of inverted repeats (IRA and IRB), a large single-copy (LSC) region, and a small single-copy (SSC) region

Gene duplications and intron-containing genes

Gene duplication is a characteristic feature in the *Ziziphora* chloroplast genomes, as reflected in the circular structure of the genomes. A total of 18 genes show duplication, including seven protein-coding genes (*ndhB*, *rpl2*, *rpl23*, *rps7*, *rps12*, *ycf2*, *ycf15*), four rRNA genes (*rrn16*, *rrn23*, *rrn4.5*, *rrn5*), and seven tRNA genes (*trnA-UGC*, *trnI-CAU*, *trnL-CAA*, *trnV-GAC*, *trnI-GAU*, *trnR-ACG*, *trnN-GUU*). These duplications ensure that the plant has sufficient quantities of essential chloroplast gene products, which are vital for energy production and metabolism (Table 2).

The GC content of the *Ziziphora* chloroplast genomes is relatively low, at 37.8%, a feature

Table 2. **Genes in the chloroplast genome of species of *Ziziphora***

Category	Group of genes	List of genes
Self-replication related genes	Large subunit of ribosome proteins	*rpl2**+, *rpl14*, *rpl16**, *rpl20*, *rpl22*, *rpl23*+, *rpl32*, *rpl33*, *rpl36*
	Small subunit of ribosomal proteins	*rps2*, *rps3*, *rps4*, *rps7*+, *rps8*, *rps11*, *rps12**+, *rps14*, *rps15*, *rps16**, *rps18*, *rps19*
	DNA-dependent RNA polymerase	*rpoA*, *rpoB*, *rpoC1**, *rpoC2*
	Ribosomal RNA	*rrn4.5*+, *rrn5*+, *rrn16*+, *rrn23*+
	Transfer RNA	*trnA-UGC**+, *trnC-GCA*, *trnD-GUC*, *trnE-UUC*, *trnF-GAA*, *trnfM-CAU*, *trnG-GCC*, *trnG-UCC**, *trnH-GUG*, *trnI-CAU*+, *trnI-GAU**+, *trnK-UUU**, *trnL-CAA*+, *trnL-UAA**, *trnL-UAG*, *trnM-CAU*, *trnN-GUU*+, *trnP-UGG*, *trnQ-UUG*, *trnR-ACG*+, *trnR-UCU*, *trnS-GCU*, *trnS-GGA*, *trnS-UGA*, *trnT-GGU*, *trnT-UGU*, *trnV-GAC*+, *trnV-UAC**, *trnW-CCA*, *trnY-GUA*
Photosynthesis related genes	Photosystem I	*psaA*, *psaB*, *psaC*, *psaI*, *psaJ*
	Photosystem I stability	*ycf3***, *ycf4*
	Photosystem II	*psbA*, *psbB*, *psbC*, *psbD*, *psbE*, *psbF*, *psbH*, *psbI*, *psbJ*, *psbK*, *psbL*, *psbM*, *psbN*, *psbT*, *psbZ*
	NADH oxidoreductase	*ndhA**, *ndhB**+, *ndhC*, *ndhD*, *ndhE*, *ndhF*, *ndhG*, *ndhH*, *ndhI*, *ndhJ*
	Cytochrome b6/f complex	*petA*, *petB**, *petD**, *petG*, *petL*, *petN*
	Cytochrome c synthesis	*ccsA*
	ATP synthase	*atpA*, *atpB*, *atpE*, *atpF**, *atpH*, *atpI*
	Rubisco	*rbcL*
Other genes	Maturase	*matK*
	Protease	*clpP***
	Envelope membrane protein	*cemA*
	Subunit acetyl-CoA-carboxylase	*accD*
	Translational initiation factor	*infA*
Unknown function genes	Conserved hypothetical chloroplast reading frames	*ycf1*, *ycf2*+, *ycf15*+
Total genes		131

* — Gene with one intron, ** — gene with two introns, + — duplicate gene.

commonly seen in chloroplast DNA. This low GC content reflects the unique functional role chloroplasts play in the plant. Furthermore, 21 intron-containing genes were identified, of which 19 genes possess a single intron. These include 13 protein-coding genes (*atpF*, *ndhA*, *petB*, *petD*, *rpl16*, *rpoC1*, *rps16*, and two copies of *ndhB*, *rpl2*, *rps12*) and six tRNA genes (*trnG-UCC*, *trnK-UUU*, *trnL-UAA*, *trnV-UAC*, and two copies each of *trnI-GAU*, *trnA-UGC*). Additionally, two genes — *clpP* and *ycf3* — contain two introns. These findings emphasize the complex structure of the *Ziziphora* chloroplast genome and the evolutionary importance of intron-containing genes.

Genetic diversity and variable regions

Nucleotide diversity (Pi) analysis revealed that the non-coding regions of the *Ziziphora* chloroplast genomes exhibit a significantly higher proportion of variable sites as compared to the coding regions (Fig. 3). Pi values in the coding regions ranged from 0 to 0.01333 (for the *trnH-GUG-psbA* region), with an average Pi value of 0.002712. Seven intergenic regions exhibited particularly high variability, with Pi values exceeding 0.01. These regions include *trnH-GUG-psbA*, *rps16-trnQ-UUG*, *rpoB-trnC-GCA*, *ndhC-trnV-UAC*, *rbcL-accD*, *psaI-ycf4*, and *ccsA-ndhD*. Furthermore, the ycf1 protein-coding gene also displayed significant variation, with a Pi value of 0.01233. These findings align with previous research (Niu et al., 2023), which highlighted the role of intergenic spacers as valuable phylogenetic markers. These variable regions are promising candidates for further phylogenetic studies, especially for exploring higher taxonomic levels within the genus *Ziziphora*.

Inverted repeat region expansion and contraction

The structural features of the inverted repeat (IR) regions in *Ziziphora* species were compared with closely related genera such as *Mentha* L., *Thymus* L., and *Nepeta* L. Overall, the IR regions exhibited a generally conserved structure, although there were some differences. In all *Ziziphora* species, the *rps19* gene is entirely located at the JLB junction (between the LSC and IRb regions), extending 43 base pairs into the IRb region, a feature also observed in *Thymus*, *Mentha*, and *Hyssopus* L. (Fig. 4).

The *ndh*F gene, which measures 2231 bp in most species (with slight variations in *Z. tenuior* and *Z. persica*), is consistently found at the JSB junction (between the small single-copy region SSC and IRb). This gene overlaps with the *ycf1* gene at the SSC/IRb boundary, a characteristic commonly observed in *Lamiaceae* (Niu et al., 2023). The overlap causes the creation of a pseudogene within the *ycf1* gene. The longest gene, *ycf1* (ranging from 5621 to 5624 bp), is located exclusively at the JSA junction (between the SSC and IRa) in all *Ziziphora* species. Moreover, the *rpl2* gene appears in both the IRa and IRb regions across all members of the subfamily *Nepetoideae*, and the *psbA* gene remains consistently located in the LSC region in all the studied species, highlighting shared structural features.

Phylogenetic analysis and taxonomic implications

Molecular taxonomic studies are essential for determining the evolutionary relationships and classification of the *Ziziphora* genus within the family *Lamiaceae*. Previous molecular studies based on ITS and *trnL-F* regions have confirmed that *Ziziphora* species form a monophyletic group (Dündar, Tümen, 2023). In this study, we constructed a detailed phylogenetic tree using the maximum likelihood (ML) method based on the complete chloroplast genomes of 46 species, representing 12 subfamilies within the family *Lamiaceae*, including *Ajugoideae*, *Callicarpoideae*, *Cymarioideae*, *Lamioideae*, *Nepetoideae*, and others. For the outgroup, species from the genus *Paulownia* (*Paulowniaceae*, also the order *Lamiales*) were chosen (Fig. 5).

Among the 49 chloroplast genomes analyzed, the total sequence length was 185,776 base pairs, which included 41,341 variable sites and 25,931 parsimony-informative sites. The phylogenetic analysis revealed the robust support for a classification of *Lamiaceae* into 12 rather distinct subfamilies, each forming a monophyletic group, with high bootstrap values confirming their evolutionary relationships (Zhao et al., 2021).

Within the subfamily *Nepetoideae*, the tribe *Mentheae,* which includes *Ziziphora* and its close relatives (*Hyssopus* L., *Mentha* L., *Nepeta* L., *Prunella* L., *Salvia* L., and *Thymus* L.), was identified as a major clade. The monophyly of the genus *Ziziphora* was confirmed, with all five species grouped together and showing close phylogenetic ties to other members of *Mentheae*, in agreement with prior studies (Bräuchler et al., 2010; Selvi et al., 2015; Nikitina et al., 2022). The phylogenetic tree produced strong support for the current taxonomic classification of *Ziziphora* species, with a maximum bootstrap value of 100%. Furthermore, the analysis indicated that the five species of *Ziziphora* (*Z. pamiroalaica*, *Z. pedicellata*, *Z. clinopodioides*, *Z. tenuior*, and *Z. persica*) share a common ancestor, emphasizing their shared evolutionary history.

Conclusion

This study represents the first comprehensive analysis of chloroplast genomes within the genus *Ziziphora*, providing in-depth insights into their structural features, comparative genomics, and phylogenetic relationships. By analyzing multiple

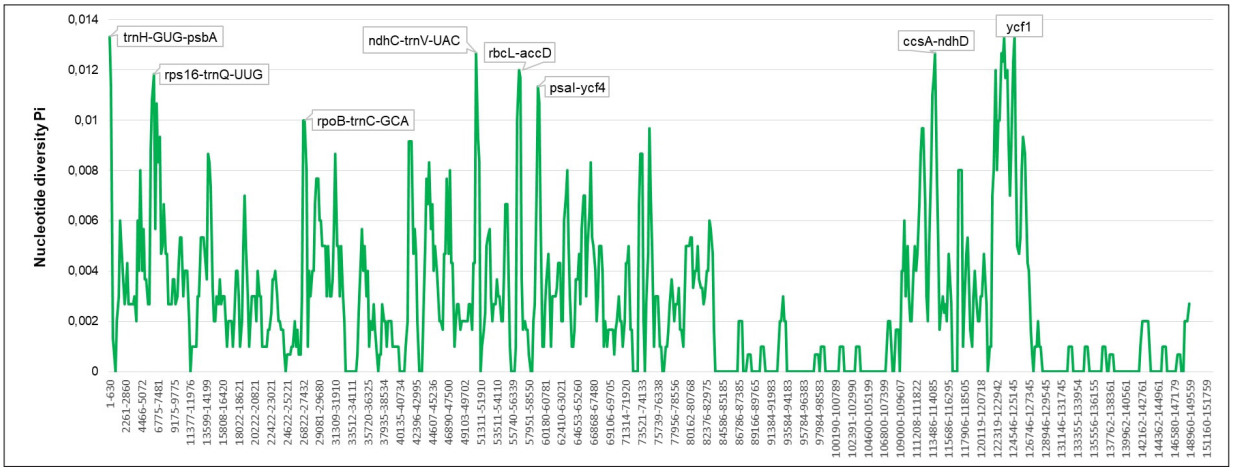


Fig. 3. Nucleotide diversity (Pi) values of the whole chloroplast genomes of five species of *Ziziphora* with a 600 bp and 200 bp sliding window. Genes with Pi values over 0.01 are annotated

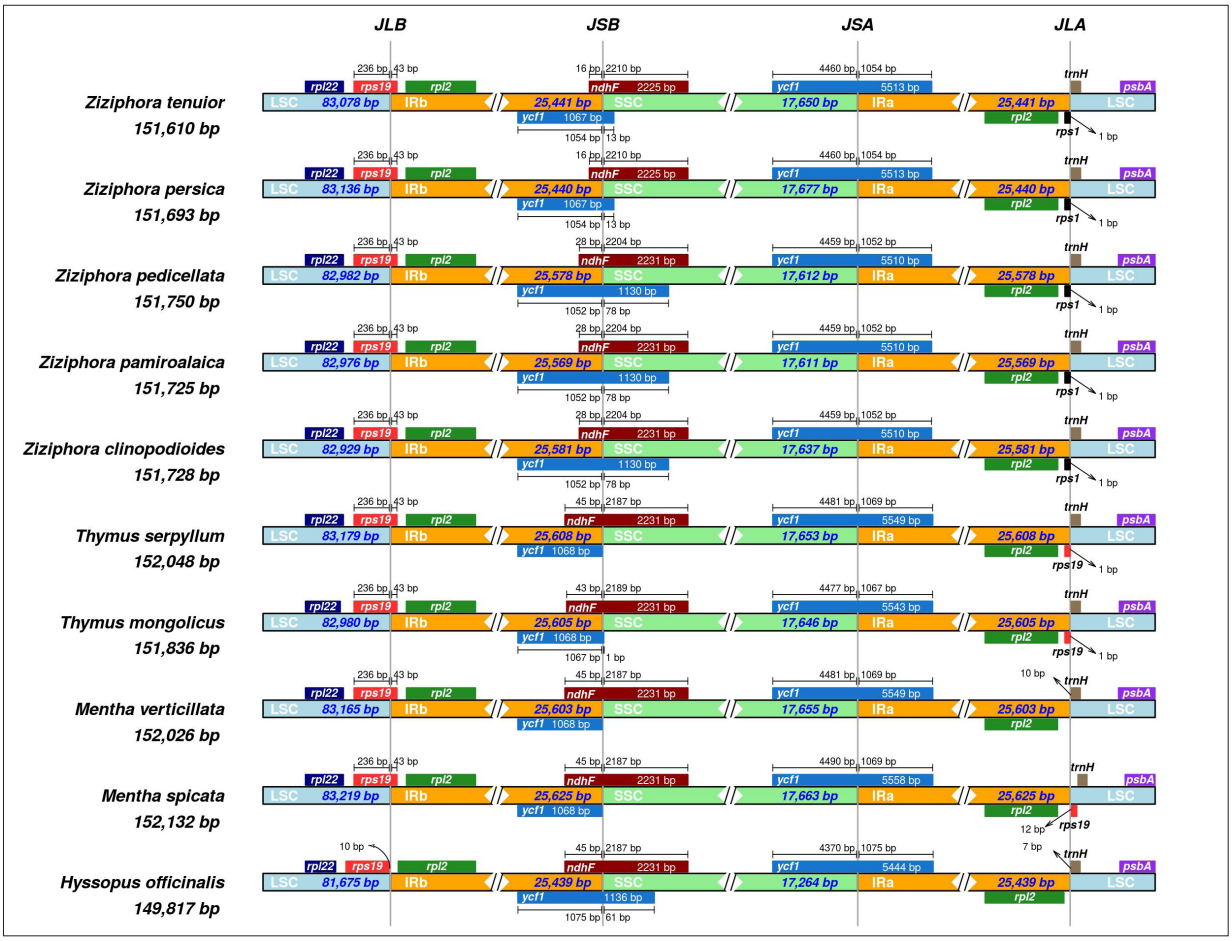


Fig. 4. Comparison of LSC, IR, and SSC junction positions among chloroplast genomes of five species of *Ziziphora* and five species of *Thymus*, *Mentha*, and *Hyssopus*. JLB represents LSC/IRb junction, JSB — SSC/IRb junction, JSA — SSC/IRa junction, and JLA — LSC/IRa junction

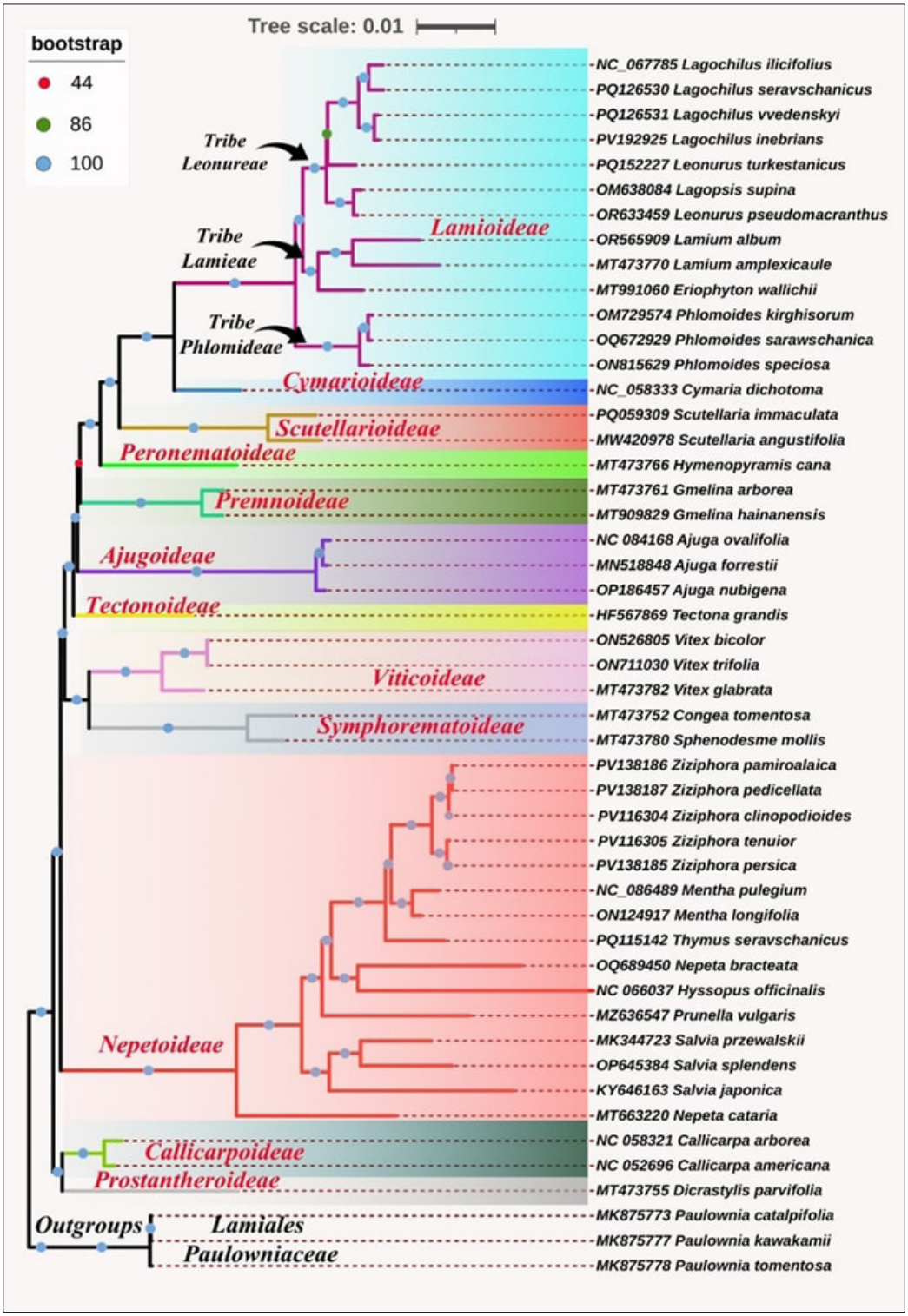


Fig. 5. Phylogenetic maximum likelihood (ML) cladogram of 46 species within *Lamiaceae* based on complete chloroplast genomes comparison. The bootstrap support values are shown on the branches

species of *Ziziphora*, we identified seven highly variable intergenic regions — *trnH-GUG–psbA*, *rps16–trnQ-UUG*, *rpoB–trnC-GCA*, *ndhC–trnV-UAC*, *rbcL–accD*, *psaI–ycf4*, and *ccsA–ndhD* — along with one protein-coding gene, *ycf1*, which exhibit substantial mutational hotspots. These highly variable regions offer promising potential as molecular markers for barcoding within the genus, facilitating more precise species identification and evolutionary studies.

In addition, a comprehensive chloroplast phylogenomic analysis of 46 species across *Lamiaceae* provided strong support for the monophyly of the major clades within the family, confirming the robustness of the current taxonomic framework based on the previous taxonomic research and recent molecular phylogenetic studies. The analysis strongly supports the classification of the five *Ziziphora* species studied as belonging to a single natural genus, forming a monophyletic group, and aligning with previous phylogenetic data.

Overall, we hope that this study significantly enhances our understanding of the genetic diversity and evolutionary relationships within *Ziziphora*, offering valuable molecular resources that will aid in future taxonomic revisions, phylogenetic analysis, and investigations into the evolutionary history of the genus. These findings contribute to a wider understanding of plant systematics within *Lamiaceae* and open up new avenues for research into the conservation and utilization of *Ziziphora* species in ecological and pharmaceutical applications.

Acknowledgements

This research is funded by the State project "Digital Nature. Development of a digital platform for the flora of Central Uzbekistan", implemented by the Institute of Botany of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan for the period 2025–2029. The research is also supported by the project titled "Molecular-genetic identification of medicinal plant species in the flora of Uzbekistan and Belarus using DNA markers" (FL-7923051878).

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

E. Nikitina: https://orcid.org/0000-0003-2113-9362
S. Mirzayeva: https://orcid.org/0009-0007-5648-4015
K. Alieva: https://orcid.org/0000-0002-8795-3749
I. Ergashov: https://orcid.org/0000-0002-0991-1076
Z. Yusupov: https://orcid.org/0000-0003-2278-542X

REFERENCES

Abduraimov O.S., Li W., Shomurodov H.F., Feng Y. 2023. Main medicinal plants of arid regions of Uzbekistan and their traditional use in folk medicine. *Plants*, 12(2950). https://doi.org/10.3390/plants12162950

Alieva K.B., Peng Y., Usupbaev A., Tojibaev K.Sh., Yusupov Z., Ergashov I., Azimova D., Jiang Z. 2025. Synopsis of the genus *Elymus* (*Poaceae*) in Uzbekistan (Middle Asia) with a description of *Elymus uzbekistanicus*, a new species from Turkestan Mts. *PhytoKeys*, 257: 9–50. https://doi.org/10.3897/phytokeys.257.142950

Amiryousefi A., Hyvönen J., Poczai P. 2018. IRscope: an online program to visualize the junction sites of chloroplast genomes. *Bioinformatics*. 34(17): 3030–3031. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty220

Azimi M., Mehrzad J., Ahmadi A., Ahmadi E., Ghorbani Ranjbary A. 2021. Apoptosis induced by *Ziziphora tenuior* essential oil in human colorectal cancer cells. *BioMed Research International*, 2021(1): 5522964. https://doi.org/10.1155/2021/5522964

Bräuchler Ch., Meimberg H., Heubl G. 2010. Molecular phylogeny of *Menthinae* (*Lamiaceae*, *Nepetoideae*, *Mentheae*) — Taxonomy, biogeography and conflicts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55(2): 501–523. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.01.016

Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. 2012. JModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8): 772–772. https://doi.org/10.1038/nmeth.2109

Dekhkonov D., Asatulloev T., Yusupov Z., Tojiboeva U., Ergashov I., Sun W., Tojibaev K. 2025. Comparative chloroplast genome and phylogenetic analysis of Central Asian tulips. *Nordic Journal of Botany*, 7: e04460. https://doi.org/10.1111/njb.04460

Dierckxsens N., Mardulyn P., Smits G. 2017. NOVOPlasty: de novo assembly of organelle genomes from whole genome data. *Nucleic Acids Research*, 45(4): e18. https://doi.org/10.1093/nar/gkw955

Dündar E., Tümen G. 2023. Phylogenetic analysis of *Ziziphora* (*Lamiaceae*) using nuclear (nr*ITS*) and plastid (*trnL-F*) DNA: suggestions for new arrangements and status changes. *Plant Biosystems*, 157(4): 835–843. https://doi.org/10.1080/11263504.2023.2200789

Drew B.T., Sytsma K.J. 2012. Phylogenetics, biogeography, and staminal evolution in the tribe *Mentheae* (*Lamiaceae*). *American Journal of Botany*, 99(5): 933–953. https://doi.org/10.3732/ajb.1100549
Edler D., Klein J., Antonelli A., Silvestro D. 2021. raxmlGUI 2.0: A graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(2): 373–377. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13512
Ergashov I., Yusupov Z., Dolatyari A., Khorasani M., Eker I., Turdumatova N., Tojibaev K. 2025. New insights into the molecular phylogeny and biogeographical history of *Allium* subgenus *Melanocrommyum* (*Amaryllidaceae*) based on plastome and nuclear sequences. *Plant Diversity*, 47(4): 561–575. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13512
Felsenstein J. 1989. PHYLIP-Phylogeny Inference Package (Ver. 3.2). *Cladistics*, 5: 164–166.
Greiner S., Lehwark P., Bock R. 2019. OrganellarGenomeDRAW (OGDRAW) version 1.3.1: expanded toolkit for the graphical visualization of organellar genomes. *Nucleic Acids Research*, 47: W59–W64. https://doi.org/10.1093/nar/gkz238
Katoh K., Standley D.M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30(4): 772–780. https://doi.org/10.1093/molbev/mst010
Kearse M., Moir R., Wilson A., Stones-Havas S., Cheung M., Sturrock S., Buxton S., Cooper A., Markowitz S., Duran C., Drummond A. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12): 1647–1649. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199
Mazarei Z. 2023. Chemical composition and biological activity of *Ziziphora clinopodioides* essential oil: A review. *Jundishapur Journal of Natural Pharmaceutical Products*, 18(4): e137776. https://doi.org//10.5812/jjnpp-137776
Menéndez C.D., Poczai P., Williams B., Myllys L., Ali Amiryousef A. 2023. IRplus: An augmented tool to detect inverted repeats in plastid genomes. *Genome Biology and Evolution*, 15(10): 177. https://doi.org/10.1093/gbe/evad177
Mohammadhosseini M. 2017. The ethnobotanical, phytochemical and pharmacological properties and medicinal applications of essential oils and extracts of different *Ziziphora* species. *Industrial Crops and Products*, 105: 164–192. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2017.05.009
Moon H.K., Smets E., Huysmans S. 2010. Phylogeny of tribe *Mentheae* (*Lamiaceae*): The story of molecules and micromorphological characters. *Taxon*, 59(4): 1065–1076. https://doi.org/10.1002/tax.594007
Moon H.K., Hong S.P., Smets E., Huysmans S. 2009. Phylogenetic significance of leaf micromorphology and anatomy in the tribe *Mentheae* (*Nepetoideae*: *Lamiaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 160(2): 211–231. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00979.x
Mirzayeva S.T. 2023. Bioclimatic modeling of medicinal species *Ziziphora pamiroalaica* and *Ziziphora pedicellata* in Uzbekistan. *ASU Scientific Bulletin*, 8: 65–75.
Niu Y., Qin Q., Dong Y., Wang X., Zhang S., Mu Z. 2023. Chloroplast genome structure and phylogenetic analysis of 13 *Lamiaceae* plants in Tibet. *Frontiers in Bioscience-Landmark*, 28(6): 110. https://doi.org/10.31083/j.fbl2806110
Nikitina E., Khalbekova Kh. 2022. Species diversity and phylogenetic relationships within the tribe *Mentheae* (*Lamiaceae*) in Uzbekistan using ITS sequence data. *IOP Conference. Series: Earth and Environmental Science,* 1068: 012043. https://doi.org/10.1088/1755-1315/1068/1/012043
Olennikov D.N., Akobirshoeva A.A. 2016. Flavonoids and phenylpropanoid compounds from *Nepeta glutinosa* and *Ziziphora pamiroalaica*. *Chemistry of Natural Compounds*, 52: 909–912. https://doi.org/10.1007/s10600-016-1812-3
POWO. 2025–onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet. https://powo.science.kew.org/
Rambaut A. 2012. FigTree version v1.4.0. Available from: http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree
Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sánchez-Gracia A. 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 34(12): 3299–3302. https://doi.org/10.1093/molbev/msx248
Selvi S., Satil F., Martin E., Çelenk S., Dirmenci T. 2015. Some evidence for infrageneric classification in *Ziziphora* L. (*Lamiaceae*: *Mentheae*). *Plant Biosystems*, 149(2): 415–423. https://doi.org/10.1080/11263504.2013.853701
Šmejkal K., Malaník M., Zhaparkulova K., Sakipova Z., Ibragimova L., Ibadullaeva G., Žemlička M. 2016. Kazakh *Ziziphora* species as sources of bioactive substances. *Molecules*, 21(7): 826. https://doi.org/10.3390/molecules21070826
Tulyaganova M. 1978. *Ziziphora*. In: *Conspectus florae Asiae Mediae*. Vol. 9. Ed. A.I. Vvedensky. Tashkent: FAN, pp. 156–160. [Туляганова М. 1978. *Ziziphora.* В кн.: *Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры.* Вып. 9. Ред. А.И. Введенский. Ташкент: ФАН, с. 156–160.]
Tabaripour R., Sheidai M., Mehdi Talebi S., Noormohammadi Z. 2020. Population genetics and phylogeographic analysis of *Ziziphora clinopodioides* Lam. (*Lamiaceae*): an attempt to delimit its subspecies. *Karyology*, 73(2): 99–110. https://doi.org/10.13128/caryologia-573
Vvedensky A.I. 1961. *Ziziphora*. In: *Flora of Uzbekistan*. Vol. 5. Ed. A.I. Vvedensky. Tashkent: FAN, pp. 297–380. [Введенский А.Т. 1961. *Ziziphora.* В кн.: *Флора Узбекистана.* Том 5. Ред. А.И. Введенский. Ташкент: ФАН, с. 297–380.]
Zhao F., Chen Y.P., Salmaki Y., Drew B.T. 2021. An updated tribal classification of *Lamiaceae* based on plastome phylogenomics. *BMC biology*, 19: 1–27. https://doi.org/10.1186/s12915-020-00931-z
Zhaparkulova K., Karaubayeva A., Sakipova Z., Biernasiuk A., Gaweł-Bęben K., Laskowski T., Kusniyeva A., Omargali A., Bekezhanova T., Ibragimova L., Jakiyanov A., Czech K., Tastambek K., Głowniak K., Kukula-Koch W. 2022. Multidi-

rectional characterization of phytochemical profile and health-promoting effects of *Ziziphora bungeana* Juz. extracts. *Molecules*, 27(24): 8994. https://www.mdpi.com/1420-3049/27/24/8994

Zhu A., Guo W., Gupta S., Fan W., Mower J. 2016. Evolutionary dynamics of the plastid inverted repeat: The effects of expansion, contraction, and loss on substitution rates. *New Phytologist*, 209: 1747–1756. https://doi.org:10.1111/nph.13743

Повний хлоропластний геном і філогенетичне положення видів роду *Ziziphora* (*Lamiaceae*) флори Узбекистану

Є. НІКІТІНА [1], С. МІРЗАЄВА [2], К. АЛІЄВА [1], І. ЄРГАШОВ [1,3], З. ЮСУПОВ [1]

[1] Інститут ботаніки Академії наук Республіки Узбекистан, Ташкент, Узбекистан

[2] Андижанський державний університет, Андижан, Узбекистан

[3] Ферганський державний університет, Фергана, Узбекистан

Реферат. Види роду *Ziziphora* (*Lamiaceae*) є цінними лікарськими та економічно важливими представниками флори Узбекистану, але ідентифікація цих видів через їхню морфологічну подібність є складною. Це дослідження є першим комплексним аналізом повних хлоропластних геномів видів роду *Ziziphora* природної флори Узбекистану. Порівняльний аналіз виявив варіабельність розміру генома, консервативні кільцеві структури та відмінності в нуклеотидному складі. Кожен геном містить 131 ген, 86 з яких є білок-кодуючими і переважно пов'язаними з фотосинтезом та функціонуванням пластид. Для хлоропластної ДНК характерний відносно низький вміст GC (~37,8%) порівняно з ядерними геномами видів роду *Ziziphora*. Філогенетичний аналіз на основі повних хлоропластних геномів та вибраних варіабельних маркерів показав, що види роду *Ziziphora* утворюють окрему монофілетичну лінію в межах триби *Mentheae* підродини *Nepetoideae*. Отримані результати підтверджують доцільність використання хлоропластної ДНК як надійного маркера в молекулярній філогенетичній систематиці та еволюційних дослідженнях. Це дослідження є вагомим внеском у розуміння генетичної структури, еволюційної історії та уточнення таксономічного положення таксонів роду *Ziziphora*, що є важливою основою для розробки стратегій їхнього збереження.

Ключові слова: *Lamiaceae*, *Ziziphora*, варіабельність розміру генома, генетична структура, молекулярна систематика, таксономічне положення, філогенетичний аналіз, хлоропластний геном

PLANT TAXONOMY, GEOGRAPHY AND FLORISTICS
СИСТЕМАТИКА, ФЛОРИСТИКА, ГЕОГРАФІЯ РОСЛИН

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.326
RESEARCH ARTICLE

Nomenclatural problems with corrected orthography and possible solutions: the curious case of "*Caloplaca L. B. Moorii*" Zahlbr. (*Teloschistaceae*)

Dan J. BLANCHON [1]*, Peter G. WILSON [2], Sergei L. MOSYAKIN [3], Peter J. de LANGE [4]

[1] Auckland War Memorial Museum Tāmaki Paenga Hira, Private Bag 92018, Victoria Street West, Auckland, Aotearoa / New Zealand
[2] National Herbarium of New South Wales, Botanic Gardens of Sydney, Locked Bag 6002, Mount Annan NSW 2567, Australia
[3] M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine
[4] Applied Molecular Solutions Research Group, School of Environmental and Animal Sciences, Unitec Institute of Technology, Private Bag 92025, Victoria Street West, Auckland 1142, Aotearoa / New Zealand

* Author for correspondence: *dblanchon@aucklandmuseum.com*

Abstract. We review the nomenclatural history of the name published as "*Caloplaca L. B. Moorii* Zahlbr.", based on a specimen collected in 1934 in Aotearoa / New Zealand by Ms. Lucy Beatrice Moore. Although validly published, the name was later unnecessarily replaced with the illegitimate name *C. mooreae* D.J. Galloway due to a misinterpretation of the *International Code of Botanical Nomenclature* then in force. Based on Article 60 of the *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (*ICN*, *Madrid Code*), we examine some aspects of the orthographic treatment of personal names used in epithets. In this specific case, we consider various options for expansion of the personal names originally published as initials in epithets. We conclude that at least three corrected versions are equally possible under the current *ICN*, in particular, *Caloplaca lucybeatricemooreae* (but not '*lucy-beatrice-mooreae*'), *C. lucyae-beatriceae-mooreae*, and/or even *C. luciae-beatricis-mooreae*. However, due to the number of possible corrected versions, the authors favour resolution of the uncertainty with a proposal to conserve the illegitimate replacement name *C. mooreae*, which is in current use, against "*Caloplaca L. B. Moorii* Zahlbr." and all its corrected variants. This will be prepared in due course.

Keywords: botanical nomenclature, *Caloplaca*, lichenized fungi, taxonomic orthography

ARTICLE HISTORY. Submitted 16 July 2025. Revised 13 August 2025. Published 29 August 2025

CITATION. Blanchon D.J., Wilson P.G., Mosyakin S.L., de Lange P.J. 2025. Nomenclatural problems with corrected orthography and possible solutions: the curious case of "*Caloplaca L. B. Moorii*" Zahlbr. (*Teloschistaceae*). *Ukrainian Botanical Journal*, 82(4): 326–335. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.326

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025

This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)



Fig. 1. Image of "*Caloplaca L. B. Moorii*" on base of *Avicennia marina* subsp. *australasica*, Mataia, Kaipara Harbour, Te Ika a Maui / North Island, Aotearoa / New Zealand (image: D.J. Blanchon)

Introduction

The name "*Caloplaca L. B. Moorii*" Zahlbr. was published by Karl Martin Redinger (1907–1940), who edited *post mortem* the manuscript prepared by Alexander Zahlbruckner (31 May 1860 — 8 May 1938), "eigene Zutaten zu unterlassen" (i.e. refraining from making his own additions) (Zahlbruckner, 1941). The name was clearly and explicitly ascribed to Zahlbruckner in the protologue, and this authorship (as well as the authorship of the whole article) should be followed: see Art. 46.2 of the *International Code of Nomenclature of algae, fungi, and plants* (*ICN*), the current *Madrid Code* (Turland et al., 2025; here consulted according to the lists of proposed and accepted amendments and other

available sources: see Turland, Wiersema, 2024; Turland et al., 2024; Turland, 2025). This name was applied to a lichen species (Fig. 1.) collected in 1934 by Miss Lucy Beatrice Moore (14 July 1906 — 9 June 1987; for a short biography of this prominent New Zealand woman botanist, see Morton, 2000–onward). It was collected from a species of mangrove reported then as *Avicennia resinifera* G. Forst., now accepted as *A. marina* (Forssk.) Vierh. subsp. *australasica* (Walp.) J. Everett (*Acanthaceae* s. l. subfam. *Avicennioideae* Miers, or *Avicenniaceae* Miq. s. str.), growing on the side of the Mahurangi River (approx. — 36.398700°S, 174.670211°E), probably near Warkworth, Te Ika a Maui / North Island of Aotearoa / New Zealand.

Galloway (1983) regarded the name "*Caloplaca L. B. Moorii*" as being illegitimate due to the (then) *International Code of Botanical Nomenclature* [either the *Leningrad Code* (Stafleu et al., 1978), or the *Sydney Code* (Voss et al., 1983), it is not clear which he referred to], supposedly not allowing specific epithets to be made up of three words connected with hyphens. He proposed a new name, *C. mooreae*, explaining his nomenclatural decision as follows: "Since the International Code of Botanical Nomenclature does not allow 3 words to comprise a specific epithet (L. B. in Zahlbruckner's epithet *L. B. Moorii* standing for Lucy Beatrice) the new name *C. mooreae* based on the same type must be used" (Galloway, 1983: 192).

However, both the *Leningrad Code* and the *Sydney Code* contain no rules banning the names containing three or more parts, with two or even more hyphens. Just *vice versa*, it is stated that "If an epithet consists of **two or more words** [**emphasis** added — Authors], these are to be united or hyphened" (Art. 23.1 of both the *Leningrad Code* and the *Sydney Code*), without specifying any number of words or hyphens. Recommendation 23B(d) (present in the mentioned *Codes*) states that in forming specific epithets the authors should "avoid those formed of two or more hyphened words". However, it is a Recommendation, not a Rule of the *Code*.

Thus, Galloway created *de facto* the replacement name *Caloplaca mooreae* D.J. Galloway based on the same type. He also corrected the ending reflecting the grammatical gender of the epithet commemorating a female person. This nomenclatural decision has been followed in subsequent publications (Galloway, 1985 [there as *Caloplaca mooreae* with the authorship cited incorrectly as "(Zahlbr.) D.J. Galloway"]; Malcolm, Galloway, 1997; Galloway, 2007; de Lange et al., 2012, 2018), and thus this illegitimate replacement name is currently in use.

When the first author was routinely checking *Mycobank* for updates on the lichens of Aotearoa / New Zealand, he noted that the name *Caloplaca mooreae* D.J. Galloway had been updated and was now cited as a synonym of the name "*Caloplaca lucy-beatrice-mooreae* Zahlbr.", with an expansion of the initials "L. B." in Zahlbruckner (1941) to "Lucy" and "Beatrice", the addition of hyphens, and the correction of the ending of the original spelling "*Moorii*" to "*mooreae*" to reflect the gender of the person the species was named after.

This raised five questions: (1) Was the original name validly published? (2) Should abbreviated personal names (i.e. initials) in epithets be expanded for the name or epithet to be grammatically and nomenclaturally correct? (3) If yes, which rules and/or recommendations should be followed? (4) Should one or more than one hyphen(s) be used in a species epithet in such cases? (5) If so, what form would the correct (or corrected) epithet take?

Nomenclature

The first matter requiring clarification is whether Zahlbruckner's "*Caloplaca L. B. Moorii*" was validly published. According to Art. 60 of the *ICN* (*Madrid Code*, Turland et al. 2025; see above), specifically "The original spelling of a name or epithet is to be retained, except for the correction of typographical or orthographical errors and the standardizations imposed by [in this case] Art. 60.14". The protologue contained a detailed description in Latin and the citation of the type gathering, and even specifically the holotype specimen (through the mention of Zahlbruckner's unique number, see below).

Therefore, Zahlbruckner's "*Caloplaca L. B. Moorii*" was validly published rendering Galloway's (1983) published name "*Caloplaca mooreae*" (in fact, a replacement name, not a correction of the original epithet) nomenclaturally superfluous and thus illegitimate. Galloway (1983) was correct though over the orthography of the family name of Lucy Beatrice Moore forming the epithet. As the person honoured is female, the ending of the epithet (or part of the epithet) "*moor**ii***" is to be corrected to "*moor**eae***" following Art. 60.8(a) of the *ICN*.

First of all, let us consider an option of deleting the full stops (periods) and spaces, to obtain

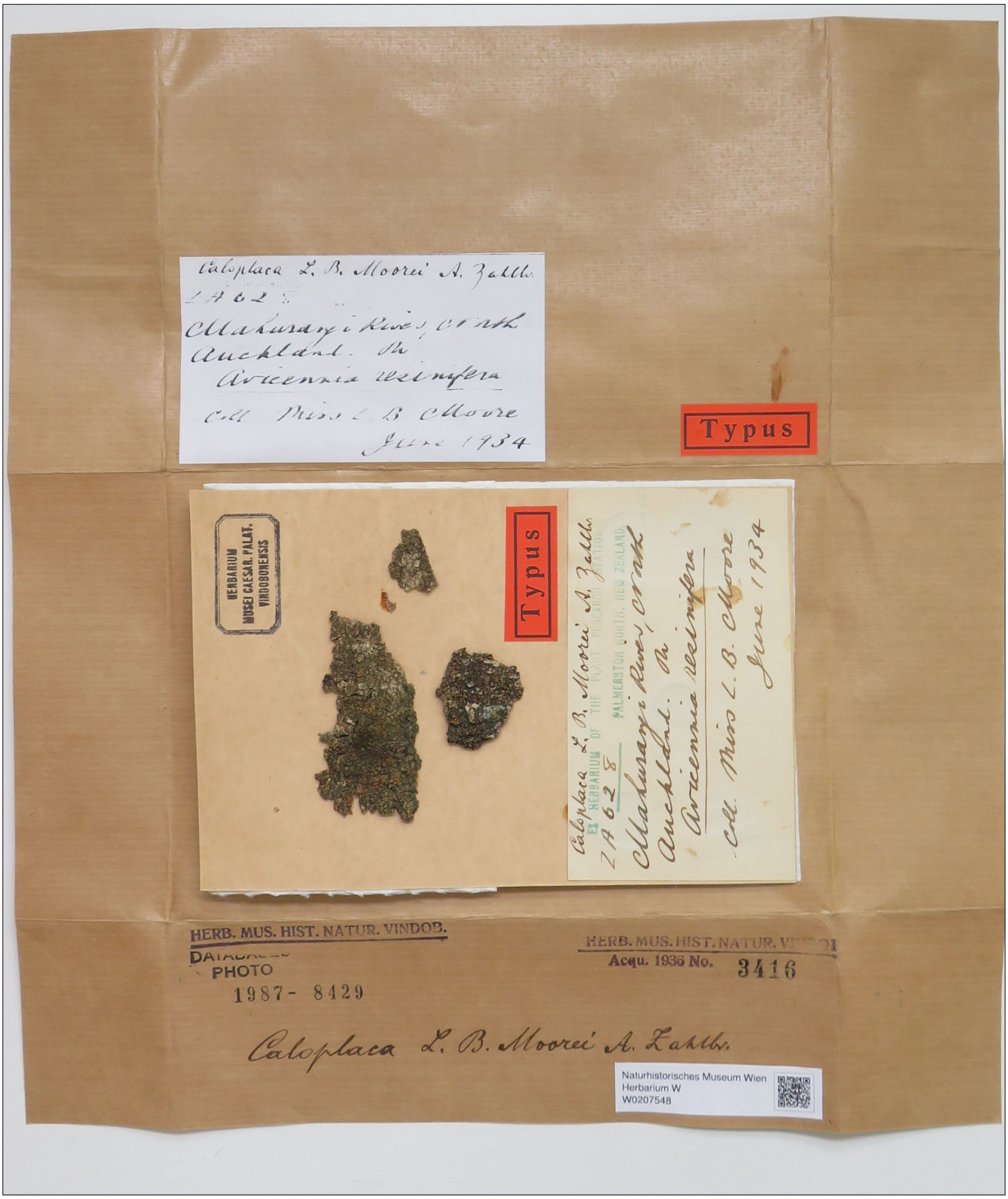


Fig. 2. Image of the holotype held in Naturhistorisches Museum Wien (W0207548)

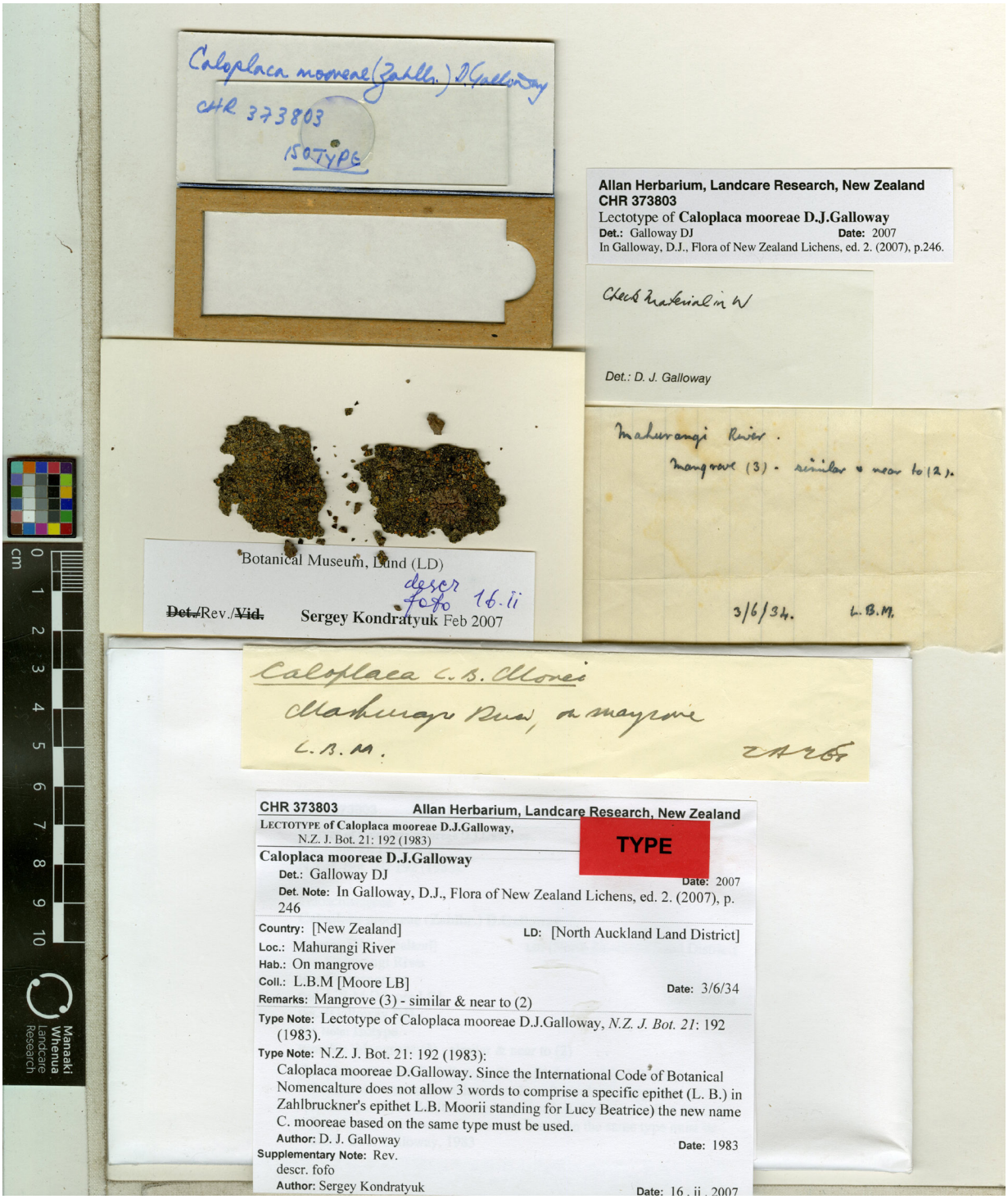


Fig. 3. Image of the isotype held by the Allan Herbarium (CHR373803)

"*lbmooreae*", an epithet already mentioned in *Mycobank* #365221. At first glance, it looks like Art. 60.13 of the *ICN* allows that option. But a careful interpretation of that Article excludes it: "<…> The use of a full stop (period) in an epithet that is derived from **a personal or geographical name that contains this full stop** [**emphasis** added — Authors] is treated as an error to be corrected by expansion or, when nomenclatural tradition does not support expansion (Art. 60.14), deletion of the full stop". In the Example provided directly under Art. 60.13 [Ex. 47: "In *Nesoluma* '*St.-Johnianum*' Lam & Meeuse (in Occas. Pap. Bernice Pauahi Bishop Mus. 14: 153. 1938), derived from St. John, the family name of one of the collectors, the epithet is to be spelled *st-johnianum*"] the intended epithet is derived from a compound family name St. John **that already contains this full stop**. We should inevitably conclude that in this sentence of Art. 60.13 the words "that contains this full stop" are linked to the noun "name" in the directly preceding phrase "a personal or geographical name", not to the noun "epithet". It means that the deletion of spaces and full stops (periods) cannot be applied in this case, and thus the "corrected" epithet "*lbmooreae*" is in fact incorrect. In other words, "L. B. Moore" is not "a personal or geographical name [one name — Authors] that contains this full stop" but the initials (the abbreviated first and middle names) plus the non-abbreviated last name. Because of that the correction procedure suggested in Art. 60.13 is not applicable in our case.

This leaves the key consideration, how should Zahlbruckner's "*L. B. Moorii*" corrected to "*L. B. Mooreae*" be treated? According to the amended Art. 60.14, the "L. B." part is to be expanded if nomenclatural tradition supports expansion. Here we have to consider what traditions, if any, have lichenologists, notably those from Aotearoa / New Zealand, favoured with abbreviated epithets like "*L. B. Mooreae*". In reality, until this matter was accidentally discovered by the senior author, no one working on Aotearoa / New Zealand lichens had been aware of the problem, all accepting and following "*Caloplaca mooreae*" as published by Galloway (1983) and adopted in his *Lichen Flora* treatments (Galloway, 1985, 2007); see for example de Lange et al. (2012) and de Lange et al. (2018). Also, from a perusal of the *Flora of New Zealand Lichens* (Galloway, 1985, 2007) it seems that Zahlbruckner's use of initials in his epithet was a singular case, perhaps a provisional name not intended for publication.

Those responsible for resurrecting Zahlbruckner's name "*Caloplaca L. B. Moorii*" on *Mycobank* used "*Caloplaca lucy-beatrice-mooreae*" without explanation. Presumably *Mycobank* followed Article 60.14 of the *ICN* (*Madrid Code*) which states that "abbreviated names and epithets are to be expanded in conformity with nomenclatural tradition (see also Art. 23 *Ex. 23 and Rec. 60C.4(d))". Article 60, Example 49 offers a guide; citing "*Allium* '*a.-bolosii*' P. Palau (in Anales Inst. Bot. Cavanilles 11: 485. 1953). The species epithet honours Antonio de Bolòs y Vayreda, so the epithet should be expressed in full as "*antonii-bolosii*".

This raises the question: is it actually necessary in this case to use hyphens?

The *Madrid Code* offers guidance on the use of hyphens in species epithets:

> "23.1. The name of a species is a binary combination consisting of the name of the genus followed by a single specific epithet in the form of an adjective, a noun in the genitive, or a word in apposition (see also Art. 23.6). If an epithet consisted originally of two or more words, these are to be united or hyphenated. An epithet not so joined when originally published is not to be rejected but, when used, is to be united or hyphenated, as specified in Art. 60.11".

However, the "corrected" epithet is currently (18 June 2025) accepted by *Mycobank* as "*lucy-beatrice-mooreae*", with the first and middle (given) names of Lucy Beatrice Moore expanded unchanged, in the Latin nominative case, while the last name (surname) is given in the Latin genitive case. In our opinion, this expansion (using hyphens) requires further discussion. Let us consider two cases cited in Art. 60 Ex. 40 and Ex. 41:

> "Ex. 40. Hyphen to be deleted: <…> *Eunotia rolandschmidtii* Metzeltin & Lange-Bert. (Iconogr. Diatomol. 18: 117. 2007, "*roland-schmidtii*"), in which the given name and surname do not stand independently because the former is not separately latinized; <…>"

> "Ex. 41. Hyphen to be maintained: <…> *Enteromorpha roberti-lamii* H. Parriaud (in Botaniste 44: 247. 1961), in which the given name and surname stand independently because they are separately latinized; <…>"

This leaves us with three options. (1) We could use the form "*lucy-beatrice-mooreae*", in which the given names and the surname (in the Latin genitive case) do not stand independently because the given names are not separately latinized, then, following Art. 60 Ex. 40, the hyphens are to be deleted, resulting in a rather awkward variant "*lucybeatricemooreae*". (2) The second option is to conclude that the initials originally used in the protologue should be expanded to match the grammatical gender and (genitive) case of the already corrected part of the epithet, "*-mooreae*", and these three parts of the epithet should be connected with two hyphens, resulting in the even more awkward (but correct according to Latin grammar) "*lucyae-beatriceae-mooreae*" (Art. 60 Ex. 41 and Ex. 49 on the *ICN*). (3) The third option would be based on full latinization of the names Lucy and Beatrice, which in Latin were *Lucia* (genitive: *Luciae*) and *Beatrix* (genitive: *Beatricis*), which will result in "*luciae-beatricis-mooreae*".

The *Code* also does have two recommendations (Rec. 23A.3(b, d)) regarding the use of long names or more than one hyphen:

> "23A.3. In forming specific epithets, authors should comply also with the following: <…>
> (b) Avoid epithets that are very long or difficult to pronounce in Latin. <…>
> (d) Avoid those formed of two or more hyphenated words."

However, being Recommendations and not the Rules, they are not binding.

Now we turn to see if there is a nomenclatural tradition to guide us. We were unable to find examples of Australasian lichenized fungi with specific epithets composed from three names, but there are some epithets composed from two, such as *Caloplaca johnwhinrayi* S.Y. Kondr. & Kärnefelt named for John Whinray and *Caloplaca jackelixii* S.Y. Kondr., Kärnefelt & A. Thell named for Jack Elix (Kondratyuk et al., 2009) [also currently accepted either as *Sirenophila jackelixii* (S.Y. Kondr., Kärnefelt & A. Thell) Søchting, Arup & Frödén (Arup et al., 2013) or *Elixjohnia jackelixii* (S.Y. Kondr., Kärnefelt & A. Thell) S.Y. Kondr. & Hur (Kondratyuk et al., 2017)], that combine the first names and surnames of the persons they were named after. Both of these epithets avoid hyphens, following Art. 60 Ex. 40. However, these names should not be treated as some Australasian nomenclatural tradition; they rather manifest the trend of coining long combined names and epithets, noticeable in publications of the first author of these names. For example, several similarly formed epithets have been coined for lichens occurring in Australia ("*cliffwetmorei*" for Cliff Wetmore and "*ferdinandmuelleri*" for Ferdinand Mueller) and Greenland ("*erichansenii*" for Eric Hansen) in the same article (Kondratyuk et al., 2009).

It should be noted that there is also *Ocellularia jacinda-arderniae* A.J. Marshall, Blanchon, Lücking & de Lange (Marshall et al., 2019), where a hyphen was used because the alternative "*jacind**aa**rderniae*" had the same vowel "aa" repeated (see Art. 60.11: "<…> A hyphen is permitted only when the epithet is formed of words that usually stand independently, or when the letters before and after the hyphen are the same"; note also Ex. 41: Turland et al., 2025).

Despite these examples used by Australasian lichenologists, we conclude that there is no single Australasian or any other nomenclatural tradition to provide the only one acceptable guideline in this case.

The *Madrid Code* gives no direct guidance on which option to select. The reference to some "nomenclatural tradition" does not work here because we can find no unequivocal existing examples for or against any of these three options:

"*lucybeatricemooreae*",
"*lucyae-beatriceae-mooreae*",
"*luciae-beatricis-mooreae*",

or even supporting the fourth option of deleting the full stops / periods and spaces (which we, however, exclude; see above), resulting in an incorrect version "*lbmooreae*".

Of course, it is impossible to include in the *ICN* all potentially applicable orthographic rules and recommendations and to predict all cases of orthographic problems that may emerge, so such problems are still inevitable in taxonomic literature. For example, at least 1197 scientific names of plants mentioned in the *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (*Flora of the People's Republic of China*, the original edition in Chinese) were recently corrected because of their wrong spelling in that multi-volume *Flora*, including 111 names having epithets with gender forms not matching the genders of generic names, and 338 names with incorrect hyphenation (Liu et al., 2013).

Also, for controversial cases like the one discussed in the present article, formal proposals to conserve a name with the conserved orthography (spelling) may be useful for proper standardization of the nomenclature of orthographically problematic names. It could be even possible to propose for conservation the name *Caloplaca mooreae* (nom. illeg.), coined by Galloway (1983) and rather widely used as the accepted name in several publications and databases until now (Galloway, 1985, 2007; Malcolm, Galloway, 1997; de Lange et al., 2012, 2018; Blanchon, 2013; Biota of New Zealand: https://biotanz.landcareresearch.co.nz/scientific-names/d90b35cb-2aa3-4a9b-83d1-48fead95ad8c), against all names that emerged or may emerge from various attempts to correct the name published as "*Caloplaca L. B. Moorii*". If conserved, the name *C. mooreae* will be considered legitimate, even though initially it was published as an illegitimate replacement name (Art. 14.1 of the *ICN*).

The current nomenclatural options (and three corrected spellings possible under the *Madrid Code*) can be summarized as follows below.

The **original** spelling:

Caloplaca L. B. Moorii Zahlbr., Denkschr. Akad. Wiss. Wien math-naturwiss. Kl. 104: 367. 1941.

Corrected spelling 1 (without latinization):

Caloplaca lucybeatricemooreae Zahlbr. (published as "*L. B. Moorii*").

Corrected spelling 2 (partial latinization, only endings latinized):

Caloplaca lucyae-beatriceae-mooreae Zahlbr. (published as "*L. B. Moorii*").

Corrected spelling 3 (full latinization, based on "Lucia Beatrix", genitive "Luciae Beatricis"):

Caloplaca luciae-beatricis-mooreae Zahlbr. (published as "*L. B. Moorii*").

Other **"corrected" spelling** variants:

≡ '*Caloplaca lbmoorii*' Zahlbr. Mycobank: 365221

≡ '*Caloplaca lucy-beatrice-mooreae*' Zahlbr. Mycobank: 107781

Replacement name:

≡ *Caloplaca mooreae* D.J. Galloway, N. Z. J. Bot. 21: 192 (1983), *nom. superfl. illeg.*; also occasionally incorrectly cited as a nomenclatural combination "*Caloplaca mooreae* (Zahlbr.) D.J. Galloway" in Fl. N.Z. Lichens.: 68. 1985. Mycobank: 108644

Holotype: New Zealand. North Auckland, Mahurangi River on *Avicennia resinifera*. L.B. Moore ZA 628, June 1934, W0207548! **Isotypes:** CHR373803!, BM.

Notes on typification

Galloway (1983: 192) initially correctly listed the specimen in W as the holotype (Fig. 2.) and CHR373803 as an isotype, which appears in a label on the specimen (Fig. 3.). Confusingly, he later recognised CHR373803 being the lectotype (Galloway, 1985, 2007), and there is an additional printed label attached to the specimen. He did include a note to "check material in W" on the CHR specimen. The designation of a lectotype by Galloway in 1985 (also confirmed in 2007) has no standing because the original protologue clearly cites a single specimen (Z.A. 628), presumably marked by Zalbruckner on the label of the specimen in Vienna (W020754).The notes on CHR373803 do not include Zahlbruckner's specimen number from his protologue of the species, but it is likely that it is a retained duplicate of the specimen that was sent to him in Vienna. We here confirm the status of W0207548 as the holotype because of its full correspondence to the protologue and the unique identifier ZA 628.

Concluding remarks

While this case is an unusual one, we conclude that neither earlier *Codes* nor the current *Madrid Code* (Turland et al., 2025) contain strict rules or even explicit recommendations for dealing with the cases like the one considered here. Clearer instructions or recommendations on expanding the initials published as parts of epithets could be provided in the *Code*. For avoiding any misunderstandings and proliferation of orthographic variants, some proposal(s) to amend the next *Code* could be considered to deal with that remaining uncertainty. If deemed useful, such a proposal could be provided for the judgement by the international community of taxonomists at the next XXI International Botanical Congress in Cape Town, South Africa.

A proposal to conserve the illegitimate replacement name in current use, *C. mooreae*, against the original replaced name "*Caloplaca L. B. Moorii*" and all its corrected variants is desirable, and will be prepared.

Acknowledgements

The authors thank Nicholas J. Turland (Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin, Freie Universität Berlin, Germany) for his opinion on this matter, Shaun Pennycook (Manaaki Whenua — Landcare Research, Auckland, Aotearoa / New Zealand) for his advice on the use of hyphens, Tanja Schuster and Johannes Walter (Naturhistorisches Museum Wien — W, Vienna, Austria) for loan of the holotype specimen, Ines Schönberger (Allan Herbarium, Bioeconomics Science Institute — Landcare Research — CHR, Lincoln, Aotearoa / New Zealand) for the image of the isotype, Oleksandr Y. Khodosovtsev (Kherson State University, Ivano-Frankivsk / Kherson, Ukraine, and M.G. Kholodny Institute of Botany, Kyiv, Ukraine) and Sergiy Y. Kondratyuk (M.G. Kholodny Institute of Botany, Kyiv, Ukraine, and Unit of Molecular Biosciences, Lund University, Lund, Sweden) for providing copies of some lichenological literature, and two anonymous referees for their helpful comments.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

D.J. Blanchon: https://orcid.org/0000-0002-7931-5499
P.G. Wilson: https://orcid.org/0000-0001-8581-318X
S.L. Mosyakin: https://orcid.org/0000-0002-3570-3190
P.J. de Lange: https://orcid.org/0000-0001-6699-7083

REFERENCES

Arup U., Søchting U., Frödén P. 2013. A new taxonomy of the family *Teloschistaceae*. *Nordic Journal of Botany*, 31: 16–83. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00062.x

Blanchon D. 2013. Auckland lichens. *Auckland Botanical Society Journal*, 68(1): 21–27.

de Lange P.J., Galloway D.J., Blanchon D.J., Knight A., Rolfe J.R., Crowcroft G.M., Hitchmough R. 2012. Conservation status of New Zealand lichens. *New Zealand Journal of Botany*, 50(3): 303–363. https://doi.org/10.1080/0028825X.2012.691426

de Lange P.J., Blanchon D.J., Knight A., Elix J., Lücking R., Frogley K., Harris A., Cooper J., Rolfe J. 2018. Conservation status of New Zealand indigenous lichens and lichenicolous fungi, 2018. *New Zealand Threat Classification Series 27*. Wellington: Department of Conservation, 64 pp. Available at: https://www.doc.govt.nz/globalassets/documents/science-and-technical/nztcs27entire.pdf

Galloway D.J. 1983. New taxa in the New Zealand lichen flora. *New Zealand Journal of Botany*, 21(2): 191–199. https://doi.org/10.1080/0028825X.1983.10428544

Galloway D.J. 1985. *Flora of New Zealand lichens*. Wellington: Government Printer, 662 pp.

Galloway D.J. 2007. *Flora of New Zealand; Lichens, including lichen-forming and lichenicolous fungi*. Revised second edition. Vol. 1. Lincoln: Manaaki Whenua Press, 1006 pp.

Kondratyuk S.Y., Kärnefelt I., Elix J.A., Thell A. 2009. Contributions to the *Teloschistaceae*, with particular reference to the Southern Hemisphere. *Bibliotheca Lichenologica*, 100(389): 207–282.

Kondratyuk S.Y., Lőkös L., Upreti D.K., Nayaka S., Mishra G.K., Ravera S., Jeong M.-H., Jang S.-H., Park J.S., Hur J.S. 2017. New monophyletic branches of the *Teloschistaceae* (lichen-forming *Ascomycota*) proved by three gene phylogeny. *Acta Botanica Hungarica*, 59(1–2): 71–136. https://doi.org/10.1556/034.59.2017.1-2.6

Liu S., Liu B., Zhu X.-Y. 2013. Corrections of wrongly spelled scientific names in *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. *Journal of Systematics and Evolution*, 51(2): 231–234. https://doi.org/10.1111/jse.12008_7

Malcolm W.M., Galloway D.J. 1997. *New Zealand lichens: checklist, key, and glossary*. Wellington: Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa, 192 pp.

Marshall A.J., Blanchon D.J., Lücking R., de Lange T.J.P., de Lange P.J. 2020 (published online December 2019). A new *Ocellularia* (lichenized Ascomycota: *Graphidaceae*) from New Zealand indicates small-scale differentiation of an Australasian species complex. *New Zealand Journal of Botany*, 58(3): 223–235. https://doi.org/10.1080/0028825X.2019.1701504

Morton J. 2000–onward. Moore, Lucy Beatrice. In: *Dictionary of New Zealand Biography*, first published in 2000. *Te Ara — the Encyclopedia of New Zealand*. Available at: https://teara.govt.nz/en/biographies/5m55/moore-lucy-beatrice (Accessed 15 July 2025).

Stafleu F.A., Demoulin V., Greuter W., Hiepko P., Linczevski I.A., McVaugh R., Meikle R.D., Rollins R.C., Ross R., Schopf J.M., Voss E.G. (eds.). 1978. *International Code of Botanical Nomenclature adopted by the Twelfth International Botanical Congress, Leningrad, July 1975*. *Regnum Vegetabile*, 97: xiv + 457 pp. Available at: https://www.iapt-taxon.org/historic/1978.htm

Turland N. J. 2025. From the *Shenzhen Code* to the *Madrid Code*: New rules and recommendations for naming algae, fungi, and plants. *American Journal of Botany*, 112(4): art. e70026. https://doi.org/10.1002/ajb2.70026

Turland N.J., Wiersema J.H. 2024. Synopsis of Proposals on Nomenclature — Madrid 2024: A review of the proposals to amend the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants submitted to the XX International Botanical Congress. *Taxon*, 73(1): 325–404. https://doi.org/10.1002/tax.13114

Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Ghandi K., Gravendyck J., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P. S., Klopper R.R., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T. W., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F., Zamora Señoret J.C. 2025. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Madrid Code)*. Chicago, University of Chicago Press. *Regnum Vegetabile*, 162. https://doi.org/10.7208/chicago/9780226839479.001.0001

Turland N.J., Álvarez I., Knapp S., Monro A.M., Wiersema J.H. 2024. XX International Botanical Congress, Madrid 2024: Report of Congress action on nomenclature proposals. *Taxon*, 73(5): 1308–1323. https://doi.org/10.1002/tax.13258

Voss E.G., Burdet H.M., Chaloner W.G., Demoulin V., Hiepko P., McNeill J., Meikle R.D., Nicolson D.H., Rollins R.C., Silva P.C., Greuter W. 1983. *International Code of Botanical Nomenclature, adopted by the Thirteenth International Botanical Congress, Sydney, August 1981*. Utrecht/Antwerpen: Bohn, Scheltema & Holkema; The Hague/Boston: Dr. W. Junk, Publishers, *Regnum Vegetabile*, 118: xv + 472 pp. Available at: https://www.iapt-taxon.org/historic/1983.htm

Zahlbruckner A. 1941. Lichenes Novae-Zelandiae a cl. H. H. Allan eiusque collaboratoribus lecti. *Denkschriften der Akademie der Wissenschaften (Wien). Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, 104: 249–380. Available at: https://www.zobodat.at/pdf/DAKW_104_0249-0380.pdf

Номенклатурні проблеми з виправленням орфографії та можливі рішення: цікавий випадок із назвою "*Caloplaca L. B. Moorii*" Zahlbr. (*Teloschistaceae*)

Д.Дж. БЛАНШОН [1], П.Г. ВІЛСОН [2], С.Л. МОСЯКІН [3], П.Дж. де ЛАНГЕ [4]

[1] Оклендський військово-історичний музей, Окленд, Нова Зеландія

[2] Національний гербарій Нового Південного Уельсу, Королівський ботанічний сад, Сідней, Австралія

[3] Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

[4] Технічний університет УніТек, Окленд, Нова Зеландія

Реферат. Розглянуто номенклатурну історію назви, опублікованої як "*Caloplaca L. B. Moorii* Zahlbr.", на основі зразка, який зібрала Люсі Беатрис Мур (Lucy Beatrice Moore) у 1934 р. у Новій Зеландії. Хоча ця назва була валідно опублікована, згодом вона була без потреби замінена незаконною назвою *C. mooreae* D.J. Galloway через неправильне тлумачення тодішнього *Міжнародного кодексу ботанічної номенклатури*. На підставі Статті 60 *Міжнародного кодексу номенклатури водоростей, грибів і рослин* (*Мадридського Кодексу*) проаналізовано деякі аспекти орфографії власних імен у складі епітетів. У цьому конкретному випадку ми розглядаємо різні варіанти повного написання імен, опублікованих в оригінальному епітеті як ініціали. Ми робимо висновок, що відповідно до чинного *Кодексу* принаймні три варіанти виправлення епітета є однаково можливими, а саме *Caloplaca lucybeatricemooreae* (але не '*lucy-beatrice-mooreae*'), *C. lucyae-beatriceae-mooreae* та/або навіть *C. luciae-beatricis-mooreae*. Проте з усіх можливих варіантів автори схиляються до вирішення цієї проблеми шляхом подання пропозиції про консервацію незаконної, але вживаної наразі, назви *C. mooreae.* Така пропозиція з часом буде підготовлена.

Ключові слова: ботанічна номенклатура, ліхенізовані гриби, таксономічна орфографія, *Caloplaca*

BIOTECHNOLOGY, PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY
БІОТЕХНОЛОГІЯ, ФІЗІОЛОГІЯ, БІОХІМІЯ

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.336
RESEARCH ARTICLE

Biotransformation of xenobiotics by mycelium of *Laricifomes officinalis* (*Polyporales*, *Basidiomycota*)

Svitlana V. BONDARUK [1,2] *, Rodion A. KORZH [2], Galeb A. AL-MAALI [1,2]
[1] M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine
[2] Enamine Ltd., 78 Winston Churchill Str., Kyiv 02094, Ukraine
* Author for correspondence: *svitlana.bondaru@gmail.com*

Abstract. *Laricifomes officinalis* is known for producing biologically active pharmaceuticals. This species belongs to wood-decay fungi capable of biotransforming various xenobiotics. Despite this potential, the ability of *L. officinalis* to biotransform various chemical compounds has not been previously investigated. This study is aimed at evaluating the biotransformation ability of three strains of *L. officinalis* towards diclofenac, naproxen, N-cyclohexylbenzamide, and N-phenylcyclohexanecarboxamide. As a result, all four selected compounds underwent successful biotransformation, and hydroxylated metabolites were detected for all of them. The biotransformation sufficiency of the four studied compounds was 80.5–83.1% of diclofenac, 78.1–88.4% of naproxen, 58.2% of N-phenylcyclohexanecarboxamide, and 61% of N-cyclohexylbenzamide. Additionally, other types of metabolites were identified in the biotransformation of diclofenac and naproxen. Among the three studied strains, *L. officinalis* 2498 demonstrated the highest efficiency in degrading the tested compounds.

Keywords: amides, biodegradation, diclofenac, *Fomitopsis officinalis*, *Laricifomes officinalis*, naproxen

Introduction

Laricifomes officinalis (Vill.) Kotl. & Pouzar (*Polyporales*, *Basidiomycota*) is a medicinal wood-decay fungus, also widely known in recent literature as *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev & Singer (earlier also as *Fomes officinalis* (Vill.) Bres., *Polyporus officinalis* (Vill.) Fr., etc.). According to the *Mycobank* (https://www.mycobank.org/), the currently accepted name of the fungus is *Laricifomes officinalis*. This is a polypore fungus forming large perennial fruit bodies on old-standing trees, rarely on fallen logs or stumps. The species belongs to slow-growing fungi (Flores et al., 2023). The fungus is a tree parasite that becomes a saprotroph upon the host tree death. *Laricifomes officinalis* was reported from Europe, Asia, North Africa, and North America; however, its major distribution range is

ARTICLE HISTORY. Submitted 10 April 2025. Revised 18 July 2025. Published 29 August 2025
CITATION. Bondaruk S.V., Korzh R.A., Al-Maali G.A. 2025. Biotransformation of xenobiotics by mycelium of *Laricifomes officinalis* (*Polyporales*, *Basidiomycota*). *Ukrainian Botanical Journal*, 82(4): 336–344. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.336
© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

located in Western Europe, North Asia, and North America (Hayova et al., 2020). In Europe, *L. officinalis* was almost exclusively recorded on trees of the genus *Larix* Mill., while in Spain and elsewhere outside Europe, it was also reported on trees of the following genera of gymnosperm trees: *Abies* Mill., *Cedrus* Mill., *Tsuga* (Endl.) Carrière, *Pinus* L., *Picea* A. Dietr., and *Pseudotsuga* Carrière (Zarzyński, Andres, 2009). Despite its wide geographical distribution, this species is listed in the national Red Lists of several European countries; it was also assessed for the *IUCN Red List of Threatened Species* as EN, Endangered globally (Kałucka, Svetasheva, 2019).

Laricifomes officinalis is known to possess various biological properties, such as anticancer (Wu et al., 2014), antiproliferative (Fijałkowska et al., 2020), antioxidant (Flores et al., 2023), antiviral (Sevindik et al., 2023), and cytotoxic activities (Areesanan et al., 2025). The extracts obtained from *L. officinalis* showed a broad range of antibacterial activities (Hleba et al., 2016; Mykchaylova, Poyedinok, 2021; Flores et al., 2023). All these properties of *L. officinalis* emphasize the high value of its biomass.

Due to its widespread distribution, this fungus has been used in Central European traditional medicine (Grienke et al., 2014). The chemical composition of various biologically active compounds in both fruit bodies and mycelium of this species has been rather well characterized, such as coumarins (Hwang et al., 2013), triterpenes (Wu et al., 2009; Han et al., 2016; Naranmandakh et al., 2018), sesquiterpenoids (Elkhateeb et al., 2019), cytokinins (Vedenicheva et al., 2019), polysaccharides (Muszynska et al., 2020), phenolic and indole compounds (Fijałkowska et al., 2020; Flores et al., 2023), and ergosterol (Spano et al., 2024).

Numerous biologically active substances indicate a high biosynthetic potential for *L. officinalis*. Of them, cytochrome P450 enzymes are involved in synthesizing some of the previously described compounds (Syed et al., 2014; Wang et al., 2021). These enzymes are also actively utilized in biotransformation, which has already been confirmed for certain fungi. For example, basidiomycetes have been proven to degrade various xenobiotics (Kathiravan, Gnanadoss, 2021; Brazkova et al., 2022; Komorowicz et al., 2023). Among representatives of the order *Polyporales*, biotransformation has been investigated in *Phanerochaete chrysosporium* Burds. (Rodarte-Morales et al., 2011), *Trametes polyzona* (Pers.) Justo (Teerapatsakul et al., 2016), *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst. (Purnomo et al., 2022), *Pycnoporus* spp. (Cheute et al., 2024), etc. However, such studies have not yet been carried out for *L. officinalis*, although conducting similar research would essentially expand our knowledge about this species.

Due to the extensive use of pharmaceuticals in human and veterinary medicine and their incomplete metabolism in human and animal organisms, they are actively accumulated in the environment. At present, such pharmaceuticals are classified as contaminants of emerging concern (Majewska et al., 2021). These pharmaceuticals include, in particular, diclofenac, naproxen, and bicyclic amides. It is known that these compounds have a toxic effect on the environment (Wojcieszyńska, Guzik, 2020; Wojcieszyńska et al., 2023). Therefore, it is important to understand the effects of these xenobiotics on various groups of organisms, in particular fungi. With regards to the above, the presented work is aimed at studying the ability of *L. officinalis* to biotransform diclofenac, naproxen, N-cyclohexylbenzamide, and N-phenylcyclohexanecarboxamide.

Materials and Methods

Chemicals. Acetonitrile HPLC (Chemsolute, Germany); bacteriological agar (Condalab, Spain); diclofenac (Enamine, Ukraine); dimethyl sulfoxide (Sigma-Aldrich, USA); glucose (Enamine, Ukraine); ethyl acetate (Enamine, Ukraine); formic acid (Enamine, Ukraine); magnesium sulfate (heptahydrate) (Bio Basic Inc., Canada); naproxen (Enamine, Ukraine); peptone (Condalab, Spain); potassium phosphate (monobasic, anhydrous) (Bio Basic Inc., Canada); potassium phosphate (dibasic, anhydrous) (Bio Basic Inc., Canada); sodium sulfate (anhydrous) (Enamine, Ukraine); yeast extract (Condalab, Spain); N-cyclohexylbenzamide (Enamine, Ukraine), and N-phenylcyclohexanecarboxamide (Enamine, Ukraine).

Fungal strains. The objects of the investigation were three strains of *L. officinalis* 5004 (accepted by NCBI with accession number MF952886), *L. officinalis* 2498 (PQ363511), and *L. officinalis* 2497 (PQ368547). All cultures were obtained from the IBK Mushroom Culture Collection of the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine (Bisko et al., 2020).

Medium composition. Glucose-yeast-peptone (GYP) medium, (g/l): glucose — 25; peptone — 3;

yeast extract — 3; KH_2PO_4 — 1; K_2HPO_4 — 1; $MgSO_4*7H_2O$ — 0.25; H_2O — for a final volume of 1 l; pH — 6. Glucose-yeast-peptone agar (GYPA) medium: GYP containing 20 g agar.

Inoculum preparation. The mycelium of three strains of *L. officinalis* was grown in Petri dishes for 28 days at 26 ± 1 °C on GYPA medium.

Submerged cultivation of *L. officinalis*. The obtained mycelium was homogenized with sterile water and aseptically inoculated in 250 ml Erlenmeyer flasks with 45 ml of liquid GYP medium (10% v/v). Cultivation was carried out at 26 ± 1 °C and 150 rpm for all studied strains.

Biotransformation procedure. After 21 days of cultivation, the obtained cultures were used to investigate the biotransformation of some xenobiotics. Diclofenac, naproxen, N-cyclohexylbenzamide, or N-phenylcyclohexanecarboxamide dissolved in dimethyl sulfoxide were each added to the Erlenmeyer flasks with cultures. Amides were added at a concentration of 0.2 mg/ml culture medium (Hernik et al., 2023), diclofenac at 0.1 mg/ml (Quinn et al., 2015), and naproxen at 0.25 mg/ml (Zhong et al., 2003). Dimethyl sulfoxide was used at a concentration of 0.2 ml/l for dissolving compounds and as a negative control for biotransformation.

Extraction procedure. The extraction of metabolites was performed on the 3rd day (for N-cyclohexylbenzamide and N-phenylcyclohexanecarboxamide), according to our unpublished investigation of these compounds with other basidiomycetes, or on the 7th day (for diclofenac and naproxen) after the addition of the studied compounds (Zhong et al., 2003; Quinn et al., 2015). The obtained mycelial biomass and culture medium were divided by filtration. Each sample was extracted with ethyl acetate (1 : 1) three times. The obtained extract was dried over anhydrous sodium sulfate, concentrated via a rotary evaporator, and analyzed via high-performance liquid chromatography.

Analysis procedures. High-performance liquid chromatography (HPLC) analysis was carried out on an Agilent Technologies 1200 Series (Agilent, USA). A chromatographic column made of stainless steel with a diameter of 4.6 mm, a length of 100 mm, and a grain size of 2.7 μm was used as the stationary phase. The column was filled with silica gel modified with hydrophobic C18 groups. The injection volume was 5 μl. The flow rate was 1 ml/min. The total run time was 10 min. Gradients of solvent A (0.1% formic acid in water) and solvent B (0.1% formic acid in acetonitrile) for the study of diclofenac biotransformation were prepared as follows (%): (I) 0–1 min (A:B, 60/40), (II) 1–5 min (A:B, from 60/40 to 0/100), (III) 5–6 min (B, 100), 6.0–6.5 min (A:B, from 0/100 to 60/40), (IV) 6.5–10.0 min (A:B, 60/40). For the study of naproxen and amides biotransformation, gradients of solvent were the following (%): (I) 0–2 min (A:B, 95/5), (II) 2–6 min (A:B, from 95/5 to 0/100), (III) 6–8 min (B, 100), 8.0–8.5 min (A:B, from 0/100 to 95/5), (IV) 8.5–10.0 min (A:B, 95/5). A UV detector and a Quadrupole LC/MS 6120 mass analyzer (Agilent, USA) were used to identify the obtained compounds. The UV detection was recorded at 215, 254, and 280 nm. The results were obtained and analyzed via Open Lab CDS software (version C.01.10). The analysis was carried out using the studied compounds as standards.

The efficiency of biotransformation was calculated using preparative HPLC. The metabolites and residue of the original compounds were isolated and purified on an Agilent Technologies 1290 Infinity II series (Agilent, USA). A chromatographic column made of stainless steel with a diameter of 19.5 mm, a length of 100 mm, and a grain size of 5 μm was used as the stationary phase. The column was filled with silica gel modified with hydrophobic C18 groups. The injection volume was 300 μl. The flow rate was 25 ml/min. The total run time was 9 min. Gradients of solvent A (0.1% formic acid in water) and solvent B (0.1% formic acid in acetonitrile) for N-cyclohexylbenzamide were prepared as follows (%): (I) 0–1.3 min (A:B, 70/30), (II) 1.30–5 min (A:B, from 70/30 to 60/40), (III) 5–6 min (A:B, from 60/40 to 0/100), 6–7 min (A:B, 0/100), (IV) 7.0–7.3 min (A:B, from 0/100 to 70/30), (V) 7.3–9 min (A:B, 70/30). Gradients of solvent A and solvent B for N-phenylcyclohexanecarboxamide were prepared as follows (%): (I) 0–1 min (A:B, 75/25), (II) 1–5 min (A:B, from 75/25 to 50/50), (III) 5–6 min (A:B, from 50/50 to 0/100), 6–7 min (A:B, 0/100), (IV) 7.0–7.3 min (A:B, from 0/100 to 75/25), (V) 7.3–9.0 min (A:B, 75/25). A UV detector was used to identify the obtained compounds. The UV detection was recorded at 215 and 254 nm. The results were obtained and analyzed via Open Lab CDS software (version 3.3.65). The isolated and purified metabolites were weighed using an analytical balance.

Results and Discussion

Biotransformation of naproxen by mycelium of *Laricifomes officinalis*

All three strains of *L. officinalis* can be considered capable of biotransforming naproxen (1, Fig. 1). The measure of biodegradation of naproxen ranged from 78.1 to 88.4% depending on the strain, with the highest percentage exhibited by *L. officinalis* 2498. Two strains, *L. officinalis* 2497 and 2498, metabolized the studied compound into demethylnaproxen (m/z (mass-to-charge ratio) 215) (2, Fig. 1) and hydroxynaproxen (m/z 245) (3, Fig. 1). Additionally, a metabolite with m/z 179 was also detected for the studied samples of all strains, but could not be identified due to its insignificant amount. At the same time, demethylnaproxen was revealed for the strain *L. officinalis* 5004, whereas the hydroxylated metabolite was not present in this studied sample. This indicates different biotransformation pathways for the studied strains (Fig. 1).

Although the naproxen degradation by basidiomycetes is known, it remains poorly understood. The biotransformation of naproxen has already been investigated for *Trametes versicolor* (L.) Lloyd (Marco-Urrea et al., 2010; Rodríguez-Rodríguez et al., 2010), *Phanerochaete chrysosporium* Burds. (Rodarte-Morales et al., 2011), *Coriolopsis trogii* (Berk.) Domański (*Funalia trogii* (Berk.) Bondartsev & Singer) (Aracagök et al., 2017), and *Pleurotus djamor* (Rumph. ex Fr.) Boedijn (Cruz-Ornelas et al., 2019). However, not all basidiomycetes are capable of biotransforming naproxen. In particular, *Clitocybe nebularis* (Batsch) P. Kumm. failed to metabolize this compound, although it was able to biotransform other similar compounds (Klenk et al., 2019). Most research is focused on the ability of fungi to breakdown naproxen. However, little has been studied about the metabolites formed in this process. This is because the naproxen molecule is resistant to microbial biotransformation due to the presence of two aromatic rings (Domaradzka et al., 2015). Given the stability of this compound and the knowledge gap in fungal biotransformation, it is crucial to identify its metabolite. Demethylnaproxen has already been detected in biotransformation by *T. versicolor* (Marco-Urrea et al., 2010). However, there are no prior reports of the presence of hydroxynaproxen in naproxen biotransformation by basidiomycetes.

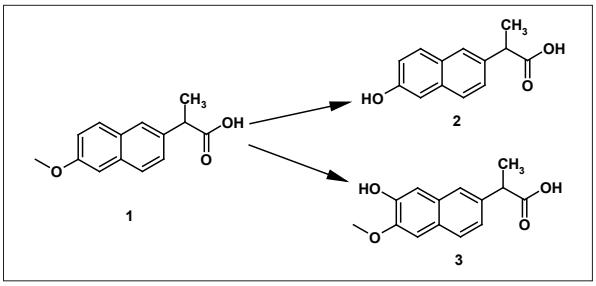


Fig. 1. Pathways of biotransformation of naproxen (1) by *Laricifomes officinalis* 2497, 2498, and 5004; 2 — demethylnaproxen; 3 — hydroxynaproxen

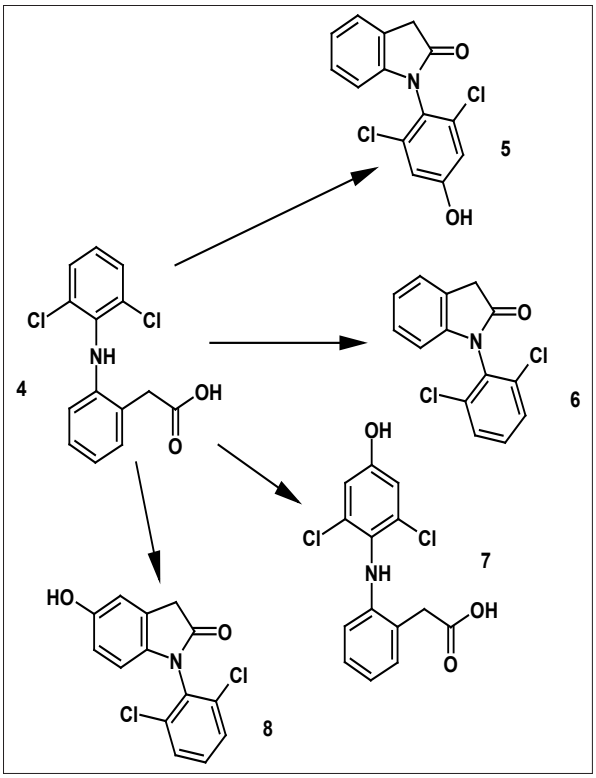


Fig. 2. Pathways of biotransformation of diclofenac (4) by *Laricifomes officinalis* 2497, 2498, and 5004; 5 — 1-(2,6-dichloro-4-hydroxyphenyl)-1,3-dihydro-2H-indol-2-one; 6 — 1-(2,6-dichlorophenyl)indolin-2-one; 7 — hydroxydiclofenac; 8 — 1-(2,6-dichlorophenyl)-1,3-dihydro-5-hydroxy-2H-indol-2-one

At the same time, the presence of both metabolites was observed in the biotransformation of naproxen by *Aspergillus niger* Tiegh. (Aracagök et al., 2017). The obtained results indicate the potential of using the studied strains of *L. officinalis* to degrade naproxen.

Biotransformation of diclofenac by mycelium of *Laricifomes officinalis*

The results indicated the ability of three strains of *L. officinalis* highly to biotransform diclofenac (4, Fig. 2). The biodegradation rates of this compound ranged from 80.5 to 83.1% depending on the strain. Three metabolites were established for the samples from strains *L. officinalis* 2498 and 5004. One of them showed a peak at m/z 279. It corresponds to 1-(2,6-dichlorophenyl)indolin-2-one (6, Fig. 2). The other two had a peak at m/z 294, but different retention times. There are hydroxylated forms of the first metabolite — 1-(2,6-dichloro-4-hydroxyphenyl)-1,3-dihydro-2H-indol-2-one (5, Fig. 2) and 1-(2,6-dichlorophenyl)-1,3-dihydro-5-hydroxy-2H-indol-2-one (8, Fig. 2). These metabolites were formed as a result of the reaction of carboxyl and amino groups. In contrast, *L. officinalis* 2497 metabolized diclofenac into hydroxydiclofenac only with m/z 312 (7, Fig. 2) and in trace amounts. This indicates the strain-specific biotransformation process, which is also observed in the biotransformation of naproxen.

Biotransformation of diclofenac by fungi occurs rapidly. The formation of hydroxylated metabolites is observed within 24 hours after the compound introduction. However, these metabolites are not stable in the culture medium due to fungal activity. This was also observed for strain *L. officinalis* 2497, where hydroxydiclofenac was detected in minor quantities. If the duration of biotransformation is beyond 3 days, the accumulation of metabolites with structurally rearranged functional groups occurs (Kasonga et al., 2021). This is in agreement with the results obtained in our study, which indicate the accumulation of condensed forms of metabolites. The metabolite 5 (Fig. 2) was also reported for *Fomes meliae* (Underw.) Murrill (≡ *Fomitopsis meliae* (Underw.) Gilb.) and *Penicillium oxalicum* Currie & Thom (Olicón-Hernández et al., 2019; Dhiman et al., 2022). However, its exact structure was identified when diclofenac was biotransformed by *Chlamydomonas reinhardtii* P.A. Dang. (Liakh et al., 2023). The obtained results indicate the prospects for using the studied strains of *L. officinalis* for the degradation of diclofenac. This is the first report of the formation of 1-(2,6-dichloro-4-hydroxyphenyl)-1,3-dihydro-2H-indol-2-one and 1-(2,6-dichlorophenyl)-5-hydroxy-1,3-dihydro2H-indol-2-one during the biotransformation of diclofenac by basidiomycetes.

Biotransformation of amides by mycelium of *Laricifomes officinalis*

Unlike naproxen and diclofenac, the molecules of amides have both aromatic and aliphatic rings. Therefore, studying their biotransformation is particularly important. The biotransformation research was carried out only for the strain *L. officinalis* 2498, identified as the most productive one in our earlier experiments. The content of N-phenylcyclohexanecarboxamide (9, Fig. 3) and N-cyclohexylbenzamide (11, Fig. 3) after biotransformation decreased by 61 and 58.2%, respectively. The extent of biodegradation of naproxen and diclofenac was higher compared to that of these compounds. The presence of a metabolite with m/z 220 was observed for both compounds. It corresponds to the hydroxylated metabolite common to both compounds. N-phenylcyclohexanecarboxamide was transformed into 4-hydroxy-N-phenylcyclohexane-1-carboxamide (10, Fig. 3), and N-cyclohexylbenzamide was transformed into N-(4-hydroxy-cyclohexyl)-benzamide (12, Fig. 3).

The recently studied biotransformation of short-chain n-alkyl-substituted cyclohexanes by *Candida*

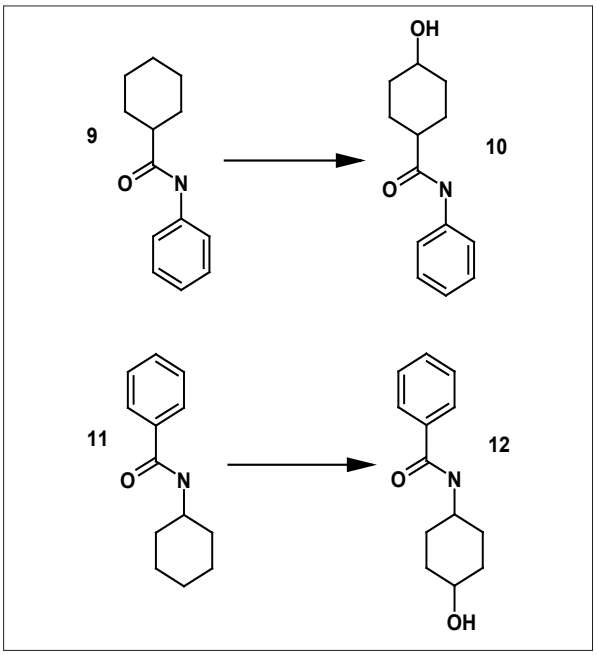


Fig. 3. Pathways of biotransformation of amides by *Laricifomes officinalis* 2498; 9 — N-phenylcyclohexanecarboxamide; 10 — 4-hydroxy-N-phenylcyclohexane-1-carboxamide; 11 — N-cyclohexylbenzamide; 12 — N-(4-hydroxy-cyclohexyl)-benzamide

maltosa Komag., Nakase & Katsuya and *Cutaneotrichosporon mucoides* (E. Guého & M.T. Sm.) Xin Zhan Liu, F.Y. Bai, M. Groenew. & Boekhout (≡ *Trichosporon mucoides* E. Guého & M.T. Sm.) demonstrated hydroxylation of methyl- and ethylcyclohexane at several positions (Schlüter et al., 2019). Our results are slightly different from those for the aforementioned species. For the *L. officinalis* 2498, we established hydroxylation in the cyclohexanes ring only at one position, which indicates better selectivity of biotransformation for this strain. Previously, hydroxylation of N-cyclohexylbenzamide at the same position has been described for *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. (= *Sporotrichum sulfurescens* J.F.H. Beyma) (Fonken et al., 1968). However, so far no records are available regarding the biotransformation of N-phenylcyclohexanecarboxamide. Thus, the present work reports the successful biotransformation of N-phenylcyclohexanecarboxamide to a hydroxylated metabolite for the first time.

Conclusions

This research revealed the efficiency of three strains of *L. officinalis* in the biodegradation of the selected biologically active substances. This is the first report of biotransformation processes involving this particular species. The strains *L. officinalis* 2497 and 2498 transformed naproxen into demethylnaproxen and hydroxynaproxen. On the other hand, *L. officinalis* 5004 transformed naproxen only into demethylnaproxen. Diclofenac was transformed into hydroxydiclofenac by the strain *L. officinalis* 2497, and into 1-(2,6-dichlorophenyl)indolin-2-one, 1-(2,6-dichlorophenyl)-1,3-dihydro-5-hydroxy-2H-indol-2-one and 1-(2,6-dichloro-4-hydroxyphenyl)-1,3-dihydro-2H-indol-2-one by both strains *L. officinalis* 5004 and 2498. During the biotransformation of amides by mycelium of *L. officinalis* 2498, N-phenylcyclohexanecarboxamiden was metabolized to 4-hydroxy-N-phenylcyclohexane-1-carboxamide. At the same time, N-cyclohexylbenzamide was metabolized to N-(4-hydroxy-cyclohexyl)-benzamide. Notably, biotransformation of the latter compound was carried out for the first time. Thus, it can be concluded that *L. officinalis* has demonstrated the ability to hydroxylate xenobiotic compounds. The strain *L. officinalis* 2498 proved to be the most efficient in the biodegradation of diclofenac (83.1%), naproxen (88.4%), N-phenylcyclohexanecarboxamide (58.2%), and N-cyclohexylbenzamide (61%).

SUPPLEMENTARY MATERIAL

This article includes Supplementary Material (S1–S3) available as: ukrbotj82-04-336-S1.pdf (64 KB), ukrbotj82-04-336-S2.pdf (74 KB), and ukrbotj82-04-336-S3.pdf (88 KB).

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

S.V. Bondaruk: https://orcid.org/0000-0002-2052-8641
R.A. Korzh: https://orcid.org/0009-0007-2021-0872
G.A. Al-Maali: https://orcid.org/0000-0002-7489-6466

REFERENCES

Aracagök Y.D., Göker H., Cihangir N. 2017. Biodegradation of micropollutant naproxen with a selected fungal strain and identification of metabolites. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 72(5–6): 173–179. https://doi.org/10.1515/znc-2016-0162

Areesanan A., Wasilewicz A., Nicolay S., Grienke U., Zimmermann-Klemd A.M., Rollinger J.M., Gründemann C. 2025. Evaluation of in vitro pharmacological activities of medicinal mushrooms in the context of dry eye disease. *Frontiers in Pharmacology*, 16: 1557359. https://doi.org/10.3389/fphar.2025.1557359

Bisko N., Lomberg M., Mykhaylova O., Mytropolska N. 2020. *IBK Mushroom Culture Collection. Version 1.2., The IBK Mushroom Culture Collection of the M.G. Kholodny Institute of Botany*. Occurrence dataset, GBIF (Global Biodiversity Information Facility). https://doi.org/10.15468/dzdsqu

Brazkova M., Koleva R., Angelova G., Yemendzhiev H. 2022. Ligninolytic enzymes in *Basidiomycetes* and their application in xenobiotics degradation. *BIO Web of Conferences*, 45: art. 02009. https://doi.org/10.1051/bioconf/20224502009

Cheute V.M.S., Uber T.M., dos Santos L.F.O., Backes E., Dantas M.P., Contato A.G., Castoldi R., de Souza C.G.M., Corrêa R.C.G., Bracht A., Peralta R.M. 2024. Biotransformation of pollutants by *Pycnoporus* spp. in submerged and solid-state fermentation: mechanisms, achievements, and perspectives. *Biomass*, 4(2): 313–328. https://doi.org/10.3390/biomass4020015

Cruz-Ornelas R., Sánchez-Vázquez J.E., Amaya-Delgado L., Guillén-Navarro K., Calixto-Romo A. 2019. Biodegradation of NSAIDs and their effect on the activity of ligninolytic enzymes from *Pleurotus djamor*. *3 Biotech*, 9(10): art. 373. https://doi.org/10.1007/s13205-019-1904-4

Dhiman N., Chaudhary S., Singh A., Chauhan A., Kumar R. 2022. Sustainable degradation of pharmaceutical waste using different fungal strains: Enzyme induction, kinetics and isotherm studies. *Environmental Technology & Innovation*, 25: art. 102156. https://doi.org/10.1016/j.eti.2021.102156

Domaradzka D., Guzik U., Wojcieszyńska D. 2015. Biodegradation and biotransformation of polycyclic non-steroidal anti-inflammatory drugs. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 14: 229–239. https://doi.org/10.1007/s11157-015-9364-8

Elkhateeb W.A., Daba G.M., Elnahas M.O., Thomas P.W. 2019. *Fomitopsis officinalis* mushroom: ancient gold mine of functional components and biological activities for modern medicine. *Egyptian Pharmaceutical Journal*, 18(4): 285–289. https://doi.org/10.4103/epj.epj_46_19

Fijałkowska A., Muszyńska B., Sułkowska-Ziaja K., Kała K., Pawlik A., Stefaniuk D., Matuszewska A., Piska K., Pękala E., Kaczmarczyk P., Piętka J., Jaszek M. 2020. Medicinal potential of mycelium and fruiting bodies of an arboreal mushroom *Fomitopsis officinalis* in therapy of lifestyle diseases. *Scientific Reports*, 10: 20081. https://doi.org/10.1038/s41598-020-76899-1

Flores G.A., Cusumano G., Ianni F., Blasi F., Angelini P., Cossignani L., Pellegrino R.M., Emiliani C., Venanzoni R., Zengin G., Acquaviva A., Di Simone S.C., Libero M.L., Nilofar, Orlando G., Menghini L., Ferrante C. 2023. *Fomitopsis officinalis*: spatial (pileus and hymenophore) metabolomic variations affect functional components and biological activities. *Antibiotics*, 12(4): 766. https://doi.org/10.3390/antibiotics12040766

Fonken G.S., Herr M.E., Murray H.C., Reineke L.M. 1968. Microbiological oxygenation of alicyclic amides. *Journal of Organic Chemistry*, 33(8): 3182–3187. https://doi.org/10.1021/jo01272a034

Grienke U., Zöll M., Peintner U., Rollinger J. M. 2014. European medicinal polypores – A modern view on traditional uses. *Journal of Ethnopharmacology*, 154(3): 564–583. https://doi.org/10.1016/j.jep.2014.04.030

Han J., Li L., Zhong J., Tohtaton Z., Ren Q., Han L., Huang X., Yuan T. 2016. Officimalonic acids A–H, lanostane triterpenes from the fruiting bodies of *Fomes officinalis*. *Phytochemistry*, 130: 193–200. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2016.05.004

Hayova V.P., Heluta V.P., Shevchenko M.V. 2020. *Fomitopsis officinalis* (*Polyporales*): are there any records of the fungus known from Ukraine? *Ukrainian Botanical Journal*, 77(1): 40–43. https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.01.040

Hernik D., Szczepańska E., Brenna E., Patejuk K., Olejniczak T., Strzała T., Boratyński F. 2023. *Trametes hirsuta* as an attractive biocatalyst for the preparative scale biotransformation of isosafrole into piperonal. *Molecules*, 28(8): 3643. https://doi.org/10.3390/molecules28083643

Hleba L.A., Kompas M.A., Hutková J., Rajtar M., Petrová J., Čuboň J., Kántor A., Kačániová M. 2016. Antimicrobial activity of crude ethanolic extracts from some medicinal mushrooms. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*, 5(1): 60–63. https://doi.org/10.15414/jmbfs.2016.5.special1.60-63

Hwang C.H., Jaki B.U., Klein L.L., Lankin D.C., McAlpine J.B., Napolitano J.G., Fryling N.A., Franzblau S.G., Cho S.H., Stamets P.E., Wang Y., Pauli G.F. 2013. Chlorinated coumarins from the polypore mushroom *Fomitopsis officinalis* and their activity against *Mycobacterium tuberculosis*. *Journal of Natural Products*, 76(10): 1916–1922. https://doi.org/10.1021/np400497f

Kałucka I.L., Svetasheva T. 2019. *Fomitopsis officinalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T75104087A75104095. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T75104087A75104095.en (Accessed 15 April 2025).

Kasonga T.K., Coetzee M.A.A., Kamika I., Momba M.N.B. 2021. Assessing the fungal simultaneous removal efficiency of carbamazepine, diclofenac and ibuprofen in aquatic environment. *Frontiers in Microbiology*, 12: 755972. https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.755972

Kathiravan A., Joel Gnanadoss J. 2021. White-rot fungi-mediated bioremediation as a sustainable method for xenobiotic degradation. *Environmental and Experimental Biology*, 19(3): 103–119. https://doi.org/10.22364/eeb.19.11

Klenk J.M., Kontny L.H., Escobedo-Hinojosa W., Nebel B.A., Hauer B. 2019. Oxyfunctionalization of nonsteroidal anti-inflammatory drugs by filamentous-fungi. *Journal of Applied Microbiology*, 127(3): 724–738. https://doi.org/10.1111/jam.14342

Komorowicz M., Janiszewska-Latterini D., Przybylska-Balcerek A., Stuper-Szablewska K. 2023. Fungal biotransformation of hazardous organic compounds in wood waste. *Molecules*, 28(12): 4823. https://doi.org/10.3390/molecules28124823

Liakh I., Harshkova D., Hrouzek P., Bišová K., Aksmann A., Wielgomas B. 2023. Green alga *Chlamydomonas reinhardtii* can effectively remove diclofenac from the water environment — A new perspective on biotransformation. *Journal of Hazardous Materials*, 455: 131570. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.131570

Marco-Urrea E., Pérez-Trujillo M., Blánquez P., Vicent T., Caminal G. 2010. Biodegradation of the analgesic naproxen by *Trametes versicolor* and identification of intermediates using HPLC-DAD-MS and NMR. *Bioresource Technology*, 101(7): 2159–2166. https://doi.org/10.1016/j.biortech.2009.11.019

Muszynska B., Fijałkowska A., Sułkowska-Ziaja K., Włodarczyk A., Kaczmarczyk P., Nogaj E., Piętka J. 2020. *Fomitopsis officinalis*: a species of arboreal mushroom with promising biological and medicinal properties. *Chemistry & Biodiversity*, 17(6): e2000213. https://doi.org/10.1002/cbdv.202000213

Mykchaylova O., Poyedinok N. 2021. Antimicrobial activity of *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev & Singer in pure culture. *Innovative Biosystems and Bioengineering*, 5(4): 220–227. https://doi.org/10.20535/ibb.2021.5.4.246668

Naranmandakh S., Murata T., Odonbayar B., Suganuma K., Batkhuu J., Sasaki K. 2018. Lanostane triterpenoids from *Fomitopsis officinalis* and their trypanocidal activity. *Journal of Natural Medicines*, 72(2): 523–529. https://doi.org/10.1007/s11418-018-1182-1

Olicón-Hernández D.R., Camacho-Morales R.L., Pozo C., González-López J., Aranda E. 2019. Evaluation of diclofenac biodegradation by the ascomycete fungus *Penicillium oxalicum* at flask and bench bioreactor scales. *Science of the Total Environment*, 662: 607–614. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.248

Purnomo A.S., Rizqi H.D., Ulfi A., Nawfa R., Putro H.S. 2022. Decolorization and transformation of synthetic dye methylene blue by brown-rot fungus *Fomitopsis pinicola*. *Indonesian Journal of Chemistry*, 22(2): 557–564. https://doi.org/10.22146/ijc.69834

Quinn L., Dempsey R., Casey E., Kane A., Murphy C.D. 2015. Production of drug metabolites by immobilised *Cunninghamella elegans*: from screening to scale up. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 42(5): 799–806. https://doi.org/10.1007/s10295-015-1594-9

Majewska M., Harshkova D., Pokora W., Baścik-Remisiewicz A., Tułodziecki S., Aksmann A. 2021. Does diclofenac act like a photosynthetic herbicide on green algae? *Chlamydomonas reinhardtii* synchronous culture-based study with atrazine as reference. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 208: 111630. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111630

Rodarte-Morales A.I., Feijoo G., Moreira M.T., Lema J.M. 2011. Biotransformation of three pharmaceutical active compounds by the fungus *Phanerochaete chrysosporium* in a fed batch stirred reactor under air and oxygen supply. *Biodegradation*, 23(1): 145–156. https://doi.org/10.1007/s10532-011-9494-9

Rodríguez-Rodríguez C.E., Marco-Urrea E., Caminal G. 2010. Naproxen degradation test to monitor *Trametes versicolor* activity in solid-state bioremediation processes. *Journal of Hazardous Materials*, 179(1–3): 1152–1155. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2010.02.091

Schlüter R., Dallinger A., Kabisch J., Duldhardt I., Schauer F. 2019. Fungal biotransformation of short-chain n-alkylcycloalkanes. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103: 4137–4151. https://doi.org/10.1007/s00253-019-09749-4

Sevindik M., Bal C., Eraslan E.C., Uysal I., Mohammed F.S. 2023. Medicinal mushrooms: a comprehensive study on their antiviral potential. *Prospects in Pharmaceutical Sciences*, 21(2): 42–56. https://doi.org/10.56782/pps.141

Spano M., Goppa L., Girometta C.E., Giusti A.M., Rossi P., Cartabia M., Savino E., Mannina L. 2024. Dehydrated mycelia (*Cordyceps militaris*, *Grifola frondosa*, *Hericium erinaceus* and *Laricifomes officinalis*) as novel foods: a comprehensive NMR study. *LWT – Food Science and Technology*, 199: 116123. https://doi.org/10.1016/j.lwt.2024.116123

Syed K., Shale K., Pagadala N.S., Tuszynski J. 2014. Systematic identification and evolutionary analysis of catalytically versatile cytochrome p450 monooxygenase families enriched in model basidiomycete fungi. *PLoS One*, 9(1): e86683. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086683

Teerapatsakul C., Pothiratana C., Chitradon L., Thachepan S. 2016. Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by a thermotolerant white rot fungus *Trametes polyzona* RYNF13. *The Journal of General and Applied Microbiology*, 62(6): 303–312. https://doi.org/10.2323/jgam.2016.06.001

Vedenicheva N., Al-Maali G., Bisko N., Kosakivska I., Garmanchuk L., Ostapchenko L. 2019. Effect of bioactive extracts with high cytokinin content from micelial biomass of *Hericium coralloides* and *Fomitopsis officinalis* on tumor cells in vitro. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series Biology*, 3: 31–37. https://doi.org/10.17721/1728_2748.2019.79.31-37

Wang Q., Cao R., Zhang Y., Qi P., Wang L., Fang S. 2021. Biosynthesis and regulation of terpenoids from basidiomycetes: exploration of new research. *AMB Express*, 11(1): 150. https://doi.org/10.1186/s13568-021-01304-7

Wojcieszyńska D., Guzik U. 2020. Naproxen in the environment: its occurrence, toxicity to nontarget organisms and biodegradation. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 104: 1849–1857. https://doi.org/10.1007/s00253-019-10343-x

Wojcieszyńska D., Łagoda K., Guzik U. 2023. Diclofenac biodegradation by microorganisms and with immobilised systems — A review. *Catalysts*, 13(2): 412. https://doi.org/10.3390/catal13020412

Wu H.T., Lu F.H., Su Y.C., Ou H.Y., Hung H.C., Wu J.S., Yang Y.C., Chang C.J. 2014. *In vivo* and *in vitro* anti-tumor effects of fungal extracts. *Molecules*, 19(2): 2546–2556. https://doi.org/10.3390/molecules19022546

Wu X., Yang J.S., Yan M. 2009. Four new triterpenes from fungus of *Fomes officinalis*. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin*, 57(2): 195–197. https://doi.org/10.1248/cpb.57.195

Zarzyński P., Andres B. 2009. The connection between chosen phenolic compounds occurring in wood and the range of trophic abilities of quinine fungus (*Laricifomes officinalis* (Vill.) Kotl. et Pouzar). *Acta Scientiarum Polonorum Silvarum Colendarum Ratio et Industria Lignaria*, 8(3): 71–80.

Zhong D.F., Sun L., Liu L., Huang H.H. 2003. Microbial transformation of naproxen by *Cunninghamella* species. *Acta Pharmacologica Sinica*, 24(5): 442–447.

Біотрансформація ксенобіотиків міцелієм *Laricifomes officinalis* (*Polyporales*, *Basidiomycota*)

С.В. БОНДАРУК [1,2], Р.А. КОРЖ [2], Г.А. АЛЬ-МААЛІ [1,2]
[1] Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна
[2] ТОВ "Енамін", вул. Вінстона Черчилля 78, Київ 02094, Україна

Реферат. *Laricifomes officinalis* відомий своїми біологічно активними речовинами з фармацевтичними властивостями. Цей вид належить до дереворуйнівних грибів, які виявляють спроможність біотрансформувати різні ксенобіотики. Тому важливим напрямом досліджень є вивчення здатності *L. officinalis* біотрансформувати різні хімічні сполуки, що не проводилося раніше. Метою цієї роботи було дослідження здатності трьох штамів *L. officinalis* біотрансформувати диклофенак, напроксен, N-циклогексилбензамід та N-фенілциклогексанкарбоксамід. У результаті було проведено успішну біотрансформацію чотирьох аналізованих речовин. Для всіх досліджуваних речовин було встановлено утворення гідроксильованих метаболітів. Ступінь трансформації досліджених сполук становив 80,5–83,1% для диклофенаку, 78,1–88,4% для напроксену, 58,2% of N-фенілциклогексанкарбоксаміду і 61% для N-циклогексилбензаміду. Крім того, внаслідок біотрансформації диклофенаку та напроксену було встановлено наявність і деяких інших метаболітів. Отримані дані свідчать про те, що штам *L. officinalis* 2498 є найефективнішим у біодеградації досліджених речовин.

Ключові слова: *Fomitopsis officinalis*, *Laricifomes officinalis*, аміди, біодеградація, диклофенак, напроксен

PLANT TAXONOMY,
GEOGRAPHY AND FLORISTICS

СИСТЕМАТИКА, ФЛОРИСТИКА,
ГЕОГРАФІЯ РОСЛИН

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.345
RESEARCH ARTICLE

New and rare hybrids of Eudicots in the flora of Kharkiv Region, Ukraine

Heorhii M. BONDARENKO *, **Yurii G. GAMULYA**
V.N. Karazin Kharkiv National University,
4 Svobody Square, Kharkiv 61022, Ukraine
* Author for correspondence: *h.m.bondarenko@karazin.ua*

Abstract. The article contains data about interspecific hybrids of Eudicots recorded in Kharkiv Region, Ukraine. Totally, 25 hybrids of Eudicots were registered, described, and illustrated. An annotated list includes data about their distribution, ecological preferences, morphology, and information about the discovered localities. The article includes data of our own field survey, analyses of open databases on biodiversity, literature, and revision of the herbarium collections of the National Herbarium of Ukraine (KW) and V.N. Karazin Kharkiv National University (CWU). During field research, we discovered seven hybrids recorded in Ukraine for the first time (*Arctium* × *neumanii*, *Centaurea diffusa* × *C. jacea*, *C. jacea* × *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*, *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida* × *C. phrygia* subsp. *pseudophrygia*, *Corydalis* × *hausmanii*, *Rubus* × *areschougii*, and *Verbascum* × *thapsi*) and six hybrids are new to Kharkiv Region (*Arctium* × *cimbricum*, *Betula* × *aurata*, *Salix* × *reichardtii*, *Verbascum* × *brockmuellerii*, *V.* × *pseudolychnitis*, *Utricularia* × *neglecta*). Some hybrids originated with participation of alien species or subspecies were registered (*Centaurea diffusa* and *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*). Besides, the article discusses the potential records of other hybrid Eudicots in the flora of Kharkiv Region in the future.

Keywords: alien species, biodiversity, chorology, ecology, hybridization, morphology, new species records

Introduction

The hybridization processes are well known in vascular plants. Nevertheless, many aspects of this phenomenon are considered obscure and still in need to be studied. Numerous investigations studying different sides of this issue (ecology, evolution, harvest productivity, plant selection, adaptation, etc.) prove the importance of the problem (Ainouche et al., 2004; Wisseman, 2005; Thompson et al., 2018; Wong et al., 2022; Feliner et al., 2023; Edger et al., 2025, etc.). For instance, some publications describe the adverse effects of hybrids on the autochthonous flora, even if one of the parental species is native to that territory (Bleeker et al., 2007; Hovick, Whitney, 2014; Ruhsam et al., 2014; Buhk, Thielsch, 2015, etc.). Thus, studies of possible hybrids originating between native and alien species, and of their impact on native plant diversity are relevant in the highlights of the current threats to biodiversity.

In the Ukrainian scientific literature, information about hybrid plants is still fragmentary. Nevertheless, numerous Ukrainian botanists' publications are dedicated to separate hybrids or they

ARTICLE HISTORY. Submitted 11 April 2025. Revised 08 August 2025. Published 31 August 2025
CITATION. Bondarenko H.M., Gamulya G.Yu. 2025. New and rare hybrids of Eudicots in the flora of Kharkiv Region, Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(4): 345–366. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.345
© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

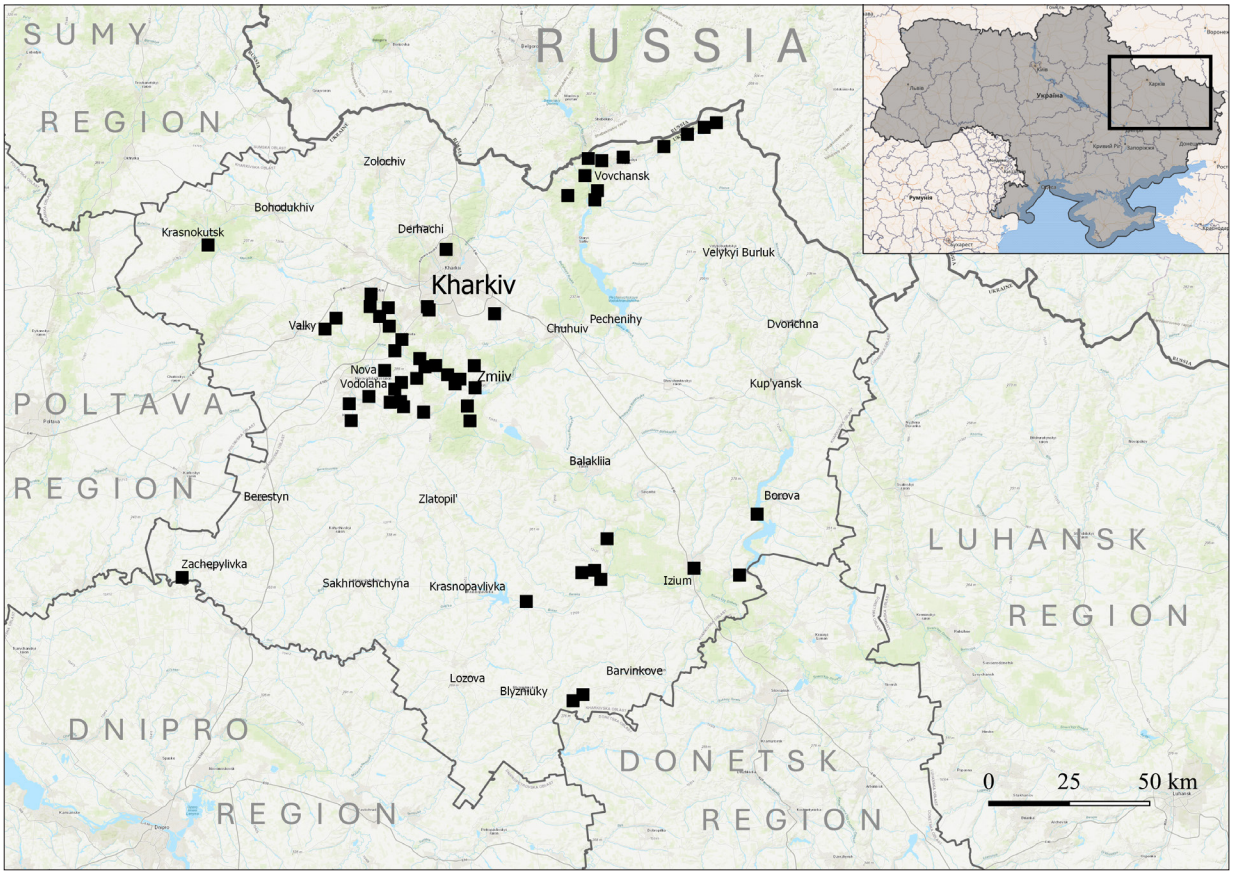


Fig. 1. The collection sites of the expeditions within Kharkiv Region, Ukraine. Base map: ESRI World Topo

mention some of hybrids in their floristic research (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Bezsmertna et al., 2012; Peregrym, Didukh, 2014; Shynder et al., 2024; Fedoronchuk, 2022a, 2022b, 2023a, 2023b, 2024; Peregrym, Koopman, 2023; Klesczewski et al., 2024, etc.), in particular, in some multi-volume references, such as the *Flora of the Ukrainian SSR* (*Flora URSR*, 1938–1965). Investigations on hybrid plants in Kharkiv Region were also fragmentary, and the relevant publications contain mentions of the occurrences of only some hybrids (Naliwaiko, 1899; Lawrenko, 1923; Gorelova, Alyokhin, 2002; Peregrym, Kuzemko, 2010, etc.). The first attempts to gather generalized data on hybrids in the Ukrainian flora were made only in 2023 and were at that stage restricted to Monocots (Olshanskyi, 2023). Meanwhile, such integral research on hybrid plants in some countries exist (Cayouette, Catling, 1992; Stace et al., 2015). Thus, studies of the taxonomic diversity of hybrids are relevant at the national and local levels in Ukraine. This investigation starts the series of special research of the hybrid plants occurring in Kharkiv Region (Kharkivs'ka Oblast) within its current administrative borders. The article is dedicated to the records of rare and new hybrids of Eudicots in the flora of Ukraine, and in Kharkiv Region in particular.

Materials and Methods

The investigations were conducted during 2018–2025. The geography of the research covers the administrative territory of Kharkiv Region. The studied area includes Kharkiv City, Kharkiv, Chuhuiv, Bohodukhiv, Berestyn, Lozova, and Izium Districts (including the former Balakliia, Barvinkove, Vovchansk, Zmiiv, Nova Vodolaha, Valky, Krasnokutsk, Zachepylivka, and Borova Districts) (Fig. 1).

In addition to the field surveys, the list of hybrids contains the data from literature (Czerniajev, 1859; Schmalhausen, 1895, 1897; Naliwaiko, 1899; Širajefv, Lavrenko, 1926; Flora URSR, 1938–1965;

Opredelitel…, 1987; Gorelova, Alyokhin, 2002; Zvyagintseva, 2015; Shynder, Negrash, 2021, etc.), and open databases on biodiversity (GBIF, 2025–onward; iNaturalist, 2025–onward; UkrBIN, 2025–onward; POWO, 2025–onward). The observations of other persons are also used in the article, and such records contain the relevant references. Moreover, we revised the herbarium specimens deposited in the Herbarium of V.N. Karazin Kharkiv University — CWU (Kharkiv, Ukraine) and the National Herbarium of Ukraine — KW (M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv). The list of hybrids occurring in Kharkiv Region includes only plants confirmed by our observations and our revision of observations in databases and herbarium specimens.

The identification of plants is based on morphology. It includes analyses of the common characters of the hybrids and their putative parental species.

The nomenclature of names of species and hybrids follows the *Plant of the World Online* (POWO, 2025–onward) with some exceptions, such as *Arctium* × *cimbricum* (E.H.L. Krause) Hayek (Bánki et al., 2025), which is absent there. We also propose Ukrainian vernacular names for some hybrids that did not have such names.

Each hybrid mentioned in the article is accompanized with a short annotation that contains information about its distribution. Our observations and other authors' observations from *iNaturalist* (2025–onward) contains decimal geographical coordinates. Moreover, if possible, we determined approximate geographical coordinates of some localities where herbarium specimens were collected, according to data of their labels. Additionally, each mentioned herbarium specimen contains a translated and modified transcript of the label in accordance with modern names of administrative territories and other geographic elements. The map of the expedition spots was made in QGIS 3.18.1 Zürich (QGIS, 2024–onward) using the plugin *GBIF* Occurrences (Noé, 2024).

Results

Our investigations proved the presence of 25 rare and new hybrids of Eudicots in Kharkiv Region. We prepared an annotated list of the new and rare hybrids recorded in the region. The annotations contain hybrid formulas, data about distribution, ecology, and the revealed localities. Also, we provide short morphological characteristics and indicate the common features of hybrid plants and their parental species. The symbol "(+)" marks the localities that we discovered, while the localities from literature, open databases, or herbaria are marked by "(r)".

The list does not contain data about some hybrids that have wide distribution in Kharkiv Region (such as *Arctium* × *mixtum* (Simonk.) Nyman., *A.* × *nothum* (Ruhmer) J. Weiss, *Populus* × *canescens* (Aiton) Sm., *Salix* × *fragilis* L., etc.), which we observed during our field research. Moreover, we excluded some hybrid plants cultivated in the region and occurring only in cultivation (e.g., *Mentha* × *piperita* L., *Petunia* × *atkinsiana* (Sweet) D. Don ex W.H. Baxter, *Tilia* × *europaea* L., some hybrids of *Crataegus* sp., *Fragaria* sp., etc.). Besides, we exclude some widely distributed crops of hybrid origin, which can be taxonomically considered as nothospecies (e.g., *Prunus domestica* L., *P. cerasus* L., etc.).

An annotated list of new and rare hybrids of Eudicots recorded in Kharkiv Region

Abbreviations: **Distr.** — District; **vic.** — vicinity; **vill.** — village. Abbreviations of the districts in Kharkiv Region: **Bohod.** — Bohodukhiv; **Chuh.** — Chuhuiv; **Khark.** — Kharkiv; **Kup.** — Kup'yansk; **Loz.** — Lozova.

***Achillea* × *submicrantha* Tzvelev** (*Asteraceae*) — деревій майже дрібноцвітий.

Hybrid formula: *A. micrantha* Willd. × *A. setacea* Waldst. & Kit.

Notes on morphology: Heads pale yellow (intermediate between *A. micrantha* and *A. setacea*). Stems and leaves with varying levels of pubescence.

Distribution and ecology: A Pontic-Caspian taxon. In Ukraine it occurs sporadically in the Steppe zone and the southern part of the Left-Bank Forest-Steppe zone (Tzvelev, 1994: 121–122; GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.4c5wrf, Accessed 20 August 2025). In Kharkiv Region, it grows on the sandy terrace of rivers' left banks (the Siverskyi Donets and the Oskil, and their tributaries). *Achillea* × *submicrantha* prefers sandy substrates and well-lit open spaces.

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (+)** vic. of Prylipka vill. (50.254260, 36.858880), the margin of a pine forest, Jun 2020, H. Bondarenko. Kup. Distr.: **2. (r)** Pisky vill. (~49.986145, 37.923377), on the slopes, Jul 1964, leg. & det.:? [*Notae criticae*:



Fig. 2. *Arctium* × *neumanii*. A: general habit; B: general inflorescence. Photos by H. Bondarenko

Achillea pannonica Scheele × *A. micrantha* Willd., det.: Л. Крицька] (KW019672). Izium Distr.: **3. (+)** Oskil vill. vic. (49.172038, 37.474008), an open sandy lawn on the dam of the Oskil Reservoir, Jul 2023, H. Bondarenko.

***Arctium* × *cimbricum* (E.H.L. Krause) Hayek** (~ *Arctium* × *scanicum* Rouy) (*Asteraceae*) — лопух кімврійський (Fig. S1).

Hybrid formula: *A. lappa* L. × *A. nemorosum* Lej.

Notes on morphology: Plants up to 2.0(2.2) m tall. Upper heads in corymbiform general inflorescence (as in *A. lappa*) and lower ones in racemiform general inflorescence (lower heads have short pedicels as *A. nemorosum* has them). Lower branches arched (as in *A. nemorosum*)

Distribution and ecology: An understudied hybrid of the widely distributed Eurasian species *A. lappa* and a relatively rare (in our region) European nemoral species *A. nemorosum*. According to habitat preferences of *A. nemorosum*, the revealed hybrid credibly occurs in the deciduous forests in the temperate zone of Europe. *Arctium* × *cimbricum* is reported for the flora of Ukraine (Onyshchenko et al., 2022).

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (+)** Homilshanski Lisy National Nature Park, vic. of Haidary vill. (49.627616, 36.301079), the oak forest, Jul 2024, H. Bondarenko, V. Siranskyi. Khark. Distr.: **2. (+)** Liubotyn town (49.930039, 35.926240; 49.914208, 35.926794; 49.913746, 35.927003), shady habitats; **3. (+)** vic. of Bystre vill. (49.895481, 35.936328), clearing in the oak forest, Aug 2024, H. Bondarenko.

***Arctium* × *neumanii* Rouy ex P. Fourn.** (*Asteraceae*) — лопух Ноймана (Fig. 2). A new hybrid for the flora of Ukraine.

Hybrid formula: *A. nemorosum* Lej. × *A. tomentosum* Mill.

Notes on morphology: Plant 1.5–1.6 m tall. Heads in racemiform general inflorescence (as in *A. nemorosum*) or upper heads in corymbiform general inflorescence. Phyllaries tomentose but not as intensively as in *A. tomentosum*.

Distribution and ecology: According to the open databases (GBIF Occurrence Download

https://doi.org/10.15468/dl.w852ac, Accessed 20 August 2025; iNaturalist, 2025–onward), this hybrid was registered in Sweden, the Netherlands, Germany, and Russia. Due to data deficiency, the total species range is uncertain. Quite possible, *A.* × *neumanii* is a nemoral hybrid distributed from Western Europe to Western Siberia. It has never been mentioned in the Ukrainian flora before. These are the first records of this hybrid in Ukraine. *Arctium* × *neumanii* grows in deciduous forests formed by beech, hornbeam, oak, and some other trees.

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** vic. of Verkhnia Ozeriana vill. (49.856867, 35.998079), fresh thickets on the bottom of the oak forest ravine, Sep 2023, H. Bondarenko. **2. (+)** Liubotyn town vic. (49.891560, 35.945524), margin of the oak forest, Aug 2024, H. Bondarenko, V. Siranskyi.

***Betula* × *aurata* Borkh.** (*Betulaceae*) — береза золотиста (Fig. S2). A new hybrid for the flora of Kharkiv Region.

Hybrid formula: *B. pendula* Roth × *B. pubescens* Ehrh.

Notes on morphology: Due to the morphological polymorphism of both parental species, *B.* × *aurata* also is variable in its morphological features. Young shoots are commonly reddish with lenticels (as *B. pendula*) and pubescent (as *B. pubescens*). Leaf blades are from orbicular-ovate to rhombic; slightly haired; margin serrate or doubly serrate.

Distribution and ecology: *Betula* × *aurata* sporadically occurs in Central Europe (POWO, 2025–onward). In Ukraine it grows in the northern and central parts of the country (Tarieiev et al., 2019). It prefers humid habitats on the sand terrace of the river's left banks. *Betula* × *aurata* can occur in the relief depression, around the swamps and bogs, etc.

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (+)** vic. of Artiukhivka vill., Ivankiv Forest (sporadically), the relief depressions in the pine forest, Sep 2024, H. Bondarenko, V. Siranskyi, K. Nesterenko.

***Centaurea diffusa* Lam. × *C. jacea* L.** (*Asteraceae*)

Notes on morphology: Perennial herb up to 30 cm. Stem erect, greyish, covered by dense woolly hairs or glabrous. Leaves alternate, greyish, covered by woolly hairs or glabrous. Lower and middle cauline leaves petiolate, pinnatipartite or pinnatisect (as in *C. diffusa*), lateral lobes lanceolate or linear, terminal lobe ellipsoid or lanceolate. Upper leaves sessile, lanceolate; margin entire. Flowers white (occasionally pink). Phyllary body ovate. Appendages pale (as in *C. diffusa*), membranous (as in *C. jacea*), ovate, margin pinnatisect, lobes linear. Inner phyllaries elongate. Appendages orbicular, with incised margin (Fig. 3).

Distribution and ecology: Geographical distribution remains insufficiently known. Two more records of this hybrid for the flora of Ukraine were made near Vysoke village (Bakhchysarai Distr., Autonomous Republic of Crimea; the forest margin in elevation ~500 m above the sea level; https://www.inaturalist.org/observations/108124720). Also, it is known from the herbaria (Specimen examined: Ukraine, Chernivtsi Region, Chernivtsi (formerly Zastavnyskyi) Distr., near Pohorilivka vill., Chornopototskyi Reserve, ~48.539947, 25.972925, the steppe slopes, July 7, 2004, leg. I.A. Korotchenko, det. H. Bondarenko (KW068101)). According to the ecological preferences of the parental species, the discovered hybrid credibly grows in herbaceous habitats.

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** vic. of Huliai Pole vill. (49.629332, 36.063796); the steppe ravine, Aug 2024, H. Bondarenko, V. Siranskyi.

***Centaurea jacea* L. × *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida* (Fiori) Dostál.** (*Asteraceae*). A new alien hybrid to the flora of Ukraine.

Notes on morphology: Lower and middle cauline leaves pinnately lobed (as in *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*), less commonly entire. Appendage of phyllary with more or less wide membranaceous dark brown body (intermediate between *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida* and *C. jacea*), but its margin fringed (as in *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*). Achene with pappi equalling to achene or a little shorter (as in *C. jacea*).

Distribution and ecology: The hybrids of *Centaurea jacea* s. l. and *Centaurea nigrescens* s. l. are reported for Central Europe (Koutecký et al., 2011). In Ukraine, it is known in Transcarpathia (Fodor, 1974), but the data about the hybrid with such subspecies as *Centaurea nigrescens* subsp. *pinnatifida* in Ukraine is absent. This subspecies was formerly unknown in the flora of Ukraine and was first discovered during our surveys (Bondarenko, Gamulya, 2025).

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** Sporadically in the vicinities of Liubotyn town and Bystre vill., the herbaceous habitats, forest margins, and the edges of agricultural fields, Jul 2023, Aug 2024, H. Bondarenko.

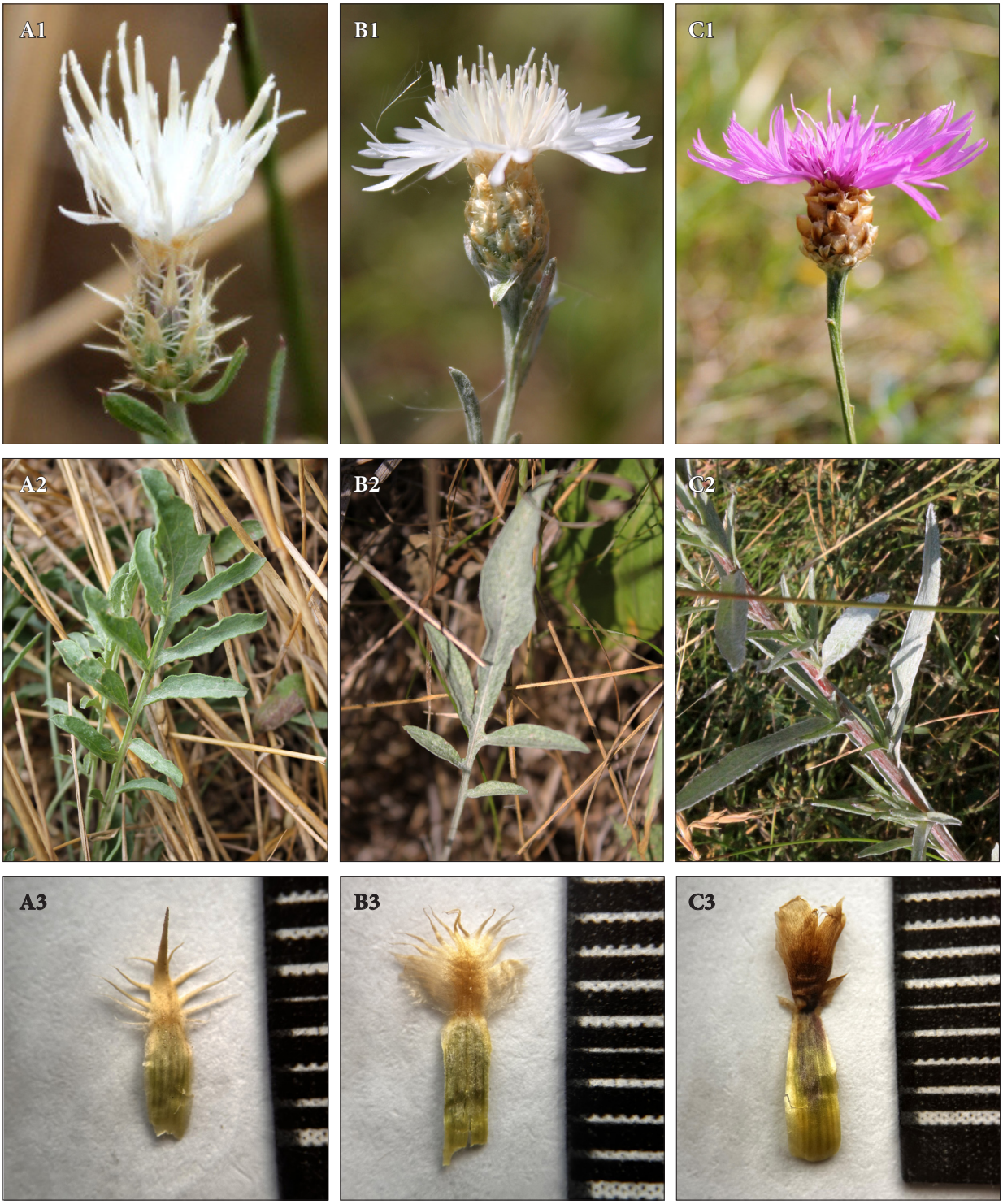


Fig. 3. Comparison of morphological features of two species of *Centaurea* and their hybrid. A: *C. diffusa*; B: *C. diffusa* × *C. jacea*; C: *C. jacea*; 1 — head; 2 — leaves; 3 — phyllary. Photos by H. Bondarenko



Fig. 4. Morphological comparison of some representatives of *Centaurea*. A: *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*; B: hybrid *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida* × *C. phrygia* subsp. *pseudophrygia*; C: *C. phrygia* subsp. *pseudophrygia*; 1 — heads; 2 — middle leaves. Photos by H. Bondarenko

***Centaurea nigrescens* subsp. *pinnatifida* (Fiori) Dostál. × *C. phrygia* subsp. *pseudophrygia* (C.A. Mey.) Gugler**. (*Asteraceae*). An alien hybrid newly reported for the flora of Ukraine.

Notes on morphology: Perennial herb 30–60(70) tall. Lower leaves pinnatifid (*C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*). Middle leaves sessile lanceolate or narrowly obovate, pinnatilobate. Upper leaves wide, sessile, lanceolate, with entire margin (*C. phrygia* subsp. *pseudophrygia*). Mature capitulum ovate, 1.5–2.0 cm long, 0.8–1.0 cm wide (*C. phrygia* subsp. *pseudophrygia*). Appendages of principal phyllaries' elongate-triangular (intermediate between those in *C. phrygia* subsp. *pseudophrygia* and *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*), black (*C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*) or dark brown (intermediate between *C. phrygia* subsp. *pseudophrygia* and *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*), with long curved lobes, bent outward (*C. phrygia* subsp. *pseudophrygia*). Cypsela with papi (*C. phrygia* subsp. *pseudophrygia*) (Fig. 4).

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** vicinities of Liubotyn town, Aug 2024, H. Bondarenko.

***Centaurea* × *psammogena* Gáyer** (= *C.* × *varnensis* Velen.; = *C.* × *dobroczaevae* Tzvelev) (*Asteraceae*) — волошка псамогенна.

Hybrid formula: *C. diffusa* Lam. × *C. stoebe* L. s. l. (Fig. S3).

Notes on morphology: Plants well-branched from base (as in *C. diffusa*). Leaves pinnatisect, greyish. Principal phyllaries polymorphic, intermediate between those in parental species (Fig. S4). Terminal lobe of appendages shorter than *C. diffusa* has and longer than *C. stoebe* has. Appendages pale, brownish, dark brown (intermediate between *C. stoebe* and *C. diffusa*).

Distribution and ecology: According to the preferences of both parental species and data from herbarium labels, this hybrid occurs in dry grasslands. It occurs in Ukraine sporadically (Shynder, 2021). Tzvelev (1985) reported the presence of *C.* × *psammogena* (as *C.* × *dobroczaevae*) in Kharkiv Region. However, he did not specify the locality where he made these records. Also, this hybrid, under the name *C.* × *varnensis* Velen., was reported from the vicinities of Balakliia town (Shynder, Negrash, 2021).



Fig. 5. Comparison of two species of *Corydalis* and their hybrid. A: *C. intermedia*; B: *C.* × *hausmannii*; C: *C. solida*. Photos by H. Bondarenko

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** vic. of Huliai Pole vill. (49.640297, 36.066362), the steppe slopes, Aug 2024, H. Bondarenko, V. Siranskyi; **2. (r)** vic. of Kharkiv City (~49.949561, 36.186851), on the railway embankment, near Lypova Roshcha Station, near the bridge, Sep 27, 1926; leg. & det.: M. Kotov [Окр. г. Харькова, на насыпи жел. дороги вблизи ст. Липовая роща, у моста, 27.IX 1926; М. Котов. *Notae criticae*: *Centaurea diffusa* × *Centaurea arenaria*, X 1926, det.: E. Lavrenko]; (KW s.n.). Kup. Distr.: **3. (r)** Tokarivka vill. (49.771955, 37.876801); the steppe slopes, Sep 2019, V. Kletionkin, https://www.inaturalist.org/observations/147219702

***Corydalis* × *hausmannii* Klebelsberg** (*Papaveraceae*) — ряст Гаусмана. A new hybrid for the flora of Ukraine.

Hydrid formula: *C. intermedia* (L.) Mérat × *C. solida* (L.) Clairv.

Notes on morphology: Inflorescence racemose (as in *C. solida*) but with a smaller number of flowers (as in *C. intermedia*). Bracts oval (as in *C. intermedia*), with entire margins (as in *C. intermedia*) or very slightly dentate on tip (as in *C. solida*). Pedicels slightly shorter than fruits (as *C. solida*) (Fig. 5).

Distribution and ecology: The hybrid is known for Central and Northern Europe (POWO, 2025–onward). Parental species grows in forests, among shrubs. A spring ephemeroid.

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** vic. of Korotych vill. (49.925885, 36.023375), among shrubs, May 2021, H. Bondarenko.

***Jacobaea andrzejowskyi* (Tzvelev) B. Nord.** (≡ *Senecio andrzejowskyi* Tzvelev) (*Asteraceae*) — жовтозілля Анджейовського, якобея Анджейовського.

Hybrid formula: Possibly *J. borysthenica* (DC.) B. Nord. × *J. vulgaris* Gaertn.

Notes on morphology: Lower leaves pinnatisect with pinnatifid lobes (intermediate form between *J. borysthenica* and *J. vulgaris*), middle leaves twice pinnatisect with thin lobes (as in *J. borysthenica*). Outer cypselae with pappi (as in *J. vulgaris*).

Distribution and ecology: According to Tzvelev (1986), it is an endemic species of the area between the Dnipro and Volga rivers. The distribution of this supposed hybrid is insufficiently known. According to the *GBIF* (GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.x34n2b, Accessed 20 August 2025) and literature (Davydov, Gomlya, 2021), in Ukraine it was recorded in Kharkiv (surroundings of Dvorichanskyi National Nature Park, the margin of a pine forest) and Poltava regions, and the Autonomous Republic of Crimea (Krasnoyarske vill. vicinity, near Lake Donuzlav). It prefers dry, sandy, and well-illuminated places.

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (+)** vic. of Chemuzhivka vill. (49.710193, 36.340771), the pine forest, Jul 2023, H. Bondarenko. Kup. Distr.: **2. (r)** vic. of Petrivka vill. (49.932226, 37.791010), the margin of the pine forest, Jun 2021, D. Davydov, https://www.inaturalist.org/observations/88837759.

***Mentha* × *verticillata* L.** (*Lamiaceae*) — м'ята кільчаста.

Hybrid formula: *M. aquatica* L. × *M. arvensis* L.

Notes on morphology: Stem usually branched (as in *M. aquatica*). Stem with a few whorls of flowers along (as in *M. arvensis*). Terminal ones close together in axils of short leaves.

Distribution and ecology: *Mentha* × *verticillata* is native to Europe (POWO, 2025–onward). In Ukraine, it sporadically occurs throughout the country, including Crimea (Opredelitel…, 1987; Yena, 2012). Both parental species prefer quite moist or humid habitats. Their hybrid also grows in such places (banks of the water, wetlands, etc.).

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (+)** vic. of Vysochynivka vill. (49.702564, 36.297865), the Mozh River floodplain, Aug 2023, H. Bondarenko, V. Siranskyi; **2. (+)** vic. of Haidary vill. (49.627340, 36.282659), the bottom of the dried Iskiv Pond, Sep 2020, H. Bondarenko. Khark. Distr.: **3. (+)** Liubotyn town (49.931283, 35.925187), the bank of the 3rd Pond, Aug 2024, H. Bondarenko; **4. (r)** Budy vill. (Pivdenne hromada, Kharkiv Distr., 49.899768, 36.001693), the Merefa River floodplain, Aug 2024, A. Novgorodsky, https://www.inaturalist.org/observations/239141673.

***Psephellus carbonatus* (Klokov) Greuter × *P. sumensis* (Kalen.) Greuter** (*P. marschallianus* (Spreng.) K. Koch auct. non fl. Reg. Charkiw.) (*Asteraceae*).

Notes on morphology: Both parental species belong to a species complex of *Psephellus marschallianus* (Spreng.) K. Koch. In literature and herbarium labels, *P. sumensis* or *P. carbonata* are often (mis)identified as *Centaurea marshalliana*, but they differ in their geographic ranges, habitat preferences, and some morphological features. Hybrid appendages have intermediate features: they are thinner than in *P. carbonatus* but wider than in *P. sumensis* (Fig. S5), and thus resembling those of *P. marschallianus*. However, *P. marschallianus* occurs southward from the region of our research and does not grow in our area (Klokov, 1963).

Distribution and ecology: The actual distribution of the hybrid is insufficiently studied. It is probably distributed in the eastern part of Ukraine and adjacent areas. According to herbarium labels and ecological preferences of the parental species, the hybrid occurs on carbonate outcrops.

Studied localities: Izium Distr.: **1. (r)** Izium town vicinities (Izium hromada, Izium Distr.), limestone slope, Jun 1, 1925, leg.: M.F. Tsentylovych, det. (as *Centaurea marschalliana* Spreng.): E. Lavrenko; [Харьковск. г. окр. г. Изюма, Известковый склон (щебень), 01.VI 1925; собр.: М.Ф. Центилович; опр. (*Centaura marschalliana* Spreng.): Е. Лавренко; *Notae criticae*: *Centaurea carbonata* Klok. × *C. sumensis* Kalen., 1939, det.: M. Klokov] (KW s.n.); 1820, leg.: V. Czernjajev, det. (as *Centaurea marschalliana* Spreng.): E. Lavrenko [*Centaurea ucranica*?, in montibus cretaceis, 1820 Sept. 19; *Centaurea sibirica*, in montibus, Izum] (KW s.n.); 1873, leg.: K. Gornitskyi, det. (as *Centaurea marschalliana* Spreng.): E. Lavrenko [Izjum; a. 1873. Mai. 3. In collibus incultis, solo subcretaceo. i.l.] (KW s.n.).

***Rubus* × *areschougii* A. Blytt** — ожина Аресхуга (Fig. 6) (*Rosaceae*). A newly recorded hybrid for the flora of Ukraine.

Hybrid formula: *R. caesius* L. × *R. saxatilis* L.

Notes on morphology: Subshrubs up to 50 cm tall (lower than *R. caesius* and of the same size or slightly taller than *R. saxatilis*). Stem erect or arched, covered with thin spikes bent down and protruding trichomes. Leaves ternate, petiolate, with lanceolate stipules. Petiole covered thin bent-down spikes and protruding trichomes. Middle leaflet on more or less noticeable petiole, ovate or rhombic-ovate, with serrate margins. Lateral leaflets asymmetric, ovate, entire or dissected lengthwise, with serrate margins. Blade covered with short hairs. Flowers in racemose inflorescence. Sepals attached to fruits. Fruits reddish (as in *R. saxatilis*) with bluish tint (as in *R. caesius*).

Distribution and ecology: It is currently known in Central and Eastern Europe (Norway, Sweden, Germany, Slovakia, Hungary, and Russia) (POWO, 2025–onward; GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.82zkwq, Accessed 20 August 2025). Presumably, it has a wider distribution in central and eastern parts of Europe. For instance, the possibility of the presence of this hybrid is mentioned in the Ukrainian flora checklist (Fedoronchuk, 2022b), but actual data about the distribution patterns in Ukraine are still absent.

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (+)** vic. of Myrhorody vill. (49.752281, 36.169871); the forest bog, Jul 2024, H. Bondarenko. Khark. Distr.: **2. (+)** two localities in Velykyi Bir Forest, surroundings of Tymchenky vill. (49.763632, 36.145359; 49.765759, 36.137930); through shrubs, Aug 2024, H. Bondarenko, V. Siranskyi.

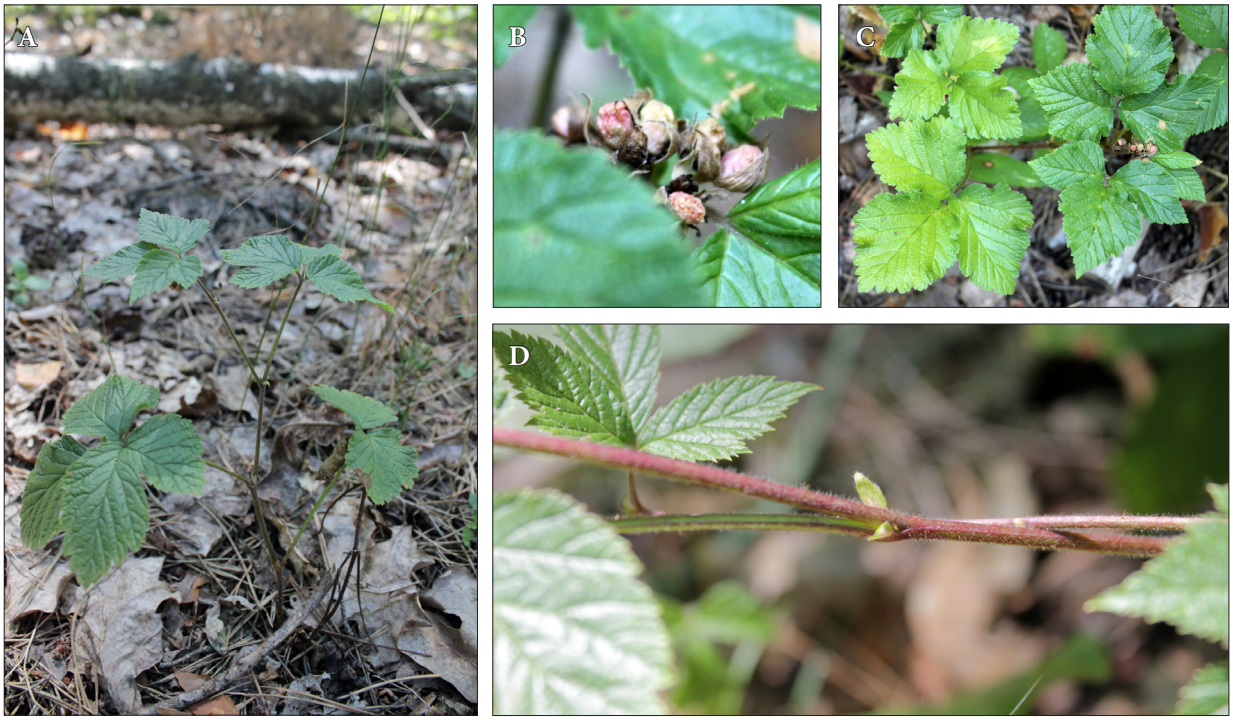


Fig. 6. *Rubus* × *areschougii*. A: general habit; B: fruits; C: leaves; D: trichomes and spikes on stems and petiole. Photos by H. Bondarenko

***Salix* × *reichardtii* A. Kern.** (*Salicaceae*) — верба Райхарда (Fig. S6).

Hybrid formula: *S. caprea* L. × *S. cinerea* L.

Notes on morphology: Low tree up to 4 m (as *S. caprea*). Young branches and buds canescent and pubescent (as in *S. cinerea*). Stipules herbaceous, semireniform. Leaf blade petiolate, elongate-obovate or elliptic (as in *S. cinerea*), abaxial surface canescence, margin slightly serrate. Leaves have 8–12 pairs of secondary veins (as in *S. caprea*). Pedicel 3–5 times longer than torus (as in *S. cinerea*). Pistil with short style (as in *S. cinerea*) (Kerner, 1860: 127–128).

Distribution and ecology: According to POWO (2025–onward), *S.* × *reichardtii* is sporadically distributed in Europe (British Isles, France, Belgium, Netherlands, Denmark, Norway, Finland, Sweden, Germany, Switzerland, Italy, Austria, Hungary, Romania, and the European part of Russia). The hybrid prefers humid and shady habitats.

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (+)** vic. of Tymchenky vill. (49.751673, 36.169116), the forest swamp in the pine forest, Aug 2024, H. Bondarenko, V. Siranskyi. Khark. Distr.: **2. (+)** vic. of Babai vill. (49.897058, 36.171595); the bottom of the forest ravine, oak forest, Jul 2025, H. Bondarenko; **3. (r)** Budy vill. (49.886667, 36.043307); the bank of the Orsivskyi Pond; Aug 2024, A. Novgorodsky, https://www.inaturalist.org/observations/241833783.

***Salvia nemorosa* L. × *S. nutans* L.** (~ *S. betonicifolia* Etl.; ~ *S. cernua* Czern. ex Des.-Shost.; ~ *S. cremenensis* Besser; ~ *S.* × *pendula* auct. Vahl) (*Lamiaceae*).

Notes on morphology: Polymorphic hybrid. Stem branched at inflorescence and branches well-developed (as in *S. nutans*). Stem covered by quite long soft trichomes (as in *S. nutans*). Inflorescence raceme, relatively remote (as in *S. nemorosa*), not dense, semi-erect (tips slightly pendulate (as in *S. nutans*). Bracts less developed than those in *S. nemorosa*, but more developed than bracts of *S. nutans*. Corolla morphologically intermediate between the parental species (Fig. S7).

Distribution and ecology: This hybrid probably occurs from the Balkan Peninsula to the Urals, and its range is limited by the distribution range of *S. nutans*. Hybrid grows in steppes and other types of dry grasslands.

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** vic. of Lypkuvativka vill. (49.730162, 35.979648), the

steppe slopes on the Dzhghun River's right bank, May 2024, H. Bondarenko. Loz. Distr.: **2. (+)** vic. of Nadezhdivka vill. (49.100520, 36.579814); the steppe slopes, May 2025, H. Bondarenko.

***Salvia* × *simonkaiana* Borbás** (*Lamiaceae*) — шавлія Шимонкая.

Hybrid formula: *S. nutans* L. × *S. pratensis* L. (= *Salvia* × *podolica* Błocki).

Notes on morphology: A polymorphic hybrid. Stem branched at inflorescence, branches well-developed (as in *S. nutans*). Inflorescence raceme, relatively remote (as in *S. pratensis*), not dense, semi-erect (tips slightly pendulate, as in *S. nutans*). Flowers more similar to those of *S. pratensis*: upper corolla lip quite large and arcuately curved, inner surface densely covered by more or less notable trichomes (Fig. S8). This hybrid resembles the previous one but has more remote-flowered inflorescence, larger flowers, and upper corolla lip more curved. Co-occurring parental species could help to identify this hybrid more accurately.

Distribution and ecology: As well as in the previous case, the distribution of this hybrid is limited by the range of *S. nutans*.

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** vic. of Lypkuvativka vill. (49.729786, 35.985583), the steppe slopes on the Dzhghun River right bank, May 2024, H. Bondarenko.

***Verbascum* × *ambiguum* Lej.** (*Scrophulariaceae*) — дивина двозначна.

Hybrid formula: *V. nigrum* L. × *V. densiflorum* Bertol.

Notes on morphology: Plant biennial, with well-developed tap root. Stem erect, angulate, reddish, covered with soft hairs, branched in inflorescence. Rosette and lower cauline leaves petiolate; petiole reddish (as in *V. nigrum*). Blade ellipsoid-lanceolate, both surfaces covered with woolly hairs (as in *V. densiflorum*); tip acuminate; margin crenate, decurrent (intermediate between *V. nigrum* and *V. densiflorum*); middle and upper cauline leaves sessile; blade elliptical-ovate, covered with woolly hairs; tip acuminate; blade margin cuneate, decurrent on stem (as in *V. densiflorum*). Flowers gathered in spike-like inflorescence, branched at base. Bracts short elongate-triangulate or lanceolate. Flowers in bunches of (4)5–10(12). Flowers ~2.5–3.0 cm wide, yellow. Stamen filaments yellow, pinkish lengthwise line on inner surface. All stamens haired (as in *V. nigrum*); trichomes white (as in *V. densiflorum*) on outer surface and reddish-pink (as in *V. nigrum*) on inner surface. Upper three anthers reniform; lower two anthers reniform or intermediate between reniform and elongate (Fig. S9). Capsules aborted.

Distribution and ecology: This hybrid is understudied. According to *POWO* (2025–onward), its native range is European. In *GBIF*, records cover the territories of Germany and Belgium (GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.5nfjyy, Accessed 20 August 2025). The hybrid grows in light thermophilic biomes.

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** Liubotyn town (49.933945, 35.923629); the meadow slopes near the 3rd Pond, Aug 2024, H. Bondarenko; **2. (r)** vic. of Derhachi town and Peresichne vill., near the road in the forest ravine, near Peresichne vill.; Jul 21, 1919; leg.: E. Lavrenko; Mar 8, 1952, det. (as *V. nigrum* L. × *V. thapsiforme* Schrad.): M. Kotov [*Verbascum nigrum* × *thapsiforme* 21.VII 1919, Харьковск.у. с. Дергачи — с. Пересечное. У дороги, в лесной балке, близь последнего села. Собр, опр. Е. Лавренко] (KW s.n.; Kotov, 1960: 430).

***Verbascum* × *brockmuelleri* Ruhmer** (*Scrophulariaceae*) — дивина Брокмюллера (Fig. S10). A new hybrid for the flora of Kharkiv Region.

Hybrid formula: *V. nigrum* L. × *V. phlomoides* L.

Notes on morphology: Biennial herb up to 1.2 m tall. Stem slightly ribbed, slightly branched at inflorescence, densely covered with woolly hairs (as in *V. phlomoides*). Basal and lower cauline leaves petiolate, blade base rounded or cuneate (as in *V. phlomoides*). Middle cauline leaves sessile, subauriculate (as in *V. phlomoides*). Flowers quite large ~3.5–4.0 cm wide (as in *V. phlomoides*). All stamen filaments covered (as in *V. nigrum*) by mix of pale (as in *V. phlomoides*) and purple (as in *V. nigrum*) hairs. Lower anthers reniform (as in *V. nigrum*) or slightly decurrent (intermediate between *V. nigrum* and *V. phlomoides*). Stigma capitate.

Distribution and ecology: According to *POWO* (2025–onward), *V* × *brockmuelleri* occurs in Austria, Czechia, Germany, Hungary, Romania, Slovakia, and Switzerland. In Ukraine, it is mentioned (Kotov, 1960: 430) that the hybrid occurred in Ternopil Region. Our observation is the first record of *V* × *brockmuelleri* in the territory of Kharkiv Region. It grows in herbaceous habitats.

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (+)** Koropove vill. (49.596932, 36.340817), the sandy lawn at the Siverskyi Donets River floodplain, Jun 2025, H. Bondarenko.

***Verbascum* × *denudatum* Pfund** (*Scrophulariaceae*) — дивина роздягнута.

Hybrid formula: *V. lychnitis* L. × *V. phlomoides* L.

Notes on morphology: Biennial herb up to 1.5 m tall. Stem well-branched at inflorescence (as in *V. lychnitis*), covered by woolly and star-shaped trichomes (intermediate state). Basal and lower cauline leaves petiolate, hairier (*V. lychnitis*). Middle cauline leaves sessile, subauriculate (as in *V. phlomoides*). Flowers quite large ~3.5–4.5 cm wide (as in *V. phlomoides*). All stamen filaments covered by pale hairs (as in *V. lychnitis*). Fruits aborted.

Distribution and ecology: According to *POWO* (2025–onward), *V.* × *denudatum* occurs in France, Germany, Switzerland, Austria, Czechia, Slovakia, Hungary, Poland, and Romania. It grows in herbaceous habitats. In Ukraine, it occurred in Kharkiv, Kirovohrad, and Kyiv regions, and Kyiv City (Kotov, 1960: 430).

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** Lypkuvativka vill. (49.731939, 35.980912), country houses area, Jul 2025, H. Bondarenko; **2. (r)** Sokolnyky, Kharkiv City, among shrubs, left of the highway, Jul 1895, P.N. Naliwaiko (Naliwaiko, 1899; Kotov, 1960: 430). Chuh. Distr.: **3. (r)** Zaitsiv Yar, vic. of Haidary vill. (49.632176, 36.321794), the dry meadow, Jul 2021, M. Solohub-Yosef, https://www.inaturalist.org/observations/88436388. **4. (r)** Romantyka, vic. of Haidary vill., Homilshanski Lisy National Nature Park (49.617885203, 36.3172957869), the margin of the oak forest, Jun 2016, Yu. Bengus, https://www.inaturalist.org/observations/106698707.

***Verbascum* × *ignescens* Tausch** (*Scrophulariaceae*) — дивина полум'яна (Fig. S11, A).

Hybrid formula: *V. lychnitis* L. × *V. phoenecieum* L.

Notes on morphology: Stem well-branched at inflorescence (as in *V. lychnitis*). Leaves with irregularly crenate margin (as in *V. lychnitis*). Flowers peach-orange of pinkish (intermediate between those of *V. phoeniceum* and *V. lychnitis*), on well-developed pedicels (as in *V. phoeniceum*) but gathered in groups of (1)2–5 (as in *V. lychnitis*). Stamens with reddish hairs (intermediate state).

Distribution and ecology: *Verbascum* × *ignescens* has been observed in Slovakia (POWO, 2025–onward), in Russia (iNaturalist, 2025–onward), and in the southern regions of Ukraine (Moysiyenko, 2023; Moysiyenko et al., 2023).

Studied localities: Bohod. Distr.: **1. (r)** Valky, in herbaceous habitat; Jun 10, 1870; leg. & det (as *V. blattaria* L.): C. Gornitzkii [*Verbascum Blattaria* L. Walki; a. 1870. Jun. 10. In graminosis siccis; i.l.; *Notae criticae*: *V. phoeniceum* L. × *lychnitis* L., det. M. Котов] (KW s.n.; Kotov, 1960: 430).

***Verbascum* × *pseudolychnitis* Schur** (*Scrophulariaceae*) — дивина несправжньоборошниста (Fig. S12). A new hybrid for the flora of Kharkiv Region.

Hybrid formula: *V. chaixii* Vill. s. l. × *V. lychnitis* L.

Notes on morphology: Plant up to 70 cm tall. Stem well-branched at inflorescence (more likely to the habit of *V. lychnitis*), slightly angulate, covered with short hairs. Basal and lower leaves petiolate; middle and upper leaves sessile. Leaf blade elliptic or wide-lanceolate; margin crenate. Stamen filaments with mix of pale (as in *V. lychnitis*) and reddish (as in *V. chaixii*) trichomes.

Distribution and ecology: *Verbascum* × *pseudolychnitis* is distributed Western (France and Spain) and Central Europe (Czechia and Slovakia), and the Balkans (GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.6acfjy, Accessed 20 August 2025; POWO, 2025–onward). In Ukraine, it was recorded in Crimea (Kotov, 1960: 430–431). It occurs predominantly in steppes and dry grasslands.

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (+)** vic. of Birochok Druhyi vill. (49.704182, 36.112783), herbaceous habitat along the railways, near the Birochok Druhyi station, Jul 2025, H. Bondarenko. Izium Distr.: **2. (+)** vic. of Havrylivka vill. (48.849135, 36.815142); steppe slope, Jun 2025. H. Bondarenko. Khark. Distr.: **3. (+)** vic. of Lypkuvativka vill. (49.730683, 35.987495), steppe slope, Jul 2025, H. Bondarenko.

***Verbascum* × *rubiginosum* Waldst. & Kit.** (*Scrophulariaceae*) — дивина іржаста (Fig. S11, B).

Hybrid formula: *V. chaixii* Vill. × *V. phoeniceum* L.

Notes on morphology: *Verbascum* × *rubiginosum* is very similar to *V.* × *ignescens*, and sometimes it causes difficulties in its identification. Tausch (1823) mentioned that *V.* × *rubiginosum* has a shorter rhizome and its leaves crenate, not undulate and irregularly serrate (as in *V.* × *ignescens*). The presence of the specific parental species is the most reliable way to identify a hybrid correctly.

Distribution and ecology: *Verbascum* × *rubiginosum* is distributed from Central to Eastern Europe: Germany, Czechia, Slovakia, Romania, Ukraine, the Chernozems belt and Caucasus

regions of Russia, and Kazakhstan (POWO, 2025–onward). In Ukraine it was registered in the Cherkasy, Donetsk, Kharkiv, Kherson, Kyiv, Luhansk, Mykolaiv, Poltava, and Sumy regions (Kotov, 1960: 430–431). It occurs predominantly in steppes and dry grasslands.

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (r)** vic. of Birky vill. (~49.696053, 36.079788), slopes, Jun 4, 1922; leg. & det. (as *Verbascum phoeniceum* L. × *orientale* M. Bieb.): E. Lavrenko [*Verbascum phoeniceum* × *V. orientale*, Харьковск. у. окр. ст. Борки, хут. Михайловский, опушка ... лесков в верховьях балки — "Глубокая Долина", 04.VI 1922 п.ст., собр. опр.: Е.В. Лавренко] (KW s.n.). Izium Distr.: **2. (r)** Velyka Komyshuvakha vill. outskirts (~49.112150, 37.028919), Batiliev Yar, the steppe slope, Jun 20, 1914; leg.: K. Zalessky; det. (as *V. rubiginosum*): E. Lavrenko [№1377a, *Verbascum* (*rubiginosum* auct. W.), Изюмск. у. Вел. Комышеваха, Батилев яр, степной склон, 20.VI 1914, собр.: Залесский, опр.: Е. Лавренко; *Notae criticae*: *Verbascum orietale* M.B. × *V. phoeniceum* L., 12.III 1952, det.: М. Котов] (KW s.n.); **3. (r)** vic. of Havrylivka vill. (~48.821379, 36.833735), the ravine near the road, Jun 18, 1914; leg.: K. Zalessky; det. (as *V. phoeniceum* L.): M. Kotov [№1313 *Verbascum phoeniceum*, Изюмский уезд, Гавриловка — (?) Мечебрловка, балка придорожная, 18.VI 1914, собр.: К. Залесский, опр.: М. Котов; *Notae criticae*: det. (as *V. orientale* M. Bieb.): Е.В. Лавренко; 20.IV 1925, det. (*Verbascum phoeniceum* L. × *orientale* M. Bieb.): М. Котов] (KW s.n.). Khark. Distr.: **4. (r)** Kharkiv City, dry ravine, May 20, 1854, leg. & det.: V. Czernjaew [*Verbascum rubiginosum*, сухой яр, Харьков, 20.V 1854, собр.: В. Черняев; *Notae criticae*: 08.I 1926; det. (as *Verbascum phoeniceum* L. × *orientale* M. Bieb.): M. Kotov] (KW s.n.). **5. (r)** Zhykhor, Kharkiv City, the pine forest, Jun 25, 1913; leg. & det. (as *V. phoeniceum* L.): ?Nekhai [№391 *Verbascum phoeniceum*, Харьков. у. Жихорь, бор, 25.VI 1913, собр.: (?) Нехай, опр.: М. Котов; *Notae criticae*: 08.III 1952 det. (as *Verbascum phoeniceum* L. × *orientale* M. Bieb.): М. Котов] (KW s.n.). Kup. Distr.: **6. (r)** vic. of Vilkhuvatka vill. (~50.157832, 37.507072), the ravine, 1895; leg. & det. (as *V. rubiginosum* Walds. & Kit.): V.I. Taliev [*Verbascum rubiginosum* W.K., с. Ольховатка, заказная балка, 1895, собр. опр.: В.И. Талиев; *Notae criticae*: det. (as *Verbascum phoeniceum* L. × *orientale* M. Bieb.): М. Котов] (KW s.n.). Loz. Distr.: **7. (r)** Lozova Town (Lozova Distr.; 48.873597, 36.306367); the herbaceous habitat, Jun 2025 (https://www.inaturalist.org/observations/289096780).

***Verbascum* × *schiedeanum* W.D.J. Koch** (*Scrophulariaceae*) — дивина східамська.

Hybrid formula: *V. nigrum* L. × *V. lychnitis* L.

Notes on morphology: The morphological features of *V.* × *schiedeanum* are well described in Klesczewski et al. (2024). Stem sulcate-angulose (intermediate between stems of *V. nigrum* and *V. lychnitis*). Rosette leaves petiolate; petiole reddish (as in *V. nigrum*); blade margin irregularly crenate, decurrent on petiole. Cauline leaves with short petioles; blade greyish-green (intermediate between those of *V. nigrum* and *V. lychnitis*). Inflorescence well-branched (as in *V. lychnitis*); flowers gathered in clusters of (2)4–8(10). All stamen filaments covered by trichomes; trichomes white or yellowish in base (as in *V. lychnitis*) and purple in tip (as in *V. nigrum*). Fruits aborted.

Distribution and ecology: *Verbascum* × *schiedeanum* occurs in Central Europe. In Ukraine it was registered in Kyiv, Kharkiv, Dnipro, Mykolaiv, and Poltava regions (Schmalhausen, 1897; Kotov, 1960; Klesczewski et al., 2024; iNaturalist, 2025–onward). It grows in grassland habitats.

Studied localities: Chuh. Distr.: **1. (r)** vic. of Haidary vill., in forest, the surroundings of the Biological Station of Kharkiv University, Jun 12, ?; leg. & det. (as *V. lychnitis* L.): Ya. Lepchenko [*Verbascum lychnitis* L., в лесу, …, Окр. Біол. Ст. Харьк. г. Змієвск. у. Собр.: Я. Лепченко; *Notae criticae*: *Verbascum nigrum* L. × *lychnitis* L., det.: М. Котов] (KW s.n.). Khark. Distr.: **2. (+)** vic. of Huliai Pole vill. (49.635904, 36.062790), the steppe slopes, Aug 2024, H. Bondarenko, V. Siranskyi; **3. (r)** vic. of Rokytne vill. (~49.804987, 35.967015), the margin of the pine forest, Aug 06, 1924, leg. & det. (as *V. lychnitis* L.): P. Kozlov [*Verbascum lychnitis* L., Харк. у., На опушке сос. бора у с. Рокитного, 06.VIII 1924; *Notae criticae*: *Verbascum lychnitis* L. × *nigrum* L., det.: М. Котов] (KW s.n.); **4. (r)** vic. of Derhachi town and Peresichne vill., near the road in the forest ravine, near Peresichne vill.; Jul 21, 1919; leg.: E. Lavrenko [*Verbascum lychnitis* L. × *V. plomoides* L.? 19 июля в… цвет в Сокольник в Кул справа от шоссе у дороги. Походит на 999×1002 Шм., но не вполне; листья яйцевидные, но не широко-яйцевидные; венчик скорее неболь., окр. г. Харькова; *Notae criticae*: *Verbascum lychnitis* L. × *nigrum* L., det.: М. Котов] (KW s.n.). **5. (r)**

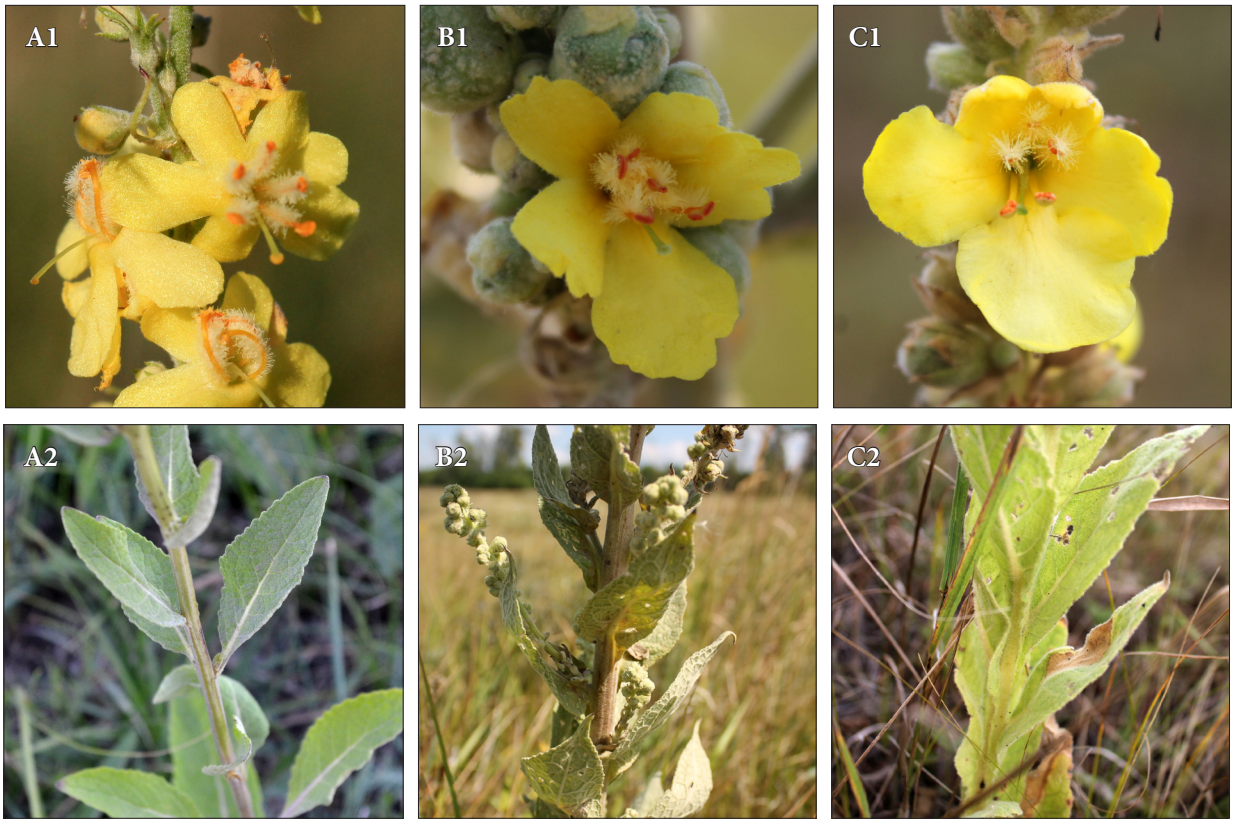


Fig. 7. Morphological comparison of two species of *Verbascum* and their hybrid. A: *V. lychnitis*; B: *V.* × *thapsi*; C: *V. thapsus*; 1 — flowers; 2 — middle leaves. Photos A1, B1, C1, B2, C2 by H. Bondarenko; photo A2 by V. Siranskyi

Nadtochii (~49.981646, 36.077720), the margin of Malinkin Bir Forest, Aug 1894, N.P. Naliwaiko (Naliwaiko, 1899; Kotov, 1960: 430).

***Verbascum* × *thapsi* L.** (*Scrophulariaceae*) — дивина ведмежоподібна. A new hybrid for the flora of Ukraine.

Hybrid formula: *V. thapsus* L. × *V. lychnitis* L.

Notes on morphology: Plant up to 1.5 m tall. Taproot developed. Stem erect, slightly sulcate, covered with dense soft hairs. Leaves alternate, sessile (as in *V. thapsus*). Leaf blade covered by woolly hairs, margin decurrent on stem (as in *V. thapsus*), irregularly crenate. Inflorescence well-branched (as in *V. lychnitis*). Flowers in clusters, yellow, ~2.5 cm wide. All stamens covered with yellowish hairs (as in *V. lychnitis*). Upper three anthers reniform, lower two anthers elongate (as in *V. thapsus*). Stigma capitate (as in *V. thapsus*) (Fig. 7).

Distribution and ecology: At present, *V.* × *thapsi* is known for the territories of France, Germany, Austria, Poland, and Russia. It is the first documented record of the *V.* × *thapsi* for the flora of Ukraine. It prefers mostly light habitats.

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** vic. of Huliai Pole vill. (49.629371, 36.063754); the steppe slopes, H. Bondarenko.

***Utricularia* × *neglecta* Lehm.** (syn. *Utricularia australis* R. Br. auct. non fl. Eur.) (*Lentibulariaceae*) — пухирник непомічений (Fig. S13).

Hybrid formula: *Utricularia tenuicaulis* Miki × *Utricularia vulgaris* L.

Notes to morphology: Aquatic plant. Stem up to 60 cm tall, branched. Leaves multiple pinnatisect into thin linear lobes (*U. vulgaris*); some of them converted into bladder-like traps. Flowers gathered in racemose inflorescence with reddish stem (as in *U. vulgaris*). Lower petal flat (as in *U. tenicaulis*). Spur pale yellow or with reddish lines (as in *U. tenuicaulis*).

Protection: *Utricularia* × *neglecta* is included in the *Red Data Book of Ukraine* as "*U. australis* R. Br.". Molecular data demonstrated that plants from

Europe identified as sterile "*U. australis*" in fact have a hybrid origin (Bobrov et al., 2022) and should be regarded as *U.* × *neglecta*, not as *U. australis* R. Br. s. str. *Utricularia australis* s. str. is actually distributed in Australia, New Zealand, and adjacent islands (POWO, 2025–onward).

Distribution and ecology: According to *POWO* (2025–onward), *U.* × *neglecta* occurs in many regions of the Old World (Europe, Middle, Southern, and South-Eastern Asia, Africa). According to the *Red Data Book of Ukraine* (2009), the localities of *U.* × *neglecta* are known in Zakarpattia (Transcarpathia) and Ivano-Frankivsk regions. Nevertheless, the recent investigations show that the hybrid is more widely distributed in Ukraine (Iakushenko, Orlov, 2015; Tomych, Derzhypilskyi, 2019; iNaturalist, 2025–onward). According to the latest data, it occurr in the Forest and Forest-Steppe zones, Transcarpathia, and Crimea. The origin of the populations in the newly revealed localities in Ukraine remains unknown. *Utricularia* × *neglecta* grows in oligotrophic freshwater habitats, such as ponds, lakes, and slow-flowing rivers.

Studied localities: Khark. Distr.: **1. (+)** vic. of Brazhnyky vill. (49.660061, 35.939161); the pond, H. Bondarenko; **2. (+)** vic. of Bidriahy vill. (49.879574, 35.973122); Dytbudynivskyi Pond, H. Bondarenko. Bohod. Distr.: **3. (r)** vic. of Vysokopillia vill. (49.919591, 35.451826), the reservoir on the Kolomak River, Aug 2018, D. Davydov, https://www.inaturalist.org/observations/40143840.; **4. (r)** Slobozhanskyi National Nature Park, vic. of Krasnokutsk town (50.053889, 35.189760), the forest bog, Aug 2021, K. Onyshchenko, https://www.inaturalist.org/observations/163442248.

Discussion

Some other hybrid of Eudicots probably occurring in Kharkiv Region. This article contains preliminary data about distribution patterns of some interspecific hybrids of Eudicots in Kharkiv Region and reflects the results of our field surveys and analyses of the existing reference data. In addition to that, we analyzed the literature and open databases to answer the question "What can be found in the future?" Numerous records of hybrids made in Kharkiv Region were mentioned in the multi-volume *Flora URSR* (1938–1965). Records of some hybrids have been confirmed by our field surveys and revision of herbarium collections. However, some of them are need to be reviewed and confirmed during future expeditions.

According to the latest checklist of the flora of Kharkiv Region (Gorelova, Alyokhin, 2002), *Crataegus fallacina* Klokov is mentioned as a species that grows in the region. According to *POWO* (2025–onward), this taxon is recognized as a synonym of the hybrid *Crataegus* × *kyrtostyla* nothovar. *kyrtostyla* (*C. monogyna* Jacq. × *C. rhipidophylla* var. *rhipidophylla*). We revised the herbarium specimens in KW and CWU herbaria to find samples identified as *Crataegus fallacina* and some relative taxa. Our search was resultless. Available photos of *Crataegus* sp. in *iNaturalist* (2025–onward) were not enough detailed to identify plants accurately. Most photos do not illustrate necessary morphological structures (characters of pubescence, features of generative organs, etc.). Nevertheless, according to reference data (Shynder, Negrash, 2021), *C.* × *kyrtostyla* nothovar. *kyrtostyla* occurred in the territory of the former Balakliia District (near Kreidianska Dacha and Protopopivka). This hybrid and its distribution in and around Kharkiv Region should be studied further.

Even among genera where we reported a few hybrids, we observed just a portion of hybrids that could potentially be observed in Kharkiv Region in the future. The analysis showed that several other *Verbascum* hybrids are expected there. *Verbascum* × *bastardii* Roem. & Schult. (*V. blattaria* L. × *V. densiflorum*), *V.* × *flagriforme* Pfund. (*V. phlomoides* L. × *V. blattaria*), *V.* × *intermedium* Rupr. ex Pfund (*V. blattaria* × *V. nigrum*), *V.* × *kerneri* Fritsch (*V. phlomoides* × *V. thapsus*), *V.* × *pterocaulon* Franch. (*V. blattaria* × *V. thapsus*), *V.* × *semialbum* Chaub. (*V. nigrum* × *V. thapsus*), and *V.* × *ustulatum* Čelak. (*V. nigrum* × *V. phoeniceum*) are among them. The parental species of all these mentioned hybrid taxa grow in Kharkiv Region. The great potential on hybridization between representatives of *Verbascum* was demonstrated even by our research, and thus further discoveries of new *Verbascum* hybrids are possible. For instance, Naliwaiko (1899) mentioned that he observed the hybrid of *V. densiflorum* (*V. thapsiforme* Schrad) and *V. lychnitis* on the margin of the Malinkin Bir Forest (currently, Nadtochii, Kharkiv City Agglomeration) on August 16, 1895. Moreover, he mentioned hybrid *V. phlomoides* × *V. chaixii* subsp. *orientale* Hayek (≡ *V. orientale* M. Bieb.) revealed between Karachivka (currently, Pokotylivka village, Kharkiv City Agglomeration)

and Babai village on July 23, 1895. One more note was dedicated to a record of the hybrid *V. lychnitis* × *V. chaixii* subsp. *orientale* Hayek made near Skurydyniskyi Mill (currently, Novobavarskyi Distr. of Kharkiv City) on August 7, 1894. Nonetheless, these reports are doubtful because they are not based on any available herbarium specimens. Some *Verbascum* hybrids that occurred in Kharkiv Region were cited by Kotov (1960) in the *Flora USSR* after his studies of the herbarium collection at the Institute of Botany in Kyiv (KW). Most of mentioned by Kotov hybrids of *Verbasum* were actually found in Kharkiv Region.

Moreover, we recorded various *Arctium* L. hybrids. Some of them have not been included in the present article because of their wide distribution in the region (*A.* × *nothum* (Ruhmer) J. Weiss and *A.* × *mixtum* (Simonk.) Nyman). Additionally, we analysed records made in Ukraine to predict the possible presence of other representatives we did not find during our investigations or in herbarium collections. In particular, *Arctium* × *ambiguum* (Celak.) Nyman (*A. lappa* × *A. tometosum*) that occurred in the Zakarpattia (Transcarpathian), Volyn, Rivne, Ternopil, Vinnytsia, Kyiv, Cherkasy, Kirovohrad (Kropyvnytsk), Mykolaiv, Poltava, and Zhytomyr regions, and in Kyiv City (iNaturalist, 2025–onward). Both parental species are widely distributed in Kharkiv Region. Shynder and Negrash (2021) reported that they observed *A.* × *ambiguum* in the surroundings of Balakliia town, but the precise locality is absent. Thus, *A.* × *ambiguum* is expected to be a more common hybrid in the region. In addition to *A.* × *ambiguum*, *A.* × *maassii* (M. Schultze) Rouy (*A. minus* × *A. nemorosum*) is known in the Ukrainian flora. This hybrid is much rarer because of the rarity of *A. nemorosum*. It was observed only in two localities (Vinnytsia and Zakarpattia (Transcarpathian) regions) (Onyshchenko et al., 2022; iNaturalist, 2025–onward). Both parental species of *A.* × *maassii* grow in Kharkiv Region, so their hybrid could be registered there in the future.

Representatives of *Salix* L. have a great potential for hybridization. According to the latest checklist of the flora of Kharkiv Region and other open sources (Gorelova, Alyokhin, 2002; iNaturalist, 2025–onward), at least thirteen species of this genus grow in the region. They all are able to form hybrids between each other. In the generalizing floristic publications on plant diversity of Kharkiv Region and local floras (Gorelova, Alyokhin, 2002; Zvyagintseva, 2015; Shynder, Negrash, 2021), there was mentioned at least one hybrid, *S.* × *fragilis* L. For a long time it was recognised as a species. However, in 2009 Belyaeva (2009) described a new species *S. euxina* and assumed the hybrid origin of *S.* × *fragilis* A. Kern. (Belyaeva, 2009). Obviously, in local floristic research, *S. fragilis* includes a complex of *S. euxina* and *S.* × *fragilis*. (*S. alba* × *S. euxina*). At least ten *Salix* sp. hybrids potentially could be observed in Kharkiv Region: *S.* × *eriophora* Borbás (*S. alba* × *S. triandra*), *S.* × *hermaphroditica* L. (*S. alba* × *S. euxina* × *S. pentandra*), *S.* × *holosericea* Willd. (*S. cinerea* × *S. viminalis*), *S.* × *hostii* A. Kern. (*S. caprea* × *S. viminalis*), *S.* × *mollissima* Hoffm. ex Elwert (*S. triandra* × *S. viminalis*), *S.* × *multinervis* Döll (*S. aurita* × *S. cinerea*), *S.* × *schumanniana* Seemen (*S. pentrandra* × *S. triandra*), *S.* × *speciosa* Host (*S. alba* × *S. euxina* × *S. triandra*), *S.* × *woloszczakii* Zalewski (*S. aurita* × *S. caprea* × *S. cinerea*). We observed individuals of *Salix* representatives similar to *S. cinerea* × *S. triandra* but this identification must be further confirmed.

This list of putatively occurring hybrids in Kharkiv Region is incomplete but contains the most credible ones.

Unresolved taxonomic and nomenclatural issues. Despite the long history of research on *Verbascum* hybrids, some taxonomic issues are still unresolved. Our research demonstrated that the hybrid *V. chaixii* × *V. lychnitis* occurs in Kharkiv Region at present, and it was recorded in the past (Naliwaiko, 1899). *V. chaixii* includes three accepted infraspecific taxa (subspecies): *V. chaixii* subsp. *austriacum* (Schott ex Roem. & Schult.) Hayek, *V. chaixii* subsp. *chaixii*, and *V. chaixii* subsp. *orientale* Hayek (POWO, 2025–onward). As reported by some authors (Gorelova, Alyokhin, 2002; Shynder, Negrash, 2021), the subspecies growing in Kharkiv Region is *V. chaixii* subsp. *austriacum*. However, in some Ukrainian publications (Opredelitel…, 1987; Gorelova, Alyokhin, 2002), *V. orientale* is recognized as a synonym of *V. chaixii* subsp. *austriacum*. During our field surveys, we observed some individuals that fit the description of *V. chaixii* subsp. *austriacus*, and some of them fit the characters of *V. chaixii* subsp. *orientale*.Both subspecies probably occur in Kharkiv Region. According to Art. H.5.1 of the *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (Turland et al., 2025), "If the postulated or known parent taxa are at unequal ranks, the appropriate rank of the nothotaxon is the lowest

of these ranks". Thus, the new nomencatural combinations should be validated following the *ICN*.

Another unresolved problem refers to the status of some names of *Salvia* hybrids. For instance, there seems to be no accepted name available for the hybrid *S. nemorosa* × *S. nutans*. Fedoronchuk (2022a) considers *S.* × *pendula* Vahl. as a hybrid that originated with participation of *S. nemorosa*. At the same time, he assumes that the second parental species could be *S. nutans* or *S. pratensis*. The last species can hardly be a parental species for *S.* × *pendula* because it has pendulate inflorescence. Such character indicates that at least one of the parental species must be *S. nutans*. Pobedimova (1954: 350–353) supposed that *S. pendula* could be a hybrid between *S. nutans* and *S. virgata* Jacq., according to its intermediate morphological features. At the same time, she revised specimens identified as *S. cernua* Czern. ex Des.-Shost., and concluded that there are no diagnostic characters sufficient for recognizing *S. cernua* as a species separate from *S. pendula*. The same conclusion she made for *S. cremenescensis* Besser, considering its differences as not so valuable for separating this species from *S. pendula*. Thus, Pobedimova (1954) synonymized *S. pendula*, *S. cernua*, and *S. cremenescensis*. All these taxa occurred in different places quite far from their putative parental species *S. virgata*, occurring in Southern Europe, the Balkans, Crimea, the Caucasus, and Middle Asia. Therefore, Pobedimova (1954) rejects the hypothesis that *S. pendula* has the hybrid origin. Kotov (1960) recognized *S. cernua* and *S. cremenescensis* as species and did not synonymized them with *S. pendula*, as well as *S. betonicifolia* Etl. At the same time, he suggested that if *S. cernua* is of hybrid origin, it is a result of hybridization between *S. tesquicola* Klokov & Pobed. (= *S. nemorosa* s. l.) and *S. nutans*. According to *POWO* (2025–onward), *S.* × *pendula* is considered to be a hybrid with the hybrid formula *S. nutans* × *S. virgata*. Meanwhile, *POWO* recognizes *S. betonicifolia*, *S. cernua*, and *S. cremenescensis* as the heterotypic synonyms of *S. nutans*. Based on our analysis of the references, *S. betonicifolia*, *S. cernua*, and *S. cremenescensis* cannot be regarded as synonyms of *S. nutans*, while *S.* × *pendula* is accepted as a separate entity. We conclude Fedoronchuk could be right and *S.* × *pendula* could be a hybrid between *S. nemorosa* and *S. nutans*. These taxa should be critically revised using molecular methods to clarify their status as accepted names, synonyms, and hybrids.

Some genera of *Asteraceae* are represented in our area by closely related species with intermediate overlapping characters, which leads to difficulties in their identification. The genus *Jacobaea* is among such groups. *Jacobaea andrzejowskyi* belongs to the group of related species known as *J. vulgaris* aggr. (Mosyakin, Shiyan, 2019). This poorly known taxon is believed to be a Pontic-Caspian endemic species (Tzvelev, 1986). Indeed, *J. andrzejowskyi* is currently accepted as a species (POWO, 2025–onward; Euro+Med..., 2025–onward; WFO, 2024–onward). Tzvelev (1986) noticed in the protologue the transitional morphology of the newly described species, apparently intermediate between *J. vulgaris* and *J. borysthenica*, and thus he suggested the hybrid origin of this taxon. In particular, *J. andrzejowskyi* has intermediate characteristics of the leaves between the two putative parental species and has pappi on its cypselae (the character of *J. vulgaris*). Mosyakin and Shiyan (2019) also reviewed the specimens identified as *J. andrzejowskyi* and concluded that some of them are quite similar to *J. vulgaris* subsp. *pannonica* Hodálová & Mered'a (Hodálová et al., 2015). To clarify the status of each taxon, further research is necessary, preferably using molecular methods. We considered *J. andrzejowskyi* in this article due to its possible hybrid origin and intermediate morphology between *J. vulgaris* and *J. borysthenica*.

Conclusions

This article is the first attempt to collect and generalize data about the hybrid plants occurring in the flora of Kharkiv Region. It unites the data about some new and rare hybrids of Eudicots. Totally, we reported the presence of 24 hybrids and one putative hybrid. Among them, there are seven hybrids new for the flora of Ukraine (*Arctium* × *neumanii*, *Centaurea diffusa* × *C. jacea*, *C. jacea* × *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*, *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida* × *C. phrygia* subsp. *pseudophrygia*, *Corydalis* × *hausmanii*, *Rubus* × *areschougii*, and *Verbascum* × *thapsi*) and six hybrids new for the flora of Kharkiv Region (*Arctium* × *cimbricum*, *Betula* × *aurata*, *Salix* × *reichardtii*, *Verbascum* × *brockmuellerii*, *V.* × *pseudolychnitis*, *Utricularia* × *neglecta*). Most of the recorded hybrids are spontaneous and are formed accidentally. Some genera (*Verbascum*, *Centaurea*, *Arctium*, etc.) demonstrate active hybridization processes in our region and in other parts of their geographic ranges.

Some revealed hybrids were formed with participation of species which are alien in the flora of Ukraine, e.g. *Centaurea diffusa* and *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*. Such hybrids should be recognized as adventive (alien, non-native) elements in the flora of Ukraine, as well as their parental species. Moreover, the effects of such newly formed hybrids on ecosystems and native species of the flora of Ukraine in general and Kharkiv Region in particular should be studied in more detail.

Acknowledgements

The authors are grateful to Dr. Denis Davydov, Dr. Natalia Shiyan, Ph.D. Olena Miskova (M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine), Dr. Petr Koutecký (University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic), Dr. Mario Klesczewski (CEN Occitanie, Montpellier, France), Vladyslav Siranskyi, Artem Rokytianskyi, Kateryna Nesterenko (V.N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, Ukraine), for their help in collecting and analyzing the specimens, their identifications and consultations. Also, we are grateful to Igor Pyshnyi for allowing us to use his photograph of *Psephellus carbonatus*. We are grateful to anonymous reviewers whose useful comments and recommendations much improved the present article. And finally, we are cordially grateful to the Armed Forces of Ukraine, to each defender who protects our country and all of us and gives us the possibility to live, work, and explore and protect our nature and biodiversity.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

This article includes Supplementary Material S1 (Figs. S1–S13) available as: ukrbotj82-04-345-S1.pdf (7,443 KB).

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interests.

ORCID

H.M. Bondarenko: https://orcid.org/0000-0001-9936-3482
Yu.G. Gamulya: https://orcid.org/0000-0002-7908-1995

REFERENCES

Ainouche M.L., Baumel A., Salmon A., Yannic G. 2004. Hybridization, polyploidy and speciation in *Spartina* (*Poaceae*). *New Phytologist*, 161: 165–172. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00926.x

Bánki O., Roskov Y., Döring M., Ower G., Hernández Robles D.R., Plata Corredor C.A., Stjernegaard Jeppesen T., Örn A., Pape T., Hobern D., Garnett S., Little H., DeWalt R.E., Miller J., Orrell T., Aalbu R., Abbott J., Aedo C., Aescht E. et al. 2025. *Catalogue of Life* (Version 2025-07-10). Catalogue of Life Foundation, Amsterdam, Netherlands. https://doi.org/10.48580/dgrrq

Belyaeva I. 2009. Nomenclature of *Salix fragilis* L. and a new species, *S. euxina* (*Salicaceae*). *Taxon*, 58(4): 1344–1348. https://doi.org/10.1002/tax.584021

Bezsmertna O.O., Peregrym M.M., Vasheka O.V. 2012. Genus *Asplenium* L. (*Aspleniaceae*) in the natural flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 69(4): 544–558. [Безсмертна О.О., Перегрим М.М., Вашека О.В. 2012. Рід *Asplenium* L. (*Aspleniaceae*) у природній флорі України. *Український ботанічний журнал*, 69(4): 544–558.]

Bobrov A.A., Volkova P.A., Kopylov-Guskov Yu.O., Mochalova O.M., Kravchuk A.E., Nekrasova D.M. 2022. Unknown sides of *Utricularia* (*Lentibulariaceae*) diversity in East Europe and North Asia or how hybridization explained old taxonomical puzzles. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 54: 125649. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125649

Bondarenko H.M., Gamulya Yu.G. 2025. *Centaurea nigrescens* (*Asteraceae*) in the flora of Ukraine: history of research and new data. *Chornomorski Botanical Journal*, 21(1): 82–93. [Бондаренко Г.М., Гамуля Ю.Г. 2025. *Centaurea nigrescens* (*Asteraceae*) у флорі України: історія досліджень та нові відомості. *Чорноморський ботанічний журнал*, 21(1): 82–93.] https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-1-6

Bleeker W., Schmitz U., Ristow M. 2007. Interspecific hybridisation between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity. *Biological Conservation*, 137(2): 248–253. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.02.004

Buhk C., Thielsch A. 2015. Hybridisation boosts the invasion of an alien species complex: Insights into future invasiveness. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(4): 274–283. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.05.001

Cayouette J., Catling P.M. 1992. Hybridization in the genus *Carex* with special reference to North America. *Botanical Review*, 58: 351–438. https://doi.org/10.1007/BF02858773

Chervona knyha Ukrayiny. Roslynnyi svit (*Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*). 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Ред. Я.П. Дідуха. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.]

Czerniajev B.M. [Czerniaëw B.M.] 1859. *Conspectus plantarum circa Charkoviam et in Ucraina sponta crescentium*. Charkow: Typografia Universitas, 90 pp. [Черняев В.М. 1859. *Конспект растений в окрестностях Харькова и в Украине*. Харьков: Университетская типография, 90 с.]

Davydov D.A., Gomlya L.M. 2021. Vascular plants of Poltava town territorial commune: an annotated checklist. *Biology & Ecology*, 7(1): 70–81. [Давидов Д.А., Гомля Л.М. 2021. Судинні рослини Полтавської міської територіальної громади: анотований перелік. *Біологія та екологія*, 7(1): 70–81.] https://doi.org/10.33989/2021.7.1.243453

Edger P.P., Soltis D.E., Yochioka Sh., Vallejo-Marin M., Shimizu-Inatsugi R., Shimizu K.K., Salmon A., Hiscock S., Ainouche M., Soltis P.S. 2025. Natural neopolyploids: a stimulus for novel research. *New Phytologist*, 246(1): 78–93. https://doi.org/10.1111/nph.20437

Euro+Med PlantBase. 2005–onward. *The information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*. Available at: https://www.emplantbase.org/home.html (Accessed 13 December 2024).

Fedoronchuk M.M. 2022a. Ukrainian flora checklist. 1: family *Lamiaceae* (*Lamiales*, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal*, 18(1): 5–27. [Федорончук М.М. 2022a. Чекліст флори України. 1: родина *Lamiaceae* (*Lamiales*, Angiosperms). *Чорноморський ботанічний журнал*, 18(1): 5–27.] https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-1-1

Fedoronchuk M.M. 2022b. Ukrainian flora checklist. 4: family *Rosaceae* (*Rosales*, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal*, 18(4): 305–349 [Федорончук М.М. 2022b. Чекліст флори України. 4: родина *Rosaceae* (*Rosales*, Angiosperms). *Чорноморський ботанічний журнал*, 18(4): 305–349.] https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-4-1

Fedoronchuk M.M. 2023a. Ukrainian flora checklist. 6: family *Crassulaceae*, *Grossulariaceae*, *Haloragaceae*, *Saxifragaceae* (*Saxifragales*, Angiosperms), and *Convolvulaceae* (incl. *Cuscutaceae*), *Solanaceae* (*Solanales*, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal*, 19(2): 141–168. [Федорончук М.М. 2023a. Чекліст флори України. 6: Родини *Crassulaceae*, *Grossulariaceae*, *Haloragaceae*, *Saxifragaceae* (*Saxifragales*, Angiosperms) та *Convolvulaceae* (incl. *Cuscutaceae*), *Solanaceae* (*Solanales*, Angiosperms). *Чорноморський ботанічний журнал*, 19(2): 141–168.] https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-2-1

Fedoronchuk M.M. 2023b. Ukrainian flora checklist. 7: family *Caprifoliaceae* s. l. (incl. *Dipsacaceae*, *Linnaeaceae*, *Valerianaceae*), *Viburnaceae* s. l. (incl. *Adoxaceae*, *Sambucaceae*) (*Dipsacales*, Angiosperms), and *Lythraceae* (incl. *Punicaceae*, *Trapaceae*), *Onagraceae*, *Myrtaceae* (*Myrtales*, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal*, 19(3): 243–271. [Федорончук М.М. 2023b. Чекліст флори України. 7: родини *Caprifoliaceae* s. l. (incl. *Dipsacaceae*, *Linnaeaceae*, *Valerianaceae*), *Viburnaceae* s. l. (incl. *Adoxaceae*, *Sambucaceae*) (*Dipsacales*, Angiosperms) та *Lythraceae* (incl. *Punicaceae*, *Trapaceae*), *Onagraceae*, *Myrtaceae* (*Myrtales*, Angiosperms). *Чорноморський ботанічний журнал*, 19(3): 243–271.] https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-3-1

Fedoronchuk M.M. 2024. Ukrainian flora checklist. 9: families *Cistaceae*, *Malvaceae* (incl. *Tiliaceae*) and *Thymelaeaceae* (*Malvales*, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal*, 20(1): 5–18. [Федорончук М.М. 2024. Чекліст флори України. 9: родини *Cistaceae*, *Malvaceae* (incl. *Tiliaceae*) та *Thymelaeaceae* (*Malvales*, Angiosperms). *Чорноморський ботанічний журнал*, 20(1): 5–18.] https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-1

Feliner G.N., Criado Ruiz D.C., Álvarez I., Villa-Machío I. 2023. The puzzle of plant hybridisation: a high propensity to hybridise but few hybrid zones reported. *Heredity*, 131(5): 307–315. https://doi.org/10.1038/s41437-023-00654-1

Fodor S.S. 1974. *Flora Zakarpattia*. Lviv: Vyshcha Shkola, 208 pp. [Фодор С.С. 1974. *Флора Закарпаття*. Львів: Вища школа, 208 с.]

Flora URSR (Flora RSS Ucrainicae). 1938–1965. Vols 1–12. Kyiv: Publisher of the Academy of Sciences of Ukrainian SSR. [*Флора УРСР*. 1938–1965. Т. 1–12. Київ: Видавництво Академії наук Української РСР.]

GBIF. 2025–onward. *The Global Biodiversity Information Facility*. Available from: https://www.gbif.org (Accessed 24 February 2025).

Gorelova L.N., Alyokhin A.A. 2002. *Rastitel'ny pokrov Kharkovshchiny: Ocherk rastitel'nosti, voprosy okhrany, annotirovannyi spisok sosudistykh rasteniy*. Kharkov: Publisher of V.N. Karazin Kharkiv National University, 231 pp. [Горелова Л.Н., Алехин А.А. 2002. *Растительный покров Харьковщины: Очерк растительности, вопросы охрани, аннотированный список сосудистых растений*. Харьков: Издательство Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина, 231 с.]

Hodálová I., Mereďa P., Kučera J. 2015. Origin and systematic position of *Jacobaea vulgaris* (*Asteraceae*) octoploids: genetic and morphological evidence. *Plant Systematics and Evolution*, 301: 1517–1541. https://doi.org/10.1007/s00606-014-1163-0

Hovick S.M., Whitney K.D. 2014. Hybridisation is associated with increased fecundity and size in invasive taxa: meta-analytic support for the hybridisation-invasion hypothesis. *Ecology Letters*, 17(11): 1464–1477. https://doi.org/10.1111/ele.12355

Iakushenko D.M., Orlov O.O. 2015. New records of *Utricularia australis* (*Lentibulariaceae*) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 72(5): 468–473. https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.05.468

iNaturalist. 2025–onward. Available at: www.inaturalist.org/ (Accessed 1 April 2025).

Kerner A. 1860. *Niederösterreichische Weiden*. Wien: Druck von Carl Ueberreuter, 160 pp. https://doi.org/10.5962/bhl.title.15620

Klesczewski M., Maciuga N., Giardi L., Davydov D.A., Allain P., Lecompte C. 2024. Molènes hybrides de France, 13 — *Verbascum* × *schiedeanum* Koch (*V. lychnitis* L. × *V. nigrum* L.). *Carnets Botaniques*, 196: 1–23. https://doi.org/10.34971/HC3H-7Y25

Klokov M.V. 1963. *Heterolophus*. In: *Flora SSSR*. Vol. 28. Eds B.K. Shishkin, E.G. Bobrov, S.K. Cherepanov. Moscow; Leningrad: Publisher of Academy of Science URSR, pp. 463–472. [Клоков М.В. 1963. *Heterolophus*. В кн.: *Флора СССР*. Т. 28. Ред. Б.К. Шишкин, Е.Г. Бобров, С.К. Черепанов. Москва; Ленинград: Издательство Академии наук СССР, с. 463–472.]

Kotov M.I. 1960. *Verbascum*. In: *Flora URSR*. Vol. 9. Ed. M.I. Kotov. Kyiv: Publisher of the Academy of Sciences of Ukrainian SSR, pp. 407–431. [Котов М.І. 1960. *Verbascum*. В кн.: *Флора УРСР*. Т. 9. Ред. М.І. Котов. Київ: Видавництво Академії наук Української РСР, с. 407–431.]

Koutecký P., Badurová T., Štech M, Košnar J., Karásek J. 2011. Hybridization between diploid *Centaurea pseudophrygia* and tetraploid *C. jacea* (*Asteraceae*): the role of mixed pollination, unreduced gametes, and mentor effects. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104: 93–106. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01707.x

Lawrenko E.M. 1923. *Centaurea orientalis* × *Scabiosa* in Rossia australi. *Notulae systematicae ex Herbario Horti Botanici Petropolitani*, 6(5): 33–38. [Лавренко Е.М. 1923. Гибрид *Centaurea orientalis* × *Scabiosa* в южной России. *Ботанические материалы Гербария Главного Ботанического Сада РСФСР*, 6(5): 33–38.]

Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany, xxiv + 345 pp.

Mosyakin S.L., Shiyan N.M. 2019. Nomenclatural and taxonomic notes on *Jacobaea borysthenica* (*Asteraceae*) and some related taxa. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(6): 473–485. https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.06.473

Moysiyenko I. 2023. *Checklist of vascular plants of the National Nature Park "Kamianska Sich" (Kherson region, Ukraine)*. Version 1.2. Kherson State University. Dataset https://doi.org/10.15468/725mp2 (Accessed 24 March 2025).

Moysiyenko I., Sudnik-Wójcikowska B., Dembicz I., Zachwatowicz M., Skobel N. 2023. *Flora of kurgans in the "Wild Fields" (Ukraine)*. Version 1.3. Kherson State University. Dataset https://doi.org/10.15468/x4drnu (Accessed 24 March 2025).

Naliwaiko P.N. 1899. Catalogus plantarum sponte nascentium, quas annis 1891–1897 circa Charkowiam collegit. *Travaux de la Société des naturalistes à l'Université Impériale de Kharkow*, 33: 83–232. [Наливайко П.Н. 1899. Список дикорастущих и одичалых цветковых и высших споровых растений, собранных в г. Харькове и его окрестностях в 1891–1897 гг. *Труды общества испытателей природы при Харьковском университете*, 33: 83–232.]

Noé N. 2024. *GBIF Occurences. QGIS GBIF API*. Available at: https://github.com/BelgianBiodiversityPlatform/qgis-gbif-api (Accessed 14 October 2024).

Olshanskyi I. 2023. Hybrids of monocots in the flora of Ukraine: Preliminary synopsis. *Biosystems Diversity*, 31(4): 420–427. https://doi.org/10.15421/012350

Onyshchenko V.A., Mosyakin S.L., Korotchenko I.A., Danylyk I.M., Burlaka M.D., Fedoronchuk M.M., Chorney I.I., Kish R.Ya., Olshanskyi I.H., Shiyan N.M., Zhygalova S.L., Tymchenko I.A., Kolomiychuk V.P., Novikov A.V., Boiko G.V., Shevera M.V., Protopopova V.V. 2022. *IUCN Red List categories of vascular plant species of the Ukrainian flora*. Ed. V.A. Onyshchenko. Kyiv: FOP Huliaeva V.M., 198 pp.

Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy. 1987. Eds Yu.N. Prokudin, D.N. Dobrochayeva, B.V. Zaverukha, V.I. Chopik, V.V. Protopopova, L.I. Kritskaya. Kyiv: Naukova Dumka, 548 pp. [*Определитель высших растений Украины*. 1987. Ред. Ю.Н. Прокудин, Д.Н. Доброчаева, Б.В. Заверуха, В.И. Чопик, В.В. Протопопова, Л.И. Крицкая. Киев: Наукова думка, 548 с.]

Peregrym M.Мю, Didukh Ya.P. 2014. *Asplenium* × *heufleri* and *Woodsia alpina* on the Donetsk Upland. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(1): 50–52. [Перегрим М.М., Дідух Я.П. 2014. *Asplenium* × *heufleri* і *Woodsia alpina* на Донецькому кряжі. *Український ботанічний журнал*, 71(1): 50–52.] https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.01.050

Peregrym M.M., Kuzemko A.A. 2010. New infragenic hybrid in the flora of Ukraine × *Dactylocamptis uechtritziana* (Hausskn.) M. Peregrym et Kuzemko, comb. nov. (*Orchidaceae*). *Ukrainian Botanical Journal*, 67(5): 655–662. [Перегрим М.М., Куземко А.А. 2010. Новий для флори України міжродовий гібрид × *Dactylocamptis uechtritziana* (Hausskn.) M. Peregrym et Kuzemko, comb. nov. (*Orchidaceae*). *Український ботанічний журнал*, 67(5): 655–662.]

Peregrym M., Koopman J. 2023. *Carex* × *takhtadjanii* (*Carex diluta* × *C. distans*; *Cyperaceae*), a new hybrid for the flora of Ukraine. *Hacquetia*, 22(1): 1–6. https://doi.org/10.2478/hacq-2022-0011

Pobedimova E.G. 1954. *Salvia*. In: *Flora SSSR*. Vol. 21. Ed. B.K. Shishkin. Moscow; Leningrad: Publisher of Academy of Science URSR, pp. 350–353. [Победимова Е.Г. 1954. *Salvia*. В кн.: *Флора СССР*. Т. 21. Ред.: Б.К. Шишкин. Москва; Ленинград: Издательство Академии наук СССР, с. 350–353.]

POWO. 2025–onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: https://powo.science.kew.org/ (Accessed 30 March 2025).

QGIS. 2024–onward. *QGIS Home Page*. Available at: https://qgis.org/en/site/ (Accessed 14 October 2024).

Ruhsam M., Jacobs T., Watson K., Hollingsworth P.M. 2014. Is hybridisation a threat to *Rumex aquaticus* in Britain? *Plant Ecology & Diversity*, 8(4): 465–474. https://doi.org/10.1080/17550874.2014.941956

Schmalhausen I. 1895. *Flora of Middle and Southern Russia, Crimea, and Northern Caucasus*. Vol. 1. Kyiv: Izdatelstvo Kievskogo universiteta, 468 pp. [Шмальгаузен И. 1895. *Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа*. Т. 1. Киев: Издательство Киевского университета, 468 с.]

Schmalhausen I. 1897. *Flora of Central and Southern Russia, Crimea and the North Caucasus*. Vol. 2. Kyiv: Izdatelstvo Kievskogo universiteta, xvi + 752 pp. [Шмальгаузен И. 1897. *Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа*. Т. 2. Киев: Издательство Киевского университета, xvi + 752 с.]

Shynder O.I., Davydov D.A., Olshanskyi I.G., Levon A.F., Nesyn Yu.D. 2024. New floristic records in Kyiv City and its environs. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(2): 100–144. [Шиндер О.І., Давидов Д.А., Ольшанський І.Г., Левон А.Ф., Несин Ю.Д. 2024. Нові флористичні знахідки у Києві та на його околицях. *Український ботанічний журнал*, 81(2): 100–144]. https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.02.100

Shynder O., Negrash J. 2021. Checklist of the flora of the vicinity of Balakliya (Kharkiv Region, Ukraine): native and alien taxa, distribution of rare plants, new findings. *Plant Introduction*, 89/90: 13–71. https://doi.org/10.46341/PI2020043

Širajefv G., Lavrenko E. 1926. *Conspectus criticus florae provinceae Charkoviensis.* Pars 1. *Pteridophyta et Monocotyledones.* Brunae [Brno], 103 pp.

Stace C.A., Preston C.D., Pearman D.A. 2015. *Hybrid flora of the British Isles*. Bristol: Botanical Society of Britain & Ireland, 510 pp.

Tarieiev A., Olshanskyi I., Gailing O., Krutovsky K. 2019. Taxonomy of dark- and white-barked birches related to *Betula pendula* and *B. pubescens* (*Betulaceae*) in Ukraine based on both morphological traits and DNA markers. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 191: 142–154. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz031

Tausch I.F. 1823. *Hortus canalius, seu, Plantarum rariorum quae in Horto Botanico illustrissimi, ac excellentissimi Josephi Malabaila comitis de Canal coluntur, Icones et Descriptiones*. Pragae [Prague/Praha]: Ex typo- et litho-graphia Theophili Haase. https://doi.org/10.5962/bhl.title.149853

Tomych M.V., Derzhypilskyi L.M. 2019. Znakhidky roslyn, zanesenykh do Chervonoi knyhy Ukrainy, v NPP Hutsulshchyna. In: *Znakhidky roslyn ta hrybiv Chervonoi khyhy ta Bernskoi konventsii (Resolutsiia 6).* T. 1. Ed. A.A. Kuzemko. Kyiv, Chernivtsi: Druk Art, pp. 353–357. [Томич М.В., Дердипільский Л.М. 2019. Знахідки рослин, занесених до Червоної книги України, в НПП "Гуцульщина". У зб.: *Знахідки рослин та грибів Червоної книги та Бернської конференції (Резолюція 6).* Т. 1. Ред. А.А. Куземко. Київ, Чернівці: Друк Арт, с. 353–357.]

Thompson J.D., Gauthier P., Papuga G., Pons V., Debussche M., Farris E. 2018. The conservation significance of natural hybridisation in Mediterranean plants: from a case study on *Cyclamen* (*Primulaceae*) to a general perspective. *Plant Biology*, 20: 128–138. https://doi.org/10.1111/plb.12595

Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Gandhi K.N., Gravendyck J., Greuter W., Hawksworth D. L., Herendeen P.S., Klopper R.R., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., May T.W., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F., Zamora Señoret J.C. 2025. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Madrid Code)*. Chicago, USA: University of Chicago Press. [*Regnum Vegetabile*, vol. 162]. http://dx.doi.org/10.7208/chicago/9780226839479.001.0001

Tzvelev N.N. 1994. *Achillea*. In: *Flora partis Europaeae URSS*. T. 9. Ed. N.N. Tzvelev. St.-Petersburg: Nauka, pp. 117–127. [Цвелев Н.Н. 1994. *Achillea*. В кн.: *Флора Европейской части СССР.* Т. 9. Н.Н. Цвелев. Санкт-Петербург: Наука, с. 121–122.]

Tzvelev N.N. 1985. Notae de speciebus nonnullis florae partis Europaeae URSS. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*, 22: 266–277. [Цвелев Н.Н. 1985. Заметки о некоторых видах Европейской части СССР. *Новости систематики высших растений*, 22: 266–277.]

Tzvelev N.N. 1986. De plantarum speciebus nonnulis pro parte Europaea URSS novis et raris. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*, 23: 254–263. [Цвелев Н.Н. 1986. О некоторых новых и редких видах растений европейской части СССР. *Новости систематики высших растений*, 23: 254–263.]

UkrBIN. 2025–onward. *UkrBIN: Ukrainian Biodiversity Information Network [public project & web application]*. Available at: https://www.ukrbin.com (Accessed 20 January 2025).

Waldstein F.C., Kitaibel P. 1805. *Descriptiones at icones plantarum rariorum Hungariae.* Vol. 2. Viennae [Vienna / Wien]: Typis Matthiae Andreae Schmidt, Universit. Typogr., xxxii + 105–221 + tab. 101–200. Availalable at: https://bibdigital.rjb.csic.es/records/item/11189-descriptiones-et-icones-plantarum-rariorum-hungariae-vol-2

WFO. 2024–onward. *World Flora Online.* Availalable at: https://www.worldfloraonline.org/ (Accessed 14 October 2024).

Wissemann V. 2005. Evolution by hybridisation. The influence of reticulate evolution on biosymmetrical patterns and processes in plants. *Theory in Biosciences*, 123: 223–233. https://doi.org/10.1016/j.thbio.2004.09.003

Wong E.L., Hiscock S.J., Filatov D. 2022. The role of interspecific hybridisation in adaptation and speciation: Insights from studies in *Senecio*. *Frontiers in Plant Science*, 13: 907363. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.907363

Yena A.V. 2012. *Spontaneous Flora of the Crimean Peninsula*. Simferopol: N. Orianda, 232 pp. [Ена А.В. 2012. *Природная флора Крымского полуострова*. Симферополь: Н. Ориана, 232 с.]

Zvyagintseva K.O. 2015. *An annotated checklist of the urban flora of Kharkiv*. Kharkiv: V.N. Karazin Kharkiv National University, 96 pp.

Нові та рідкісні гібриди справжніх дводольних рослин у флорі Харківської області (Україна)

Г.М. БОНДАРЕНКО, Ю.Г. ГАМУЛЯ
Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна,
Площа Свободи 4, Харків 61022, Україна

Реферат. У статті наведено дані про малопоширені та нові гібриди справжніх дводольних рослин, що були зареєстровані в Харківській області. Загалом зафіксовано, описано та проілюстровано 25 гібридів. Анотований список містить дані про їхнє поширення, екологію, морфологію та інформацію про виявлені місцезнаходження. Робота базується на результатах власних польових досліджень, аналізі відкритих баз даних з біорізноманіття, літературних джерел та ревізії гербарних колекцій Національного гербарію України (KW) та Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (CWU). Під час польових досліджень нами виявлено 7 нових для України гібридів (*Arctium* × *neumanii*, *Centaurea diffusa* × *C. jacea*, *C. jacea* × *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*, *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida* × *C. phrygia* subsp. *pseudophrygia*, *Corydalis* × *hausmanii*, *Rubus* × *areschougii*, *Verbascum* × *thapsi*) та 6 гібридів, нових для Харківської області (*Arctium* × *cimbricum*, *Betula* × *aurata*, *Salix* × *reichardtii*, *Verbascum* × *brockmuellerii*, *V.* × *pseudolychnitis*, *Utricularia* × *neglecta*). Зареєстровано гібриди, які виникли за участю чужорідних рослин (*Centaurea diffusa* та *C. nigrescens* subsp. *pinnatifida*). Обговорюються потенційні знахідки інших гібридів дводольних рослин у флорі Харківської області в майбутньому.

Ключові слова: біорізноманіття, гібридизація, екологія, морфологія, нові види, хорологія, чужорідні види

VEGETATION SCIENCE, ECOLOGY AND CONSERVATION
ГЕОБОТАНІКА, ЕКОЛОГІЯ, ОХОРОНА РОСЛИННОГО СВІТУ

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.367
RESEARCH ARTICLE

Еколого-флористичний аналіз впливу розбудови польових фортифікацій на лісові фітосистеми

Іван І. МОЙСІЄНКО [1,2,3], Яків П. ДІДУХ [2], Людмила В. ЗАВ'ЯЛОВА [2], Оксана О. КУЧЕР [2*], Віктор В. ШАПОВАЛ [3], Ольга О. ЧУСОВА [2], Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ [1,2,3], Юлія А. ГРАД [1], Ніна В. ДИРЕНКО [3]

[1] Херсонський державний університет,
вул. Шевченка 14, Івано-Франківськ 76018, Україна
[2] Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна
[3] Біосферний заповідник "Асканія-Нова" імені Ф.Е. Фальц-Фейна НААН,
вул. Паркова 15, селище Асканія-Нова 75230, Каховський р-н, Херсонська обл., Україна

* Автор для листування: *kucher.oksana29@gmail.com*

Реферат. Лісові екосистеми в Україні зазнають руйнівного впливу бойових дій після вторгнення російської армії, зокрема внаслідок розбудови польових фортифікацій. Досліджено флористичний склад, специфіку зміни та кореляційні зв'язки показників екофакторів рослинних угруповань 20 тупикових окопів для броньованої військової техніки (по 10 у сосновому і дубовому лісах). За флористичним складом у сосновому лісі найбільше схожі угруповання котлованів окопів і контрольних лісових ділянок, у дубовому — відвалів окопів і контрольних ділянок. Угруповання порушених лісових ділянок загалом (котлованів і відвалів окопів між собою в обох лісах) також досить подібні за цим показником. На третій рік після пошкодження на порушених ділянках апофітизація переважає над адвентизацією, що свідчить про позитивні тенденції у відновленні рослинності. Синфітоіндикаційний аналіз показав, що угруповання, які формуються на відвалах окопів за більшістю екологічних показників ближчі між собою, ніж з угрупованнями відповідних контрольних лісових ділянок у обох типах лісів, що підтверджує масштабність трансформації природних екосистем. Пошкоджені лісові екосистеми потребуватимуть тривалого відновлення до вихідного стану.

Ключові слова: адвентизація, біорізноманіття, геоботанічні описи, рослинний покрив, синантропізація, синфітоіндикація, фортифікації

Вступ

Російська збройна агресія проти України завдає небаченої шкоди природі. Одним із руйнівних видів негативного впливу війни на рослинний покрив є будівництво різних типів

ARTICLE HISTORY. Submitted 27 April 2025. Revised 24 July 2025. Published 31 August 2025

CITATION. Moysiyenko I.I., Didukh Ya.P., Zavialova L.V., Kucher O.O., Shapoval V.V., Chusova O.O., Khodosovtsev O.Ye., Hrad Yu.A., Dyrenko N.V. 2025. Ecological-floristic analysis of the impact of field fortification constructions on forest phytosystems. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(4): 367–383. [In Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.367

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025

This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

фортифікацій. Навіть поодинокі порушення супроводжуються фрагментацією рослинного покриву та пошкодженням ґрунтового покриву, переміщенням значних об'ємів ґрунту, а численні, із застосуванням інженерної техніки, — ще й материнської породи та поверхневих відкладів геологічних пластів. Наслідками облаштування фортифікаційних споруд є не лише порушення, але й пряме локальне знищення ґрунтів і біорізноманіття. Будівництво мереж фортифікацій завдає найбільшої шкоди природним ділянкам: схилам терас річок і балок, узбережжям водойм (озер, морів та ін.), лісовим масивам, лукам, степам тощо. Негативний вплив фортифікаційного будівництва на лісові екосистеми, як і на інші природні території, — це не лише прямі наслідки, зумовлені пошкодженням або знищенням, а ще й незворотні зміни, які відбудуться із цими екосистемами. Завдана шкода спричиняє трансформацію флористичного складу та структури рослинності, зміну екологічних і мікрокліматичних особливостей лісових угруповань.

Особливо суттєвого багатопланового впливу війни ліси України зазнають там, де відбулися або відбуваються бої. Лісові масиви та лісосмуги часто є місцями безпосередніх бойових зіткнень, розбудови ліній оборони або прихистком для військових, унаслідок чого відбувається часткове або повне знищення лісових екосистем. Дослідження впливу війни на лісові екосистеми в Україні розпочалися у 2014 р., проте в другій половині 2022 р., коли певна частина заліснених територій була деокупована, значно активізувалися та масштабувалися. Найбільш вивченим на сьогодні є вплив пожеж (Kuzyk, Tovarianskyi, 2023; Kasyanov et al., 2024; https://epl.org.ua/wp-content/uploads/2023/08/Vplyv-vijny-na-lisy_21-08-2023_clean.pdf; https://uwecworkgroup.info/flames-of-war-how-ukraine-lost-over-1000-square-kilometers-of-forest/). Серед інших видів впливу війни на лісові екосистеми досліджують також вирубування дерев (https://uwecworkgroup.info/wars-invisible-consequences-for-ukrainian-forests/), забруднення вибухонебезпечними предметами та екологічно обґрунтоване лісоуправління такими територіями в повоєнний час (Zibtsev et al., 2022), рівень порушеності лісів (Matsala et al., 2024). Оцінюють втрати лісу на природоохоронних територіях Смарагдової мережі Луганської обл. (Shumilo et al., 2023), вплив війни на заповідні об'єкти (Shumilo et al., 2023; Kletionkin, 2024; Kolomiychuk, Vyshnevskiy, 2024; Kolomiychuk, Zymaroieva, 2024; Kvarta, 2024; Smagol et al., 2024), шкоду, заподіяну лісозахисним насадженням (Matsala et al., 2025), збитки, завдані лісовим екосистемам внаслідок їхнього знищення та пошкодження (Didukh et al., 2025). Вивчають відновлення рослинного покриву після спричинених війною пожеж (Zymaroieva et al., 2023), прямого впливу воєнних дій, включно з територіями об'єктів природно-заповідного фонду України (Kolomiychuk, Zymaroieva, 2024; Zavialova et al., 2024), формування лісових біотопів на місці колишнього Каховського водосховища (Didukh et al., 2024; Kuzemko et al., 2024; Prylutskyi et al., 2024), наслідки впливу війни для глобального зростання емісії карбону (Sasmoko et al., 2023) та для розвитку лісової галузі загалом (Myroniuk et al., 2024).

Унаслідок широкомасштабного вторгнення російських військ у лютому — березні 2022 р. лісові масиви Київської області зазнали значних порушень. Незважаючи на короткотривалість окупації, перебування російської армії завдало суттєвої шкоди довкіллю, включно з лісовими екосистемами. Зокрема, на території Клавдієвського лісництва ДП "Клавдієвська лісова науково-дослідна станція" зафіксовані сотні польових фортифікаційних споруд, облаштованих російськими військовими 76-ї гвардійської десантно-штурмової дивізії ("Псковська десантна дивізія", військова частина № 07264). Серед цих фортифікацій найбільше відкритих споруд: окопів, траншей та ходів сполучення, щілин, укриттів для техніки, бліндажів.

Станом на 2024 р. точна кількість і загальна площа таких об'єктів невідомі, оскільки значна частина території лісництва досі замінована і недоступна для повного обстеження. Відповідно, головною метою нашого дослідження була не оцінка масштабів цього впливу, а відпрацювання методики його аналізу та безпосередньо встановлення наслідків облаштування фортифікацій для біотопів листяних (дубових) і хвойних (соснових) лісів, зокрема виявлення змін ценотичної структури, флористичного складу та видового багатства, екологічних показників рослинних угруповань на модельних ділянках.

Матеріали та методи

Для з'ясування впливу облаштування польових фортифікацій на рослинний покрив лісових фітосистем було проведено дослідження лісів Клавдієвського лісництва ДП "Клавдієвська лісова науково-дослідна станція" в серпні — листопаді 2024 р. Модельними територіями для вивчення було обрано виділи соснового (30-й квартал, 8 виділ площею 8,1 га та 9 виділ площею 7 га) і дубового (20-й квартал, 9 виділ площею 14,6 га) лісів, які характеризуються значною кількістю пошкоджень відповідного типу. Сосновий ліс у досліджених виділах представлений штучними насадженнями *Pinus sylvestris* L. За даними лісовпорядкування на 2014 р. у 8-му виділі ці штучні насадження мали наступні характеристики: вік 63 роки (на 2024 р. — 73 роки, відповідно), висота 23,6 м, діаметр стовбурів 29 см, породний склад: *Pinus sylvestris* — 5, *Betula pendula* Roth — 5, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. +, *Quercus robur* L. +, запас деревини — 295 м^3/га. Подібні характеристики властиві також основним насадженням 9-го виділу: вік 64 роки (тепер 74), висота 22,6 м, діаметр стовбурів 28,2 см, породний склад: *Pinus sylvestris* — 7, *Betula pendula* — 3, *Populus tremula* L. +, *Quercus robur* +, запас деревини — 302 м^3/га. На модельній території дубового лісу, за даними лісовпорядкування на 2014 р., вік *Quercus robur* становив 113 років (тепер 123, відповідно), висота 26,2 м, діаметр стовбурів 36,4 см, породний склад: *Quercus robur* — 8, *Betula pendula* — 2, *Pinus sylvestris* +, *Populus tremula* +, запас деревини — 447 м^3/га.

Польові дослідження проведено на доступній (безпечній) території лісництва із розбудованою російськими військовими протягом лютого — березня 2022 р. розгалуженою мережею різних типів польових фортифікацій. Відповідно до візуального обстеження фортифікацій за кількістю і загальною площею серед них переважають тупикові окопи для броньованої військової техніки (танків, БТР, БМП), оригінальна схема яких опублікована раніше (Didukh et al., 2025). На відміну від інших фортифікаційних споруд (окопів, бліндажів, укриттів різного типу тощо) окопи для броньованої військової техніки досить великі та здебільшого однакові за розмірами (рис. 5). Усього нами було досліджено 20 таких споруд: по 10 у сосновому і дубовому лісах, де зроблено 60 геоботанічних описів. Із них по 10 геоботанічних описів здійснено в котлованах окопів без включення апарелі, по 10 — на відвалах окопів додатково не укріплених по периметру котловану, та по 10 — на контрольних ділянках. Вільні від фортифікацій та непошкоджені в інший спосіб ділянки лісу, здебільшого розташовані між дослідженими окопами або поряд із ними, орієнтовною площею 50 м^2 (загалом відповідає площі одного окопу), було обрано як контрольні для порівняння видового складу рослинних угруповань із рослинним покривом, що формується на окопах. З метою ідентифікації лісових рослинних угруповань також було виконано 14 геоботанічних описів на ділянках лісу без антропогенних порушень площею 625 м^2 (стандартна для вивчення лісових екосистем). Загалом було зроблено 74 геоботанічних описи та виділено шість типів модельних ділянок: PF — контрольні ділянки соснового лісу, PV — відвали окопів у сосновому лісі, PT — котловани окопів у сосновому лісі, QF — контрольні ділянки дубового лісу, QV — відвали окопів у дубовому лісі, QT — котловани окопів у дубовому лісі.

Камеральна обробка матеріалів польових досліджень включала створення геоботанічної бази даних у програмі TURBOVEG (Hennekens, Schaminée, 2001) та її опрацювання за допомогою модифікованої версії алгоритму TWISPAN, програми JUICE (Tichý, 2002). За результатами опрацювання даних було розроблено класифікаційну схему рослинності. На основі базового статистичного аналізу в програмі STATISTICA 6.0. та за методикою синфітоіндикації (Didukh, 2011; Didukh, Budzhak, 2020) було розраховано показники провідних екофакторів (середні бальні значення та стандартне відхилення). Візуалізацію даних екологічного аналізу проведено за допомогою пакетів vegan v. 2.6-4 (Oksanen, 2022) і ggplot2 (Wickham, 2016) мовою програмування R у додатку R-studio (https://www.R-project.org/). Для визначення ступеня антропогенної трансформації досліджених лісових екосистем проведено фракційний аналіз видового складу рослин за В.В. Протопоповою (Protopopova, 1991) та обраховано індекси синантропізації, апофітизації та антропофітизації, запропоновані B. Jackowiak (1990). Флористичну подібність рослинних угруповань досліджених модельних ділянок встановлено за допомогою обчислення коефіцієнта Стьюдента та побудови

на його основі кореляційної матриці згідно з традиційними підходами до статистичного аналізу (Biostatystyka…, 2023). Латинські назви видів судинних рослин та мохоподібних наведені за Д.С. Винокуровим зі співавторами (Vynokurov et al., 2025).

Результати та обговорення

Характеристика рослинного покриву

У сосновому лісовому масиві із досить щільною мережею фортифікаційних об'єктів чітко простежуються ряди *Pinus sylvestris*, що підтверджує штучне походження цього насадження. Крім *P. sylvestris* (0,7–0,9), який домінує, у складі деревостану відмічені *Betula pendula*, *Malus sylvestris* (L.) Mill., *Populus tremula*, *Pyrus communis* L., *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia* L., *Acer pseudoplatanus* L., а також чужорідні рослини *Padus serotina* (Ehrh.) Borkh. та *Quercus rubra* L. Найімовірніше *A. pseudoplatanus* підсаджували до *P. sylvestris*, оскільки на Київському Поліссі в природних соснових лісах він не росте. Інші види дерев, окрім *B. pendula*, представлені підростом або формують третій чи другий деревні яруси. Чагарниковий ярус розвинений слабко, представлений *Frangula alnus* Mill., *Rosa villosa* L., *Rubus nessensis* W. Hall, *Sambucus racemosa* L., а також чужорідним видом *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. Незважаючи на штучне походження, ці соснові ліси можна ідентифікувати як ас. *Vaccinio-Pinetum* (*Pinion sylvestris*, *Vaccinio-Pinetea*). Видовий склад відносно бідний, проте наявні типові бореальні елементи: *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idea* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn s. l., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Lycopodium clavatum* L., *Viola reichenbachiana* Jord. ex Boreau тощо. У складі досліджених соснових насаджень відмічені два рідкісні види судинних рослин, що охороняються в Київській обл. на регіональному рівні (*Lycopodium clavatum* та *Digitalis grandiflora* Mill.).

Стиглий дубовий ліс представлений ас. *Betonico-Quercetum* (*Quercion roboris*). Крім *Quercus robur* у деревостані відмічені *Acer platanoides* L., *Betula pendula*, *Cerasus avium* (L.) Moench, *Malus sylvestris*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Pyrus communis*, *Sorbus aucuparia*, а також чужорідний вид *Padus serotina*. Чагарниковий ярус розріджений, сформований *Cornus sanguinea* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *C. rhipidophylla* Gand., *Euonymus verrucosus* Scop., *Frangula alnus*, *Sambucus racemosa* та *Viburnum opulus* L. Ліс характеризується високим флористичним різноманіттям (у геоботанічному описі понад 50 видів), у його складі відмічені такі властиві світлим дібровам види рослин, як *Allium senescens* subsp. *montanum* (Fr.) Holub, *Anthericum ramosum* L., *Asperula cynanchica* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *Betonica officinalis* L., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Campanula persicifolia* L., *Carex montana* L., *Clinopodium vulgare* L., *Convallaria majalis* L., *Cruciata glabra* (L.) Ehrend., *Dactylis glomerata* L., *Dianthus pineticola* Kleopow, *Festuca ovina* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Fragaria vesca* L., *Lamium galeobdolon* (L.) L., *Galeopsis bifida* Boenn., *Galium intermedium* Schult., *G. verum* L., *Geranium sanguineum* L., *Hylotelephium maximum* (L.) Holub, *Hypericum maculatum* Crantz, *H. perforatum* L., *Inula hirta* L., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Lithospermum officinale* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Melampyrum pratense* L., *M. nemorosum* L., *Melica nutans* L., *Origanum vulgare* L., *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *P. odoratum* (Mill.) Druce, *Potentilla alba* L., *Pulmonaria angustifolia* L., *Ranunculus polyanthemos* L., *Securigera varia* (L.) Lassen, *Serratula tinctoria* L., *Silene nutans* L., *Trifolium alpestre* L., *T. montanum* L., *Veronica chamaedrys* L., *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. тощо. Тут також зростають п'ять рідкісних видів рослин, занесених до переліків різного рівня охорони: *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Iris aphylla* L. (Резолюція № 6 Бернської конвенції (Vascular plants…, 2016)), *Lilium martagon* L., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Red Data Book…, 2009), *Digitalis grandiflora* (Andrienko, Peregrym, 2012).

Попередньо, на основі оцінки підтримувальних та регулювальних екосистемних послуг, було розраховано збитки, завдані лісовим екосистемам із урахуванням витрат на їх відновлення (Didukh et al., 2025). Проте, для загального розуміння масштабів впливу необхідно з'ясувати флористичні, ценотичні та екологічні зміни, які відбуваються внаслідок антропогенного втручання такого типу (рис. 1). Ці зміни з одного боку відображають характер та глибину порушень екосистем, а з іншого — є основою розуміння тих процесів, які відбуватимуться під час їх відновлення до природного стану.



Рис. 1. Модельні ділянки в сосновому та дубовому лісах. A: окоп для танків із відвалами в сосновому лісі; B: контрольна ділянка соснового лісу; C: окоп для танків із відвалами в дубовому лісі; D: контрольна ділянка дубового лісу. Фото: О. Кучер, Л. Зав'ялова, І. Мойсієнко, Я. Дідух

Fig. 1. Model plots in pine and oak forests. A: military trench for tanks and the typically banked earth on the lip of the trench in the pine forest; B: control plot in pine forest; C: military trench for tanks and the typically banked earth on the lip of the trench in the oak forest; D: control plot in oak forest. Photos by O. Kucher, L. Zavialova, I. Moysiyenko, Ya. Didukh

Флористичний аналіз

Досліджений лісовий масив характеризується багатим таксономічним різноманіттям, у зроблених нами описах зафіксовано 199 видів судинних рослин і щонайменше 17 видів мохів. У сосновому лісі визначено 126 видів рослин із 91 роду і 40 родин, у дубовому — 165 видів із 125 родів і 48 родин. Ще понад 50 видів судинних рослин відмічені нами за межами модельних ділянок, здебільшого у дубовому лісі, отже загальне флористичне різноманіття лісового масиву складає понад 250 видів судинних рослин із 143 родів та 53 родин. За основними показниками таксономічного складу флористичне різноманіття дослідженого лісового масиву має кількісні та якісні відмінності. Зокрема відрізняються не лише загальна кількість видів, родів і родин у соснових і дубових лісах, але й відповідні спектри провідних таксонів. Якісні відмінності зберігаються передусім на видовому і родовому таксономічних рівнях, натомість на рівні родин вони менш помітні (в обох спектрах провідних родин перші позиції займають родини *Asteraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, типові для

Таблиця 1. **Порівняння індексів синантропізації (IS), апофітизації (IAp) і антропофітизації (IAn)**
Table 1. **Comparison of indices of synanthropization (IS), apophytization (IAp) and anthropophytization (IAn)**

Індекси	Сосновий ліс				Дубовий ліс			
	Окопи	Відвали окопів	Контрольні ділянки лісу	Загалом	Окопи	Відвали окопів	Контрольні ділянки лісу	Загалом
IS (%)	29,5	23,18	19,76	27,0	28,72	23,0	18,01	26,06
IAp (%)	15,38	8,7	10,46	14,3	19,14	15,0	12,61	17,57
IAn (%)	14,1	14,5	9,3	12,7	9,57	8,0	5,4	8,5

Таблиця 2. **Кореляційна матриця флористичної подібності досліджених ділянок на основі обрахунків коефіцієнта Стьюдента**
Table 2. **Correlation matrix of floristic similarity of the investigated plots based on Student's coefficient**

	PV	PT	PF	QV	QT	QF
PV	100	**64,86%**	59,35%	52,07%	44,17%	42,22%
PT		100	**68,29%**	49,43%	59,3%	40,21%
PF			100	49,46%	55,55%	46,70%
QV				100	**67,01%**	**64,45%**
QT					100	56,58%
QF						100

Тут і в наступних таблицях і рисунках позначено: PF — контрольні ділянки соснового лісу, PV — відвали окопів у сосновому лісі, PT — котловани окопів у сосновому лісі, QF — контрольні ділянки дубового лісу, QV — відвали окопів у дубовому лісі, QT — котловани окопів у дубовому лісі.

Here and in the following Tables and Figures, the abbreviations are as follows: PF — control plots in the pine forest, PV — typically banked earth on the lip of the trench in the pine forest, PT — trench pits in the pine forest, QF — control plots in the oak forest, QV — typically banked earth on the lip of the trench in the oak forest, QT — trench pits in the oak forest.

флор помірної зони). Спектри провідних родин відрізняються не так складом, що здебільшого однаковий, як за кількісними показниками, що й визначають їхню позицію. Це свідчить про різну таксономічну структуру соснового і дубового лісів і, відповідно, збереження ними своїх характерних особливостей.

Для визначення сучасного ступеня антропогенної трансформації нами було проведено фракційний аналіз флористичного різноманіття за допомогою якого обраховано індекси синантропізації, апофітизації і антропофітизації для різних типів порушень та типових лісів (табл. 1).

Кількісний склад синантропної фракції становлять 53 види, з яких 32 апофіти і 21 чужорідний вид, решта 146 видів (від усіх 199 зафіксованих на модельних ділянках) — аборигенні. У сосновому лісі виявлено 34 види синантропної фракції (18 апофітів і 16 чужорідних видів), тоді як у дубовому — 43 види (29 апофітів і 14 чужорідних видів). Відповідно обидва досліджені ліси значно синантропізовані, проте дещо вищою є синантропізація соснового лісу, оскільки показники відповідного індексу перевищують інші по всіх модельних ділянках, крім відвалів, де вони майже однакові (табл. 1). Процеси апофітизації загалом домінують над антропофітизацією в обох лісах, за винятком відвалів окопів у сосновому лісі, де антропофітизація переважає майже вдвічі за рахунок більшої кількості кенофітів. Натомість у дубових лісах апофітизація домінує над антропофітизацією на всіх модельних ділянках, включно з відвалами окопів.

Найбільшу подібність за флористичним складом (табл. 2) виявлено між рослинними угрупованнями, які формуються в котлованах окопів та угрупованнями контрольних ділянок у сосновому лісі (68,29%), на порушених ділянках (в котлованах і на відвалах окопів) як у дубовому (67,01%), так і в сосновому (64,86%) лісах, а також між угрупованнями відвалів окопів і контрольних ділянок у дубовому лісі (64,45%).

Найменш схожі за цим показником угруповання відвалів окопів між собою в лісах обох типів (52,07%). Значна трансформованість лісів обох типів загалом негативно впливає на відновлення рослинного покриву порушених

Таблиця 3. **Значення показників екологічних факторів (у балах) для рослинних угруповань модельних ділянок**
Table 3. **Values of ecological factors for plant communities in the model plots**

Екофактори	Модельні ділянки											
	PF		PV		PT		QF		QV		QT	
	X	σ	X	Σ	X	Σ	X	Σ	X	σ	X	σ
Hd	11,76	0,42	11,53	0,33	11,65	0,32	11,21	0,26	11,33	0,32	11,33	0,39
Fh	6,28	0,21	6,44	0,22	6,45	0,37	5,89	0,18	6,34	0,19	6,21	0,22
Rc	6,45	0,37	6,70	0,41	6,70	0,43	7,21	0,21	7,16	0,31	7,27	0,21
Sl	6,18	0,27	6,49	0,25	6,34	0,24	6,51	0,20	6,62	0,23	6,60	0,23
Ca	6,10	0,33	6,29	0,30	6,14	0,32	7,09	0,32	6,82	0,33	6,67	0,23
Nt	5,00	0,18	5,14	0,32	5,12	0,25	5,04	0,15	5,26	0,15	5,44	0,28
Ae	6,46	0,27	6,43	0,11	6,52	0,32	6,15	0,13	6,23	0,25	6,33	0,23
Tm	8,11	0,15	8,43	0,35	8,18	0,24	8,58	0,25	8,51	0,13	8,48	0,19
Om	13,03	0,22	12,63	0,41	12,64	0,31	12,81	0,17	12,62	0,24	12,39	0,23
Kn	8,46	0,19	8,40	0,28	8,35	0,21	8,33	0,16	8,40	0,10	8,31	0,09
Cr	8,05	0,13	8,21	0,32	8,08	0,19	8,43	0,23	8,29	0,19	8,37	0,15
Lc	6,60	0,23	6,72	0,27	6,70	0,22	6,59	0,20	6,59	0,22	6,56	0,29

Тут і на рис. 2–5 позначено екологічні фактори: Hd — вологість; Fh — змінність зволоження; Rc — кислотність; Sl — сольовий режим; Ca — карбонатність; Nt — вміст нітрогену; Ae — аерація ґрунту; Tm — терморежим; Om — омброрежим; Kn — континентальність; Cr — кріорежим; Lc — освітленість.

Here and in Figs 2–5, the ecological factors are designated as follows: Hd — soil humidity; Fh — damping variability; Rc — soil acidity; Sl — salt regime; Ca — carbonate content in soil; Nt — nitrogen content in soil; Ae — soil aeration; Tm — thermal climate; Om — climate humidity (ombroregime); Kn — climate continentality; Cr — cryoclimate; Lc — light.

ділянок, а також посилює процеси апофітизації та адвентизації рослинного покриву всього лісового масиву. Переважання апофітизації над адвентизацією на третій рік після пошкодження є позитивною тенденцією для відновлення рослинності порушених ділянок. Особливо виражена ця тенденція в дубовому лісі, де на контрольних ділянках і на відвалах окопів, як найбільш порушених місцях, індекси антропофітизації найнижчі. Загалом трансформація обох типів лісових фітосистем досить значна на що вказує високий ступінь їхньої синантропізації.

Еколого-ценотичний аналіз

Проведена синфітоіндикаційна оцінка ступеня відмінності екологічних показників досліджених контрольних ділянок лісів, котлованів та відвалів окопів (табл. 3) показала, що отримані значення показників не дуже відрізняються і знаходяться у межах похибки (± 2 σ), однак тут важливі не так значення, як тенденція їхніх змін (рис. 2).

Складність і неоднозначність змін зумовлена відмінністю вертикальної структури, щільності деревостанів, трав'яного покриву соснового і дубового лісів (рис. 2, 3). Так, максимальне значення показника вологості ґрунту (Hd) контрольних ділянок соснового лісу (*Vaccinio-Pinetum*, *Pinion sylvestris*, *Vaccinio-Pinetea*) становить 12,3 балів (мінімальне значення — 11,0, середнє — 11,8) і є найвищим серед модельних ділянок соснового лісу, оскільки контрольні ділянки займають вологіші місця. На піщаних відвалах окопів значення показника знижується до 11,5, а в котлованах окопів, де зафіксовані навіть такі види як *Alnus glutinosa*, *Juncus conglomeratus* L., *Juncus effusus* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. тощо, воно дещо зростає до 11,6. У дубових лісах (*Betonico-Quercetum*, *Quercion roboris*) амплітуда показника вологості ґрунту вужча (10,8–11,8, середнє значення 11,2), вони сухіші від соснових на 0,6 бала. Водночас на відвалах і в котлованах окопів вологість дещо вища (11,5 та 11,3) і наближена до відповідних показників соснового лісу (рис. 2A). Тобто, навіть за показниками вологості можна зробити висновок про те, наскільки суттєво облаштування окопів впливає на гідрорежим ґрунту. Це підтверджується і показниками змінності сезонного зволоження ґрунту (Fh), де різниця між сосновими

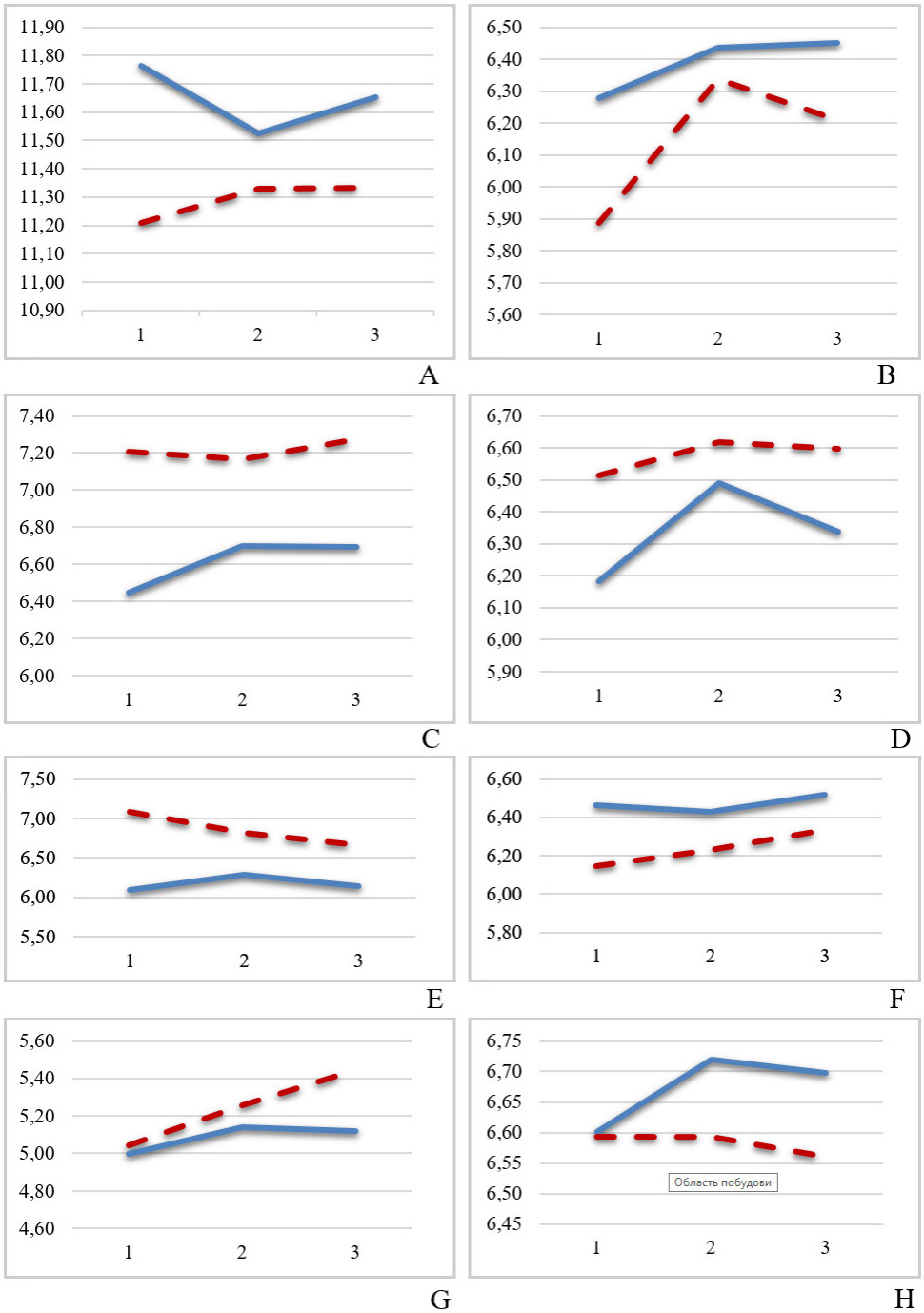


Рис 2. Зміна показників едафічних факторів (A: Hd; B: Fh; C: Rc; D: Sl; E: Ca; F: Ae; G: Nt; H: Lc) модельних ділянок (у балах). 1 — контрольні ділянки лісу, 2 — відвали окопів, 3 — котловани окопів; суцільною лінією позначені модельні ділянки в сосновому лісі, пунктирною — у дубовому

Fig. 2. Change of indicators of edaphic factors (A: Hd; B: Fh; C: Rc; D: Sl; E: Ca; F: Ae; G: Nt; H: Lc) in model plots (in points). 1 — forest ecosystems, 2 — trench dumps, 3 — trench pits; model plots in pine forest are marked by solid line, oak forest marked by dotted line

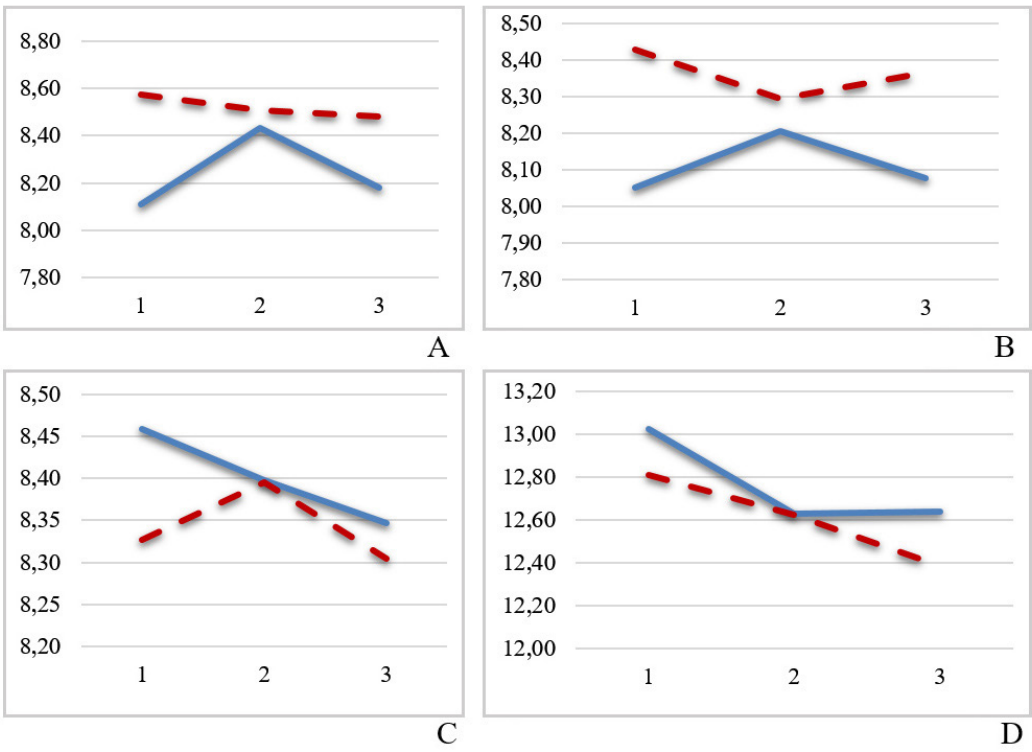


Рис. 3. Зміна показників кліматичних факторів (A: Tm; B: Cr; C: Kn; D: Om) модельних ділянок (у балах). 1 — контрольні ділянки лісу, 2 — відвали окопів, 3 — котловани окопів; суцільною лінією позначені модельні ділянки в сосновому лісі, пунктирною — у дубовому

Fig. 3. Change of indicators of climatic factors (A: Tm; B: Cr; C: Kn; D: Om) in model plots (in points). 1 — forest ecosystems, 2 — trench dumps, 3 — trench pits; model plots in pine forest are marked by solid line, oak forest marked by dotted line

(6,3 балів) та дубовими (5,9) лісовими екосистемами менша (рис. 2B). Унаслідок порушення ґрунту та рослинного покриву змінність зволоження помітно зростає, особливо на піщаних відвалах, проте різниця між значеннями цього показника в різних лісах (6,4–6,3) практично не помітна.

Відомо, що кислотність ґрунту (Rc) залежить від типу ґрунту, структури деревостану, опаду, який розкладається в дубових лісах протягом 3–4, а в соснових за 5–7 років (Didukh et al., 2009). У хвойних лісах на аналогічних ґрунтах водневий показник (pH) нижчий, ніж у листяних, що підтверджено даними фітоіндикації. Різниця між середніми значеннями кислотності ґрунту для соснового та дубового лісів є однією з найвищих серед усіх екологічних факторів (відповідно 6,4 та 7,2 бали) і становить 0,8 бала (рис. 2C). Значення показника помітно зростає на порушених ділянках у дубових лісах, а в соснових — практично не змінюється, що свідчить про нівелювання відмінностей між різними типами лісів, особливо на відвалах, яке виникає унаслідок фортифікаційного будівництва. Між середніми показниками сольового режиму (Sl) для соснового (6,2 бали) та дубового лісів (6,5) різниця менша (рис. 2D). Унаслідок антропогенного впливу відбувається одночасне зростання значень цього показника та стирання відмінностей між різними типами природних лісів за сольовим режимом, особливо на відвалах (різниця 0,1, тобто є дуже низькою).

Значення показника вмісту доступних для рослин карбонатів (Ca) відносно високі для ґрунтів дубового лісу ас. *Betonico officinalis-Quercetum* класу *Quercetea pubescentis*, що у нашому випадку підтверджується зростанням таких карбонатофільних видів, як *Anthericum ramosum*, *Asperula cynanchica*, *Carex montana*, *Galium verum*, *Securigera varia*, *Trifolium alpestre*,

Таблиця 4. **Показники кліматичних факторів для рослинних угруповань модельних ділянок**
Table 4. **Indicators of climatic factors for plant communities in the model plots**

Показники факторів	Модельні ділянки					
	PF	PV	PT	QF	QV	QT
Tm, бали	8,11	8,43	8,18	8,58	8,51	8,48
T_{1-12}, °C	7,13	7,63	7,24	7,85	7,74	7,70
FAR, МДж/м^2/рік	1698,20	1765,04	1713,07	1795,47	1780,88	1775,72
VEG, діб	152,53	157,52	153,64	159,79	158,70	158,31
Cr, бали	8,05	8,21	8,08	8,43	8,29	8,37
T_1, °C	–5,34	–4,85	–5,26	–4,16	–4,58	–4,36
Kn, бали	8,46	8,40	8,35	8,33	8,40	8,31
Ig, індекс	26,18	25,96	25,77	25,70	25,95	25,63
Om, бали	13,03	12,63	12,64	12,81	12,62	12,39
I_{dM}, індекс	35,52	33,83	33,88	34,60	33,82	32,81
ГТК, індекс	1,44	1,36	1,36	1,40	1,35	1,30

Tm — терморежим; T_{1-12} — температура середньорічна; FAR — фотосинтетична активна радіація; VEG — кількість діб інтенсивної вегетації; Cr — кріорежим; T_1 — середня температура січня (°C); Kn — континентальність; Ig — індекс Горчинського; Om — омброрежим; I_{dM} — індекс Де Мартонна; ГТК — гідротермічний коефіцієнт Селянінова.

Tm — thermal climate; T_{1-12} — average annual temperature (degrees Celsius); FAR — photosynthetically active radiation; VEG — number of days of intensive vegetation; Cr — cryoclimate; T_1 — average January temperature (°C); Kn — climate continentality; Ig — Gorczynski index; Om — climate humidity (ombroregime); I_{dM} — De Martonne index; HTK — Selianinov hydrothermal coefficient.

Trifolium montanum тощо. Пошкодження екосистем дубових лісів сприяє поширенню більш ацидофільних видів, зокрема *Agrostis capillaris* L., *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv., *Festuca ovina*, *Jasione montana* L., *Rumex acetosella* L., тому отримані значення показника знижуються для відвалів і котлованів окопів (рис. 2E). У соснових лісах значення показника карбонатності змінюються значно менше, помітне їхнє зростання лише для відвалів, однак тут спостерігається протилежна тенденція за рахунок зниження кислотності верхнього шару ґрунту. Спостерігається тенденція до нівелювання різниці карбонатності ґрунтів природних лісів порівняно з порушеними ділянками. Значення показників аерації (Ae) у ґрунтах під сосновими лісами вищі, ніж під дубовими. Відбувається покращення аерації ґрунтів та нівелювання природної відмінності між різними лісами (рис. 2F). Показник вмісту нітрогену (Nt) вищий у ґрунтах під дубовими лісами (рис. 2G). Його значення внаслідок порушення лісів зростають, особливо для котлованів окопів, що спричинює появу більш нітрофільних видів, зокрема й бур'янів, таких як *Chelidonium majus* L., *Chenopodium album* L. s. l., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Solanum nigrum* L., *Taraxacum officinale* agg., *Trifolium repens* L., *Tussilago farfara* L., *Urtica dioica* L. Значення цього показника вищі в дубовому лісі, різниця між природними угрупованнями контрольних ділянок та угрупованнями порушених ділянок (окопів) у дубовому лісі більша, ніж у сосновому. Значення показника освітлення (Lc) закономірно зростають на відкритих місцях відвалів та котлованів окопів у сосновому лісі порівняно з контрольними ділянками. Натомість, у дубовому лісі розлогі густі крони дуба здебільшого затіняють окопи, тому значення цього показника дуже подібні (рис. 2H). У котлованах окопів соснового лісу завглибшки понад 1 м значення показника освітлення найнижчі у порівнянні з відвалами і контрольними ділянками, і навіть нижчі за такі ж у котлованах окопів у дубовому лісі. Так само і з умістом нітрогену: внаслідок пошкодження спостерігається збільшення різниці між дубовими та сосновими лісами.

Натомість значення кліматичних показників змінюються дещо по-іншому. Незважаючи на пошкодження і подекуди значну трансформацію трав'яного ярусу, збереженість деревно-чагарникового ярусу згладжує зміни цих показників (рис. 3). Отримані фітоіндикаційні дані відображають специфіку мікроклімату

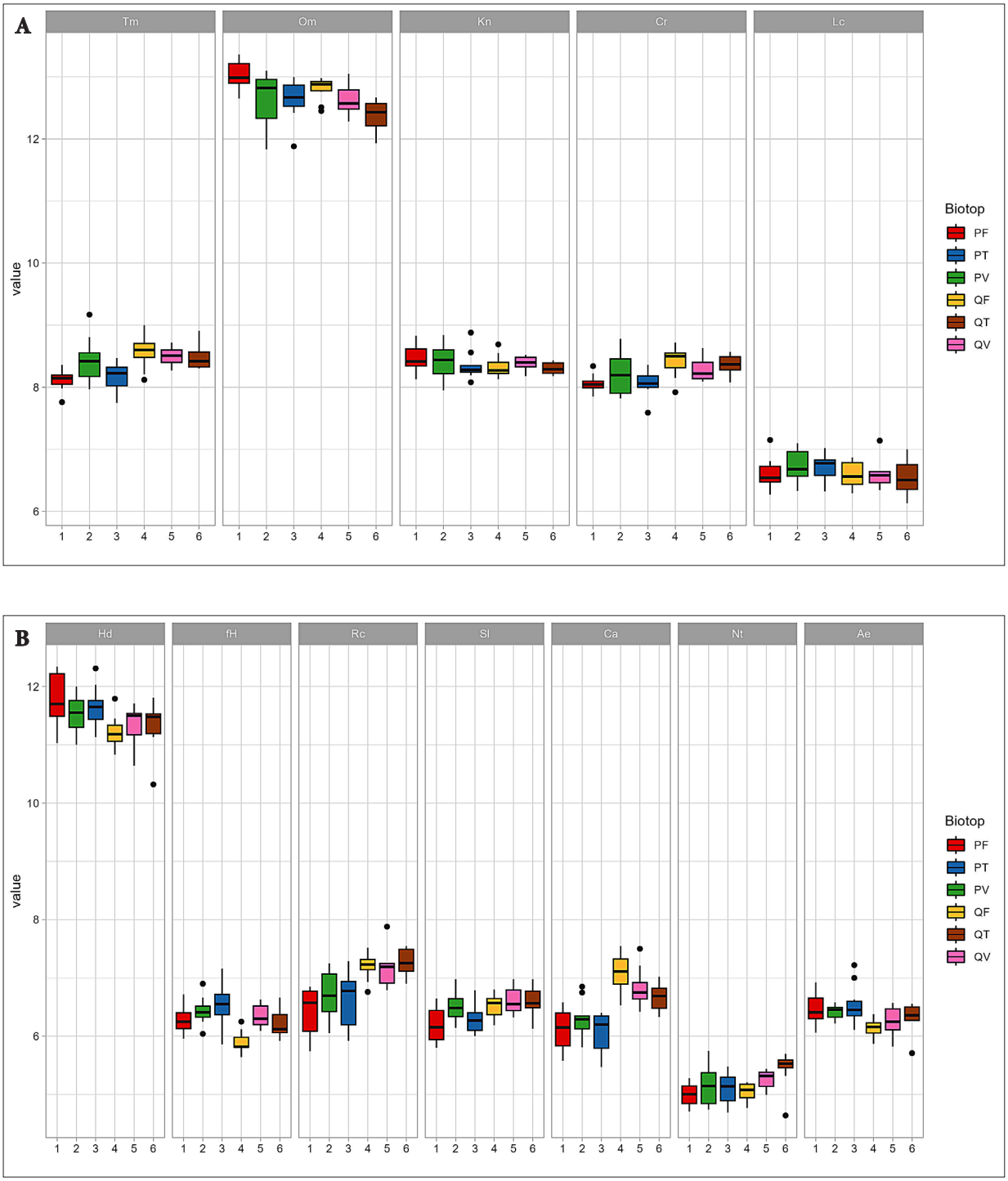


Рис. 4. Амплітуди показників мікроклімату (A) та едафічних факторів (B) модельних ділянок
Fig. 4. Amplitudes for indicators of microclimatic (A) and edaphic (B) factors in all model plots

наземного покриву і можуть відрізнятися від метеорологічних.

Найбільш прохолодними (Tm = 8,1) є соснові ліси бореального типу (рис. 3A). Унаслідок фортифікаційного будівництва терморежим на відвалах окопів підвищується до 8,4, а в котлованах окопів знижується до 8,2 балів, але на порушених ділянках все одно залишається вищим, ніж на контрольних ділянках лісів. Найтеплішими є геміксерофільні дубові ліси (8,6), разом з тим у дубових лісах, на відміну від соснових, на відвалах та у котлованах цей показник поступово знижується до 8,5 балів. Різниця між показниками лісів досить значна (0,5 бала), що відповідає температурі 7,1 °C — бір та 7,9 °C — діброва (табл. 4). У котлованах окопів значення цього кліматичного показника зростає до 7,2 °C, що на нашу думку пояснюється знищенням дерев сосни над ними. Натомість у дубовому лісі дерев знищено менше, також дуби мають кислаті ширші крони, тому значення показника знижується до 7,7 °C. Встановлено, що різниця між температурними кліматичними показниками в сосновому та дубовому лісі внаслідок фортифікаційного будівництва зменшується з 0,5 балів для контрольних ділянок лісу, до 0,3 — в котлованах, і 0,1 — на відвалах. Подібні закономірності характерні для таких кліматичних показників як FAR (фотосинтетична активна радіація) та період активної вегетації. Різниця FAR між сосновим та дубовим лісами становить 100 МДж/м^2/рік, а періодів активної вегетації — близько 6 діб (табл. 4). Отже, фортифікаційне будівництво сприяє зменшенню різниці між лісами, особливо на відвалах окопів, і вказує на тенденцію до стирання екологічних особливостей різних типів природних лісів унаслідок антропогенного впливу.

Аналогічні закономірності прослідковуються по відношенню до кріорежиму (Cr), хоча різниця між показниками лісових ценозів на контрольних ділянках лише незначно вища, ніж між котлованами окопів, однак на відвалах вона фактично нівелюється (рис. 3B). У перерахунку на абсолютні показники середньомісячних температур січня різниця між сосновим та дубовим лісами становить для непорушених лісових ділянок понад 1,1 °C, для котлованів окопів 0,9 °C, а для відвалів лише 0,3 °C (табл. 4). Тобто, на підвищеннях мікрорельєфу різниця збільшується.

Значення показника континентальності мікроклімату (Kn) найвище у соснових лісах бореального типу (8,5 бали) і дещо нижчі для відвалів окопів (8,4) та котлованів (8,3), хоча ця амплітуда незначна (рис. 3C). У дубових лісах найвищий показник континентальності характерний для відвалів, а для контрольних лісових ділянок та котлованів окопів його значення практично однакові. Ці показники лежать у межах 25,6–26,2 індексу Горчинського (I_{gr}) (табл. 4). Така незначна різниця свідчить про те, що цей кліматичний чинник не має значення в диференціації умов середовища і його показники не корелюють із змінами жодного іншого екологічного фактора.

Значення показників омброрежиму (Om) синхронно знижуються унаслідок антропогенного впливу в обох типах лісів (рис. 3D). У дубовому лісі — від контрольних ділянок (12,8) до відвалів (12,6) і котлованів (12,4) окопів; у сосновому лісі — від контрольних (13,0) до порушених ділянок (відвалів і котлованів окопів, які загалом мають практично однакові значення цього показника — 12,6 балів). Аналогічно змінюється індекс Де Мартонна та ГДК Селянінова (табл. 4). Для дубового лісу це відповідає такому ряду індексу Де Мартонна (I_{dM}): 34,6 — 33,8 — 32,8 (ГДК Селянінова 1,4 — 1,4 — 1,3), а для соснового — 35,5–33,8 та 33,9 (ГДК = 1,4). Порушення екосистем викликає погіршення забезпечення їх вологістю унаслідок зростання випаровуваності на ділянках з голими субстратом або слабко зарослих, що зумовлено знищенням рослинного покриву.

Найвища різниця значень майже для всіх показників характерна для природних лісових ценозів контрольних ділянок, а найнижча — для відвалів та котлованів окопів. Це свідчить про ключову роль структури лісових екосистем у трансформації екологічних факторів, а руйнування чи значне пошкодження цих екосистем, яке спричиняє порушення структури, нівелює значення їхніх показників. Водночас, зміни цих показників відображають ступінь трансформації. Логічним доповненням, що дозволяє встановити причинно-наслідкові зв'язки між змінами екологічних показників, є виявлення кореляційних зв'язків між ними. Зокрема, лінійну залежність було встановлено між показниками Tm та Hd, Nt, Rc, Sl, Ca, між Om та Nt, Rc, Sl, між Cr та Rc, Ca та ін. (рис. 5A–F). Провідні

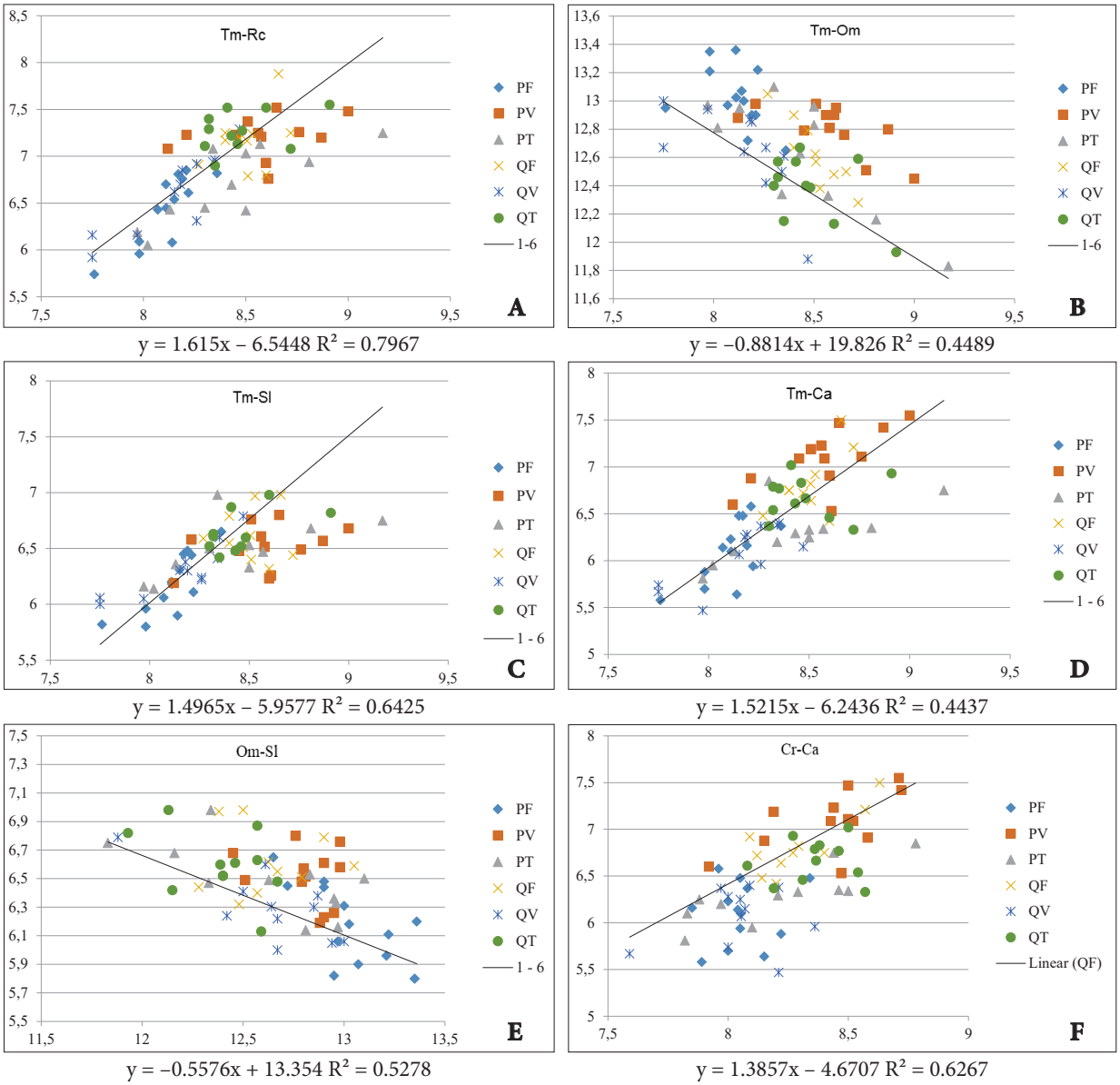


Рис. 5. Кореляція показників провідних екологічних факторів усіх модельних ділянок

Fig. 5. Correlation of indicators of leading environmental factors in all model plots

A: Tm–Rc; B: Tm–Om; C: Tm–Sl; D: Tm–Ca; E: Om–Sl; F: Cr–Ca

кліматичні чинники (крім континентальності) в умовах гумідного клімату відіграють велику роль у ґрунтотворних процесах, а відтак і в процесах сукцесійного розвитку угруповань під час їхнього відновлення.

Вирубування дерев, тобто руйнація деревного намету, передусім впливає на мікрокліматичні характеристики. Між показниками термоклімату та вологості повітря спостерігається обернено лінійна залежність (рис. 4А). Водночас показники котлованів та відвалів окопів значно більше відрізняються в сосновому лісі порівняно з дубовим, де вони відмінні лише за мікротермічними умовами. Однак, ці мікрокліматичні умови впливають на едафічні властивості ґрунтів, які зазнають змін.

Підвищення температури спричиняє пришвидшення мінералізації органічних сполук нітрогену, зростання водневого показника (pH), засолення та засвоєння карбонатів (рис. 5A, C, D), тобто викликає зниження кислотності ґрунту. Отже, під час відновлення лісових екосистем в результаті процесів опідзолення ці показники будуть знижуватися. Хоча показники едафічних факторів різних лісових екосистем перебувають в одному діапазоні (рис. 4B), вони різні для соснового і дубового лісів, особливо це стосується карбонатності та кислотності ґрунтів.

Між зміною омброрежиму та едафічними чинниками кореляція не така чітка. Значення цих показників залежить не від ступеня трансформації досліджених ценозів, а від їх вихідного стану, в якому рослинні угруповання контрольних ділянок соснового та дубового лісів значно відрізняються, тоді як значення цих показників для відвалів та котлованів перебувають в одному діапазоні, що характерно для показників інших екологічних факторів (рис. 5B, 5D). Особливо чітко це прослідковується на характері кореляції між показниками кріоклімату й такими властивостями ґрунту як кислотність і вміст карбонатів.

Висновки

Аналіз флористичного складу рослинних угруповань та зміни показників екофакторів доводять негативний вплив будівництва фортифікацій на лісові екосистеми. Вирубування дерев і чагарників, пошкодження та знищення трав'яного ярусу, переміщення значних об'ємів ґрунту, засмічення та інші наслідки фортифікаційного будівництва, спричиняють зміни складу та структури рослинності, екологічних та мікрокліматичних особливостей лісових угруповань. Трансформація, зумовлена цими порушеннями, викликає зростання показників змінності зволоження, кислотності, сольового режиму, аерації та вмісту нітрогену в обох типах лісів, вологості едафотопу — в сосновому лісі та освітленості — в дубовому. Натомість значення показників карбонатності в лісах обох типів, зокрема вологості едафотопу — в дубовому та освітленості — в сосновому лісах, знижуються. Так само знижуються і значення показників кліматичних факторів, зокрема таких як континентальність і омброрежим в лісах обох типів, терморежим і кріорежим — в дубовому лісі. Водночас збереженість потужного деревного ярусу суттєво впливає на екологічні показники та нівелює вплив зовнішніх чинників.

Ліси обох типів значно синатропізовані, проте в дубовому лісі переважає апофітизація, тоді як в соснових — антропофітизація. Найбільш подібними за більшістю едафічних та кліматичних показників є відвали окопів лісів обох типів, тоді як за флористичним складом вони є найменш подібними, що свідчить про досить суттєві відмінності у трансформації лісів на флористичному та фітоекологічному рівнях.

Ступінь порушеності лісових екосистем загалом визначають не так розміри кожної окремої фортифікації, як їхня кількість, щільність, система розташування, під'їзні шляхи, тривалість їхньої експлуатації, інтенсивність бойових дій. Проведені дослідження з одного боку відображають характер руйнації та екологічні зміни, а з іншого — дозволяють зафіксувати початкову демутаційну стадію відновлення рослинного покриву порушених територій.

Подяки

Дослідження виконані за підтримки програмно-цільової та конкурсної тематики НАН України номер державної реєстрації 0125U000701 ("Розроблення і використання методології та алгоритмів оцінки впливу воєнних дій на фіторізноманіття природних екосистем України для визначення їхніх втрат, відновлювального та адаптивного потенціалу") та, частково, за фінансової підтримки чеської організації People in Need у рамках ініціативи SOS Ukraine здійсненої за посередництва БО "Екологія-Право-Людина".

Висловлюємо щиру подяку співробітникам Клавдієвського лісництва ДП "Клавдієвська лісова науково-дослідна станція", заступнику директора С.О. Ґрамушняку — за надану інформацію, старшому майстру лісу М.О. Перевознику за логістику на місцевості; колегам Олександру Баранському, Віталії Діденко, Ігорю Костікову, Олені Міськовій за насичені експедиційні будні.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

І.І. Мойсієнко: https://orcid.org/0000-0002-0689-6392
Я.П. Дідух: https://orcid.org/0000-0002-5661-3944
Л.В. Зав'ялова: https://orcid.org/0000-0003-4160-1083
О.О. Кучер: https://orcid.org/0000-0002-4197-0471
В.В. Шаповал: https://orcid.org/0000-0003-0443-663X
О.О. Чусова: https://orcid.org/0000-0002-8081-9918
О.Є. Ходосовцев: https://orcid.org/0000-0002-5906-9876
Ю.А. Град: https://orcid.org/0009-0002-5899-6798
Н.В. Диренко: https://orcid.org/0009-0008-5802-0174

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

Andrienko T.L., Peregrym M.M. 2012. *Official lists of regional rare plants of administrative territories of Ukraine*. Kyiv: Alterpress, 148 p. [Андрієнко Т.Л., Перегрим М.М. 2012. *Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України*. Київ: Альтерпрес. 148 с.]

Biostatystyka zasobamy MS EXCEL. Part 1. 2023. Eds O.V. Mulyk, T.G. Prygalinska, L.O. Svystun-Zolotarenko. Kyiv: Igor Sikorsky Kyiv Polytechnic Institute, 364 p. [*Біостатистика засобами MS EXCEL. Частина 1*. 2023. Укл. О.В. Мулик, Т.Г. Пригалінська, Л.О. Свистун-Золотаренко. Київ: КПІ ім. Ігоря Сікорського, 364 с.]

Didukh Ya.P. 2011. *The ecological scales for the species of the Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv: Phytosociocentre, 176 pp.

Didukh Ya.P. 2023. *Word of plants of Ukraine in the aspect of the climate change*. Kyiv: Naukova Dumka, 172 pp. [Дідух Я.П. 2023. *Рослинний світ в аспекті кліматичних змін*. Київ: Наукова думка, 172 с.]

Didukh Ya.P., Budzhak V.V. 2020. *Prohrama dlya avtomatyzatsii protsesu rozrakhunku balnykh pokaznykiv ekolohichnykh faktoriv: metodychni rekomendatsii*. Chernivtsi: Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, 40 pp. [Дідух Я.П., Буджак В.В. 2020. *Програма для автоматизації процесу розрахунку бальних показників екологічних факторів: методичні рекомендації*. Чернівці: Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, 40 с.]

Didukh Ya.P., Hrad Yu.A., Moysiyenko I.I. 2025. Methodology for assessing damage to forest ecosystems as a result of the creation of trenches. *Ukrainian Geographical Journal*, 1(129): 8–16. [Дідух Я.П., Град Ю. А., Мойсієнко І.І. 2025. Методика оцінювання збитків, завданих лісовим екосистемам у результаті створення окопів. *Український географічний журнал*, 1(129): 8–16. https://doi.org/10.15407/ugz2025.01.008

Didukh Ya.P., Kuzemko A.A., Khodosovtsev O.Ye., Chusova O.O., Borsukevych L.M., Skobel N.O., Mikhailyuk T.I., Moysiyenko I.I. 2024. The first year of floodplain forest restoration at the bottom of the former Kakhovka Reservoir. *Chornomorski Botanical Journal*, 20(3): 305–326. [Дідух Я.П., Куземко А.А., Ходосовцев О.Є., Чусова О.О., Борсукевич Л.М., Скобель Н.О., Михайлюк Т.І., Мойсієнко І.І. 2024. Перший рік відновлення заплавних лісів на дні колишнього Каховського водосховища. *Чорноморський ботанічний журнал*, 20(3): 305–326.] https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-3-5

Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 12(4): 589–591. https://doi.org/10.2307/3237010

Jackowiak B. 1990. *Antropogeniczne przemiany flory roślin naczyniowych Poznania*. Poznan: Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza, 232 p.

Kasyanov E.O., Hrubyy M.V., Tymchenko I.V., Trohymenko G.G. 2024. Analysis of fires on the Kinburn Peninsula which occurred during the russian-Ukrainian war. *Tekhnologii zakhystu navkolyshnogo seredovyshcha*, 4: 231–239. [Касьянов Є.О., Грубий М.В., Тимченко І.В., Трохименко Г.Г. 2024. Аналіз пожеж на Кінбурнському півострові, які виникли в ході російсько-української війни. *Технології захисту навколишнього середовища*, 4: 231–239.] https://doi.org/10.15589/znp2024.4(497).31

Kletonkin V.H. 2024. Vplyv voyennykh diy na pryrodni kompleksy ta infrastrukturu NPP "Dvorichanskyi". In: *Funktsionuvannya ob'yektiv pryrodno-zapovidnoho fondu Ukrainy v umovakh voyennoho stanu: shlyakhy vidnovlennya ta rozvytku: zbirka materialiv Vseukrainskoi naukovo-praktychnoi konferentsii (Kyiv, 4–5 July 2024)*. Kyiv: Tsentr ekolohichnoi osvity ta informatsii, pp. 79–81. [Клетьонкін В.Г. 2024. Вплив воєнних дій на природні комплекси та інфраструктуру НПП "Дворічанський". В зб.: *Функціонування об'єктів природно-заповідного фонду України в умовах воєнного стану: шляхи відновлення та розвитку: збірка матеріалів Всеукраїнської науково-практичної конференції (Київ, 4–5 липня 2024)*. Київ: Центр екологічної освіти та інформації, с. 79–81.]

Kolomiychuk V.P., Vyshnevskyi D.O. 2024. Vplyv viyskovykh diy na ekosystemy Chornobylskoho radiatsiyno-ekolohichnoho biosfernoho zapovidnyka. In: *Pryroda v okupatsii — 10 rokiv rosiyskoi viyskovoi ahresii proty dovkillya. Perspektyvy vidnovlennya pryrodookhoronnykh terytoriy Ukrainy: zbirka materialiv Vseukrainskoi naukovo-praktychnoi konferentsii (Khmelnytskyi, 28–29 March 2024)*. Kyiv: Tsentr ekolohichnoi osvity ta informatsii, pp. 22–25. [Коломійчук В.П., Вишневський Д.О. 2024. Вплив військових дій на екосистеми Чорнобильського радіаційно-екологічного біосферного заповідника. В зб.: *Природа в окупації — 10 років російської військової агресії проти довкілля. Перспективи відновлення природоохоронних територій України: збірка матеріалів Всеукраїнської науково-практичної конференції (Хмельницький, 28–29 березня 2024)*. Київ: Центр екологічної освіти та інформації, с. 22–25.]

Kolomiychuk V.P., Zymaroieva A.A. 2024. Features of vegetation restoration on military fortifications in the Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve. *Biosphere Reserve "Askania Nova" Reports*, 26: 142–150. [Коломійчук В., Зимароєва А. 2024. Особливості відновлення рослинності на військових фортифікаційних спорудах у Чорнобильському радіаційно-екологічному біосферному заповіднику. *Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова"*, 26: 142–150.] https://doi.org/10.53904/1682-2374/2024-26/10

Kuzemko A., Prylutskyi O., Kolomytsev G., Didukh Y., Moysiyenko I., Borsukevych L., Chusova O., Splodytel A., Khodosovtsev O. 2024. Reach the bottom: plant cover of the former Kakhovka Reservoir, Ukraine. *Research Square* [Preprint] https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4137799/v1

Kuzyk A.D., Tovarianskyi V.I. 2023. The impact of military actions on forest ecosystems of Ukraine and their post-war restoration. *Bulletin of the Lviv State University of Life Safety*, 27: 16–22. [Кузик А.Д., Товарянський В.І. 2023. Вплив воєнних дій на лісові екосистеми України та їх післявоєнне відновлення. *Вісник Львівського державного університету безпеки життєдіяльності*, 27: 16–22.] https://doi.org/https://doi.org/10.32447/20784643.27.2023.02

Kvarta O.S. 2024. Vplyv viyskovoi agresii RF na pryrodni ekosystemy Hetmanskoho NPP. Funktsionuvannya ob'yektiv pryrodno-zapovidnoho fondu Ukrainy v umovakh voyennoho stanu: shlyakhy vidnovlennya ta rozvytku. In: *Funktsionuvannya ob'yektiv pryrodno-zapovidnoho fondu Ukrainy v umovakh voyennoho stanu: shlyakhy vidnovlennya ta rozvytku: zbirka materialiv Vseukrainskoi naukovo-praktychnoi konferentsii (Kyiv, 4–5 July 2024)*. Kyiv: Tsentr ekolohichnoi osvity ta informatsii, pp. 90–94. [Кварта О.С. 2024. Вплив військової агресії РФ на природні екосистеми Гетьманського НППП. Функціонування об'єктів природно-заповідного фонду України в умовах воєнного стану: шляхи відновлення та розвитку. В зб.: *Функціонування об'єктів природно-заповідного фонду України в умовах воєнного стану: шляхи відновлення та розвитку: збірка матеріалів Всеукраїнської науково-практичної конференції (Київ, 4–5 липня 2024)*. Київ: Центр екологічної освіти та інформації, с. 90–94.]

Matsala M., Odruzhenko A., Hinchuk T., Myroniuk V., Drobyshev I., Sydorenko S., Zibtsev S., Milakovsky B., Schepaschenko D., Kraxner F., Bilous A. 2024. War drives forest fire risks and highlights the need for more ecologically-sound forest management in post-war Ukraine. *Scientific Reports*, 14(1): 4131. https://doi.org/10.1038/s41598-024-54811-5

Matsala M., Odruzhenko A., Sydorenko S., Sydorenko S. 2025. War threatens 18% of protective plantations in the eastern agroforestry region of Ukraine. *Forest Ecology and Management*, 578: 122361. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122361

Myroniuk V., Weinreich A., von Dosky V., Melnychenko V., Shamrai A., Matsala M., Gregory M.J., Bell D.M., Davis R. 2024. Nationwide remote sensing framework for forest resource assessment in war-affected Ukraine. *Forest Ecology and Management*, 569: 122156. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122156

Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P.R., O'hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. 2022. *Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5–6.* https://doi.org/10.32614/CRAN.package.vegan

Protopopova V.V. 1991. *Synanthropic flora of Ukraine and ways of its development.* Kyiv: Naukova Dumka, 204 p. [Протопопова В.В. 1991. *Синантропная флора Украины и пути её развития*. Киев: Наукова думка, 204 с.]

Prylutskyi O.V., Shapoval V.V., Kuzemko A.A. Pre-occupation status of habitats in the Biosphere Reserve "Askania Nova": inventory and mapping using remote sensing and machine learning. *Biosphere Reserve "Askania Nova" Reports*, 26: 68–85. [Прилуцький О., Шаповал В., Куземко А. 2024. Доокупаційний стан біотопів біосферного заповідника "Асканія-Нова": інвентаризація та картування за допомогою методів машинного навчання та дистанційного зондування землі. *Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова"*, 26: 68–85.] https://doi.org/10.53904/1682-2374/2024-26/5

Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.]

Sasmoko, Imran M., Khan S., Khan H.uR., Jambari H., Musah M.B., Zaman K. 2023. War psychology: The global carbon emissions impact of the Ukraine-Russia conflict. *Frontiers in Environmental Science*, 11: 1065301. https://doi.org/10.3389/fenvs.2023.1065301

Shumilo L., Skakun S., Gore M. L., Shelestov A., Kussul N., Hurtt G., Karabchuk D., Yarotskiy V. 2023. Conservation policies and management in the Ukrainian Emerald Network have maintained reforestation rate despite the war. *Communications Earth & Environment*, 4(1): 443. https://doi.org/10.1038/s43247-023-01099-4

Smagol V.O., Kohut T.I., Kolomiychuk V.P., Shevera M.V., Kucher O.O., Protopopova V.V., Zavialova L.V., Smagol K.V. 2024. Natsionalnyi pryrodnyi park "Zalissya": naslidky voyennoho vplyvu na pryrodu. In: *Funktsionuvannya ob'yektiv pryrodno-zapovidnoho fondu Ukrainy v umovakh voyennoho stanu: shlyakhy vidnovlennya ta rozvytku: zbirka materialiv Vseukrainskoi naukovo-praktychnoi konferentsii (Kyiv, 4–5 July 2024)*. Kyiv: Tsentr ekolohichnoi osvity ta informatsii, pp. 74–79. [Смаголь В.О., Когут Т.І., Коломійчук В.П., Шевера М.В., Кучер О.О., Протопопова В.В., Зав'ялова Л.В., Смаголь К.В. 2024. Національний природний парк "Залісся": наслідки воєнного впливу на природу. В зб.: *Функціонування об'єктів природно-заповідного фонду України в умовах воєнного стану: шляхи відновлення та розвитку: збірка матеріалів Всеукраїнської науково-практичної конференції (Київ, 4–5 липня 2024)*. Київ: Центр екологічної освіти та інформації, с. 74–79.]

Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 13: 451–453. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x

Vascular plants of the Emerald Network of Ukraine under protection of the Bern Convention. 2016. Ed. V.A. Solomakha. Kyiv: FOP Yevenok O.O., 152 p. [*Судинні рослини Смарагдової мережі України під охороною Бернської конвенції*. 2016. Ред. В.А. Соломаха. Київ: ФОП Євенок О.О., 152 с.]

Vynokurov D., Borovyk D., Darmostuk V., Davydov D., Iemelianova S., Danihelka J. 2025. Ukraine_SL: A checklist of vascular plants, bryobionts, and lichens of Ukraine for storing vegetation plots in TURBOVEG (1.0.0) [Data set]. *Zenodo*. https://doi.org/10.5281/zenodo.15192162

Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4_9

Zavialova L.V., Kolomiychuk V.P., Kucher O.O., Panchenko S.M., Smagol V.O., Protopopova V.V., Shevera M.V. 2024. The restoration of vegetation cover after the direct impact of military actions. In: *Synanthropization of the vegetation cover of Ukraine: IV All-Ukrainian Scientific Conference (11–12 September 2024, Kyiv, Bila Tserkva)*. Kyiv, pp. 45–50. [Зав'ялова Л.В., Коломійчук В.П., Кучер О.О., Панченко С.М., Смаголь В.О., Протопопова В.В., Шевера М.В. Спонтанне поновлення рослинного покриву після прямого впливу воєнних дій. В зб.: *Синантропізація рослинного покриву України: IV Всеукраїнська наукова конференція (11–12 вересня 2024, Київ, Біла Церква)*. Київ, с. 45–50.]

Zibtsev S., Soshenskyi O., Goldammer J.G., Myroniuk V., Borsuk O., Gumeniuk V., Vasyliuk O., Mieshkova V., Buksha I. 2022. *Forest management of territories contaminated with unexploded ordnance*. WWF-Ukraine, 148 p. [Зібцев С.В., Сошенський О.М., Голдаммер Й.Г., Миронюк В.В., Борсук О.А., Гуменюк В.В., Мєшкова В.Л., Василюк О.В., Букша І.Ф. 2022. *Лісоуправління на територіях, забруднених вибухонебезпечними предметами*. WWF-Україна, 148 с.] https://doi.org/10.13140/RG.2.2.30563.84007

Zymaroieva A., Kolomiychuk V., Fedoniuk T., Goncharenko I., Borsuk O., Melnychuk T., Svenning J.-Ch. 2023. Post-fire recovery of vegetation in the Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve. *International Journal of Environmental Studies*, 80(1): 489–509. https://doi.org/10.1080/00207233.2023.2287345

Ecological-floristic analysis of the impact of field fortification constructions on forest phytosystems

I.I. MOYSIYENKO [1,2,3], Ya.P. DIDUKH [2], L.V. ZAVIALOVA [2],
O.O. KUCHER [2], V.V. SHAPOVAL [3], O.O. CHUSOVA [2],
O.Ye. KHODOSOVTSEV [1,2,3], Yu.A. HRAD [1], N.V. DYRENKO [3]
[1] Kherson State University, 14 Shevchenko Str., Ivano-Frankivsk 76018, Ukraine
[2] M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine
[3] F.E. Falz-Fein Biosphere Reserve "Askania Nova", National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine,
15 Parkova Str., Askania-Nova 75230, Kherson Region, Ukraine

Abstract. Forest ecosystems in Ukraine experience severe degradation due to military operations during the ruscist invasion, particularly as a result of the construction of military fortifications. This study provides an analysis of the floristic composition, patterns of vegetation change, and correlation between the ecological factor indicators for plant communities in 20 dead-end trenches for armored military vehicles (ten in pine forests and ten in oak forests). In terms of floristic composition, the trench pit communities in pine forests demonstrated the highest similarity to control forest plots, whereas in oak forests the trench berm communities most closely resembled the control plots. Overall, the communities formed in disturbed forest areas (pits and typically banked earth on the lips of the trenches between each other in both forests) were also relatively similar to one another. In the third year after disturbance, apophytization was found to prevail over adventization, indicating a positive trend in vegetation recovery. A synphytoindication analysis revealed that the communities developing on trench mounds in both forest types were more similar to each other in most ecological parameters than to those of their respective undisturbed forest plots, confirming the large-scale transformation of natural ecosystems. The damaged forest ecosystems will require extended periods of recovery to return to their original state.

Keywords: adventization, biodiversity, fortifications, geobotanical relevés, synantropization, synphytoindication, vegetation cover