

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

BUKRAINIAN
BOTANICAL
JOURNAL



ISSN 2415-8860 (online)
ISSN 0372-4123 (print)

2026 Vol. 83
No. 4 (495)

A JOURNAL
FOR BOTANY & MYCOLOGY



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

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. KHODOSOVTSSEV (Kherson, Ukraine)
Sergey Y. KONDRATYUK (Kyiv, Ukraine)
Iryna V. KOSAKIVSKA (Kyiv, Ukraine)
Karol MARHOLD (Bratislava, Slovakia)
Eviatar NEVO (Haifa, Israel)
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

Front cover: *Hydrocotyle vulgaris* L. Prypiat–Stokhid National Nature Park, Volyn Region, Ukraine (see the article by Fedoronchuk & Olshanskyi on pages 281–295 in this issue).

Photo by © Vasyl Heluta

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

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)
Зігмонтас ГУДЖІНСКАС (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)
Мирослав В. ШЕВЕРА (Київ, Україна)
Наталія М. ШІЯН (Київ, Україна)
Марина М. СУХОМЛИН (Київ, Україна)
Сусуму ТАКАМАЦУ (Цу, Японія)
Філіп ВЕРЛООВ (Мейсе, Бельгія)
Оксана М. ВІНОГРАДОВА (Київ, Україна)
Соломон П. ВАССЕР (Хайфа, Ізраїль)
Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА (Київ, Україна)

Відповідальний секретар

Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

На обкладинці: *Hydrocotyle vulgaris* L. Національний природний парк "Прип'ять-Стохід", Волинська обл., Україна (див. статтю Федорончука, Ольшанського на стор. 281–295 у цьому номері).

Фото © Василь Гелюта



CONTENTS

Vegetation Science, Ecology and Conservation

DIDUKH Ya.P. Formation of the structure of spontaneous afforestation in Ukraine 237

LARIONOV M.S. Reserve-induced changes of vegetation of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve (Sumy Region, Ukraine). 1. Virgin land area. 263

Red Data Book of Ukraine

FEDORONCHUK M.M., OLSHANSKYI I.G. *Hydrocotyle vulgaris* (Araliaceae) in Ukraine: distribution, ecology, and conservation 281

Floristic Records

BORSUKEVYCH L.M., SYTSCHAK N.N., KAGALO A.A. *Dichanthelium lindheimeri* (Poaceae), a new alien species in the flora of Ukraine 296

Fungi and Fungus-like Organisms

FOMENKO M.I., PRYLUTSKYI O.V., AKULOV O.Yu., ZABOLOTNIA A.S., RUDENKO Ye.A., ORINENKO S.M., PRYDIUK M.P. Diversity of *Russula* subg. *Compactae* (Russulales, Basidiomycota) in Ukraine. 304

ЗМІСТ

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

ДІДУХ Я.П. Формування структури самосійних лісів в Україні 237

ЛАРІОНОВ М.С. Резерватогенні зміни рослинності природного заповідника "Михайлівська цілина" (Сумська обл., Україна). 1. Цілинна територія 263

Червона книга України

ФЕДОРОНЧУК М.М., ОЛЬШАНСЬКИЙ І.Г. *Hydrocotyle vulgaris* (Araliaceae) в Україні: хорологія, екологія та охорона 281

Флористичні знахідки

БОРСУКЕВИЧ Л.М., СИЧАК Н.М., КАГАЛО О.О. *Dichanthelium lindheimeri* (Poaceae) — новий адвентивний вид у флорі України. 296

Гриби і грибоподібні організми

ФОМЕНКО М.І., ПРИЛУЦЬКИЙ О.В., АКУЛОВ О.Ю., ЗАБОЛОТНЯ А.С., РУДЕНКО Є.А., ОРІНЕНКО С.М., ПРИДЮК М.П. Різноманітність підроду *Compactae* роду *Russula* (Russulales, Basidiomycota) в Україні 304

Biotechnology, Physiology and Biochemistry

- VASYUK V.A., VOYTENKO L.V., SHCHERBATIUK M.M., KOSAKIVSKA I.V. Primary alarm signaling by ABA, SA, IAA, and gibberellins in winter rye (*Secale cereale*, *Poaceae*) during heat and chill exposure 324
- KERNER A.O., AL-MAALI G.A. Investigation of factors affecting flumequine biotransformation by *Ganoderma lucidum* 1900 and *Bjerkandera adusta* 2144 335
- ZUBYK P., HROMNADSKA M., HALYSH V., TRUS I., YASHCHENKO O., LINOVIYTSKA V., KLECHAK I. Cellulolytic activity of *Schizophyllum commune* (*Schizophyllaceae*) and its potential for the saccharification of oat straw. 345

Біотехнологія, фізіологія, біохімія

- ВАСЮК В.А., ВОЙТЕНКО Л.В., ЩЕРБАТЮК М.М., КОСАКІВСЬКА І.В. Участь АБК, СК, ІОК та гіберелінів у формуванні первинної реакції-відповіді жита озимого (*Secale cereale*, *Poaceae*) за дії високої температури та охолодження 324
- КЕРНЕР А.О., АЛЬ-МАОЛІ Г.А. Дослідження факторів, що впливають на біотрансформацію флюмеквіну культурами *Ganoderma lucidum* 1900 та *Bjerkandera adusta* 2144 335
- ЗУБИК П., ГРОМНАДСЬКА М., ГАЛИШ В., ТРУС І., ЯЩЕНКО О., ЛІНОВИЦЬКА В., КЛЕЧАК І. Целюлолітична активність *Schizophyllum commune* (*Schizophyllaceae*) та перспективи його застосування в оцукрюванні вівсяної соломи 345

Approved by the Academic Council of the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine
(Resolution No. 13 of 26 August 2026)

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 01.09.2026. Format 84 × 108/16. Typeface. Minion Pro
Conventional printed sheets 12,6. Physical printed sheets 14,99. Circulation 94 copies. Order no. 8154

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

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



RESEARCH ARTICLE

<https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.237>**Формування структури самосійних лісів в Україні****Яків П. ДІДУХ** Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, УкраїнаАдреса для листування: ya.didukh@gmail.com

Реферат. Самозаліснення або сільватизація — складний багатовекторний процес, який в останні десятиліття інтенсифікується у всьому світі, що має як позитивне, так і негативне значення. В Україні це відбувається у різний спосіб, як через безпосереднє відновлення лісових порід, так і через формування розріджених угруповань, що характеризувався мозаїчністю, невисокою (0,2–0,5) зімкнутістю куртин кущів та низькорослих світлолюбних швидкоростучих дерев, під якими зберігається густий травостій. У представлений роботі акцентується увага на цей специфічний стійкий до випасу та пожеж тип угруповань, який ми називаємо перелісками (groves, taillis, corses, or coppices). Дослідження, проведені на 66 полігонах, засвідчили, що формування ценозів залежить від екологічних (едафічних) умов, регіонально-зонального місцезнаходження, а також наявності близько зростаючих потенційних агентів. Зафіксовано зростання 56 видів чагарників та дерев із 22 родин, із яких найчисельнішими є ентомофільні ендозоохорні представники *Rosaceae* (*Crataegus* sp., *Rosa* sp., *Malus sylvestris* s. l., *Pyrus communis* s. l.). Їхнє формування зумовлено скороченням площ та інтенсивності випасу, кліматогенними змінами, збільшенням популяцій птахів-карпофагів. Подальший розвиток угруповань проходить стадії від окремих дерев чи кущів до утворення густих конусоподібних заростей, у центрі яких знаходяться деревні види. У класифікації рослинності на домінантній основі ці угруповання фактично відсутні або розглядалися як сукцесійні стадії у складі інших типів рослинності. В продромусі рослинності Європи виділено 10 класів рослинності чагарників, зокрема такі, що характеризують самозаліснення *Crataego-Prunetea*, *Lonicero-Rubietea plicati*, *Franguletea*. Хоча у Середній Азії існують стійкі горіхово-плодові лісові угруповання, а у Середземномор'ї рідколісся, однак у наших широтах переліски являють собою проміжні, тимчасові стадії сукцесії між трав'яними та лісовими ценозами.

Ключові слова: випас, ендозоохорія, птахи-карпофаги, клімат, переліски, сільватизація, сукцесії, *Rosaceae*

Вступ

У ХХ ст. відбулися кардинальні зміни у землекористуванні (масштабне розорювання територій, інтенсивна вирубка лісів, зміна гідрорежиму внаслідок осушення боліт та меліорації річкових

заплав тощо), що призвело до збільшення класифікації, фрагментації природних екосистем, зміни їхньої структури (Daryanto et al., 2013; Ding et al., 2024). Через тотальне використання технічних засобів скоротилося поголів'я коней, корів, а через виробництво штучних тканин

ARTICLE HISTORY. Submitted 13 February 2026. Revised 19 August 2026. Published 31 August 2026

CITATION. Didukh Ya.P. 2026. Formation of the structure of spontaneous afforestation in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 83(4): 237–262. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.237>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2026

© Publisher PH "Akadempriodyka" of the NAS of Ukraine, 2026

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

знизилися потреби у шерсті — скоротилося поголів'я овець та кіз. Для забезпечення сільськогосподарських тварин кормами набуло розмаху масштабне культивування силосних видів рослин, а все це разом призвело до скорочення та зниження інтенсивності (екстенсифікації) використання пасовищ і сінокосів, що спричинює процеси заростання чагарниками та самозаліснення, площа яких збільшується (Chandregowda et al., 2018; Idbella et al., 2022; Ding, Eldridge, 2023), а при цьому змінюються показники ґрунту (Jolly et al., 2015). Самозаліснення — складний, багатовекторний процес, але для України характерними є два шляхи. Перший типовий, коли на місцях масштабних рубок та лісових пожеж прилеглих до лісу територій відновлюються відповідні лісові породи. Це притаманно північній лісовій зоні України (Yashchenko, Nadorozhniak, 2003; Korus, 2020; Korus, Yashchenko, 2021; Aliokhina et al., 2022), Карпатам (Shpakivska, Storozhuk, 2013), але відбувається і південніше, навіть у Степовій зоні (Yukhnovskiy et al., 2013). Другий — формування нетипових для лісу заростей чагарників та дерев, які готують умови для появи відповідних деревних видів. Одним із ключових аспектів розвитку самосійних лісів такого типу є формування проміжної ланки чагарниково-деревних угруповань. При цьому для відновлення лісів, протидії ерозії використовували інтродуковані види кущів та дерев, а тому інтенсивна адвентизація новітніх лісових або переліскових угруповань набуває широких масштабів, що заслуговує на особливу увагу.

Процеси скорочення площ сіножатей та пасовищ, заростання природних і напівприродних трав'яних біотопів, спостерігається у всьому світі від полярної зони до тропіків, а особливо у посушливих і напівпосушливих регіонах, чому сприяють і глобальні зміни клімату (Khazieva et al., 2022; Tu et al., 2024). Це характерно і для України, що викликало необхідність унормування самосійних лісів у структурі землекористування (<https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2321-20#Text>).

Хоча інтенсивна експансія чагарників проявилася ще на початку ХХ ст., але предметні дослідження цього явища розпочалися з 1990-х років (Gibbens et al., 2005; Maestre et al., 2009; Eldridge et al., 2011). Сьогодні відомі загальні тенденції цих процесів, але недостатньо досліджені механізми, хоча в цьому напрямку кількість та

інтенсивність досліджень зростає. Встановлено, що фактори, які запускають цей процес, досить різноманітні і пов'язані між собою.

Чагарникові угруповання відіграють важливу роль у організації та функціонуванні екосистем і розглядаються як зв'язуюча ланка в територіальному розподілі та часовому розвитку, що забезпечує зміну акумуляції енергії від педосферного блоку в біотичний (лігностний), а відтак кардинальну зміну регуляторних процесів, кругообігу речовин, тобто мають ключове значення в стабілізації екосистем, що змінюються від динамічного до стабільного типу. Виходячи з такого проміжного просторово-часового положення, угруповань цього типу геоботаніками трактувалися як похідні, вторинні, короткочасні суцесійні ланки або як декумбативні яруси після знищення деревостану, тому практично залишалися поза увагою досліджень, а їхній класифікації приділялася неналежна увага.

Ми знаходимося лише на початковому етапі вивчення цих слабо структурованих, динамічних екосистем, тому потрібні різнопланові і моніторингові дослідження із залученням різних спеціалістів. Проблема самозаліснення в Україні є актуальною і дискутується як у наукових, так і практичних колах, зокрема чимало проблем стосується еколого-геоботанічних аспектів.

Огляд літератури

Площі рідколісних чагарниково-деревних угруповань величезні, але через специфіку їхньої структури та мозаїчного розподілу навіть з використанням супутникових знімків підрахувати площу неможливо (Eldridge, Soliveres, 2014). Їхня щорічна площа розширюється і займає від однієї десятої до однієї п'ятої частини світових пасовищ (Idbella et al., 2022) або понад 500 млн. га луків (Ding et al., 2024). Дослідження цих угруповань проводяться у різних регіонах, зокрема у Північній Америці (Pacala et al., 2001; Knapp et al., 2008), Австралії (Noble, 1997), Південній Африці (Trollope et al., 1989), Середземномор'ї (Ramírez, Diaz, 2008; Idbella et al., 2022; Gómez-García et al., 2023; Henkin, 2023;), а також у помірній зоні Євразії, зокрема у високогір'ї (Zhang et al., 2020; Cannone et al., 2022; Wang et al., 2025). Хоча вплив розширення чагарників на екологічні процеси та функціонування

є предметом зростаючого інтересу (Liu et al., 2023), більшість досліджень зосереджувалися на окремих функціях (Idbella et al., 2022), а до комплексного узагальнення ще не дійшли.

Експансія деревних та чагарникових видів відбуваються у різних формах: збільшення чисельності, густоти (щільності), товщини та висоти стовбурів, партикулярного розширення клонів, зокрема і вселення адвентивних видів (Kerley et al., 1995; Booth et al., 1996; Archer et al., 2001; Ayres et al., 2001; Meik et al., 2002; Eldridge et al., 2003, 2011).

Вчені відмічають як позитивні, так і негативні аспекти цього явища. Позитивним є природне відтворення лісів. Негативним — скорочення площ трав'яного покриву як кормової бази тваринництва, збіднення біорізноманіття, зменшення продуктивного потенціалу ґрунту внаслідок зниження гуміфікації та інтенсифікації опідзолення, збіднення ґрунту карбоновими та азотними сполуками, обмінним кальцієм та доступним фосфором, зростанням мобільності поживних речовин та їх витратою (Schlesinger, Pilmanis, 1998; Reynolds et al., 2007; Eldridge et al., 2011; Archer, Predick, 2014; Pierce et al., 2019; Ding, Eldridge, 2023). Деякі дослідники трактують ці процеси навіть як "опустелювання" (Archer, Predick, 2014).

Розширення чагарників спричиняє значні зміни в екосистемі (Cannone et al., 2022) з позитивним та негативним впливом на надземну рослинність (Drees et al., 2023) та підземну ґрунтову складову (Yannarell et al., 2014; Ding et al., 2024). Однак залишається дискусійним питання, чи покращує розширення чагарників стан земель, чи ґрунти деградують. Деякі дослідження показали, що розширення чагарників слід розглядати як процес деградації (Khazieva et al., 2022; Root-Bernstein, Hoag, 2022) через його загальом негативний вплив на біорізноманіття (Song, Wang, 2022; Gómez-García et al., 2023), виробництво тваринництва (Eldridge, Ding, 2020; Root-Bernstein, Hoag, 2022), економіку (Drees et al., 2023) та функції екосистем. Інші дослідження свідчать, що чагарники не мають негативного впливу на якість ґрунту (Ambrosino et al., 2022), а навпаки — накопичують первинну продукцію, бактеріальне різноманіття, покращують кругообіг поживних речовин та води (Chandregowda et al., 2018). Очевидно, така оцінка є відносною і залежить від об'єктів порівняння.

Дослідження експансії чагарників ведуться в різних напрямках, основними з яких є вплив зовнішніх чинників (клімат, ґрунти, роль пожеж та тваринного світу), механізмів формування структури ценозів, їх організації (відновлення після пожеж та порушення структури як лісових, так і трав'яних ценозів, структури популяцій), оцінки флористичного складу, конкурентних переваг та мутуалістичних відношень, коеволюції, консортивних зв'язків з тваринним світом, а також питання їх класифікації (Mucina et al., 2016), зміна властивостей ґрунту (Schlesinger et al., 1990, 1996; Ludwig et al., 2001), зокрема ґрунтової мікробіоти (Chandregowda, 2018; Idbella et al., 2022; Ding, Eldridge, 2023; Liu et al., 2023). Значна увага приділяється оцінці впливу тваринного світу, зокрема ролі птахів-карпофагів, які живляться плодами і насінням дерев та чагарників (Herrera, 1984).

Поряд із змінами землекористування, скороченням площ сіножатей та пасовищ, впливу пожеж в останні десятиліття велика увага приділяється впливу клімату. Клімат як безпосередньо, так і опосередковано впливає на формування деревних фітоценозів (Peters et al., 2004; Archer, 2010; Parmesan et al., 2022). Підвищення рівня CO₂ та азотних сполук у атмосфері (Smith, Johnson, 2004; Knapp, 2008; McKinley, Blair, 2008) не тільки сприяє експансії чагарників, а й впливає на їх конкурентний потенціал, бо деревна рослинність, яка характеризується фотосинтетичним метаболізмом типу C₃ в процесі донасичення CO₂ має перевагу над трав'яною з типом фотосинтетичного метаболізму C₄ (Polley et al., 1994; Reich et al., 2001; Poorter, Navas, 2003; Wu et al., 2021; Li et al., 2023). Зокрема Бонд і Міджлі (Bond, Midgley, 2000) припускають, що відмінності в стратегіях розподілу вуглецю між деревними і трав'яними рослинами на додаток до різниці фотосинтетичного метаболізму сприяють проникненню деревних рослин у трав'яні ценози. Очікується, що вплив CO₂ стане все більш важливою рушійною силою змін протягом наступних десятиліть (Ciais et al., 2013; Settele et al., 2014).

Відомо, що від клімату залежить тривалість фенологічних фаз, а відтак і період дозрівання плодів. Зокрема, час досягання плодів збільшується від арктичної зони (0,6–1,3 місяців) до тропіків (3,8–4,5), а в наших широтах триває 2,2–3,5 місяців (Herrera, 1984), що впливає

Таблиця 1. Полігони досліджень та їх ландшафтно-регіональне місцезнаходження
 Table 1. Study plots and their landscape and regional locations

№	Місцезнаходження	Місце в рельєфі	Північна широта	Східна довгота	Дата дослідження
Лісова зона					
1	Київська обл., Вишгородський р-н, с. Жерева	Плеската ділянка, угруповання <i>Galietalia veri</i> з домінуванням <i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	50.87102	29.72299	15.07.2025
2	Київська обл., Вишгородський р-н, На північ від м. Іванків	Флювіогляціальні піщані відклади, угруповання з домінуванням <i>Calamagrostis epigejos</i>	50.98236	29.93841	18.07.2025
3	Київська обл., Вишгородський р-н, на північ від м. Іванків	Флювіогляціальні піщані відклади, угруповання з домінуванням <i>Carex hirta</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L.	50.97076	29.92111	18.07.2025
4	Київська обл., Бучанський р-н, с. Хутір Гай	Знижена ділянка лучного типу	50.7306	29.38512	21.08.2013
5	Київська обл., Бучанський р-н, с. Хутір Гай	Підвищена ділянка надзаплавної тераси	50.7298	29.8553	21.08.2013
6	Житомирська обл., Звягельський р-н	На надзаплавній терасі р. Случ	50.31721	27.72541	16.06.2014
7	Житомирська обл., Коростенський р-н, с. Путиловичі за Великими Коровичами	Рівнинна ділянка типового рельєфу	51.0934	28.1716	16.08.2013
8	Волинська обл., Луцький р-н, с. Пальче	Плеската ділянка, рельєф злегка хвилястий	50.7795	25.5894	10.07.2022
9	Рівненська обл., Рівненський р-н, с. Суськ	Плеската ділянка, рельєф злегка хвилястий	50.79113	26.12175	15.08.2025
10	Рівненська обл., Рівненський р-н, с. Зозів, заказник "Вишнева гора"	Невисока надзаплавна тераса р. Устя	50.68291	26.20290	02.08.2024
11	Рівненська обл., Рівненський р-н, с. Городок	Північний схил лівого корінного берега р. Устя	50.68080	26.19088	29.05.2022
12	Львівська обл., Львівський р-н, с. Вихопні	Заболочена лука р. Зах. Бут	50.05483	24.4215	09.06.2024
13	Львівська обл., Дрогобицький р-н, с. Доброгостів	Луки басейну верхньої течії р. Дністер	49.25693	23.58891	07.07.2021
14	Рівненська обл., Рівненський р-н, с. Городок, ур. "Острів"	Лесове підвищення (182 м н.р.м.) у рукаві заплави р. Устя	50.67723-599	26.19824-713	16.07.2020
15	Рівненська обл., Рівненський р-н, с. Городок, ур. "Острів"	Лесове підвищення (182 м н.р.м.) у рукаві заплави р. Устя	50.67647	26.19764	12.08.2024
16	Львівська обл., Золочівський р-н, с. Стінка	Південний схил пасма Подільської височини.	49.79591	24.71367	07.06.2024
17	Тернопільська обл., околиці м. Кременець	Південно-західний схил (10°) Кременецького пасма	50.08241	25.70854	07.06.2022
18	Тернопільська обл., Чортківський р-н, с. Зелений Гай, заказник "Обіжова"	Плакорна ділянка берега р. Дністер (261 м н.р.м.)	48.41294	25.38372	11.07.2015
19	Івано-Франківська обл., Івано-Франківський р-н, між селами Кутище та Грабичанка	Берег р. Дністер	48.89229	25.12351	04.08.2016

Таблиця 1 (продовження)

Table 1 (continuation)

№	Місцезнаходження	Місце в рельєфі	Північна широта	Східна довгота	Дата дослідження
20	Тернопільська обл., Тернопільський р-н, с. Комарівка	Схил степової балки (304 м н.р.м.)	49.4346	25.04777	04.08.2016
21	Івано-Франківська обл., м. Тлумач, с. Попелів	Некруті південні схили балки	48.88248	25.04327	11.07.2015
22	Івано-Франківська обл., Івано-Франківський р-н, с. Герасимів-Жабокруки, г. Лиса	Плеската вершина гори (254 м н.р.м.)	48.73688	25.1721	12.07.2015
23	Івано-Франківська обл., Івано-Франківський р-н, с. Герасимів-Жабокруки, г. Лиса	Плеската вершина гори та її схили	48.74601	25.18339	08.08.2023
24	Івано-Франківська обл., Івано-Франківський р-н, с. Поділля	Західний схил (5°) балки (298 м н.р.м.)	49.25991	24.74312	02.07.2019
25	Івано-Франківська обл., Івано-Франківський р-н, с. Хотимир, ур. Городище — Зелене	Північний схил балки	48.76403	25.14657	11.07.2010
26	Івано-Франківська обл., Коломийський р-н, с-ще Гвіздець	Середня частина пологого схилу балки	48.60215	25.22088	25.05.2016
27	Івано-Франківська обл., Коломийський р-н, с-ще Гвіздець	Верхня частина пологого схилу балки	48.60216	25.22086	25.05.2016
28	Івано-Франківська обл., Коломийський р-н, с. Вільхівці	Південно-східний схил (30°) балки	48.80218	25.37331	08.08.2023
29	Івано-Франківська обл., Коломийський р-н, с. Чортовець	Схили різної експозиції балки (280 м н.р.м.)	48.42158	25.14027	27.05.2016
30	Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Сокіл	Схили р. Дністер	48.6133	26.77602	16.06.2015
31	Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Субіч	Схили р. Дністер	48.6053	26.8392	16.06.2015
32	Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Устя	Схили р. Дністер	48.57551	26.6414	05.06.2021
33	Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Панівці	Степовий схил (до 20°) балки	48.62503	26.62273	05.06.2021
34	Чернівецька обл., ок. Чернівців, с. Молодія	Схили лучно-степової рослинності	48.2210	26.004	04.06.2022
35	Тернопільська обл., Чортківський р-н, с. Кудринці	Схил балки	48.62569	26.22491	16.06.2015
Лісостепова зона					
36	Закарпатська обл., Березівський р-н, с. Дунковиці	Пологі схили (152 м н.р.м.)	48.32503	22.92964	24.06.2016

Таблиця 1 (продовження)
Table 1 (continuation)

№	Місцезнаходження	Місце в рельєфі	Північна широта	Східна довгота	Дата дослідження
37	Закарпатська обл., Берегівський р-н, с. Онок	Оноківська гора, вершина (166 м н.р.м.)	48.23830	23.02934	19.06.2023
38	Житомирська обл. Бердичівський р-н, с. Трубіївка	Надзаплавна тераса	49.80404	29.40113.	09.06.2025
39	Житомирська обл. Бердичівський р-н, с. Белилівка,	Південно-західний схил лесових відкладів (20°)	49.69472	28.99485	10.06.2025
40	Київська обл. Білоцерківський р-н, с. Юрківка	Південно-західний схил берега р. Гнилий Тікич (20°)	49.332946	30.10281	06.07.2025
41	Київська обл., Білоцерківський р-н, с. Сніжки	Південний схил балки (20°)	49.35537	30.11003	06.07.2025
42	Хмельницька обл., Хмельницький р-н, між с. Левківка та Калинівка	Заплавна лука р. Случ	49.77775	27.53711	14.06.2025
43	Хмельницька обл., Хмельницький р-н, с. Кудринці	Некруті західні схили балки	49. 37343	26.77825	14.06. 2025
44	Вінницька обл., Хмельницький р-н, с. Мончинці	Північно-східні схили балки (10–15°)	49.70801	26.79373	11.06.2025
45	Вінницька обл., Вінницький р-н, с. Лісне	Невисокі північні схили балки (15°)	49.46741	27.99185	12.06.2025
46	Вінницька обл., Хмельницький р-н, с. Піків	Плеската ділянка узлісся	49.5603	28.3169	24.06.2015
47	Вінницька обл., Гайсинський р-н, с-ще Чечельник	Північно-східний схил балки (15°)	48.24461	29.30141	29.05.2013
48	Вінницька обл., Гайсинський р-н, с. Райгород	На виходах гранітів р. Південний Буг	48.86687	29.08575	27.06.2010
49	Черкаська обл., Черкаський р-н, с. Сунки	Некруті схили балки	49.23302	31.98679	30.06.2010
50	Сумська обл., Сумський р-н, с. Великий Бобрик, ур. "Образ"	Некруті схили системи балок	50.75990	35.12188	05.07.2016
Степова зона					
51	Кіровоградська обл. с. Синюха, заказник "Чорний Ташлик"	Плакорна ділянка та прилеглі схили берега ріки	48.1953	30.8525	11.05.2021
52	Одеська обл., Подільський р-н, с. Тригради	Північно-західний схил (25°), 124 м н.р.м.	47.67982	29.79656	07.06.2020
53	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Актово	Схили берега р. Мертвовод	47.71432	31.42451	11.05.2021
54	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Актово	Схили берега р. Мертвовод	47.70405	31.3795	11.05.2021
55	Миколаївська обл., Первомайський р-н, с. Синюхін Брід	Схил берега р. Малий Ташлик	48.14801	30.77047	11.05.2021

Таблиця 1 (продовження)

Table 1 (continuation)

№	Місцезнаходження	Місце в рельєфі	Північна широта	Східна довгота	Дата дослідження
56	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Олександрівка	Берег р. Пд. Бут, південний схил (15°)	47.70809	31.21730	02.07. 2025
57	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Бузьке — с. Олександрівка	Берег р. Пд. Бут, західний схил (10°)	47.71321	31. 01449	02.07.2025
58	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, Південні околиці м. Південноукраїнськ	Берег р. Пд. Бут, плакорна ділянка, західний схил (3°)	47.80849	31.18229	03.07.2025
59	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Щуцьке	Правий берег р. Бакшала, виходи вапняків, північний схил (15°)	47.72643	31.16945	04.07. 2025
60	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Виноградний сад	Правий берег р. Пд. Бут, південно-східний схил (15°)	47.74706	31.18255	05.07. 2025
61	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Богданівка	Правий берег р. Пд. Бут, приплакорна ділянка південно-західного схилу (10°)	47.81281	31.17240	05.07.2025
62	Одеська обл., Білгород-Дністровський р-н, с. Петрівка	Самозаліснення, південно-східний схил (10°)	46.29602	29.96873	16.05.2025
63	Луганська обл., Луганський р-н, с. Іллірія	Плакорні степові ділянки (133 м н.р. м.)	8.38521	39.00219	04.06.2013
64	Луганська обл., Довжанський р-н, с. Великий Суходіл	Північний схил балки (91 м н.р.м.)	48.38377	39.87196	07.06.2013
Кримський півострів					
65	АР Крим, Севастопольська міськрада, с. Резервне	Некруті степові схили (267 м н.р.м.)	44.47506	33.67410	12.05.2013
66	АР Крим, Феодосійський р-н, с-ще Щебетовка, Карадазький природний заповідник	Пологе днище балки	44.93005	35.21776	03.05 2013

на ресурси харчування тварин. Основними агентами розповсюдження насіння та плодів є птахи, які мають більше значення, ніж ссавці. У Середній Європі нараховується біля 60 видів птахів-карпофагів, які харчуються плодами різних видів, сприяють не лише їхньому поширенню, а й швидкості проростання та подальшого виживання. Такий зв'язок має глибокі історичні корені і трактується як прояв коеволюції (Herrera, 1984; Howe, 1986; Levey, 1987; Gosper et al., 2005).

Клімат впливає на різні ґрунтові процеси та властивості ґрунтів, зокрема співвідношення та доступність для засвоєння рослинами води,

поживних речовин, у тому числі азотних сполук. Глобальне потепління посилює тенденції зниження рівня ґрунтових вод і збільшення поверхневого випаровування та транспірації рослин, тим самим знижуючи конкурентоспроможність трав'яних рослин з дрібним корінням, в той час як чагарники з добре розвиненою кореневою системою отримують конкурентну перевагу (Maestre et al., 2009; Malfasi, Cannone, 2020; Tu et al., 2024). Кущі перешкоджають потраплянню опадів до поверхні ґрунту, підвищують ефективність використання води та сприяють мінералізації азотних сполук, що призводить до їхньої переваги в конкуренції

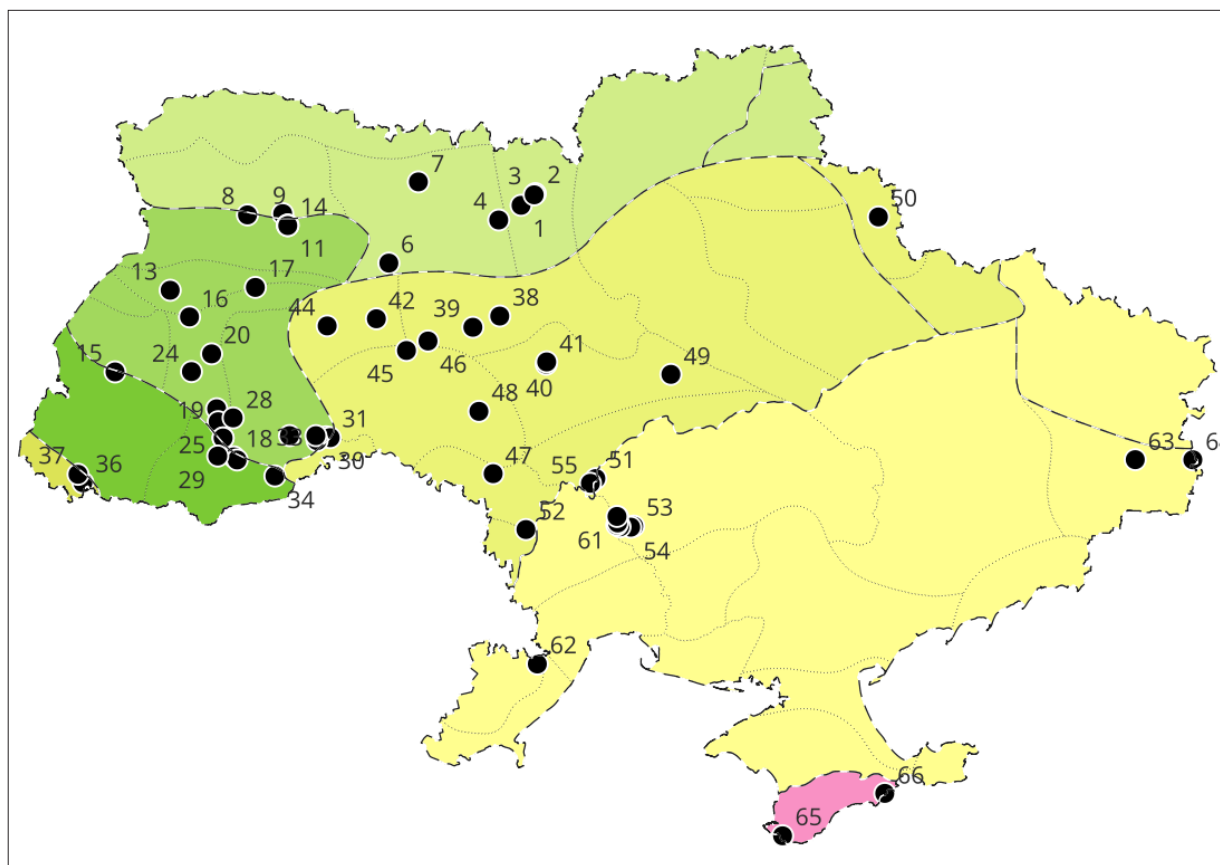


Рис. 1. Географічний розподіл полігонів дослідження (нумерацію див. у табл. 1)

Fig. 1. Geographic distribution of research sites (numbers as in Table 1)

з травами (Ludwig et al., 2001). Слід відмітити і зміну функцій інших ґрунтових процесів, зокрема вплив через алелопатію. Роль нітрогенів у цих процесах, як і глобальних процесах втрати біорізноманіття, є досить важливою і після зміни землекористування та зміни клімату вважається третім по значимості фактором (Sala et al., 2000; Li et al., 2008), який впливає на ріст і розподіл рослин через доступність поживних речовин (N) та pH ґрунту (Dale et al., 2001; Theurillat, Guisan, 2001; Pärtel, 2002; Wamelink et al., 2005, 2020), зокрема експансію деревних порід і скорочення площ трав'яних екосистем. У той час як збільшення насичення ґрунтів азотними сполуками спочатку було задокументовано для Європи та Північної Америки, зараз це також розглядається як серйозна проблема для певних регіонів Азії та меншою мірою для Латинської Америки, і очікується, що вона залишиться такою і в майбутньому (Gilliam, 2006).

Нами (Didukh, 2008) було висвітлено роль азоту як механізму енергетичної інактивації, засвоєння енергії та конкуренції за її отримання. Цей механізм у способі переведення недоступних для засвоєння рослинами форм у доступні, що збільшує енергетичний потенціал екосистеми. Надлишок вільної енергії сприяє переводу її із ґрунту і накопиченні у живій біомасі, де перевага деревних порід незаперечна. У цьому відношенні важливим є екстензифікація C до N (Archer et al., 1995), Види, пристосовані до умов з нижчим вмістом N, будуть витіснені видами, сприятливішими до більшої доступності N (Wilson, Tilman, 1991; Berendse, 1998; Payne et al., 2013), що спричинює експансію чагарників.

Чагарникові ценози знижують температуру, транспірацію, підтримують баланс гідрорежиму шляхом перерозподілу вологи у одних випадках висушуючи, а в інших — зволожуючи ґрунт, що сприяє підвищенню вмісту сполук розчинного

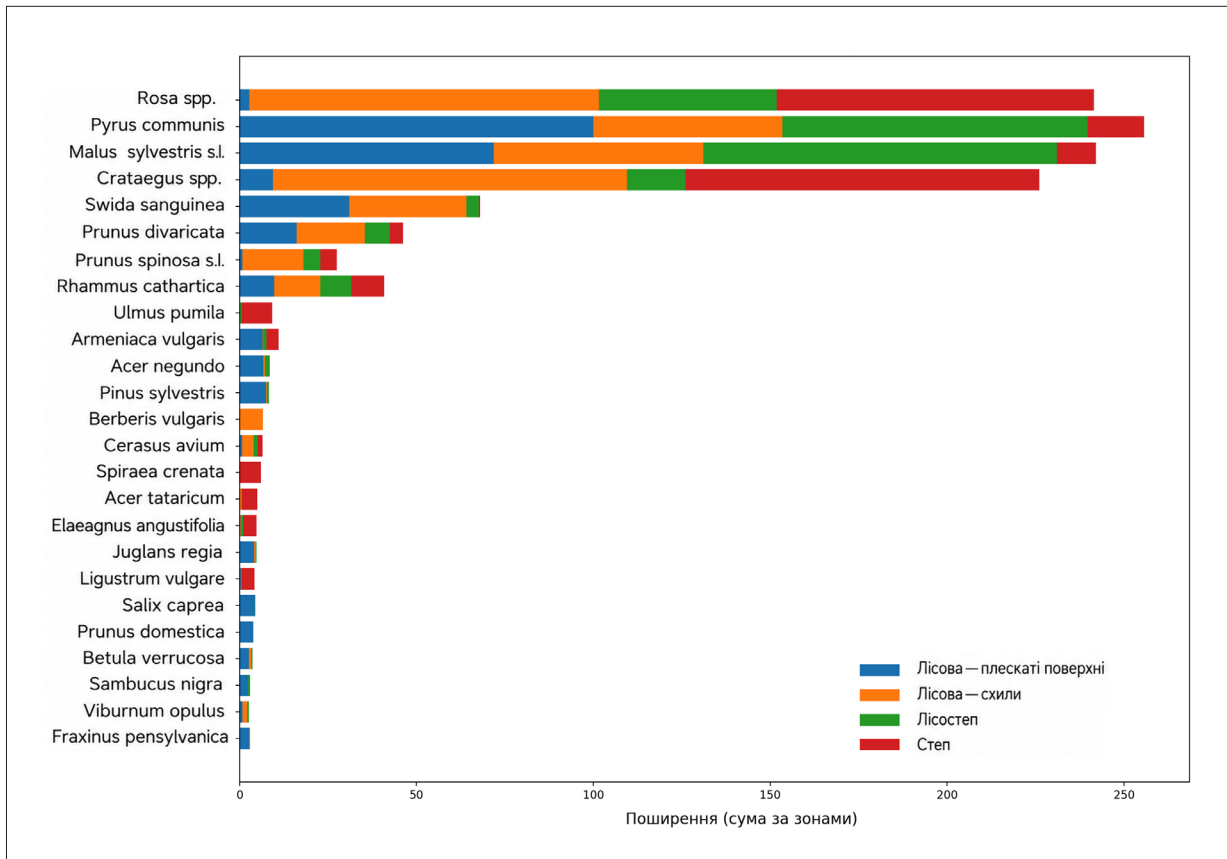


Рис. 2. Кількісний розподіл основних видів дерев та чагарників у перелісках різних зон України

Fig. 2. Quantitative distribution of tree and shrub species in renewal groves in different physiographic zones of Ukraine

азоту, тобто нітрифікацію а також алюмініфікацію ґрунтів, а відтак спричиняють виснаження запасів гумусу до 15%. Підвищення рівня поживних речовин у ґрунті під кронами чагарників порівняно з міжчагарниковими ділянками, коли хімічні сполуки гуміфікуються, розглядають як ефект "родючого острова" (Reynolds et al., 1999; Okin et al., 2004; Zhou et al., 2018), який, поступово наростаючи, формує лісовий ценоз.

Останнім часом значимість чагарників оцінюють через екосистемні послуги, що відображають їх позитивний ефект завдяки зв'язуванню карбону та нітрогену, збереженню специфічного біорізноманіття, стабілізації гідрорежиму, збагаченню ґрунту поживними речовинами та його родючості (Eldridge, Soliveres, 2014; Bardgett et al., 2021). Але при цьому скорочуються пасовища ресурси пасовищ, що займають 54% площі суші (Barber-Cross et al., 2022) та 69% площі сільськогосподарських угідь

(Song, Wang, 2022). Вони забезпечують понад 1000 млрд. (трильйон) доларів екосистемних послуг для 36% світового населення (Liao et al., 2018). Прогнозується, що глобальна площа поширення чагарників збільшиться в найближчі роки (Chandregowda et al., 2018; Idbella et al., 2022; Ding, Eldridge, 2023). Очікується, що вони стануть все більш важливими в аспекті змін рослинного покриву протягом наступних десятиліть (Ciais et al., 2013; Settele et al., 2014).

Біологічні основи широкої адаптації до умов зміни зовнішнього середовища пояснюється тим, що представники *Rosaceae* представлені неовидами, гібридними расами, що еволюціонують не лише у систематичному відношенні, а й розширюють адаптаційний потенціал, мають недонасичені ареали (Weber, 1981).

Інвазивні види можуть суттєво змінити низку наземних та підземних екосистемних процесів, включаючи ті, що впливають на секвестрацію

Таблиця 2. Кількісний розподіл трапляння видів за зонами та їхні характеристики

Table 2. Quantitative distribution of species occurrences across zones and their characteristics

Таксон	Спосіб розповсюдження	По Україні — 66 полігонів						Лісова зона (плескаті поверхні) — 12					
		t	t, %	m	R	R, %	Кл	t	t, %	m	R	R, %	Кл
<i>Rosa</i> L. sp.	E	54	81,82	24,17	1977,37	100	I	2	15,38	6,08	93,58	2,71	IV
<i>Pyrus pyrastrer</i> (L.) Burgsd. s. l. (<i>P. communis</i> L. subsp. <i>communis</i>)	E	63	95,45	20,21	1929,49	97,60	I	13	100	34,52	3451,54	100	I
<i>Malus sylvestris</i> (L.) Mill. s. l.	E	62	93,94	19,81	1860,87	94,13	I	13	100	24,79	2478,95	71,82	I
<i>Crataegus</i> L. sp.	E	52	78,79	22,52	1773,94	89,73	I	6	46,15	7,09	327,21	9,48	IV
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz (<i>Cornus sanguinea</i> L.)	E	30	45,45	11,21	509,33	25,76	III	6	46,15	23,17	1069,27	30,98	II
<i>Prunus divaricata</i> Ledeb. (<i>P. cerasifera</i> Ehrh.)	E	38	57,58	6,07	349,77	17,69	III	9	69,23	8,03	555,61	16,10	III
<i>Prunus spinosa</i> L. s. l.	E	34	51,52	6,14	316,25	16,00	III	1	7,69	3,60	27,72	0,80	V
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	E	28	42,42	7,38	313,01	15,83	III	6	46,15	7,30	336,78	9,76	IV
<i>Armeniaca vulgaris</i> (<i>Prunus armeniaca</i> L.)	E	17	25,76	3,06	78,95	3,99	IV	5	38,46	5,81	223,28	6,47	IV
<i>Ulmus pumila</i> L.	A	8	12,12	7,23	87,59	4,43	IV						
<i>Acer negundo</i> L.	A	10	15,15	3,98	60,24	3,05	IV	6	46,15	4,99	230,25	6,67	IV
<i>Pinus sylvestris</i> L.	A	12	18,18	3,14	57,01	2,88	IV	7	53,85	4,83	260,08	7,54	IV
<i>Berberis vulgaris</i> L.	E	4	6,06	8,80	53,33	2,70	IV						
<i>Cerasus avium</i> (L.) Moench (<i>Prunus avium</i> (L.) L.)	E	17	25,76	1,97	50,63	2,56	IV	1	7,69	3,23	24,81	0,72	V
<i>Spiraea crenata</i> L.	E	5	7,58	6,12	46,38	2,35	IV						
<i>Acer tataricum</i> L.	A	8	12,12	3,21	38,90	1,97	IV						
<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	E	12	18,18	2,03	36,97	1,87	IV	1	7,69	1,17	9,00	0,26	V
<i>Juglans regia</i> L.	Б	6	9,09	3,68	33,46	1,69	IV	1	7,69	18,28	140,61	4,07	IV
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	E	7	10,61	3,04	32,23	1,63	IV	1	7,69	1,55	11,90	0,34	V
<i>Salix caprea</i> L.	A	9	13,64	2,22	30,24	1,53	IV	8	61,54	2,41	148,61	4,31	IV
<i>Prunus domestica</i> L.	E	3	4,55	5,84	26,53	1,34	IV	2	15,38	8,76	134,71	3,90	IV
<i>Betula verrucosa</i> (<i>B. pendula</i> Roth)	A	7	10,61	2,49	26,39	1,34	IV	4	30,77	2,91	89,54	2,59	IV
<i>Sambucus nigra</i> L.	E	2	3,03	6,76	20,48	1,04	IV	1	7,69	10,75	82,71	2,40	IV
<i>Viburnum opulus</i> L.	E	9	13,64	1,48	20,22	1,02	IV	2	15,38	1,84	28,34	0,82	V
<i>Fraxinus pensylvanica</i> Marshall	A	4	6,06	3,33	20,16	1,02	IV	3	23,08	4,19	96,63	2,80	IV
<i>Prunus mahaleb</i> L.	E	3	4,55	3,15	14,31	0,72	V						

Лісова зона (схили) — 23						Лісостепова зона — 15						Степова зона — 14					
t	t, %	m	R	R, %	Кл	t	t, %	m	R	R, %	Кл	t	t, %	m	R	R, %	Кл
22	100	23,97	2397,42	98,81	I	14	93,33	18,75	1750,26	50,33	I	14	100	32,52	3251,66	89,59	I
22	100	12,95	1295,08	53,38	I	15	100	30,02	3001,60	86,32	I	12	85,71	6,77	580,53	16,00	III
22	100	14,36	1436,36	59,20	I	14	93,33	37,26	3477,34	100,00	I	12	85,71	4,65	398,64	10,98	III
21	95,45	25,42	2426,18	100	I	11	73,33	7,85	575,96	16,56	III	14	100	36,29	3629,35	100	I
16	72,73	11,06	804,34	33,15	II	5	33,33	3,66	122,00	3,51	IV	3	21,43	0,63	13,58	0,37	V
14	63,64	7,35	467,77	19,28	III	8	53,33	4,65	247,82	7,13	IV	7	50,00	2,65	132,39	3,65	IV
13	59,09	7,11	419,97	17,31	III	8	53,33	3,11	165,60	4,76	IV	10	71,43	2,31	165,27	4,55	IV
8	36,36	8,69	316,18	13,03	III	5	33,33	9,16	305,45	8,78	III	9	64,29	5,27	338,77	9,33	IV
2	9,09	0,44	3,97	0,16	V	3	20,00	1,74	34,78	1,00	IV	7	50,00	2,43	121,34	3,34	IV
						1	6,67	2,88	19,21	0,56	V	7	50,00	6,25	312,49	8,61	IV
1	4,55	2,61	11,88	0,49	V	2	13,33	3,35	44,66	1,28	IV	1	7,14	0,52	3,68	0,10	V
3	13,64	0,36	4,91	0,20	V	2	13,33	1,37	18,23	0,52	V						
4	18,18	8,80	159,98	6,59	IV												
9	40,91	1,91	78,10	3,22	IV	3	20,00	2,07	41,50	1,19	IV	4	28,57	1,70	48,45	1,33	IV
												5	35,71	6,12	218,64	6,02	IV
3	13,64	1,04	14,21	0,59	V							5	35,71	4,51	161,04	4,44	IV
2	9,09	0,54	4,88	0,20	V	3	20,00	0,97	19,41	0,56	V	6	42,86	3,21	137,48	3,79	IV
3	13,64	0,87	11,85	0,49	V	2	13,33	0,60	7,96	0,23	V						
1	4,55	0,76	3,47	0,14	V	1	6,67	0,55	3,68	0,11	V	4	28,57	4,60	131,50	3,62	IV
						1	6,67	0,64	4,27	0,12	V						
						1	6,67	0,55	3,68	0,11	V						
1	4,55	3,70	16,84	0,69	V	2	13,33	1,04	13,84	0,40	V						
						1	6,67	2,76	18,42	0,53	V						
4	18,18	1,85	33,63	1,39	IV	3	20,00	0,75	15,07	0,43	V						
1	4,55	0,74	3,37	0,14	V												
												3	21,43	3,15	67,44	1,86	IV

Таксон	Спосіб розповсюдження	По Україні — 66 полігонів						Лісова зона (плескаті поверхні) — 12					
		t	t, %	m	R	R, %	Кл	t	t, %	m	R	R, %	Кл
<i>Cotoneaster melanocarpa</i> (Bunge) Fisch. ex Loudon (<i>C. laxiflorus</i> J. Jacq. ex Lindl.)	E	3	4,55	2,93	13,30	0,67	V						
<i>Morus nigra</i> L.	E	4	6,06	1,69	10,22	0,52	V	2	15,38	2,72	41,87	1,21	IV
<i>Populus tremula</i> L.	A	4	6,06	1,63	9,86	0,50	V	4	30,77	1,63	50,07	1,45	IV
<i>Physocarpus opulifolius</i> (L.) Maxim.	E	2	3,03	3,17	9,60	0,49	V	1	7,69	2,89	22,23	0,64	V
<i>Ulmus scabra</i> Mill. (<i>U. glabra</i> Huds.)	A	4	6,06	1,54	9,33	0,47	V						
<i>Salix viminalis</i> L.	A	3	4,55	2,00	9,11	0,46	V	3	23,08	2,00	46,27	1,34	IV
<i>Quercus robur</i> L.	Б,Е	1	1,52	5,88	8,91	0,45	V						
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Б	2	3,03	2,91	8,81	0,45	V						
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	Б	4	6,06	1,37	8,30	0,42	V	1	7,69	1,71	13,15	0,38	V
<i>Celtis occidentalis</i> L.	Б	2	3,03	2,17	6,56	0,33	V						
<i>Acer campestre</i> L.	A	2	3,03	2,02	6,13	0,31	V						
<i>Caragana frutex</i> (L.) K. Koch	Б	1	1,52	4,04	6,12	0,31	V						
<i>Cotinus coggygria</i> Scop.	Б	6	9,09	0,67	6,06	0,31	V						
<i>Euonymus europea</i>	E	2	3,03	1,70	5,15	0,26	V						
<i>Lonicera tatarica</i>	E	2	3,03	1,28	3,87	0,20	V						
<i>Padus serotina</i> (Ehrh.) Borkh. (<i>Prunus serotina</i> Ehrh.)	E	1	1,52	2,29	3,47	0,18	V						
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	E	2	3,03	1,09	3,31	0,17	V	1	7,69	0,87	6,69	0,19	V
<i>Acer platanoides</i> L.	A	2	3,03	0,89	2,70	0,14	V	1	7,69	0,85	6,57	0,19	V
<i>Cerasus vulgaris</i> Mill. (<i>Prunus cerasus</i> L.)	E	2	3,03	0,77	2,34	0,12	V						
<i>Amelanchier ovalis</i> Medik.	E	1	1,52	1,35	2,04	0,10	V						
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	A	1	1,52	0,90	1,37	0,07	V	1	7,69	0,90	6,93	0,20	V
<i>Ulmus carpiniifolia</i> Gled. (<i>U. minor</i> Mill. subsp. <i>minor</i> s. l.)	A	1	1,52	0,87	1,32	0,07	V	1	7,69	0,87	6,69	0,20	V
<i>Amygdalus nana</i> L. (<i>Prunus tenella</i> Batsch)	Б	1	1,52	0,75	1,13	0,06	V						
<i>Viburnum lantana</i> L.	E	1	1,52	0,65	0,99	0,05	V						

Умовні позначення: t — кількісні показники трапляння; t% — трапляння у відсотках; m — середні значення трапляння виду; R — показник "питомої ваги" участі виду у формуванні чагарнико-деревних рідколісь; R,% — показник "питомої ваги" у відсотках; А — анемохори; Б — барохори; Е — ендозоохори. Кл — класи: I клас — > 50%, II — > 25–50, III — > 10–25, IV — > 1–10, V — < 1.

Таблиця 1. (продовження)

Table 1. (continuation)

Лісова зона (схили) — 23						Лісостепова зона — 15						Степова зона — 14					
t	t, %	m	R	R, %	Кл	t	t, %	m	R	R, %	Кл	t	t, %	m	R	R, %	Кл
1	4,55	2,36	10,71	0,44	V							2	14,29	3,21	45,85	1,26	IV
1	4,55	0,56	2,53	0,10	V							1	7,14	0,75	5,33	0,15	V
						1	6,67	3,45	22,99	0,66	V						
2	9,09	1,28	11,62	0,48	V	2	13,33	1,80	23,99	0,69	V						
						1	6,67	5,88	39,22	1,13	IV						
						1	6,67	1,24	8,28	0,24	V	1	7,14	4,58	32,68	0,90	V
												3	21,43	1,26	26,94	0,74	V
												2	14,29	2,17	30,94	0,85	V
1	4,55	1,96	8,91	0,37	V							1	7,14	4,04	28,86	0,80	V
3	13,64	0,69	9,43	0,39	V							3	21,43	0,64	13,73	0,38	V
2	9,09	1,70	15,45	0,64	V							2	14,29	1,28	18,27	0,50	V
1	4,55	2,29	10,41	0,43	V												
						1	6,67	1,32	8,77	0,25	V						
1	4,55	0,93	4,21	0,17	V												
1	4,55	0,93	4,21	0,17	V	1	6,67	0,62	4,14	0,12	V						
1	4,55	1,35	6,12	0,25	V												
												1	7,14	0,75	5,33	0,15	V
1	4,55	0,65	2,97	0,12	V												

Legend: t — quantitative indicators of occurrence; t% — occurrence in percent; m — average occurrence values for the species; R — indicator of the “specific weight” of the species' participation in the formation of shrub-tree sparse forests; R, % — indicator of “specific weight” in percent; A — wind dispersal; B — gravity dispersal; E — endozoochorous dispersal. Kl — classes: Class I — > 50%, II — > 25–50, III — > 10–25, IV — > 1–10, V — < 1.

карбону. Прямий вплив інвазійних видів на накопичення вуглецю часто менший і більш короткостроковий, ніж їхній непрямий вплив, спричинений зміною доступності поживних речовин, первинної продуктивності або видового складу, які регулюють довгострокові пули та потоки вуглецю (Peltzer et al., 2010).

Проведений огляд літературних джерел свідчить про багатогранність досліджень вивчення структури та організації угруповань деревно-чагарникової рослинності, серед яких важливими є ботанічні аспекти, що знайшли відображення у представлений роботі.

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень були чагарникові та розрізнені деревні угруповання, що формувалися на місці трав'яних лучних, степових угруповань та перелогів і є стадією їх заростання. Дослідження проводилися з 2010 до 2025 рр. і охоплювали практично всю територію України від півночі (Лісова зона, Чорнобильський ЕРБЗ) до півдня (субсередземномор'я Криму, Карадазький ПЗ), з заходу на схід від Закарпаття та Волині до Луганської області, а візуальні спостереження проводилися на території РФ (Стрілецький степ) (табл. 1). При цьому, на фіксованій ділянці, що має чіткі межі (ур. "Острів", Рівненська обл.), були проведені повторні підрахунки у 2010 та 2024 рр. (табл. 1, №14, №15).

Дослідження розпочиналися із загальної оцінки, розмірів, фіксації координат полігонів, їхнього розміщення по відношенню до елементів рельєфу, характеру травостою і передбачали рух по трансекті шириною біля 20 м (щоб візуально зліва та справа визначати вид дерева чи куща) та підрахунок їх у кількості не менше 100 шт. (за окремим виключенням). Для трансекти вибиралися більш-менш однотипні ділянки рельєфу, у яких зімкнутість крон дерев чи кущів не досягала 0,4, уникали днища балок, де спостерігалися загущені зарості. Підрахунки велися тих екземплярів, які мають насінневе походження (генети) (Zlobin, 2009). У випадку формування кущів або підросту поблизу стовбурів дерев, що мають порослеве походження (рамети, наприклад *Prunus spinosa* L., *Spiraea* L. sp.), такі кущі чи підріст об'єднувалися у один.

Для систематично складних таксонів, які могли бути представлені різними мікротидами

навіть на одному полігоні, оцінювали їх на родовому рівні, оскільки специфіка їхньої поведінки, структури, розподілу досить подібна. Навіть такі роди як *Pyrus* та *Malus* Mill. були представлені різними видами, підвидами та формами (*P. communis* subsp. *communis*, *P. communis* subsp. *pyraster* (L.) Ehrh., *Malus sylvestris*, *M. praecox* Borkh. (*M. domestica* (Suckow) Borkh.)), не говорячи про систематично складні видові агрегати *Rosa* та *Crataegus*, що досить різноманітні. У подальшому створювали таблицю EXCEL, у якій крім систематичної належності наводили характеристики щодо способу переносу діаспор, форми та кольору плодів. З метою порівняльного аналізу отримані кількісні показники трапляння (t) переводили у відсотки (t%) і розраховували середні значення трапляння виду ($m = t/n$). Крім цього, розраховували показник "питомої ваги" (R), участі виду у формуванні чагарнико-деревних рідколісь за формулою $R = m \times t$ у межах всієї кількості полігонів (n) та для відповідних зон і ці показники переводили у відсотки по відношенню до максимального значення відповідної вибірки. Отримані показники розділяли на п'ять класів: I клас — > 50%, II — > 25–50, III — > 10–25, IV — > 1–10, V — < 1.

Результати

Дослідженнями було охоплено 66 полігонів з різних географічних зон (рис. 1).

На полігонах було зафіксовано зростання 56 видів дерев та кущів із 22 родин, із числа яких найбільше (18 видів або 27,3%) належать до родини *Rosaceae*, а по 4 види до родин *Fabaceae* та *Ulmaceae*. Для оцінки значущості, "питомої ваги" видів ми підраховували ступінь їх трапляння (t) по відношенню до вибірки всіх полігонів (%) та середній показник по відношенню до конкретних полігонів (m), а отриманий добуток розділили на число полігонів (66), що відображає роль видів (R) у структурі перелісків (табл. 2).

За цим показником провідні місця належать представникам родини *Rosaceae* (*Rosa* sp. — 51, 82; *Crataegus* sp. — 48,07; *Pyrus communis* (incl. *P. domestica*) — 42,49; *Malus sylvestris* (inc. *M. praecox*) — 41,45), а далі спостерігається різке зниження (*Rhamnus cathartica* — 9,43 *Prunus divaricata* — 8,82) (рис.2). У сумі "питома вага" *Rosaceae* становить 207,39 або

82,36%, тому на основі всього викладеного такі угруповання можна умовно називати "розаріями".

Іншим важливим аспектом є спосіб розповсюдження діаспор. Більшість видів фанерофітів мають соковиті плоди (кістянки, ягоди, яблукоподібні із сильно розвиненим мезокарпієм), а відтак розповсюджуються ендозоохорним способом (31 вид = 47,0%). Основними агентами такого розповсюдження є птахи, які мають більше значення, ніж ссавці. Ті, що мають сухі плоди, хоча і відносяться до барохорів, але відомі численні факти їх поширення зооагентами (12,12%). Лише четверта частина досліджених видів (25,76%) є анемохорами. Велике значення у способі розповсюдження плодів відіграє їхня структура, розміри, і навіть колір. У більшості випадків м'ясисті дрібні плоди споживаються повністю (як правило, вони при досяганні мають червоний та чорний колір), а у великих плодів споживається м'якоть (переважно жовто-оранжевого кольору). За структурою та кольором, що визначає спосіб поширення та споживання плодів, найбільша кількість видів має сухі плоди (29, або 50,88%), що характеризуються різним способом поширення (анемо-, баро-, ендозоохорія), і дещо менше соковитих плодів червоного та чорного кольорів (38,59%), які поїдаються повністю як і попередні, споживаються протягом зими, і незначну кількість (10,53%) становлять плоди, що зникають до початку осені-зими жовтого чи оранжевого забарвлення, із яких, на відміну від попередніх, карпофаги споживають м'якоть (крім *Elaeagnus angustifolia*). Зовсім інша картина спостерігається, якщо ми оцінюємо такий розподіл видів за питомою вагою (табл. 2). Тут більше половини видів мають плоди, що вживаються повністю (56,49%, із яких червоного кольору 42,27, а чорного — 14,12%), жовтого, у яких видається м'якоть — 39,89, а сухих — лише 4,61%.

Важливим аспектом є зміна видового складу угруповань залежно від регіонально-зонального місцезнаходження. Основу всіх угруповань формують як природні, так і здичавілі види *Pyrus communis* (incl. *P. pyraeaster*) та *Malus sylvestris* (incl. *M. praecox*), форма та розміри плодів яких досить різноманітні. Плоди яблуні бувають як дрібні, так і досить великого розміру, а груші як округлі, так і конусоподібні. Найвищі відносні показники для Лісової зони мають *Swida*

sanguinea, *Rhamnus cathartica*, *Prunus divaricata*, *Sambucus nigra*, *Viburnum opulus*, а також характерні для природних лісів *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Salix caprea*, для Лісостепової *Malus sylvestris* s. l., *Pyrus communis* s. l., для Степової *Rosa* sp., *Crataegus* sp., *Prunus spinosa*, *Acer tatarica*, *Elaeagnus angustifolia*, *Ulmus pumila*, а субсередземномор'я — *Paliurus spina-christi* Mill., *Pistacia mutica* Fisch. & C.A. Mey. (*P. atlantica* Desf.). За походженням чагарниково-деревні насадження переважають апофіти (69%) при значній участі кенофітів (31%), що свідчить про високий рівень адвентизації. При цьому майже третину видового списку (32,7%), становлять культивовані в садах (*Prunus divaricata*, *Armeniaca vulgaris*, *Juglans regia*, *Morus nigra*, частково *Pyrus* (*P. pyraeaster*), *Malus sylvestris* (*M. domestica*) та адвентивні інтродуковані види (*Acer negundo*, *Amelanchier ovalis*, *Elaeagnus angustifolia*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Celtis occidentalis*, *Gleditsia triacanthos*, *Lonicera tatarica*, *Padus serotina*, *Physocarpus opusifolius*, *Robinia pseudoacacia*). Проблема адвентизації новоутворюваних чагарниково-деревних угруповань є досить актуальною, оскільки це є один із потужних шляхів їх експансії у природні ценози.

Важливими є моніторинг часових змін угруповань. Хоча ми не ставили таких завдань, але цікавою є зміна чисельності видового складу угруповань ур. "Острів", розташованого на території Городоцької ОТГ. Острів являє собою лесові відклади, підняті на висоту до 8 м, оточені болотом. Він має форму еліпсу, схили крутизною 8-12°, площу 2,5 га, яка чітко фіксується і є незмінною. Раніше до 80-90 років ця ділянка розорювалася, тому вік перелогів становить біля 40 років і за цей період сформувалися типові трав'яні угруповання *Trifolio-Geranietae* (*Antherico ramosae-Geranietalia sanguinei* Julve ex Dengler in Dengler et al. 2003, *Geranion sanguinei* Tx. in T. Müller 1962), у яких на фоні домінування *Origanum vulgare* L., *Medicago falcata* L., *Agritonia eupatoria* L., наявні плями з *Pentanema ensifolium* (L.) D. Gut. Larr., Santos-Vicente, Anderb., E. Rico & M.M. Mart. Ort. (*Inula ensifolia* L.), *Anthericum ramosum* L. У 2020 р. тут зафіксовано 226 екземплярів чагарників та дерев, а у 2024 р. — 343, тобто збільшилося на 50%, хоча, можливо, у першому варіанті вони уже були, але не перевищували висоту

травостою (до 40 см), тому не фіксувалися. У відсотковому відношенні ці показники досить стабільні і близькі, однак спостерігалось зростання чисельності *Rosa* sp., *Pyrus communis*, *Crataegus* sp., *Swida sanguinea*, *Berberis vulgaris*, *Prunus davuricata*, а найбільше *Rhamnus cathartica*, хоча відмічається масове усихання його верхівок, що, очевидно пов'язано із кліматогенною зміною гідрорежиму. Вперше зафіксовано появу *Juglans regia*, а число куртин *Prunus spinosa* зменшилося від 8 до 6, за рахунок їх розростання та змикання.

Проведені розрахунки свідчать, що у середньому рослини розташовані на площі 72,9–110,6 м², тобто віддаль між ними становила 9,6–11,8 м. Це початковий етап заселення фанерофітів, який характеризується такими показниками: *Rhamnus cathartica* (у 2020 р. — 52, у 2024 р. — 100 екз.), *Crataegus* sp. (40–63), *Berberis vulgaris* (39–55), *Pyrus communis* s. l. (23–30), *Swida sanguinea* (19–28), хоча у відсотковому відношенні лише *Rhamnus cathartica* та *Crataegus* sp. мають у 2024 р. вищі показники (табл. 2).

Одним із важливих аспектів є вплив оточуючих територій та екологічних умов на формування видового складу рідколісь. Оскільки полігони, як правило, знаходяться недалеко від населених пунктів, то питання, чому саме в угрупованнях велика роль належить *Pyrus communis* s. l. та *Malus sylvestris* s. l. не потребує пояснень, хоча при здичавінні у більшості випадків сортів особливості втрачаються. Підтвердженням цьому є наявність культивованої *Prunus divaricata*, а в степовій зоні *Prunus armeniaca* (*Armeniaca vulgaris*). Важливе значення має близькість розташування природних популяцій — агентів. Так, лише на одному полігоні (ур. Острів) відмічені у великій кількості *Berberis vulgaris* (16,13–17,26), та *Rhamnus cathartica* (23,0–29,33), що зростають поблизу у заказнику "Вишнева гора" (*Berberidion vulgaris*) при незначній кількості *Pyrus communis* s. l. та *Malus sylvestris* s. l. Трав'яний покрив як і на "Вишневій горі" формують лучно-степові угруповання *Cirsio-Brachypodion*, в комплексі з ценозами *Galietalia veri*, *Trifolio-Geranietea*, а на виходах крейди наявні популяції *Pentanema ensifolium* та *Anthericum ramosum* (Didukh, 2023). Водночас у розташованому біля підніжжя гори лучному полігоні (*Arrhenatherion elatioris*, *Poetum pratensis*) перший вид відсутній, а наявні *Pyrus communis*

s. l. (33,00), *Malus sylvestris* s. l. (19,54), *Swida sanguinea* (23,71), *Sambucus nigra* (10,75), що пояснюється іншими екологічними умовами. Велика участь *Rhamnus cathartica* на південній межі Полісся (с. Суськ) пояснюється тим, що угруповання цього виду, який не характерний для Полісся, обрамляють чагарникові зарості лісів з високою його участю. Цим пояснюється значна участь в угрупованнях *Pinus sylvestris*, яка домінує у цих лісах.

Обговорення

Сьогодні головна увага звертається на оцінку значимості, впливу зовнішніх факторів та механізму формування чагарникових угруповань в системі функціонування екосистем. Але важливим є власне поняття, типологія, місце цих угруповань в системі класифікації рослинності та біотопів. Якщо для Африки існує поняття саванни, для Центральної Азії — шибляк (у розумінні Р.В. Камеліна: Kamelin, 1973), то для нас важливо окреслити об'єкт досліджень, який відрізняється від лісів, зімкнутих чагарників. Ми пропонуємо називати ці угруповання **перелісками**, що певною мірою відповідає поняттям *renewal groves*, *інколи taillis / corses* (анг.), *matorrales* (ісп.), *fourrés* (фр.), *Feldgehölze* (нім.), *preboschi* (іт.), *zagainik* (пол.), *редколесье* (рос.).

Переліски — це такий тип екосистем, що характеризувався мозаїчністю, невисокою (< 0,3) зімкнутістю поодиноких низькорослих (до 8 м) світлолюбних швидкокоростучих дерев або кущів, під якими формується густий травостій (проективне покриття до 80%). Це специфічний тип екосистем, де крони не доторкаються, а ніби намагаються відштовхуватися одна від одної. Хоча за морфологічними ознаками дерева від кущів відрізняються за способом галузження стовбура, але дані угруповання представлені як одними, так і іншими, а дерева невисокі (5–8 м), швидкокорослі, мають скривлені стовбури, галузяться від основи, гілки часто з колючками, тобто не подібні до типових, що утворюють ліс. Така структура деревостану стійка до випасу та пожеж, які були дуже часті в степах і вважаються одним з найважливіших факторів їхнього формування. Разом з тим, угруповання такого типу є найменш стійкими до прямого впливу антропогенного фактора, бо після рубок деревні форми часто не відновлюються, тоді як

трав'яний покрив, особливо злаків, добре розвивається.

Переважаючим елементом цих перелісків є ентомофільні фанерофіти *Rosaceae* (*Prunus* L., *Cerasus* Mill., *Crataegus*, *Rosa*, *Malus*, *Pyrus*) з участю *Fabaceae* (*Robinia* L., *Gleditsia* L.), причому представники *Rosaceae* мають м'ясисті плоди червоного чи чорного (рідше жовто-оранжевого) кольору, ендозоохорне поширення.

Чагарники та швидкокорслі дерева-піонери характеризуються добрим відновленням за рахунок підземних пагонів та кореневищ, корневих паростків, адаптовані до механічного пошкодження, пожеж, випасання. За розрахунками Т. Фіцайло (Fitsailo, 2016, 2018) на відміну від типових степових чагарників, що мають вузькі показники екологічної валентності, такі види як *Rhamnus cathartica*, *Swida sanguinea*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa* s. l. середні, що свідчить про ширший ступінь пристосувань до зміни екологічних факторів.

Формування

Важливим є дослідження процесів самозаліснення трав'яних екосистем. Як ми відмічали, основним способом поширення діаспор є ендозоохорія, хоча значна частина представлена анемохорами. Взаємодія між птахами та рослинами у розсіюванні насіння є результатом коеволюційних, кліматичних та географічних факторів (Snow, 1971; Herrera, 1984). Птахи споживають мякоть, пошкоджуючи насіння та плоди, ковтають, можуть зберігати певний час у травній системі (наприклад, у волі), а насіння відригувати. У шлунку відбувається скарифікація — руйнування оболонки механічним шляхом або під дією кишкових кислот, також пташиний послід стимулює як проростання, так і є поживним субстратом для подальшого виживання (Snow, 1971; Levey, 1987). Час затримки їжі у шлунку незначний, від 0,5 до 3 годин, а відстань перенесення до 3 км (Pratt, Stiles, 1983; Denslow, 1987), тому насіння не втрачає схожість, а навпаки, його схожість стимулюється. При цьому насіння чи плід повинні потрапити на відкритий ґрунт, чому перешкоджає густий трав'яний покрив та підстилка. У Стрілецькому заповідному ковиловому степу нами було помічено, що проростки *Prunus fruticosa* (*Cerasus fruticosa*) формуються не серед густої трави, а на відкритих місцях (кротовинах, закинутих

норах, інших формах порушення трав'яного покриву та підстилки), тобто тут спостерігається велика роль тварин.

Очевидно, саме такі мікролокалітети, а не густий травостій є місцем посадки птахів, які залишають там послід, у складі якого фіксується насіння. Такий "вибір" субстрату трактується як "спрямоване розповсюдження" (Howe, 1986).

На розвиток перелісків впливають зміни клімату, що проявляється у кількох аспектах, зокрема терміну досягання плодів, середні показники якого збільшуються від арктичної зони (0,6–1,3 міс.) до тропіків (3,8–4,5), а в наших широтах триває 2,2–3,5 місяців. Встановлено кореляційну залежність між періодом досягання плодів (МЛ) і середньомісячною температурою січня (Тс) $МЛ = 1,27 + 0,18Тс$. ($R^2 = 0,945$) (Herrera, 1984). Із збільшенням тривалості вегетаційного сезону рослини мають більше часу на виконання своїх функцій і довші сезони дозрівання сприяють вторгненню видів у стійкі ценози. Якщо різниця середньосічної температури найхолоднішого регіону м. Сум (–6,3 °С), а Південного берега Криму (+2 °С) становить 8,3 °С, то середній період дозрівання плодів відповідно збільшується майже на три місяці. При сучасних тенденціях зміни клімату, у першу чергу за рахунок підвищення зимових температур на 2 °С, період дозрівання збільшується майже на півтора місяця, а це означає зростання популяцій птахів-карпофагів і як наслідок збільшення потенційної інтенсивності формування перелісків.

Як ми відмітили раніше, між кліматом та орнітофауною карпофагів існує багатогранний зв'язок. У напрямку від Арктики до тропіків збільшується кількість та різноманіття видів, бо на півночі за короткий період вони не встигають виростити пташенят. Птахи-карпофаги з північних широт відлітають взимку, а в південних, зимуючи, живляться плодами, які дозрівають восени і навіть тримаються на деревах взимку. Збільшення чисельності їх популяцій зумовлено і скороченням популяцій хижих птахів. У Середній Європі кількість видів птахів-карпофагів біля 60, які харчуються плодами різних видів, надаючи перевагу плодам червоного та чорного кольорів (Howe, 1986). Наприклад, плоди *Prunus mahaleb* (*Cerasus mahaleb*) в Іспанії споживають 28 видів птахів (Jordano, 2000). Як приклад можна навести те, що у межах

с. Хотинівка, розташованого в типових умовах на межі Лісової та Лісостепової зони (Ніжинського р-ну, Чернігівська обл.) зафіксовано понад 100 видів птахів, із числа яких майже половина є еври- та фітофагами (Kuzmenko, Vakulik, 2025). Зокрема, лише сойка (*Garrulus glandarius*) розповсюджує біля півсотні видів як із сухими, так і соковитими плодами (Levina, 1957). Час проходження плодів через тракт живлення у птахів досить короткий (від 0,5 до 3 годин), протягом якого відбувається скарифікація, а пташиний послід як правило відкладається на відкритих місцях, що стимулює як проростання, так і є поживним субстратом для подальшого виживання.

У процесі розвитку від початкової появи чагарників до формування лісу в природних умовах настає стадія перелісків (*Rhamno-Prunetea*), що характеризується наявністю угруповань невисоких дерев та кущів, розташованих таким чином, що їх крони не змикаються. Трав'яний покрив типовий для відкритих угруповань і домінують відповідні види залежно від едафічних умов класів *Geranio-Trifolietea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Festuco-Brometea*. Цей процес самозаліснення пов'язаний із відсутністю випасу, пожеж, сінокошіння, а також, як відмічається у літературі, кліматичними змінами останніх десятиліть. Такі угруповання не характерні для зворотних дигресивних процесів трансформації лісів, тобто є новими.

Подальший розвиток відповідних ценозів відбувається двома шляхами. Формування дерев чи високих чагарників (*Malus sylvestris*, *Pyrus communis*, *Acer negundo*, *Swida sanguinea*), під наметом яких зникають типові трав'яні геліофіти і з'являються сциогеліофіти. При заростанні кущами (*Prunus spinosa*, *Caragana frutex*, *Spiraea* sp.) спостерігається розширення їх куртин завдяки розвитку кореневої системи і у процесі їх змикання, ущільнення з'являються нітрофільні сциофіти (*Galium aparine* L., *Chelidonium majus* L., *Geum urbanum* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoff., *Viola hirta* L.). У процесі подальшого формування куртин спостерігається їх диференціація: центральне місце займають вищі, тіньотриваліші, *Swida sanguinea*, *Rhamnus cathartica*, *Crataegus* sp., які часто оточені густими заростями *Prunus spinosa*, *Ligustrum vulgare*, периферії — низькорослі *Cerasus fruticosa* (Pall.) Borkh., *Caragana frutex*, *Amygdalus nana*. У центральній

частині цього намету відмічені вищі дерева *Pyrus communis*, *Malus sylvestris*, *Acer negundo*, *Ulmus glabra*. Така форма, структура угруповання нагадує собою конус, що, як відомо, характеризує процеси наростання енергетичного потенціалу. В міру збільшення площі основи зростає висота деревостану, але це відбувається до певної межі, за якою ефект конуса втрачається і утворюється горизонтальна поверхня деревостану, з'являються аборигенні, характерні лісові види, тобто формується власне ліс.

Класифікація

Чагарники, переліски являють собою проміжну, тимчасову стадію сукцесії між трав'яними та лісовими ценозами, тому у класифікації рослинності на домінантній основі вони фактично відсутні або розглядалися у складі інших типів рослинності. Наприклад, у класифікації "Рослинності України" виділялися лише чагарникові степи (Bilyk, 1973). В класичних роботах еколого-флористичної класифікації їм приділялася більша увага і виділялися окремі класи (*Salicetea herbaceae*, *Rhamno-Prunetea*), проте вони частіше розглядалися на рівні нижчих синтаксономічних рангів (порядків, союзів) у складі інших класів: *Quercio-Fagetea* (*Prunetalia spinosae*), *Mulgedio-Aconitetea* (*Pado-Sorbetum*, *Salicetum lapponum*, *Pulmonario-Alnetum viridis*), *Alnetea glutinosae* (*Salicetum pentandro-cinereae*), *Vaccinio-Piceetea* (*Rhododendro-Vaccinion*) тощо (Oberdorfer, 1957). В останні десятиліття акцент поділу на класи зміщується у напрямку оцінки морфофізіологічної будови домінантів і як наслідок синтаксономічний ранг чагарникових угруповань значно підвищено. В новому продромусі рослинності Європи (Weber, 1981; Mucina et al., 2016; Guarino et al., 2018), виділено 10 класів рослинності чагарників, зокрема такі, що характеризують самозаліснення: *Crataego-Prunetea*, *Lonicero-Rubietea plicati*, *Franguletea*. Однак, деякі чагарникові угруповання розглядаються у складі деревної (хоча і не типової лісової) рослинності *Robinietea* (*Sambucetalia ramosae*, *Aegopodio podagrariae-Sambucion nigrae*), *Junipero-Pinetea* (*Juniperitalia hemisphaericae*). Деякі асоціації та союзи з домінуванням чагарників, були перенесені із класів трав'яної рослинності до чагарникової (наприклад, *Elytrigio nodosae-Rhuion coriariae*) (Didukh, Mucina, 2014). Виникають пропозиції щодо розробки

надкласових синтаксономічних категорій рослинності і відповідні лісові та чагарникові угруповання об'єднуються на вищому рівні формації (Willner, Faber-Langendoen, 2021).

Незважаючи на різну синтаксономічну підпорядкованість, за структурою ці угруповання не можуть бути зведені ні до лісового, ні до трав'яного типу і заслуговують на самостійність, що знайшло відображення у класифікації біотопів. У класифікації NATURA 2000 чагарники розглядаються як окремий тип (4010–4090), однак цілий ряд біотопів розподілено серед інших типів, наприклад, 2160 — Дюни із *Hippophae ramnoides*; 2170 — Дюни із *Salix repens* subsp. *argentea* (*Salicion arinariae*); 2250 — Узбережні дюни із *Juniperus* spp.; 2260 — Дюни склерофільних чагарників *Cisto-Lavanduletalia*; 3230, 3240 — Угруповання вздовж гірських річок із *Myricaria germanica* та *Salix elaeagnos*; 5110 — Стабільні ксеротермні формації *Buxus sempervirens* на скелястих схилах (*Berberidion* p. p.); 5130 — Угруповання із *Juniperus communis* на пустищах або вапнякових субстратах; 5210 — Маттораль із *Juniperus* тощо. У класифікації біотопів EUNIS (Davies et al., 2004) блок чагарникового типу (F) значно потужніший (11 категорій другого і 41 — третього рангу), але при цьому ми спостерігаємо схожу картину. Аналогічний підхід було застосовано при розробці класифікації біотопів Лісової та Лісостепової зон України (Didukh et al., 2011), де окремі біотоми чагарникової рослинності розглядалися у складі лісового типу, хоча багато з них мають відповідники у класі F G:1.31 {F3.1} *Berberidion*; G:1.32 {F3.24, G1.7A1224} Мезотермофільні кленові зарості *Lamio purpureae-Acerion tatarici*; G:1.33 {F3.11} Мезоксерофільні тернові зарості *Prunion spinosae*; G:1.34 {F3.112} Мезоксерофільні зарості розових *Crataegus* sp., *Rosa* sp., *Prunus* sp., *Pyrus communis*, *Malus praecox*; G:1.35 {F3.1} Мезонітрофільні зарості чагарників *Sambuco racemosa-Salicion capreae*. Така розбіжність трактувань пояснюється тим, що класифікація біотопів, на відміну від класифікації рослинності, не ґрунтується на чітких критеріях поділу, а їх основа залишається не визначена і різнопланова.

Класифікація угруповань такого типу ускладнюється ще і тим, що крім типових, сформованих заростей, наявні такі угруповання як переліски, коли дерева чи кущі ростуть окремо на значній віддалі. При класифікації рослинності,

коли площі описів обмежуються незначними розмірами від 10×10 до 5×5 і навіть 10 м², переліски випадають з об'єктів аналізу геоботаніків, або дерева чи чагарники фіксуються як випадкові (Willner, Faber-Langendoen, 2021). Але з позицій ширшого огляду на рівні елементів ландшафту це потребує відображення.

Крім оцінки мозаїчності тобто просторової структури, важливою є часовий. Хоча чагарники та переліски є проміжним етапом розвитку ценозів від трав'яного до лісового типу, але останній відрізняється цілком іншою структурою та видовим складом. При цьому виникає питання, чи існують у природі стійкі, клімаксові угруповання типу перелісків? Наше знайомство з літературою свідчить, що такими можна вважати горіхово-плодові ліси Ірано-Туранського регіону (від Ірану до Таджикистану, Афганістану, Узбекистану та Пакистану), що заходять у Східне Середземномор'я. Можливе ширше трактування цих угруповань, що включають і рідколісся типу фісташників Середзем'я, які А. Новак (2025) пропонує виділити в окремий клас (*Pistacietea veri*) (open scrubs) (Frey, Probst, 1986; Zohary 1973; Nowak et al., 2022) або *Pistacietea arid open woodlands* (див. Lachashvili et al., 2020). Але зупинимось на горіхово-плодових лісах, поширених на західних схилах Ферганського хребта та південних схилах Чаткальського хребта на півдні Киргизстану, що являють собою унікальну екосистему, Ліси складаються переважно з дерев *Juglans regia* L. і *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem., *Malus niedzwetzkyana* Dieck, які вважаються предковими одомашнених яблунь (Cornille et al., 2014). Характерними видами цих лісів є *Pyrus korshinskyi* Litv., *P. turcomanica* Maleev, *Acer turkestanicum* Pax, *Prunus Sogdiana* Vassilcz., *Crataegus* sp., *Betula* sp., *Juniperus* sp., *Populus* sp., *Fraxinus* sp., *Lonicera* sp., *Berberis* sp., *Cotoneaster* sp., *Rosa* sp., та інші види (Beer et al., 2008; Lazkov, Sultanova, 2014).

Хоча ці угруповання включають до класу *Quercus-Fagetea*, але як вказано Epplé (2001), зв'язок горіхово-плодових лісів з цим класом є відносно низьким. А. Новаком із співавторами (Novak et al., 2024) ці угруповання віднесені до двох порядків *Aceretalia turkestanici* A. Nowak, S. Świercz, S. Nowak, A. Nobis et M. Nobis 2024, що включають власне ліси з домінуванням *Malus sieversii*, *Acer regelii*, *A. turkestanica*, *Platanus orientalis*, *Juglans regia*, та *Crataegalia ponticae*

A. Nowak, M. Nobis, S. Nowak, M. Kotowski, E. Klichowska, A. Nobis et S. Świerszcz 2024, що включає геміксерофілну чагарникову рослинність (так звані *Rosaria*), яка, по суті, аналогічна нашим переліскам. Однак лісові угруповання згаданого типу не зможуть сформуватися на території України в наших едафічних та кліматичних умовах, бо на рівнині вони заміщуються зімкнутими лісовими ценозами.

Висновки

Розріджені угруповання, що характеризуються мозаїчністю, невисокою (0,2–0,5) зімкнутістю кущів або поодиноким низькорослим (до 8 м) світлолюбним швидкозростаючим деревом, у яких скривлені стовбури, галузяться від основи, гілки часто з колючками, під якими формується густий травостій (проективне покриття до 80%) називаємо перелісками. Це специфічний тип екосистем, стійкий до випасу та пожеж. Переважаючим елементом цих перелісків є ентомофільні фанерофіти родини *Rosaceae* (*Prunus*, *Cerasus*, *Crataegus*, *Rosa*, *Malus*, *Pyrus*), які мають м'ясисті плоди червоного чи чорного (рідше жовто-оранжового) кольору, ендозоохорне поширення, а також представників інших родин, зокрема *Fabaceae* (*Robinia*, *Gleditsia*) тощо. Їх формування зумовлено скороченням площ та інтенсивності випасу, кліматогенними змінами.

Аналіз флористичного спектру 66 полігонів перелісків, які репрезентують ботаніко-географічні регіони, засвідчив, що формування відповідних угруповань у першу чергу залежить від екологічних (едафічних) умов, регіонально-зонального місцезнаходження, тобто клімату, а також наявності близько зростаючих потенційних агентів. Ці зовнішні чинники, а також тригерні механізми структуризації, організації, відсутності випасу та сінокосіння, послаблення конкуренції внаслідок порушення трав'яного покриву, наявності агентів розповсюдження ендозоохорним та анемохорним способом — все це в комплексі визначають природні процеси сільватизації.

Основним способом поширення діаспор цих видів є ендозоохорія за допомогою птахів-карпофагів, чисельність яких збільшилася. У процесі проходження насіння та плодів через тракт живлення протягом короткого часу (від 0,5 до 3 годин), відбувається скарифікація, а пташиний

послід як правило відкладається на відкритих місцях, що стимулює як проростання, так і є поживним субстратом для подальшого виживання.

Вплив клімату проявляється як у термінах досягання плодів, середні показники якого збільшуються від арктичної зони до тропіків, а в наших широтах триває 2,2–3,5 місяців, так збільшенням видового багатства орнітофауни, зростання популяцій птахів-карпофагів, які живляться плодами у зимовий період і, як наслідок, збільшення потенційної інтенсивності формування перелісків. Кліматичні зміни сприяють поширенню інвазійних видів, адаптованих до відповідної форми функціонування екосистем.

Чагарники, переліски являють собою проміжну, тимчасову стадію сукцесії між трав'янистою та лісовими ценозами, тому у класифікації рослинності на домінантній основі фактично відсутні або розглядалися у складі інших типів рослинності. Наприклад, у класифікації "Рослинності України" виділялися лише чагарникові степи (Bilyk, 1973). В класичних роботах еколого-флористичної класифікації їм приділялася більша увага і виділялися окремі класи. У продромусі рослинності Європи (Mucina et al., 2016; Guarino et al., 2018; Willner, Faber-Langendoen, 2021) виділено 10 класів рослинності чагарників, зокрема такі, що характеризують самозаліснення: *Crataego-Prunetea*, *Lonicero-Rubietea plicati*, *Franguletea*. Класифікація угруповань такого типу ускладнюється ще і тим, що крім типових, сформованих заростей, наявні такі угруповання як переліски, коли дерева чи кущі ростуть окремо на значній віддалі. Ці угруповання не можуть бути зведені ні до лісового, ні до трав'яного типу і заслуговують на самостійність, що знайшло відображення у класифікації біотопів.

У Центральній Азії існують стійкі горіхово-плодові лісові екосистеми, а у Середземномор'ї — рідколісся, однак у наших широтах переліски є проміжною стадією формування лісів.

Подяки

Дослідження ведуться в рамках виконання тем "Синтез фітосоціологічних даних як основи класифікації, картування, збереження рослинного покриву України в умовах впливу зовнішніх чинників" та "Розроблення і використання

методології та алгоритмів оцінки впливу воєнних дій на фіторізноманіття природних екосистем України для визначення їхніх втрат, відновлювального та адаптивного потенціалу", що фінансуються НАН України.

Висловлюю подяку Ю.В. Розенбліт за допомогу у підготовці даної публікації.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автор повідомляє про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Я.П. Дідух  <https://orcid.org/0000-0002-5661-3944>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Aliokhina O.V., Korus M.M., Turych V.V., Shpakivska I.M., Yashchenko P.T. 2022. *Sylvatyzaciya postahrarykh ecosystem Shatskoho Poozerya*. Lviv, 200 pp. [Альохіна О.В., Корусь М.М., Турич В.В., Шпаківська І.М., Ященко П.Т. 2022. *Сильватизація постагарних екосистем Шацького поозер'я*. Львів, 200 с.]
- Ambrosino M., Torres Y., Lucero C., Lorda G., Ithurrart L., Martínez J.M., Armando L., Garayalde A., Busso C. 2022. Impacts of shrub encroachment on soil quality in the native Monte rangelands of Southwestern Buenos Aires, Argentina. *Research Square*. Preprint: 1–23. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1577176/v1>
- Archer S. 2010. Rangeland conservation and shrub encroachment: new perspectives on an old problem. In: du Toit J., Kock R., Deutsch J. (eds.). *Rangelands or Wildlands? Livestock and Wildlife in Semi-Arid Ecosystems*. Chichester, UK: Blackwell Publishing Ltd, pp. 53–97.
- Archer S., Predick K.I. 2014. An ecosystem services perspective on brush management: research priorities for competing land-use objectives. *Journal of Ecology*, 102: 1394–1407. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12314>
- Archer S.R., Boutton T.W., Hibbard K.A. 2001. Trees in grasslands: biogeochemical consequences of woody plant expansion. In: Schulze E.-D., Heimann M., Harrison S., Holland E.A., Lloyd J., Prentice I.C., Schimel D.S. (eds.). *Global Biogeochemical Cycles in the Climate System*. San Diego, CA: Academic Press, pp. 115–137.
- Archer S., Schimel D.S., Holland E.A. 1995. Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO₂? *Climatic Change*, 29: 91–99. <https://doi.org/10.1007/BF01091640>
- Ayers D., Melville G., Bean J., Beckers D., Ellis M., Mazzer T., Freudenberger D. 2001. *Woody Weeds, Biodiversity and Landscape Function in Western New South Wales*. WEST 2000, Dubbo, Australia, 221 pp.
- Barber-Cross T., Filazzola A., Brown C., Dettlaff M.A., Batbaatar A., Grenke J.S.J., Peetoom Heida I., Cahill J.F. Jr. 2022. A global inventory of animal diversity measured in different grazing treatments. *Scientific Data*, 9: 209. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01326-1>
- Bardgett R.D., Bullock J.M., Lavorel S., Manning P., Schaffner U., Ostle N., Chomel M., Durigan G., Fry E.L., Johnson D., Lavelle J.M., Le Provost G., Luo S., Png K., Sankaran M., Hou X., Zhou H., Ma L., Ren W., Li X., Ding Y., Li Y., Shi H. 2021. Combatting global grassland degradation. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2: 720–735. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00207-2>
- Beer R., Kaiser F., Schmidt K., Ammann B., Carraro G., Grisa E., Tinner W. 2008. Vegetation history of the walnut forests in Kyrgyzstan (Central Asia): natural or anthropogenic origin? *Quaternary Science Reviews*, 27(5–6): 621–632. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.11.012>
- Berendse F. 1998. Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. *Biogeochemistry*, 42: 73–88. <https://doi.org/10.1023/A:1005935823525>
- Bilyk H.I. 1973. *Roslynnist URSS. Stepy, kam'ianyisti vidslonennia, pisky*. Kyiv: Naukova Dumka, 427 pp. [Білик Г.І. 1973. *Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски*. Київ: Наукова думка, 427 с.]
- Bond W.J., Midgley G.F. 2000. A proposed CO₂-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. *Global Change Biology*, 6(8): 865–869. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00365.x>
- Booth C., Sánchez-Bayo F., King G. 1996. Establishment of woody weeds in Western New South Wales. 2. Growth and competitive potential. *The Rangeland Journal*, 18(1): 80–98. <https://doi.org/10.1071/RJ9960080>
- Cannone N., Guglielmin M., Casiraghi C., Malfasi F. 2022. *Salix* shrub encroachment along a 1000 m elevation gradient triggers a major ecosystem change in the European Alps. *Ecography*, 2022: 6007. <https://doi.org/10.1111/ecog.06007>
- Chandregowda M.H., Murthy K., Bagchi S. 2018. Woody shrubs increase soil microbial functions and multifunctionality in a tropical semi-arid grazing ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 155: 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.02.006>
- Ciais P., Sabine C., Govindasamy B., Bopp L., Brovkin V., Canadell J., Chhabra A., Defries R., Galloway J., Heimann M., C. Jones, C. Le Quéré, R.B. Myneni, S. Piao, P. Thornton. 2013. Carbon and other biogeochemical cycles. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge, United Kingdom; New York, NY, USA: Cambridge University Press, pp. 465–570.
- Cornille A., Giraud T., Smulders M.J.M., Roldán-Ruiz I., Gladieux P. 2014. The domestication and evolutionary ecology of apples. *Trends in Genetics*, 30(2): 57–65. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.10.002>

- Dale V.H., Joyce L.A., McNulty S., Neilson R.P., Ayres M.P., Flannigan M.D., Hanson P.J., Irland L.C., Lugo A.E., Peterson C.J., Simberloff D., Swanson F.J., Stocks B.J., Wotton B.M. 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience*, 51(9): 723–734. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:CCAFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2)
- Davies C.E., Moss D., Hill M.O. 2004. *EUNIS Habitat Classification Revised 2004*. Report to the European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity, European Environment Agency, 307 pp. Available at: https://www.researchgate.net/publication/238708061_EUNIS_habitat_classification_revised_2004
- Daryanto S., Eldridge D.J., Throop H.L. 2013. Managing semi-arid woodlands for carbon storage: Grazing and shrub effects on above- and belowground carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 169: 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.02.001>
- Denslow J.S. 1987. Fruit removal rates from aggregated and isolated bushes of the red elderberry, *Sambucus pubens*. *Canadian Journal of Botany*, 65: 1229–1235. <https://doi.org/10.1139/b87-170>
- Didukh Ya., Mucina L. 2014. Validation of names of some syntaxa of the Crimean vegetation. *Lazaroa*, 35: 181–190.
- Didukh Ya.P. 2008. Azot yak indykator funktsionuvannia ekosystem. In: *Etiudy fitoekologii*. Kyiv: Aristei, pp. 231–245. [Дідух Я.П. 2008. Азот як індикатор функціонування екосистем. У кн.: *Етюдів фітоєкології*. Київ: Арістей, с. 231–245.]
- Didukh Ya.P. 2023. *Roslynnist Vyshevoi hory ta yiyi okolyts*. Kyiv; Chernivtsi: DrukArt, 142 pp. [Дідух Я.П. 2023. *Рослинність Вишньої гори та її околиць*. Київ; Чернівці: Друк Арт, 142 с.]
- Didukh Ya.P., Fitsailo T.V., Korotchenko I.A., Yakushenko D.M., Pashkevych N.A. 2011. *Biotopty lisovoi ta lisostepovoi zon Ukrainy*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: TOV "Макрос", 288 pp. [Дідух Я.П., Фіцайло Т.В., Коротченко І.А., Якушенко Д.М., Пашкевич Н.А. 2011. Біотопи лісової та лісостепової зон України. Ред. Я.П. Дідух. Київ: ТОВ "Макрос", 288 с.]
- Ding J., Eldridge D.J. 2023. The success of woody plant removal depends on encroachment stage and plant traits. *Nature Plants*, 9: 58–67. <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01307-7>
- Ding L., Chen H., Wang M., Wang P. 2024. Shrub expansion raises both aboveground and underground multifunctionality on a subtropical plateau grassland: coupling multitrophic community assembly to multifunctionality and functional trade-off. *Frontiers in Microbiology*, 14: 1339125. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1339125>
- Drees T.H., Ochocki B.M., Collins S.L., Miller T.E.X. 2023. Demography and dispersal at a grass-shrub ecotone: a spatial integral projection model for woody plant encroachment. *Ecological Monographs*, 93: e1574. <https://doi.org/10.1002/ecm.1574>
- Eldridge D.J., Ding J. 2020. Remove or retain: ecosystem effects of woody encroachment and removal are linked to plant structural and functional traits. *New Phytologist*, 229: 2637–2646. <https://doi.org/10.1111/nph.17045>
- Eldridge D.J., Soliveres S. 2014. Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Australian Journal of Botany*, 62: 594–608. <https://doi.org/10.1071/BT14137>
- Eldridge D.J., Wilson B.R., Oliver I. 2003. Regrowth and Soil Erosion in the Semi-arid Woodlands of New South Wales. Sydney: NSW Department of Land and Water Conservation, 42 pp.
- Eldridge D.J., Bowker M.A., Maestre F.T., Roger E., Reynolds J.F., Whitford W.G. 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14: 709–722. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01630.x>
- Eppe C. 2001. A vegetation study in the walnut and fruit-tree forests of southern Kyrgyzstan. *Phytocoenologia*, 31: 571–604.
- Fitsailo T.V. 2016. Chaharnykova roslynnist Podilsko-Bessarabskoho Prydnistrov'ia. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 71: 72–84. [Фіцайло Т.В. 2016. Чагарникова рослинність Подільсько-Бессарабського Придністров'я. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 71: 72–84.]
- Fitsailo T.V. 2018. *Rhamno-Prunetea Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tüxen 1962*. In: *Prodromus roslynnosti Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 402–413. [Фіцайло Т.В. 2018. *Rhamno-Prunetea Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tüxen 1962*. У кн.: *Продромус рослинності України*. Київ: Наукова думка, с. 402–413.]
- Frey W., Probst W. 1986. A synopsis of the vegetation of Iran. In: Kürschner H. (ed.) *Contributions to the vegetation of South-west Asia*. [Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A (Naturwissenschaften), Nr. 24]. Wiesbaden: Dr. Ludwig Reichert, 9–43.
- Gibbens R.P., McNeely R., Havstad K.M., Beck R.F., Nolen B. 2005. Vegetation changes in the Jornada Basin from 1858 to 1998. *Journal of Arid Environments*, 61: 561–668. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.10.001>
- Gilliam F.S. 2006. Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 94(6): 1176–1191. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01155.x>
- Gómez-García D., Aguirre de Juana A.J., Jiménez Sánchez R., Manrique Magallón C. 2023. Shrub encroachment in Mediterranean mountain grasslands: Rate and consequences on plant diversity and forage availability. *Journal of Vegetation Science*, 34(1): e13174. <https://doi.org/10.1111/jvs.13174>
- Gosper C.R., Stansbury C.D., Vivian-Smith G. 2005. Seed dispersal of fleshy-fruited invasive plants by birds: contributing factors and management options. *Diversity and Distributions*, 11: 549–558. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00195.x>
- Guarino R., Willner W., Pignatti S., Attorre F., Loidi J. 2018. Spatio-temporal variations in the application of the Braun-Blanquet approach in Europe. *Phytocoenologia*, 48: 239–250. <https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0181>
- Henkin Z. 2023. The role of brush encroachment in Mediterranean ecosystems: a review. *Israel Journal of Plant Sciences*, 69: 1–12. <https://doi.org/10.1163/22238980-bja10039>

- Herrera C.M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54(1): 1–23.
- Howe H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: *Seed Dispersal*. Ed. D.R. Murray. Sydney: Academic Press, pp. 123–183.
- Idbella M., De Filippis F., Zotti M., Sequino G., Abd-ElGawad A.M., Fechtali T., Mazzoleni S., Bonanomi G. 2022. Specific microbiome signatures under the canopy of Mediterranean shrubs. *Applied Soil Ecology*, 173: 104407. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2022.104407>
- Jolly W.M., Cochrane M.A., Freeborn P.H., Holden Z.A., Brown T.J., Williamson G.J., Bowman D.M.J.S. 2015. Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. *Nature Communications*, 6: 7537. <https://doi.org/10.1038/ncomms8537>
- Jordano P., Schupp E.W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, 70: 591–615.
- Kamelin R.V. 1973. *Florogeneticheskiy analiz estestvennoy flory gornoj Sredney Azii*. Leningrad: Nauka, 356 pp. [Камелин Р.В. 1973. *Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии*. Ленинград: Наука, 356 с.]
- Kerley G.I.H., Knight M.H., De Kock M. 1995. Desertification of subtropical thicket in the eastern Cape, South Africa: are there alternatives? *Journal of Arid Environments*, 30: 115–127.
- Khazieva E., Verburg P.H., Pazúr R. 2022. Grassland degradation by shrub encroachment: Mapping patterns and drivers of encroachment in Kyrgyzstan. *Journal of Arid Environments*, 207: 104849. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2022.104849>
- Knapp A.K., Briggs J.M., Collins S.L., Archer S.R., Bret-Harte M.S., Ewers B.E., Peters D.P.C., Young D.R., Shaver G.R., Pendall E., Cleary M.B. 2008. Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology*, 14(3): 615–623. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01512.x>
- Korus M.M. 2020. *Sylvatization of postagrarian ecosystems of the Shatsk Lakeland (conditionality, ecological-phytocenotic features of successions)*. Cand. Sci. Diss. Abstract. Lviv, Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine, 22 pp. [Корусь М.М. 2020. *Сильватизація постагарних екосистем Шацького поозер'я (зумовленість, еколого-фітоценотичні особливості сукцесій)*. Автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 06.00.16. Львів, Інститут екології Карпат НАН України, 22 с.]
- Korus M.M., Yashchenko P.T. 2021. Zumovlenist i proyavy sylvatyzaciyi postahrarynykh ecosystem ukrainskoyi chastyny transkordonnoho biosfernoho rezervatu "Zakhidne Polissia". *Scientific Bulletin of UNFU*, 35(3): 68–73. [Корусь М.М., Ященко П.Т. 2021. Зумовленість і прояви сильватизації постагарних екосистем української частини транскордонного біосферного резервату "Західне Полісся". *Науковий вісник НЛТУ України*, 35(3): 68–73.]
- Kuzmenko L.P., Vakulik N.S. 2025. Ornitonaselennia sela Khotynivka Nizhynskoho raionu Chernihivskoi oblasti, Ukraina. *Research Notes. Biological Sciences (Nizhyn Mykola Gogol State University)*, 1: 1–21. [Кузьменко Л.П., Вакулік Н.С. 2025. Орнітонаселення села Хотинівка Ніжинського району Чернігівської області, Україна. *Наукові записки НДУ ім. Гоголя. Біологічні науки*, 1: 1–21.] <https://doi.org/10.31654/2786-8478-2025-bn-1-7-21>
- Lazkov G.A., Sultanova B.A. 2014. *Kadastr flory Kyrgyzstana. Sosudistye rasteniia*. Bishkek: National Academy of Sciences of the Kyrgyz Republic, Bishkek, 126 p. [Лазьков Г.А., Султанова Б.А. 2014. *Кадастр флоры Кыргызстана. Сосудистые растения*. Бишкек: Национальная академия наук Кыргызской Республики, 126 с.]
- Levey D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist*, 129(4): 471–485. <https://doi.org/10.1086/284652>
- Levina R.E. 1957. *Sposoby rasprostraneniia plodov i semian*. Moscow: Izdatelstvo Moskovskogo universiteta, 360 pp. [Левина Р.Е. 1957. *Способы распространения плодов и семян*. Москва: Издательство Московского университета, 360 с.]
- Li D., Liu Y., Yang X., Zhang X., Shi Z. 2023. Shrub encroachment alters plant trait response to nitrogen addition in a semi-arid grassland. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1103371. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1103371>
- Li J., Okin G.S., Alvarez L., Epstein H. 2008. Effects of wind erosion on the spatial heterogeneity of soil nutrients in two desert grassland communities. *Biogeochemistry*, 88: 73–88. <https://doi.org/10.1007/s10533-008-9195-6>
- Liao C., Clark P.E., DeGloria S.D. 2018. Bush encroachment dynamics and rangeland management implications in southern Ethiopia. *Ecology and Evolution*, 8(23): 11694–11703. <https://doi.org/10.1002/ece3.4621>
- Liu J., Wang J., Morreale S.J., Schneider R.L., Li Z., Wu G.-L. 2023. Contributions of plant litter to soil microbial activity improvement and soil nutrient enhancement along with herb and shrub colonization expansions in an arid sandy land. *CATENA*, 227: 107098. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107098>
- Ludwig F., Kroon H., Prins H.H.T., Berendse F. 2001. Effects of nutrients and shade on tree-grass interactions in an East African savanna. *Journal of Vegetation Science*, 12(4): 579–588. <https://doi.org/10.2307/3237009>
- Lv G., He M., Li Q., Wang Z., Wang C. 2023. Experimental climate change in desert steppe reveals the importance of C₄ plants for ecosystem carbon exchange. *Ecological Indicators*, 154: 110705. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110705>
- Maestre F.T., Bowker M.A., Puche M.D., Hinojosa M.B., Martínez I., García-Palacios P., Castillo-Monroy A.P., Soliveres S., Luzuriaga A.L., Sánchez A.M., Carreira J.A., Gallardo A., Escudero A. 2009. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters*, 12(9): 930–941. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01352.x>

- Malfasi F., Cannone N. 2020. Climate warming persistence triggered tree ingression after shrub encroachment in a high alpine tundra. *Ecosystems*, 23(8): 1657–1675. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00495-7>
- McKinley D.C., Blair J.M. 2008. Woody plant encroachment by *Juniperus virginiana* in a mesic native grassland promotes rapid carbon and nitrogen accrual. *Ecosystems*, 11: 454–468. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9133-4>
- Meik J.M., Jeo R.M., Mendelson J.R., Jenks K.E. 2002. Effects of bush encroachment on an assemblage of diurnal lizard species in central Namibia. *Biological Conservation*, 106: 29–36. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00226-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00226-9)
- Mucina L., Bültmann H., Dierssen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19(Issue S1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Noble J.C. 1997. *The delicate and noxious scrub: CSIRO studies on native tree and shrub proliferation in the semi-arid woodlands of Eastern Australia*. Lyneham, ACT: CSIRO Wildlife and Ecology, 137 pp.
- Nowak A., Nobis M., Nowak S., Kotowski M., Klichowska E., Nobis A., Świerszcz S. 2022. Syntaxonomy and ecology of thermophilous deciduous open woodlands and scrub vegetation in Tajikistan (Middle Asia). *Dendrobiology*, 87: 47–68. <https://doi.org/10.12657/denbio.087.004>
- Nowak A., Świerszcz S., Nowak S., Nobis A., Klichowska E., Nobis M. 2024. Conspectus of the vegetation types of Tajikistan and adjacent areas with special focus on phytosociological classes. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 93: 1–16. <https://doi.org/10.5586/asbp/191675>
- Oberdorfer E. 1957. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziologie*, 10: 1–564.
- Okin G.S., Mahowald N., Chadwick O.A., Artaxo P. 2004. Impact of desert dust on the biogeochemistry of phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 18: GB2005. <https://doi.org/10.1029/2003GB002145>
- Pacala S.W., Hurtt G.C., Baker D., Peylin P., Houghton R.A., Birdsey R.A., Heath L., Sundquist E.T., Stallard R.F., Ciais P., Moorcroft P., Caspersen J.P., Shevliakova E., Moore B., Kohlmaier G., Holland E., Gloor M., Harmon M.E., Fan S.-M., Sarmiento J.L., Goodale C.L., Schimel D., Field C.B. 2001. Consistent land- and atmosphere-based US carbon sink estimates. *Science*, 292: 2316–2320. <https://doi.org/10.1126/science.1057320>
- Parmesan C., Morecroft M.D., Trisurat Y., Adrian R., Anshari G.Z., Arneth A., Gao Q., Gonzalez P., Harris R., Price J. 2022. Terrestrial and freshwater ecosystems and their services. In: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, pp. 197–377. <https://doi.org/10.1017/9781009325844.004>
- Pärtel M. 2002. Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, 83(9): 2361–2366. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2361:LPDPAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2361:LPDPAE]2.0.CO;2)
- Payne R.J., Caporn S.J.M., Stevens C., Carroll J., Gowing D.J.G., Dise N.B. 2013. Inferring nitrogen deposition from plant community composition. *Ecological Indicators*, 26: 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.10.013>
- Peltzer D.A., Allen R.B., Lovett G.M., Whitehead D., Wardle D.A. 2010. Effects of biological invasions on forest carbon sequestration. *Global Change Biology*, 16(2): 732–746. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02038.x>
- Peters D.P.C., Pielke R.A., Bestelmeyer B.T., Allen C.D., Munson-McGee S., Havstad K.M. 2004. Cross-scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 15130–15135. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403822101>
- Pierce N.A., Archer S.R., Bestelmeyer B.T., James D.K. 2019. Grass-shrub competition in arid lands: an overlooked driver in grassland–shrubland state transition? *Ecosystems*, 22(3): 619–628. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0290-9>
- Polley H.W., Johnson H.B., Mayeux H.S. 1994. Increasing CO₂: comparative responses of the C₄ grass *Schizachyrium* and grassland invader *Prosopis*. *Ecology*, 75: 976–988.
- Poorter H., Navas M.-L. 2003. Plant growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist*, 157: 175–198. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00680.x>
- Pratt T.K., Stiles E.W. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *The American Naturalist*, 122: 797–805.
- Ramírez J.A., Díaz M. 2008. The role of temporal shrub encroachment for the maintenance of Spanish holm oak *Quercus ilex* dehesas. *Forest Ecology and Management*, 255: 1976–1983.
- Reich P.B., Tilman D., Craine J., Ellsworth D., Tjoelker M.G., Knops J., Wedin D., Naeem S., Bahaeddin D., Goth J., Bengtson W., Lee T.D. 2001. Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO₂ and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist*, 150(2): 435–448. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00114.x>
- Reynolds J.F., Virginia R.A., Kemp P.R., de Soyza A.G., Tremmel D.C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: Effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs*, 69: 69–106. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0069:Iodods\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0069:Iodods]2.0.Co;2)
- Reynolds J.F., Stafford Smith D.M., Lambin E.F., Turner B.L., Mortimore M., Batterbury S.P.J., et al. 2007. Global desertification: building a science for dryland development. *Science*, 316: 847–851. <https://doi.org/10.1126/science.1131634>

- Root-Bernstein M., Hoag C. 2022. Does shrub encroachment reduce foraging grass abundance through plant–plant competition in Lesotho mountain rangelands? *PeerJ*, 10: e13597. <https://doi.org/10.7717/peerj.13597>
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M., Wall D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Schlesinger W.H., Pilmanis A.M. 1998. Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry*, 42: 169–187.
- Schlesinger W.H., Raikes J.A., Hartley A.E., Cross A.F. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 77(2): 364–374. <https://doi.org/10.2307/2265615>
- Schlesinger W.H., Reynolds J.F., Cunningham G.L., Huenneke L.F., Jarrell W.M., Virginia R.A., Whitford W.G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247(4946): 1043–1048. <https://doi.org/10.1126/science.247.4946.1043>
- Settele J., Scholes R., Betts R., Bunn S., Leadley P., Nepstad D., Overpeck J.T., Taboada M.A. 2014. Terrestrial and inland water systems. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Ed. C.B. Field, V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea. Cambridge, UK; New York, USA: Cambridge University Press, pp. 271–359.
- Shpakivska I.M., Storozhuk I.M. 2013. The postagrarian transformation of the physical properties of the soil Verkhniyodnistrovsky Beskydy Mts. *Scientific Bulletin of UNFU*, 23(10): 45–50. [Шпаківська І.М., Сторожук І.М. 2013. Постагровенна трансформація фізичних властивостей ґрунтів сільватизаційної серії на території Верхньодністровських Бескидів. *Науковий вісник НЛТУ України*, 23(10): 45–51.]
- Smith D.L., Johnson L. 2004. Vegetation-mediated changes in microclimate reduce soil respiration as woodlands expand into grasslands. *Ecology*, 85: 3348–3361. <https://doi.org/10.1890/03-0576>
- Snow D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113: 194–202. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1971.tb05144.x>
- Song Q., Wang T. 2022. Effects of shrub encroachment in the Inner Mongolia ecotones between forest and grassland on the species diversity and interspecific associations. *Agronomy*, 12: 2575. <https://doi.org/10.3390/agronomy12102575>
- Theurillat J.-P., Guisan A. 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic Change*, 50(1): 77–109. <https://doi.org/10.1023/A:1010632015572>
- Trollope W.S.W., Hobson F.O., Danckwerts J.E., Van Niekerk J.P. 1989. Encroachment and control of undesirable plants. In: *Veld Management in the Eastern Cape*. Eds J.E. Danckwerts, J.P. Van Niekerk. Pretoria: Government Printer, pp. 73–89.
- Tu Y., Yao Z., Guo J., Yang L., Zhu Y., Yang X., Shi Z. 2024. Predicting the potential risk of Caragana shrub encroachment in the Eurasian steppe under anthropogenic climate change. *Science of the Total Environment*, 944: 173925. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173925>
- Wamelink G.W.W., Goedhart P.W., van Dobben H.F., Berendse F. 2005. Plant species as predictors of soil pH: replacing expert judgement with measurements. *Journal of Vegetation Science*, 16(4): 461–470. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02386.x>
- Wamelink G.W.W., Mol-Dijkstra J.P., Reinds G.J., Voogd J.C., Bonten L.T.C., Posch M., Hennekens S.M., de Vries W. 2020. Prediction of plant species occurrence as affected by nitrogen deposition and climate change on a European scale. *Environmental Pollution*, 266: 115257. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115257>
- Wang W., Kang Y., Liu M., Yang T., Bao D., Ji W., Su J. 2025. Shrub encroachment in alpine meadows facilitates soil carbon and nitrogen storage by redistributing soil water. *CATENA*, 256: 109061. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2025.109061>
- Weber von H.E. 1981. *Revision der Sektion Corylifolii (Gattung Rubus, Rosaceae) in Skandinavien und im nördlichen Mitteleuropa*. Hamburg; Berlin: Paul Parey, 229 pp.
- Willner W., Faber-Langendoen D. 2021. Braun-Blanquet meets EcoVeg: a formation and division level classification of European phytosociological units. *Vegetation Classification and Survey*, 2: 276–291. <https://doi.org/10.3897/VCS/2021/71299>
- Wilson S.D., Tilman D. 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology*, 72(3): 1050–1065. <https://doi.org/10.2307/1940605>
- Wu Q., Ren H., Bisseling T., Han G. 2021. Long-term warming and nitrogen addition have contrasting effects on ecosystem carbon exchange in a desert steppe. *Environmental Science & Technology*, 55(11): 7256–7265. <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c06526>
- Yannarell A.C., Menning S.E., Beck A.M. 2014. Influence of shrub encroachment on the soil microbial community composition of remnant hill prairies. *Microbial Ecology*, 67: 897–906. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0369-6>
- Yashchenko P.T., Nadorozhniak O.Ya. 2003. Silvatisation as a process and factor of renaturalization of natural ecosystems of Western Polissya. *Scientific Bulletin of UNFU. Forestry research in Ukraine*, 13.3: 171–176. [Ященко П.Т., Надорожняк О.Я. 2003. Сильватизація як процес і фактор ренатуралізації природних екосистем Західного Полісся. *Науковий вісник. Лісівничі дослідження в Україні*, 13.3: 171–176.]
- Yukhnovskiy V.Yu., Dudarets S.M., Maluha V.M., Khryk V.M. 2013. *Protjeroziyini lisovi nasadzhehya yaruszhno-balkovykh system: monohrafiya*. Kyiv: Kondor, 512 pp. [Юхновський В.Ю., Дударець С.М., Малюга В.М., Хрик В.М. 2013. *Протjeroziyini лісові насадження яружно-балкових систем*. Київ: Кондор, 512 с.]
- Zhang G., Kou X., Zhang X., Bai W., Liang W. 2020. Effect of row spacings on soil nematode communities and ecosystem multifunctionality at an aggregate scale. *Scientific Reports*, 10: 4779. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61498-x>

- Zhou Y., Boutton T.W., Wu X.B. 2018. Woody plant encroachment amplifies spatial heterogeneity of soil phosphorus to considerable depth. *Ecology*, 99: 136–147. <https://doi.org/10.1002/ecy.2051>
- Zlobin Yu.A. 2009. *Populatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoye sostoyanie, tochki rosta*. Sumy: Universytetska kniga, 263 pp. [Злобин Ю.А. 2009. *Популяционная экология растений современное состояние, точки роста*. Сумы: Университетская книга, 263 с.]
- Zohary M. 1973. *Geobotanical Foundations of the Middle East*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. Vol. 1: 340 pp.; Vol. 2: pp. 341–738.

Formation of the structure of spontaneous afforestation in Ukraine

Ya. DIDUKH

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

Abstract. Spontaneous afforestation (sylvatization) is a complex, multi-vector process that has intensified worldwide in recent decades and that brings both positive and negative implications. In Ukraine, this process manifests in several forms, including the development of open, mosaic-like communities with low canopy closure (0.2–0.5) formed by shrubs and low-stature, light-demanding, fast-growing trees, beneath which a dense herb layer persists. We refer to this specific type of communities as *pereliski* (open, patchy shrub–tree renewal groves, copices, etc.), which are resistant to grazing and fire. Studies conducted at 66 sites demonstrate that the formation of these communities depends on ecological (edaphic) conditions, regional-zonal position, and the presence of nearby potential propagule sources. A total of 56 shrub and tree species from 22 families were recorded, with the most numerous being entomophilous, endozoochorous representatives of *Rosaceae* (e.g., *Crataegus* sp., *Rosa* sp., *Malus sylvestris* s. l., *Pyrus communis* s. l.). Their development is driven by a reduction in grazing area and intensity, climate-related changes, and increasing populations of frugivorous birds. Subsequent community development proceeds through the stages ranging from isolated trees or shrubs to the formation of dense, cone-shaped thickets with woody species occupying the centre. In dominance-based vegetation classifications, these communities are largely absent or treated as successional stages within other vegetation types. In the *EuroVegChecklist*, ten shrub vegetation classes are recognized, including those associated with spontaneous afforestation, such as *Crataego-Prunetea*, *Lonicero-Rubietea plicati*, and *Franguletea*. Although stable walnut-fruit forests occur in Central Asia, and open woodlands are characteristic of the Mediterranean region, in our latitudes, *pereliski* (renewal groves) represent intermediate and temporary successional stages between forests and grasslands.

Keywords: climate, endozoochory, frugivorous birds, grazing, *Rosaceae*, successions, sylvatization, taillis copses



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.263>

RESEARCH ARTICLE

Резерватогенні зміни рослинності природного заповідника "Михайлівська цілина" (Сумська обл., Україна).

1. Цілинна територія

Микола С. ЛАРІОНОВ 

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

Адреса для листування: mlarion@ukr.net

Реферат. На основі даних новітнього картування рослинності природного заповідника "Михайлівська цілина" продовжено вивчення резерватогенної динаміки рослинності його цілинної території, а саме: встановлено поточне співвідношення площ основних угруповань; доповнено існуючі схеми динаміки рослинності; виявлено тенденції змін рослинності, з'ясовано їхні причини; розроблено прогноз на майбутнє. У рослинному покриві цілинної території переважають чагарниково-степові (*Chamaecytiseta ruthenici*) та різнотравні фітоценози (*Euphorbieta semivillosae*). Спостерігається посилення мезофітизації рослинності, зумовлене понад 10-річним невикористанням. Доведено зв'язок тенденцій змін рослинних угруповань у часі із заповідним режимом. Його особливості впливають на напрям сукцесії та тривалість її етапів. При збереженні невикористання до 2050 р. прогножуються такі зміни рослинності: (1) збільшення площ *Chamaecytiseta ruthenici* з подальшим скороченням; (2) збільшення площі *Euphorbieta semivillosae* з виходом на максимум у 2040 р.; (3) збільшення площі *Pruneta stepposae*; (4) збереження площ дерновинно-злакових угруповань та формації *Arrhenathereta elatii* на протипожежних смугах; (5) скорочення кореневищно-злакових фітоценозів з подальшим збільшенням; (6) збільшення площ лісових угруповань. Подальша сукцесія відбуватиметься в напрямку формування лісів. У 2080–2090 рр. прогнозуємо поширення лісових видів рослин з імовірним формуванням у 2100–2150 рр. суттєвих за площею ділянок кленово-липово-дубових та липово-дубових лісів. При цьому степова рослинність на більшій частині цілинної території заповідника зникне.

Ключові слова: абсолютна заповідність, автогенез степової рослинності, динаміка рослинності, лучний степ, резерватогенні зміни рослинності

Вступ

Тривалий час (1956–2011 рр.) у природному заповіднику (ПЗ) "Михайлівська цілина" динаміку

рослинності вивчали на основі даних картування рослинності. В цей період було проведено сім картографічних зйомок рослинності його цілинної території в 1956, 1963, 1971, 1981, 1991,

ARTICLE HISTORY. Submitted 06 August 2025. Revised 29 June 2026. Published 31 August 2026

CITATION. Larionov M.S. 2026. Reserve-induced changes of vegetation of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve (Sumy Region, Ukraine). 1. Virgin land area. *Ukrainian Botanical Journal*, 83(4): 263–280. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.263>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2026

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2026

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

ISSN 2415-8860. Український ботанічний журнал. 2026. 83 (4)

263

2001, 2011 роках (Bilyk, 1957; Sarycheva, 1966; Bilyk, Tkachenko, 1972; Tkachenko et al., 1984, 1993, 2003; Tkachenko, Fitsaylo, 2016). При цьому дослідники порівнювали поточний стан рослинності з минулим, а також рослинність ділянок з різними режимами заповідності між собою. У період до 1956 р. рослинність заповідника вивчалася більш стихійно, картографування її не проводилося. Серед робіт, виконаних у той час, варто відзначити дослідження Є.М. Лавренка та І.Г. Зоза (Lavrenko, Zoz, 1928; Zoz, 1933), результати яких лягли в основу побудованих пізніше схем і графіків змін рослинності. Найбільший внесок у вивчення динаміки рослинності ПЗ "Михайлівська цілина" зробив В.С. Ткаченко зі співавторами, які досліджували зміни рослинності заповідника протягом понад 40 років. Ними було побудовано графіки та прогнози змін співвідношень між площами основних рослинних угруповань заповідника як на основі власних даних, отриманих в ході картування рослинності (Bilyk, Tkachenko, 1973; Tkachenko et al., 1984, 1993, 2003; Parakhonska, Tkachenko, 1984, 1995; Tkachenko, Fitsaylo, 2016), так і матеріалів інших дослідників, які ними були адаптовані й включені до загальних схем (Lavrenko, Zoz, 1928; Zoz, 1933; Bilyk, 1957; Sarycheva, 1966). Питання динаміки рослинності заповідника у найбільш загальних категоріях були висвітлені в роботі В.С. Ткаченка та С.Г. Бойченко (Tkachenko, Boychenko, 2015), де оцінювалися зміни співвідношень ксероморфної, мезоморфної та лігнозної складових рослинного покриву ПЗ у часі. Інтерес також становить низка робіт, присвячених змінам екотопів даного заповідника. У частині з них характеризуються зміни показників екологічних чинників внаслідок заповідності, у тому числі під впливом різних її режимів (Tkachenko et al., 1993; Tkachenko, Lysenko, 2005b; Tkachenko, 2016). Одна робота присвячена дослідженню змін екологічних чинників за дії пірогенного впливу (Tkachenko, Lysenko, 2005a).

Таким чином, багаторічне вивчення динаміки рослинності заповідника дозволило накопичити значний обсяг матеріалу та отримати загальне уявлення про хід сукцесії на його цілинній території, висвітлене в публікаціях (Tkachenko et al., 1998; Tkachenko, 2004). При цьому, лучно-степовий стан, в якому перебувала рослинність перші десятиліття заповідності, замість природно сформованого, виявився антропогенно

зумовленим під впливом інтенсивного сінокошення й випасу в дозповідні часи та на початку заповідності. Протягом тривалого вивчення динаміки рослинності склалася періодичність доповнення її схем даними поточного картографування рослинності через 10-річні часові проміжки. Оскільки останнє таке доповнення відбулося у 2016 р. за даними картографування 2011 р. (Tkachenko, Fitsaylo, 2016), тому знову настав час планового виконання таких робіт. При цьому сьогодні можна не просто доповнити існуючі схеми, а й оцінити зміни рослинності на ранніх етапах абсолютної заповідності, оскільки у 2011 р. викошування на більшій частині цілинної території заповідника було припинене. Звичайно, що ці зміни будуть суттєво відрізнятися (як за швидкістю, так і характером) від тих, які спостерігалися на абсолютно заповідній ділянці з 1947 р. Тоді в стан абсолютної заповідності були переведені еталонні лучно-степові угруповання (Bilyk, 1957), а в 2011 р. — значно віддалені від них ценози, що перебували в проміжному стані між дерновинно-злаковими і кореневищно-злаковими угрупованнями (Tkachenko, Fitsaylo, 2016).

За класифікацією В.Д. Александрової, зміни рослинності на цілинній території заповідника мають ендеоекогенетичний характер (Aleksandrova, 1964). Вони також постійно коригувалися зовнішнім антропогенним впливом у вигляді сінокошення та випасання худоби. Інтенсивність і періодичність такого впливу протягом майже 100 років заповідності неодноразово змінювалися. На них також впливали і гологенетичні зміни (Aleksandrova, 1964) у межах лісостепової зони загалом, де знаходиться територія даного заповідника.

Метою роботи стало вивчення резерватогенної динаміки рослинності цілинної території ПЗ "Михайлівська цілина". Завданнями були: 1) встановлення поточного співвідношення площ основних рослинних угруповань; 2) доповнення існуючих схем динаміки рослинності; 3) виявлення тенденції змін рослинності на основі аналізу сучасних і ретроспективних даних, з'ясування їхніх причин; 4) розроблення прогнозу майбутніх змін рослинності.

Матеріали і методи

Територія досліджень. Природний заповідник "Михайлівська цілина" розташований в

Сумській області, у Сумському та частково Роменському районах, у північній частині лісостепової зони України. Тут охороняється плакорна ділянка цілинних північних лучних степів. Сучасна площа заповідника складає 882,9 га (<https://wownature.in.ua/>, accessed 19.01.2025). Із них: 202,5 га становить власне цілинна частина (заповідна з 1928 р.), що включає цілинні землі та старі перелоги понад 60-річного віку (Bilyk, 1957); 680,4 га — нова територія (заповідна з 2018 р.) складається переважно з різновікових перелогів 1–20-річного віку (Larionov, 2024b). У цій статті розглядаються резерватогенні зміни рослинності лише на цілинній частині заповідника. Її карту-схему показано на рис. 1.

Клімат району помірно-континентальний. За даними Лебединської метеостанції (2018 р.) середньорічна температура становить +6,9 °С, абсолютний максимум +38,5 °С, абсолютний мінімум –36 °С (Berezhna, 2019), середня температура липня +19,9 °С, січня –6,4 °С (Bilyk, 1957), за 8 років спостережень (1957–1964 рр.) 3.А. Саричевої у середньому випадало 498,9 мм опадів (Sarycheva, 1966). На періодичні посушливі періоди тривалістю понад 16 діб вказує І.О. Бережна (Berezhna, 2019), також тривалі посухи спостерігалися автором.

Територія ПЗ розташована на Охтирсько-Сумському відрозі Середньоруської (Східноєвропейської Центральної) височини, є широким підвищенням, що поступово знижується в південно-західному напрямку. Рельєф заповідника урізноманітнюють суфозійні западини різних розмірів, діаметром від 5 до 30 м, глибиною 1–2 м, та балки (Sarycheva, 1966; Hetman, 2018). За геоботанічним районуванням територія заповідника належить до Полтавського геоботанічного округу липово-дубових, соснових, дубово-соснових лісів, остепнених луків, лучних степів та евтрофних боліт (Didukh, Sheliakh-Sosonko, 2003).

У ґрунтовому покриві переважають чорноземи типові потужні і надпотужні середньогумусні на лесових материнських породах і лесовидних суглинках, що містять 3–5% карбонатів, у балках — лучно-чорноземні і болотні ґрунти з вираженим оглеєнням (Sarycheva, 1966; Proekt orhanizatsii..., 2021). За "Національним атласом України" для території заповідника характерні чорноземи типові малогумусні та слабогумусовані середньосуглинкові (Kanash et al., 2007).



Рис. 1. Карта-схема цілинної частини природного заповідника "Михайлівська цілина". 1 — викошувані (у 2023 р.) протипожежні смуги; 2 — ділянка раніше (до 2011 р.) викошуваного степу; 3 — ділянка абсолютно заповідного (з 1947 р.) степу

Fig. 1. Schematic map of the virgin land part of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve. 1 — mown (in 2023) firebreaks; 2 — previously mown steppe area (until 2011); 3 — strictly protected steppe area (since 1947)

За 3.А. Саричевою, вміст гумусу в ґрунтах цілинного степу становить 6–7%, у ґрунтах балок — до 12%, гумус накопичується по всьому профілю до глибини 150 см (Sarycheva, 1966). За даними О.В. Безроднової та І.М. Лози (Bezrodnova, Loza, 2006), вміст гумусу у верхніх шарах ґрунту на плакорних ділянках і степових схилах цілинної частини заповідника становить 9,3–9,8%, у ґрунтах тальвегу балки — 12,6%. Ґрунти цілинної території заповідника порівняно з перелоговою мають більший загальний вміст гумусу. С.В. Крохін (Krokhin, 2015) на глибинах до 50 см наводить такий вміст загального гумусу: абсолютна цілина — 10,16–4,42%, кошена цілина — 9,75–4,90%.

Методика досліджень. В основу даної роботи покладено матеріали стаціонарного дослідження ПЗ "Михайлівська цілина" впродовж 2021–2023 рр. За цей період виконано 321 повний геоботанічний опис з координатною прив'язкою на старій (цілинній) частині заповідника. На цій основі була виконана класифікація рослинності даної території за еколого-флористичним підходом з використанням вже висвітленої методики (Larionov 2024a, 2025). Протягом указанного періоду створено і опубліковано карту рослинності заповідника (Larionov, 2025), в основі легенди якої

покладено результати класифікації рослинності. Нижче висвітлюється методика картографування рослинності як базису для дослідження динаміки рослинності.

Для отримання первинних даних про просторову диференціацію рослинних угруповань територію заповідника обходили, в першу чергу, по закладеним еколого-ценотичним профілям, із супутниковими знімками Sentinel-2 та Google Satellite. При цьому комплекси рослинних угруповань співставляли з ділянками на знімках, періодично перевіряючи свою позицію на смартфоні з використанням застосунку QField (<https://qfield.org>, accessed 26.06.2026) (мобільна версія QGIS зі зменшеним функціоналом), що забезпечує високу точність GPS-позиціонування, в який були завантажені шари вказаних супутникових знімків. Ділянки окреслювали, нумерували та описували для отримання так званої пре-карти. Потім дрібні ділянки об'єднували у більші та, спираючись на результати класифікації рослинності, складали легенду карти. Після цього з використанням програмного забезпечення QGIS 3.22.9 (<http://www.qgis.org>, accessed 10.01.2025) ділянки з пре-карти переносилися на чистову карту і зафарбовувалися відповідно до легенди. Основою для картографування в середовищі QGIS були два зазначені супутникові знімки заповідника: Sentinel-2 та Google Satellite.

За останньою картою рослинності заповідника (Larionov, 2025) за допомогою функціоналу програмного забезпечення QGIS 3.22.9 з вимірювання площ розраховували сучасні площі рослинних угруповань. На цій основі вже існуючі графіки динаміки рослинності заповідника (Tkachenko, 1984, 1998, 2005; Tkachenko, Fitsaylo, 2016) доповнювалися новітніми даними. Вихідна структура графіків була збережена, оскільки вона, на думку автора, є вдалою для зображення багаторічних змін рослинності. Два останніх (Tkachenko, 2005; Tkachenko, Fitsaylo, 2016) були об'єднані в один графік, оскільки вони мають однакову структуру, але містять дані за різні часові проміжки. Порівнюючи сучасні дані з минулими роками спостережень, оцінювали зміни площ рослинних угруповань. Одиницями рослинності на графіках її динаміки, як і в попередніх дослідженнях (Tkachenko, 1984, 1998, 2005; Tkachenko, Fitsaylo, 2016), залишили категорії домінантної системи (формації, групи

формацій) з метою збереження єдиної структури багаторічних досліджень. Окрім цього, були складені сукцесійні ряди, що показують якісні зміни рослинних угруповань за період припинення сінокошіння на більшій частині ділянки періодично викошуваного степу (ПВС) та прогноз майбутнього ходу сукцесії. Одиницями рослинності для побудови зазначених рядів виступали синтаксони еколого-флористичної класифікації (Larionov, 2024a, 2024b, 2025). Оскільки сукцесійні ряди не були постійним компонентом багаторічних досліджень динаміки рослинності заповідника, тому не було потреби здійснювати переведення еколого-флористичних синтаксонів у домінантні задля збереження єдиної структури для порівняння з попередніми схемами. Відповідно, вони були залишені у вихідному вигляді.

Прогнозування майбутніх змін рослинності базується на: багаторічних дослідженнях її динаміки, виявлених напрямках і швидкостях змін площ угруповань за впливу різних режимів заповідності (різної періодичності викошування, або його відсутності), сучасній просторовій диференціації рослинності. Прогнозовані зміни площ розраховували пропорційно до намічених раніше тенденцій змін, спираючись насамперед на угруповання, площі яких найменше відхилялися від очікуваних значень. Важливими для передбачення майбутнього ходу сукцесії в заповіднику є тенденції змін, що спостерігалися на ділянці абсолютно заповідного степу (АЗС), та її сучасний характер рослинності, який, по суті, є майбутнім для територій, де у 2011 р. припинили сінокошіння. Загалом, будь-який прогноз є екстраполяцією теперішнього й минулих станів об'єкта у тих чи інших умовах у майбутнє. Чим більше параметрів, характерних для об'єкта та умов, які на них впливають, враховується, тим більша його точність (Tkachenko, 1984; Tkachenko et al., 1998). При розробленні прогнозів змін рослинності автор, безумовно, розуміє ймовірність відхилення реального ходу сукцесії від передбаченого.

Номенклатуру синтаксонів еколого-флористичної класифікації наведено за "Продромусом рослинності України" (Dubyna et al., 2019), назви видів рослин переважно за "Vascular Plants of Ukraine" (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), з деякими необхідними уточненнями.

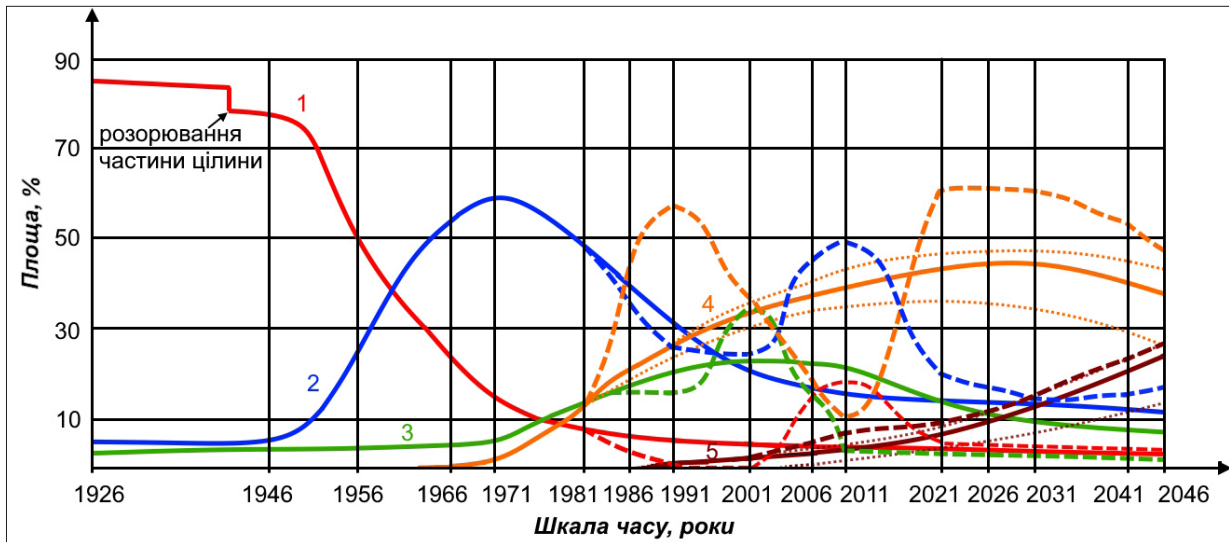


Рис. 2. Узагальнена динаміка основних типів фітоценозів на цілинній частині природного заповідника "Михайлівська цілина", за схемою В.С. Ткаченка (1998) з доповненнями автора. Суцільні лінії — площі фітоценозів за результатами картування: 1956 р., 1971 р., 1981 р. (Bilyk, 1957; Bilyk, Tkachenko, 1972; Tkachenko et al., 1984) та прогноз (1986–2046 рр.) (Tkachenko, 1984; Tkachenko et al., 1998); штрихові лінії — зміни площ фітоценозів за результатами картування: 2001 р., 2011 р., 2021 р. (Tkachenko, 2005; Tkachenko, Fitsaylo, 2016; Larionov, 2025) та прогноз автора (2021–2046 рр.); лінії з точок — прогнозовані межі відхилення площ (Tkachenko, 1984); фітоценози: 1 — дерновинно-злакові; 2 — кореневищно-злакові; 3 — лучні; 4 — чагарниково-степові та різнотравні; 5 — деревно-чагарникові

Fig. 2. Generalized dynamics of major types of phytocenoses in the virgin land part of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve, according to the scheme by V.S. Tkachenko (1998), with additions by the author. Solid lines — areas of phytocenoses according to the mapping results: 1956, 1971, 1981 (Bilyk, 1957; Bilyk, Tkachenko, 1972; Tkachenko et al., 1984) and the forecast (1986–2046) (Tkachenko, 1984; Tkachenko et al., 1998); dashed lines — changes in the areas of phytocenoses according to the results of mapping in: 2001, 2011, 2021 (Tkachenko, 2005; Tkachenko, Fitsaylo, 2016; Larionov, 2025) and the author's forecast (2021–2046); dotted lines — predicted limits of area deviation (Tkachenko, 1984); phytocenoses: 1 — tussock-grass; 2 — rhizome-grass; 3 — meadow; 4 — shrub-steppe and forb; 5 — tree and shrub

Результати та обговорення

У найбільш загальному вигляді динаміка рослинності цілинної частини ПЗ "Михайлівська цілина" показана на рис. 2.

На рис. 2 є особливості, які слід враховувати. По-перше, авторами в різних роботах з вивчення динаміки рослинності заповідника в поняття лучні угруповання вкладався різний зміст. Спочатку до них включали формацію *Arrhenathera elatii* (Tkachenko, 2005), а потім її виділяли окремо (Tkachenko, Fitsaylo, 2016), оскільки в зазначеній роботі площа даної формації в 2011 р. явно перевищує площі лучних фітоценозів. Тому крива, що відображає зміну площ лучних фітоценозів, недостатньо інформативна (у частині після 2001 р.) і далі характеризуватися не буде. По-друге, на вихідному графіку (Tkachenko, 1984; Tkachenko et al., 1998) відсутні різнотравні угруповання, хоча, згідно з пізнішими

роботами (Tkachenko, 2005; Tkachenko, Fitsaylo, 2016) вони були поширені в заповіднику, починаючи з 1970-х рр. Тому припускаємо, якщо ці угруповання не виділені окремо, ймовірно, вони були включені до однієї з уже наявних ліній на графіку. Найбільш вірогідно внесені до лінії № 4 (чагарниково-степових угруповань), оскільки, найпоширеніші зараз різнотравні угруповання формації *Euphorbieta semivillosae* є близькими до них за екологічними вимогами (Larionov, 2024a). Тому автором вони були включені до лінії № 4, назва якої була змінена на "чагарниково-степові та різнотравні".

На рис. 2 у період 1926–1981 рр. площі основних типів фітоценозів змінюються відносно повільно і плавно, а на відрізку 1981–2021 рр. спостерігаються більш різкі їхні коливання. Таку особливість пов'язуємо з режимами використання, що існували тоді в заповіднику.

У період 1928–1946 рр. на всій території відбувався як випас (близько 37% площі), так і сінокосіння (близько 63% площі). У 1947 р. пасовищне навантаження скоротилося більше ніж вдвічі, а сінокосіння відбувалося лише на схилах балок (Bilyk, 1957). У період 1951–1962 рр. косили раз на 5 років, 1962–1979 рр. — раз на 4 роки, 1979–1989 рр. — раз на 3 роки, 1989–1998 рр. — раз на 2 роки, 1998–2011 рр. — 4 рази на 5 років (Tkachenko et al., 2003). З 2011 р. сінокосіння здійснюється лише в межах протипожежних смуг (ПС) (Larionov, 2025). Для викошування використовуються тракторні косарки роторного типу (в минулому, можливо, й інших типів).

Плавність змін площ рослинних угруповань у період 1926–1981 рр. пояснюється таким чином: 1) 1926–1946 рр. — інтенсивне пасовищне і сінокісне навантаження сприяло переважанню дерновинно-злакових угруповань; 2) 1947–1951 рр. — значне скорочення випасу і сінокосіння спричинило невелике скорочення їхньої площі; 3) 1951–1981 рр. — впроваджувалися два режими викошування (раз на 5 років і раз на 4 роки), однак, вони не були ефективними, на що вказувала З.А. Саричева (Sarycheva, 1966), тому тенденція плавного скорочення площ даних угруповань зберігалася до 1981 р. Кореневищно-злакові угруповання досягли піку в 1971 р., потім до 1981 р. дещо скоротилися, приблизно на 1/5, тоді ж відносно повільно зростали площі чагарниково-степових угруповань.

Різкі зміни площ угруповань різних типів у період 1981–2021 рр. пов'язані з впливом на рослинність більш інтенсивного викошування та його подальшого різкого припинення. На цьому проміжку на рис. 2 є п'ять піків (один в 1991 р., два у 2011 р., один у 2021 р., один невеликий у 2001 р.). Пік 1991 р. характеризується збільшенням площ чагарниково-степових угруповань і скороченням кореневищно-злакових. Інтенсивне поширення чагарниково-степових угруповань з домінуванням *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Otto) Klásk. на відрізку 1981–1991 рр. пояснюємо дією, в період 1979–1989 рр. більш частого викошування — раз на 3 роки, воно ж сприяло скороченню площ кореневищно-злакових угруповань більше ніж на 2/5, але для поширення дерновинно-злакових — виявилось недостатнім. У 2011 р. кореневищно-злакові та дерновинно-злакові угруповання досягають піку внаслідок впливу в період

1991–2011 рр. двох достатньо інтенсивних режимів викошування (раз на 2 роки та 4 рази на 5 років). Ними спричинено скорочення площ чагарниково-степових та різнотравних угруповань (разом у понад 5 разів), збільшення площ кореневищно-злакових — приблизно вдвічі за рахунок формації *Arrhenathereta elatii*, що є стійкою до дії викошування (Tkachenko, Fitsaylo, 2016) і значне (близько 19%) збільшення площ дерновинно-злакових, хоча в період 1981–2001 рр. вони були практично відсутні. У 2021 р. відбулися зворотні зміни: чагарниково-степові та різнотравні угруповання знову досягли піку, а кореневищно-злакові та дерновинно-злакові — значно скоротилися. Ці зміни зумовлені припиненням сінокосіння після 2011 р. на більшій частині раніше викошуваного степу (РБС). Зокрема, в 2021 р. площі кореневищно-злакових угруповань скоротилися приблизно втричі (формація *Arrhenathereta elatii*) та дерновинно-злакових — більше ніж утричі (збереглися переважно на ПС), при цьому площа чагарниково-степових та різнотравних угруповань разом зросла майже в 6 разів (формації *Chamaecytiseta ruthenicus* та *Euphorbieta semivillosae*). Площі деревно-чагарникових угруповань постійно збільшувалися протягом 1981–2011 рр. за рахунок ділянки АЗС, а після 2011 р. — і решти цілинної території (окрім ПС), оскільки сінокосіння там теж припинили.

Отже, рослинність заповідника реагує на зміни інтенсивності викошування таким чином: 1) його припинення або зменшення спрямовує sukcesію в бік формування більш мезофітних кореневищно-злакових, чагарниково-степових і різнотравних угруповань; 2) її підвищення — у бік більш ксерофітних дерновинно-злакових і деяких стійких до дії викошування кореневищно-злакових угруповань. Останнє є позитивним для лучних степів заповідника.

Аналіз кривих, пов'язаних із прогнозуванням, показує, що відхилення реальних значень площ від прогнозованих переважно спричинялися змінами частоти сінокосіння у прогнозований період, які не передбачалися на момент його складання. Тенденції, що існували під час складання прогнозу В.С. Ткаченком (Tkachenko, 1984) були виявлені достатньо точно, на що вказує поступове наближення реальних площ до прогнозованих на новітній частині графіку (2011–2021 рр.), враховуючи, що невикосовані

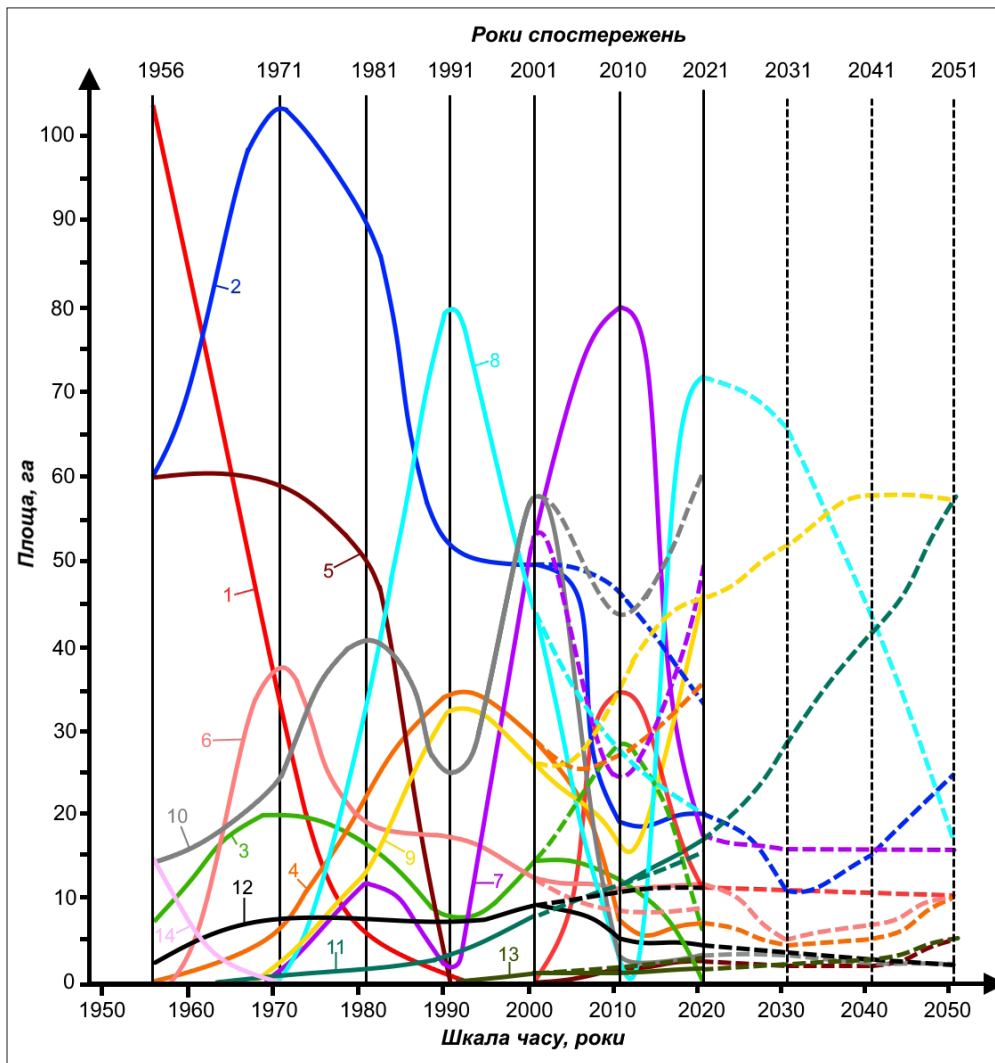


Рис. 3. Графічна схема динаміки основних формацій та їхніх груп на цілинній частині природного заповідника "Михайлівська цілина" за даними моніторингу 1956–2021 рр. та прогноз до 2050 р. за схемами В.С. Ткаченка (2005), В.С. Ткаченка та Т.В. Фіцайло (2016) з доповненнями автора. Суцільні лінії — реальні площі фітоценозів: 1956–2011 рр. (Tkachenko, 2005; Tkachenko, Fitsaylo, 2016), 2011–2021 рр. (за спостереженнями автора); штрихові лінії — прогнозовані площі фітоценозів: 2001–2021 рр. (Tkachenko, 2005), 2021–2050 рр. (прогноз автора). Фітоценози: 1 — дерново-злакові; 2 — кореневищно-злакові; 3 — *Poeta angustifoliae*; 4 — *Elytrigietia repentis*; 5 — *Bromopsideta inermis*; 6 — *Calamagrostideta epigeioris*; 7 — *Arrhenathereta elatii*; 8 — *Chamaecytiseta rutenici*; 9 — різнотравні; 10 — лучні; 11 — чагарникові; 12 — болотні; 13 — лісові; 14 — молоді перелogi. Роки спостережень: 1956 (Bilyk, 1957), 1971 (Bilyk, Tkachenko, 1972), 1981 (Tkachenko et al., 1984), 1991 (Tkachenko et al., 1993), 2001 (Tkachenko et al., 2003), 2011 (Tkachenko, Fitsaylo, 2016), 2021 — автор. Штриховими лініями показано роки майбутніх спостережень

Fig. 3. Diagram of the dynamics of the major formations and their groups on the virgin land part of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve according to the monitoring data obtained during 1956–2021 and the forecast until 2050. Solid lines — actual areas of the phytocenoses: 1956–2011 (Tkachenko, 2005; Tkachenko, Fitsaylo, 2016), 2011–2021 (according to the author's observations); dashed lines — predicted areas: 2001–2021 (Tkachenko, 2005; Tkachenko, Fitsaylo, 2016), 2021–2050 (the author's forecast). Phytocenoses: 1 — tussock-grass; 2 — rhizome-grass; 3 — *Poeta angustifoliae*; 4 — *Elytrigietia repentis*; 5 — *Bromopsideta inermis*; 6 — *Calamagrostideta epigeioris*; 7 — *Arrhenathereta elatii*; 8 — *Chamaecytiseta rutenici*; 9 — forb; 10 — meadow; 11 — shrub; 12 — wetland; 13 — forest; 14 — young fallows. Years of observations: 1956 (Bilyk, 1957), 1971 (Bilyk, Tkachenko, 1972), 1981 (Tkachenko et al., 1984), 1991 (Tkachenko et al., 1993), 2001 (Tkachenko et al., 2003), 2011 (Tkachenko, Fitsaylo, 2016), 2021 — author. Dashed lines indicate years of further observations

Таблиця 1. Зміни площ фітоценозів на цілині частині природного заповідника «Михайлівська цілина» (2001–2050 pp.): реальні та прогнозовані

Table 1. Changes in areas of phytocenoses on the virgin land part of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve (2011–2050): actual and forecast data

Фітоценози	Рік					
	2001	2011	2021	2030	2040	2050
	Реальні площі, га			Прогнозовані площі, га		
Дерновинно-злакові	0	35	11	10	10	10
Кореневищно-злакові	49	20	21	11	14	25
<i>Poeta angustifoliae</i>	14	12	0	0	0	0
<i>Elytrigietea repentis</i>	29	6,5	7	4	5	10
<i>Bromopsideta inermis</i>	0,5	2	3	2	2	5
<i>Calamagrostideta epigeioris</i>	11	11	11	5	7	10
<i>Arrhenathereta elatii</i>	54	80	17	16	16	16
<i>Chamaecytiseta rutenici</i>	43	3	72	66	45	18
Різотравні	26	16	46	52	58	57
Чагарникові	7	12	17	29	42	57
Болотні	8	5	4	3,5	3	2
Лісові	1	1	1	2	3	5

умови на більшій частині цілиної ділянки в даний період мало відрізняються від неінтенсивного сінокошення в період складання прогнозу (1980-ті pp.).

Більш детально динаміка рослинності цілиної частини заповідника показана на рис. 3.

Аналогічно, як і на рис. 2, лінія, що відображає лучні угруповання на рис. 3, є недостатньо інформативною в частині після 2001 р. (див. вище).

Рис. 3 більш детально ілюструє зміни рослинності, показані на рис. 2. Серед них варто зупинитися на найбільш новітніх змінах на відрізок 2001–2021 pp. та на прогнозах. Зведені дані по змінах площ фітоценозів за період з 2001–2050 pp. показані у табл. 1.

Згідно з табл. 1 в період 2001–2011 pp. достатньо швидко збільшуються площі дерновинно-злакових ценозів, хоча раніше вони практично зникли. Також збільшилися площі формації *Arrhenathereta elatii* майже на 1/2, *Bromopsideta inermis* — у 4 рази. Скорочуються площі формацій: *Poeta angustifoliae* незначно, *Elytrigietea repentis* — у понад 4 рази, *Calamagrostideta epigeioris* — незначно, *Chamaecytiseta rutenici* — у понад 14 разів; різотравні угруповання — приблизно на 1/3.

Упродовж 2011–2021 pp. збільшуються площі чагарниково-степових угруповань формації

Chamaecytiseta rutenici в 24 рази; різотравних угруповань (переважно формації *Euphorbieta semivillosae* і, менше — *Urticeta dioici*) — майже втричі; чагарникових угруповань (переважно формації *Pruneta stepposae*) — приблизно на 2/5. Незначно збільшилися площі кореневищно-злакових і лісових угруповань; дещо скорочуються болотні угруповання — за рахунок розростання чагарників *Salix cinerea* L. Значно скорочуються площі дерновинно-злакових угруповань — приблизно втричі; кореневищно-злакових угруповань формації *Arrhenathereta elatii* — майже в 5 разів; угруповання формації *Poeta angustifoliae* — практично зникли.

Таким чином, в описаному інтервалі 2001–2021 pp. відбуваються два протилежні процеси. Період 2001–2011 pp. відображає вплив антропогенного коригування у вигляді інтенсивного режиму сінокошення та спричинену ним ксерофітизацію рослинності, а відрізок 2011–2021 pp. — початковий вплив абсолютної заповідності і мезофітизацію. Швидке скорочення площ зіноватників у 2011 р. та ще більш стрімке їхнє збільшення в 2021 р. пояснюється, по-перше, пригніченням росту *Chamaecytisus rutenicus* достатньо частим скошуванням і неможливістю обнасення, хоча це й суттєво стимулює їхнє вегетативне розмноження (Tkachenko et al., 1998); по-друге, різким розростанням

Таблиця 2. Зміни домінантів на цілинній частині природного заповідника "Михайлівська цілина" (1927–2021 рр.) за впливу різних режимів заповідності

Table 2. Changes in dominant species on the virgin land part of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve (1927–2021) under various regimes of preservation

Незапо- відний стан	Періодично викошуваний степ							
1927	1956	1963	1971	1981	1991	2001	2011	2021
<i>Festuca rupicola</i> (дом.), <i>Agrostis vinealis</i> , <i>Carex humilis</i>	<i>Festuca rupicola</i> (дом.), <i>Stipa capillata</i> (дом.), <i>Bromopsis inermis</i> (>), <i>Calama- grostis epigejos</i> (>)	<i>Stipa capi- llata</i> (дом.), <i>Festuca rupicola</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Calama- grostis epigejos</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Carex humilis</i>	<i>Bromopsis inermis</i> (дом.), <i>Calamagrostis epigejos</i> (>), дерновинні злаки (<), <i>Poa angustifolia</i> (<)	<i>Elytrigia repens</i> (>), <i>Chamae- cytissus ruthenicus</i> (>), <i>Bromo- psis inermis</i> (<), <i>Calama- grostis epigejos</i> (<), дерновинні злаки (<)	<i>Chamae- cytissus ruthenicus</i> (дом.), <i>Elytrigia repens</i> (>), <i>Poa angustifolia</i> (<)	<i>Arrhena- therum elatius</i> (дом.), <i>Chamae- cytissus ruthenicus</i> (<), <i>Elytrigia repens</i> (>), <i>Poa angustifolia</i> (>)	<i>Arrhena- therum elatius</i> (дом.), <i>Elytrigia repens</i> (<), дерно- винні злаки (>)	<i>Chamae- cytissus ruthenicus</i> (дом.), <i>Euphorbia semivillosa</i> (>), <i>Arrhena- therum elatius</i> (<), дерно- винні злаки (<)
Некон- трольо- ване викосу- вання та випас	Викосу- вання 1 раз на 5 років	Викосування 1 раз на 4 роки		Викосу- вання 1 раз на 3 роки	Викосу- вання 1 раз на 2 роки	Викосування 4 рази на 5 років		Викосу- вання відсутнє, крім ПС
	Абсолютно заповідний степ							
	1956	1963	1971	1981	1991	2001	2011	2021
	<i>Bromopsis inermis</i> (дом.), дерновинні злаки	<i>Bromopsis inermis</i> (дом.), дерновинні злаки	<i>Bromopsis inermis</i> (дом.), <i>Calamagrostis epigejos</i> (>), <i>Poa angusti- folia</i> (>), дерновинні злаки (<)	<i>Bromopsis inermis</i> (дом.), <i>Elytrigia repens</i> (>), <i>Poa angustifolia</i> (<), дерновинні злаки (<)	<i>Elytrigia repens</i> (дом.), мезофітне різно- трав'я (>), <i>Bromopsis inermis</i> (<)	<i>Urtica dioica</i> (дом.), <i>Elytrigia repens</i> (<), <i>Chamae- cytissus ruthenicus</i> (>)	<i>Prunus spinosa</i> (>), <i>Urtica dioica</i> (<), <i>Calama- grostis epi- gejos</i> (>), <i>Elytrigia repens</i> (<), <i>Chamae- cytissus ruthenicus</i> (<)	<i>Prunus spinosa</i> (>), <i>Urtica dioica</i> (>), <i>Calama- grostis epigejos</i> (>), <i>Elytrigia repens</i> (<)

* (дом.) — основний домінант; (>) — зростання площі угруповань; (<) — зменшення площі угруповань.

зазначених численних пригнічених чагарників за припинення сінокісного впливу.

На період до 2050 р. (рис. 3 і табл. 1) у випадку подальшого збереження невикоскування на території РВС прогнозуємо: 1) скорочення площ угруповань *Chamaecytiseta rutenici*: 2021–2030 рр. — повільне, 2030–2050 рр. — воно прискориться; це прогнозується, виходячи з переходу зіноваті, в умовах невикоскування, на менш ефективне насіннєве розмноження та

нестійкість зіноватників за умов АЗС, де вони програють у конкурентній боротьбі різнотравним угрупованням; 2) збільшення площ різнотравних угруповань з виходом на максимум у період 2040–2050 рр.; це збільшення площ різнотравних угруповань і заміна ними зіноватників прогнозується, оскільки вони, на відміну від останніх, виявилися в умовах АЗС стійкими; 3) збільшення площ чагарникових угруповань (переважно *Pruneta stepposae*) за рахунок їхнього

поширення за межі АЗС внаслідок припинення викошування на території ПВС; 4) збереження площ дерновинно-злакових угруповань, як і зараз, на викошуваних ПС; 5) збереження площ угруповань *Arrhenathereta elatii* на викошуваних ПС, за їхніми межами — витіснитимуться різнотравними і чагарниково-степовими ценозами; 6) площі кореневищно-злакових угруповань (*Calamagrostideta epigeioris*, *Elytrigietta repentis*, *Bromopsideta inermis*) у 2021–2030 рр. — скорочуватимуться (внаслідок поширення різнотравних ценозів), у 2030–2050 рр. — будуть збільшуватися (по мірі скорочення площ чагарниково-степових ценозів); 7) невелике зменшення площ болотних угруповань (внаслідок подальшого поширення чагарників); 8) збільшення площ лісових угруповань (через відсутність викошування).

Динаміку рослинності також ілюструє табл. 2. Матеріали таблиці: 1927–2011 рр. (Lavrenko, Zoz, 1928; Bilyk, 1957; Sarycheva, 1966; Bilyk, Tkachenko, 1972, 1973; Tkachenko et al., 1984, 1993a; Parakhonska, Tkachenko, 1984; Tkachenko, Fitsaylo, 2016), 2021 р. (дані автора).

У табл. 2 показано, що рослинні угруповання, які були спочатку однотипні під впливом двох різних режимів заповідності (на ПВС та АЗС), в ході сукцесії змінювалися у двох напрямках.

Рослинність ПВС, у зв'язку з неспроможністю помірного сінокосіння (1956–1991 рр.) повною мірою зупинити мезофітизацію, поступово змінювалася від ксерофітних дерновинно-злакових угруповань до більш мезофітних — кореневищно-злакових і чагарниково-степових, а в період 2001–2011 рр. під тиском інтенсивнішого викошування зміни знову стали спрямованими в бік ксерофітних угруповань, коли проміжні фітоценози, що включають як кореневищні, так і дерновинні злаки, сформувалися. Інтерес становить і повторний розворот змін з ксерофітизації до мезофітизації за 10-річчя невикосування ПВС (2011–2021 рр.), що додатково підтверджує вищезазначене. Відбулося своєрідне повернення рослинності ПВС до стану, який спостерігався у 1991 р. (не ідентичного, але дуже подібного). Однак, при порівнянні змін 2011–2021 рр. з початковими етапами абсолютної заповідності на ділянці АЗС вже є суттєва відмінність, оскільки у 1947 р. у такий режим переводилися еталонні лучно-степові ценози, а у 2011 р. — значно мезофітизовані, в

певному проміжному рівноважному стані (між кореневищно-злаковими, дерновинно-злаковими та чагарниково-степовими угрупованнями). Припинення сінокосіння змістило рівновагу в бік чагарниково-степових ценозів. Їхнє стрімке поширення викликане наявністю значного "банку" пригнічених викошуванням екземплярів *Chamaecytisus ruthenicus*, які під його впливом були невеликого розміру, переважно не досягали генеративного стану і розмножувалися вегетативно. Припинення фенісекціального впливу спричинило різкий приріст біомаси *C. ruthenicus* і він став основним домінантом.

Рослинність АЗС змінювалася від ксерофітних дерновинно-злакових до мезофітних кореневищно-злакових угруповань, а потім, через комплекси мезофітних різнотравних угруповань з домінуванням *Urtica dioica* L., до чагарникових — переважно з домінуванням *Prunus spinosa* L., у 2011 р. в межах АЗС вони займали 13,01 га (Tkachenko, Fitsaylo, 2016), а у 2021 — 14,37 га, там поширюється і деревна рослинність, тобто поступово формується ліс.

Табл. 2 також демонструє, що фітоценози, як і будь-які інші системи, що перебувають у стані динамічної рівноваги, володіють "буферністю", тобто здатністю протидіяти зовнішнім впливам, яка визначає їхню спроможність зберігати стійкість у певному інтервалі екоумов. Вона зумовлюється властивістю рослинних угруповань змінювати екотоп, внаслідок формування окремими рослинами та їхніми популяціями фітогенного поля, і здатністю, до певної межі, протидіяти зовнішнім факторам протилежного спрямування. Так, сформовані під значним пасовищним та сінокісним впливом у дозаповідний період ксерофітизовані лучно-степові угруповання зберігали на ПВС близькі до вихідних властивості протягом 36 років (1927–1963 рр.), незважаючи на припинення випасання та скорочення сінокосіння. На межі між 1963 та 1971 рр. їхня "буферність" була подолана, екоумови їхніх місцезростань суттєво змінилися, в тому числі внаслідок накопичення товстого шару підстилки. Фітоценози вийшли з рівноважного стану і сукцесія спрямувалася в бік формування угруповань, що відповідатимуть зміненим умовам екотопу. Протягом 1971–1991 рр., незважаючи на протидію у вигляді сінокісіння, яке поступово посилювалося, сукцесія відбувалася у напрямку все більшої мезофітизації рослинності. Лише

Таблиця 3. Зміни екологічних факторів на цілинній частині природного заповідника "Михайлівська цілина"
 Table 3. Changes in ecological factors on virgin land part of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve

Джерело	Tkachenko et al., 1993							Lysenko, 2009			Larionov, 2025	
Рік	1927	1971			1991			2003			2022	
Фактор*	М	М	ПВС	АЗС	М	ПВС	АЗС	М	min	max	ПС	ПВС
Hd	8,90± 0,14	9,60± 0,60	9,60± 0,21	9,70± 0,24	10,11± 0,65	9,92± 0,15	10,23± 0,29	10,18	9,02	12,6	9,85± 0,04	10,04± 0,03
Rc	8,66± 0,21	8,27± 0,22	8,25± 0,09	8,23± 0,08	7,90± 0,24	7,99± 0,05	7,82± 0,11	8,23	7,26	8,65	8,47± 0,02	8,33± 0,02
Nt	4,36± 0,18	4,71± 0,40	4,72± 0,15	4,76± 0,13	5,04± 0,38	4,90± 0,09	5,12± 0,18	6,25	4,87	7,64	5,64± 0,03	5,88± 0,02
Sl	8,43± 0,24	8,25± 0,20	8,20± 0,06	8,36± 0,07	8,00± 0,22	7,99± 0,05	8,07± 0,06	—	—	—	8,18± 0,03	8,20± 0,03
Tm	8,82± 0,09	8,65± 0,20	8,64± 0,06	8,57± 0,07	8,40± 0,17	8,51± 0,06	8,44± 0,05	7,06	6,2	7,93	8,76± 0,02	8,70± 0,2

* М — середнє значення на цілинній території загалом, ПВС — середнє значення на ділянці періодично викошуваного степу, АЗС — середнє значення на ділянці абсолютно заповідного степу, ПС — середнє значення на викошуваних протипожежних смугах, ПВС — середнє значення на ділянці раніше викошуваного степу (частина ПВС, що косилася до 2011 р.); Hd — вологість ґрунту, Rc — кислотність ґрунту, Nt — вміст мінерального азоту в ґрунті, Sl — сольовий режим, Tm — термоклімат. Екофактори дано за шкалами Я.П. Дідуха (Didukh, 2011).

впровадження в 1998 р. ще інтенсивнішого режиму сінокошіння та застосування його впродовж 13 років дозволило спрямувати сукцесію у бік ксерофітизації, що проявилася в утворенні у 2011 р. проміжних фітоценозів, з домінуванням *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl, але вже зі значною домішкою дерновинних злаків. Таким чином, при поступовій зміні екологічних умов рослинне угруповання відповідає спочатку невеликими змінами, поступово виходить з рівноважного стану, а потім відбувається різка зміна структури фітоценозу, що важко спрямовується в зворотному напрямку.

Інтерес становить факт одночасного (в 1981 р.) зникнення дерновинних злаків на ділянках АЗС і ПВС. Це доводить неефективність існуючих тоді частот викошування (раз на 5, на 4 і на 3 роки) (табл. 2). Однак, інтенсивність сінокошіння на ПВС, неефективна для збереження дерновинних злаків, виявилася достатньою для тривалої протидії займанню положення основного домінанта *Bromopsis inermis* (*Bromus inermis* Leyss.) та для порівняно швидкої зміни його іншим домінантом — *Elytrigia repens* (*Elymus repens* (L.) Gould), на відміну від АЗС.

Зазначені вище зміни рослинності тісно пов'язані зі змінами екоумов середовища, що відображаються у показниках екофакторів, наведених у табл. 3.

В табл. 3 показано зміну екофакторів у часі на фоні змін заповідних режимів, а разом з даними табл. 2 вона дає змогу співставляти екологічні умови, режими заповідності і характер рослинності. Чинник вологості ґрунту (Hd) є основним фактором, що впливає на степову рослинність заповідника, зміни його показників викликають зміни інших чинників. Середні значення Hd постійно зростали в період 1927–2003 рр. На території АЗС це відбувалося швидше, а на ПВС — повільніше, що демонструвало позитивний ефект сінокошіння. Спостерігалась така середня швидкість зростання значень Hd: 0,16 од. за 10 років (у період 1927–1971 рр.), 0,26 од. за 10 років (у період 1971–1991 рр.) та 0,07 од. за 10 років (у період 1991–2003 рр.). Уповільнення швидкості зростання значень Hd співпадає з посиленням викошування в 1998 р. (Tkachenko, 2003). На ПС, де сінокошіння проводять щорічно, у 2022 р. Hd = 9,85 од. (тобто менше, ніж на ПВС у 1991 р.). Це показує позитивний ефект такої частоти викошування. На ділянці ПВС, у той же час, Hd = 10,04 од., що більше ніж на ПС на 0,19 од. — негативний ефект 11 років невикосування у період 2011–2022 рр.

На рис. 4 зображена схема сукцесійних рядів на території ПВС, що охоплює часовий проміжок 2011–2150 рр.

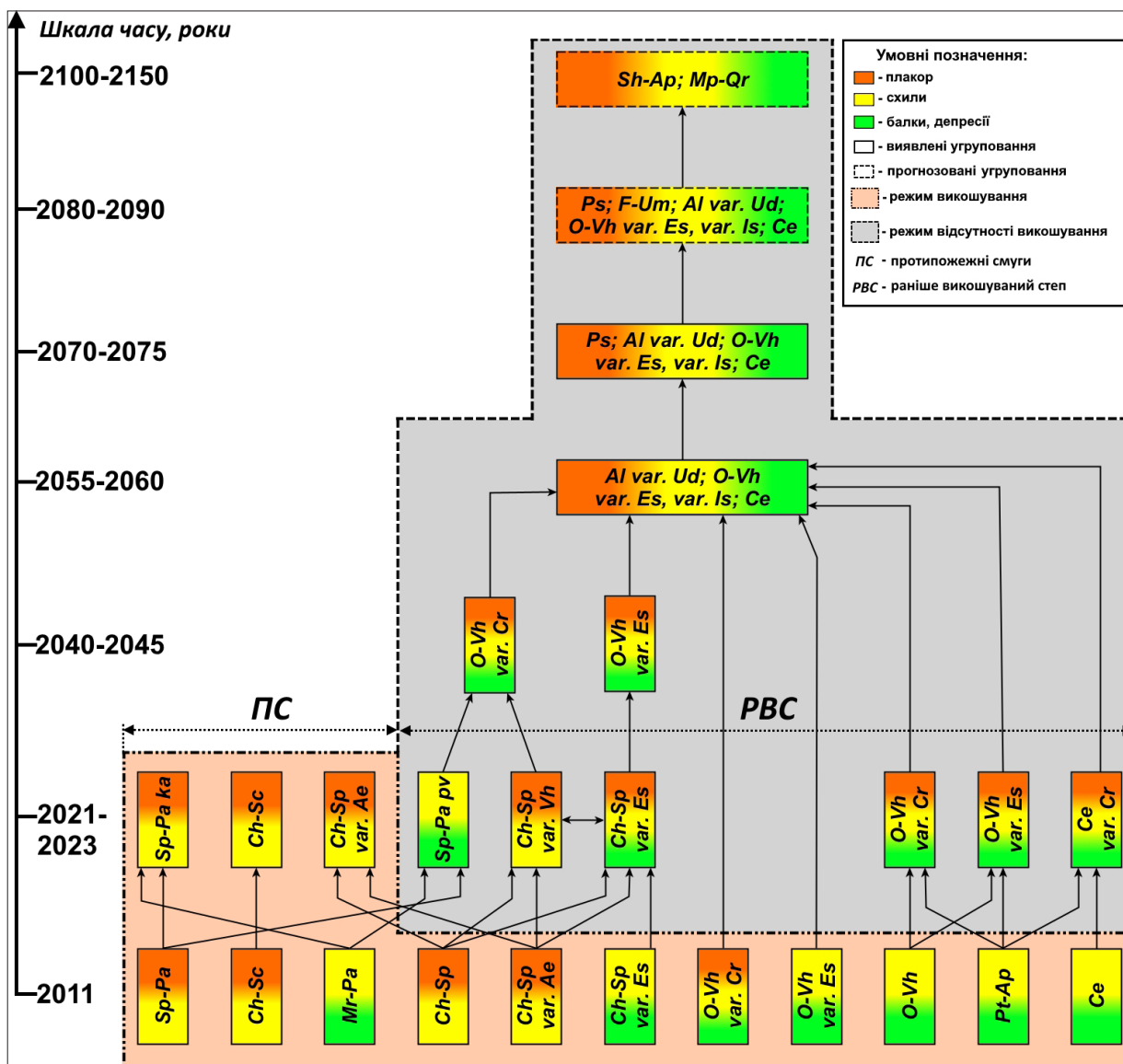


Рис. 4. Схема сукцесії на ділянці періодично викошуваного степу цілинної території ПЗ "Михайлівська цілина" за припинення сінокошення на її більшій частині: сучасний стан і прогноз

Fig. 4. Succession scheme on a periodically mown steppe area of the virgin land territory of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve under cessation of mowing on its most part: current state and forecast

Асоціації (associations): Al — *Arctietum lap-pae* Felföldy 1942, Ce — *Calamagrostietum epigaei* Kostylev in Solomakha et al. 1992, Ch-Sc — *Carici humilis-Stipetum capillatae* Tkachenko, Movchan et Solomakha 1987, Ch-Sp — *Carici humilis-Stipetum pennatae* Tkachenko, Movchan et Solomakha 1987, F-Um — *Ficario-Ulmetum minoris* Knapp 1942, Mp-Qr — *Mercuriali perennis-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et

Semenishchenkov 2015, Mr-Pa — *Medicagini romaniccae-Poetum angustifoliae* Tkachenko, Movchan et Solomakha 1987, O-Vh — *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae* Kolbek et Petříček ex Wojterska 2003, Ps — *Prunetum spinosae* Tx. 1952, Pt-Ap — *Poo trivialis-Alopecuretum pratensis* Regel 1925, Sh-Ap — *Stellario holostaeae-Aceretum platanoidis* Bayrak 1996, Sp-Pa — *Salvio pratensis-Poetum angustifoliae* Korotchenko et Didukh 1997; **субасоціації**

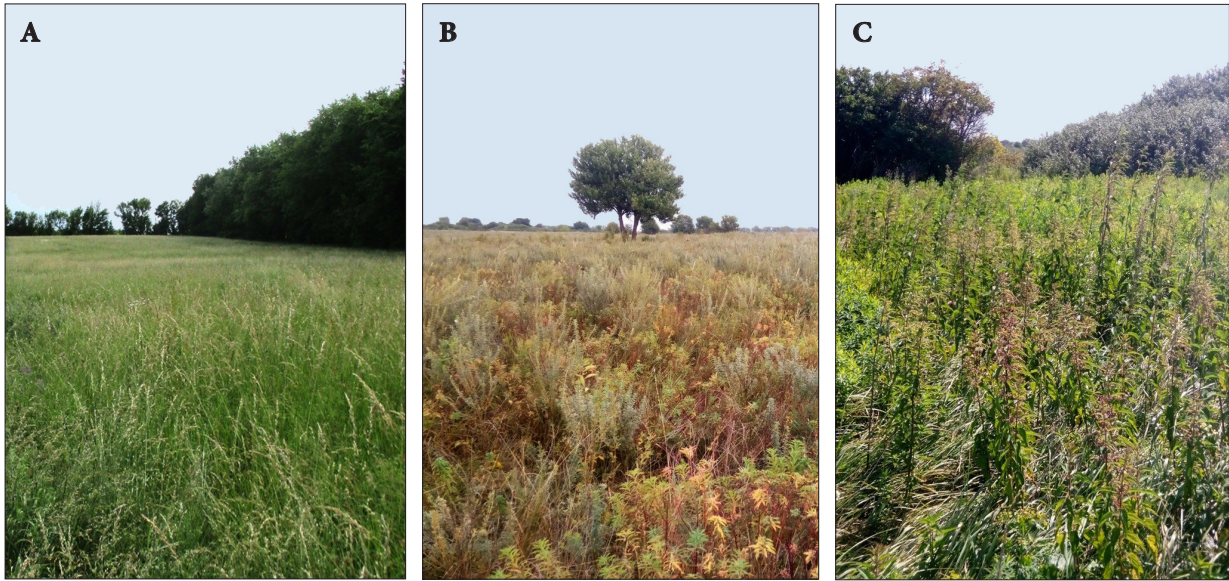


Рис. 5. Вплив припинення сінокошення на лучно-степову рослинність ПЗ "Михайлівська цілина". А: рослинність викошуваних протипожежних смуг (косяться щорічно); В: рослинність раніше викошуваного степу (не коситься з 2011 р.); С: рослинність абсолютно заповідного степу (не коситься з 1947 р.)

Fig. 5. Influence of mowing cessation on the meadow-steppe vegetation of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve. A: vegetation of the mown firebreaks (mown annually); B: vegetation of the previously mown steppe (non-mown since 2011); C: vegetation of the strictly protected steppe (non-mown since 1947)

(subassociations): *ka* — *knautiltosum arvensi* (Larionov, 2024a), *pv* — *primuletosum veri* (Larionov, 2024a); варіанти (variants): *var. Ae* — *var. Arrhenatherum elatius*, *var. Cr* — *var. Chamaecytisus ruthenicus*, *var. Es* — *var. Euphorbia semivillosa*, *var. Is* — *var. Inula salicina*, *var. Ud* — *var. Urtica dioica*, *var. Vh* — *var. Vincetoxicum hirundinaria*.

На рис. 4 показано стан рослинності ПВС в 2011 р., сучасний стан (2021–2023 рр.) та прогноз майбутнього ходу сукцесії. На відміну від рис. 2 і 3, тут одиницями рослинності виступають синтаксони еколого-флористичної класифікації та їхні комплекси. Ряд синтаксонів за 2011 р. на даній схемі отримано шляхом переведення домінантних угруповань з роботи В.С. Ткаченка та Т.В. Фіцайло (Tkachenko, Fitsaylo, 2016), з опорою на достатньо детальну характеристику їхнього флористичного складу, у еколого-флористичні, приймаючи домінантні види та види, що становили суттєву домішку за діагностичні. Невключення у схему сукцесії стану рослинного покриву за 2011 р. завадило б детальній характеристиці впливу початкових етапів припинення викошування на рослинність. При взятті за точку початку відліку 2021 р., вплив абсолютної

заповідності внаслідок припинення сінокошення розглядався б не з самого початку, а на 10 років після цього. Тому схему розпочато з 2011 р.

Згідно з рис. 4, в 2011 р. рослинність ПВС була утворена такими угрупованнями: на плакорі та схилах: *Salvio pratensis-Poetum angustifoliae*, *Carici humilis-Stipetum capillatae*, *Carici humilis-Stipetum pennatae* var. *Arrhenatherum elatius*; на схилах та у пониженнях: *Medicagini romanicae-Poetum angustifoliae*, *Carici humilis-Stipetum pennatae* var. *Euphorbia semivillosa*, *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae*, *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae* var. *Euphorbia semivillosa*, *Calamagrostietum epigei*, *Poo trivialis-Alopecuretum pratensis*; на плакорі, схилах та в пониженнях: *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae* var. *Chamaecytisus ruthenicus*.

У 2021–2023 рр. (через 10–12 років після припинення сінокошення) рослинність колишнього ПВС суттєво змінилася. На викошуваних ПС збереглися дещо мезофітизовані лучно-степові фітоценози (характерні для всього ПВС в 2011 р.): *Salvio pratensis-Poetum angustifoliae knautietosum arvensi*, *Carici humilis-Stipetum capillatae* та *Carici humilis-Stipetum pennatae* var. *Arrhenatherum elatius*, що знаходяться у стабілізованому

викошуванням стані. На ділянці РВС мезофітизація виражена значно сильніше. На плакорі та схилах поширені мезофітизовані чагарниково-степові угруповання *Carici humilis-Stipetum pennatae* var. *Vincetoxicum hirundinaria* з домінуванням або значною домішкою *Chamaecytisus ruthenicus*; на плакорі, схилах і, особливо, в пониженнях поширені різнотравні угруповання *Carici humilis-Stipetum pennatae* var. *Euphorbia semivillosa*; також у подібних умовах поширені угруповання *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae* var. *Chamaecytisus ruthenicus*, *Calamagrostietum epigei* var. *Chamaecytisus ruthenicus*; на схилах та в пониженнях — мезофітизовані чагарниково-степові угруповання *Salvio pratensis-Poetum angustifoliae primuletosum veri* та лучні угруповання, переважно *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae*.

У період 2040–2045 рр. прогнозується зникнення лучно-степових угруповань на ділянці РВС. Її рослинність буде представлена фітоценозами: *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae* var. *Chamaecytisus ruthenicus*, *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae* var. *Euphorbia semivillosa*, *Calamagrostietum epigei* var. *Chamaecytisus ruthenicus*. Активно поширюватимуться чагарники *Prunus spinosa*, *Rosa villosa* L., *R. canina* L., *R. corymbifera* Borkh., *Swida sanguinea* (*Cornus sanguinea* L.).

У період 2055–2090 рр. на РВС розповсюджуватимуться деревно-чагарникові та кореневищно-злаково-різнотравні комплекси. Спочатку переважатимуть кореневищно-злаково-різнотравні: *Arctietum lappae* var. *Urtica dioica*, *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae* var. *Euphorbia semivillosa*, *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae* var. *Inula salicina* та *Calamagrostietum epigei*; а згодом — деревно-чагарникові: *Prunetum spinosae* та *Ficario-Ulmetum minoris* (поширюватимуться суттєво повільніше за тернові фітоценози).

У період 2080–2090 рр. прогнозуємо початок поширення *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L., *Corylus avellana* L., *Euonymus europaeus* L., що в перспективі (у 2100–2150 рр.), ймовірно, призведе до формування лісу, переважно угруповань *Stellario holostae-Aceretum platanoidis* та *Mercuriali perennis-Quercetum roboris*, які відповідають кленово-липово-дубовим та липово-дубовим лісам, характерним для Лівобережного лісостепу. Ліси не займуть цілину територію одноментно, вказаний часовий проміжок є періодом

очікуваного формування крупних ділянок, зайнятих самосійними лісами. Варто очікувати тривалого збереження значних площ чагарникових угруповань *Prunetum spinosae* та трав'яної рослинності.

Адвентизація рослинного покриву може спричинити відхилення від прогнозованого ходу сукцесії. Серед адвентивних видів, що трапляються в заповіднику (переважно на його перелоговій частині), найбільшу загрозу становлять: трав'яні *Solidago canadensis* L. і *Asclepias syriaca* L., деревні *Acer negundo* L. і *Fraxinus pennsylvanica* Marshall (Larionov, 2023). На сьогодні вони не займають суттєвих площ на цілинній частині заповідника, але тривала відсутність сінокошіння може сприяти їхньому поширенню.

Наочно резерватогенні зміни рослинності цілинної території ПЗ "Михайлівська цілина" під впливом відсутності сінокошіння і поступову втрату степового фіторізноманіття ілюструє рис. 5.

Рис. 5А показує мезофітизовані лучно-степові комплекси фітоценозів *Carici humilis-Stipetum pennatae* var. *Arrhenatherum elatius* та *Salvio pratensis-Poetum angustifoliae knautietosum arvensi*, з домінуванням *Arrhenatherum elatius*, субдомінуванням та домінуванням *Stipa pennata* L. та *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, з домішкою *Carex humilis* Leyss.; рис. 5В — мезофітизований чагарниково-степовий та різнотравний комплекс фітоценозів *Carici humilis-Stipetum pennatae* var. *Vincetoxicum hirundinaria*, *Carici humilis-Stipetum pennatae* var. *Euphorbia semivillosa* та *Origano-Vincetoxicetum hirundinariae* var. *Euphorbia semivillosa*; рис. 5С — фрагменти деревно-чагарникових угруповань і вторинно сформованих (в зв'язку з мезофітизацією лучно-степової рослинності) рудеральних фітоценозів, що в майбутньому стануть частиною лісових угруповань, які повільно формуються у межах ділянки АЗС. Дані ценози належать до асоціацій *Prunetum spinosae* та *Arctietum lappae* var. *Urtica dioica* відповідно.

Висновки

У сучасному рослинному покриві цілинної території заповідника переважаючими є чагарниково-степові (*Chamaecytiseta ruthenici*) — 72 га та різнотравні фітоценози (переважно *Euphorbieta semivillosae* і, менше, *Urticeta dioici*) — 46 га. Досить поширеними є фітоценози *Arrhenathereta*

elatii — 17 га та інші кореневищно-злакові фітоценози, зокрема *Calamagrostideta epigeioris* — 11 га, а також чагарникові фітоценози — 17 га, серед яких понад 14 га *Pruneta stepposae*. Спостерігається посилення мезофітизації рослинності, зумовлене понад 10-річним припиненням сінокосіння, що виражається в 3-кратному скороченні площ дерновинно-злакових лучно-степових угруповань і суттєвому поширенні більш мезофітних чагарниково-степових і різнотравних угруповань.

Проаналізовано сучасні та ретроспективні дані змін рослинності на цілинній території заповідника. Виявлено відмінний характер ходу сукцесії на відрізках часу 1926–1981 рр. та 1981–2021 рр. Доведено зв'язок тенденцій змін рослинних угруповань у часі з існуючим у відповідний період заповідним режимом (наявністю / відсутністю режимного викошування і (або) випасу та їхньою інтенсивністю). Залежно від їхніх особливостей, змінюється як напрям сукцесії, так і тривалість її окремих етапів, а саме: 1) посилення викошування веде до ксерофітизації рослинності та наближення її до еталонного лучно-степового стану, а послаблення і припинення — до посилення процесів мезофітизації; 2) комбінація режимного сінокосіння та випасу найефективніше сприяє формуванню еталонної лучно-степової рослинності; 3) інтенсивність регулюючих заходів прямо пропорційно впливає на швидкість змін рослинних угруповань; 4) застосування заходів достатніх для виведення фітоценозу з рівноважного стану веде до перебудови його структури, найшвидше це відбувається у проміжних фітоценозів, що знаходяться на межі перетворення в інші; 5) пройдені раніше стадії сукцесії (з певними відмінностями) можуть повторюватися, якщо вплив заповідного режиму змінює екоумови екотопу до певного минулого стану і при цьому збережений "банк" насіння або екземплярів характерних видів рослин для певної стадії сукцесії, зокрема домінантів.

На цілинній частині заповідника, при збереженні існуючого режиму невикосування, до 2050 р. прогноуються наступні зміни рослинності: 1) вихід переважаючих зараз угруповань *Chamaecytiseta ruthenici* на максимум із подальшим, досить швидким скороченням площі

до 2050 р.; 2) збільшення площі різнотравних угруповань (переважно *Euphorbieta semivillosae*) з виходом на максимум у 2040 р., приблизно у 2035 р. — зрівняються з *Chamaecytiseta ruthenici*, а потім стануть переважаючими; 3) постійне збільшення площі чагарникових угруповань (переважно *Pruneta stepposae*) з очікуваним, приблизно у 2050 р., зрівнянням з площами різнотравних ценозів; 4) збереження у відносно стабільному стані площ дерновинно-злакових угруповань та формації *Arrhenathereta elatii*, які зберуться у межах викошуваних протипожежних смуг; 5) певне скорочення площі кореневищно-злакових ценозів до 2030 р. з подальшим збільшенням до 2050 р.; 6) площі решти угруповань змінюватимуться меншою мірою, варто очікувати збільшення площ фрагментів лісових ценозів у період 2040–2050 рр. Подальша сукцесія відбуватиметься в напрямку формування лісів. У період 2080–2090 рр. прогноуюємо початок поширення лісових видів (*Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea* та ін.), що до 2100–2150 рр., імовірно, призведе до утворення суттєвих за площею ділянок кленово-липово-дубових та липово-дубових лісів, характерних для Лівобережного лісостепу. При цьому варто очікувати і тривалого збереження значних площ чагарникових угруповань *Pruneta stepposae* та трав'яної рослинності. Степова рослинність на більшій частині цілинної території заповідника зникне. Слід зазначити, що адвентизація рослинного покриву цілинної частини заповідника може спричинити зміну напряму сукцесії.

Лучно-степові ценози з суттєвою участю дерновинних злаків на викошуваних протипожежних смугах показують стан, у який перейде рослинність ділянки раніше викошуваного степу у випадку повернення до практики сінокосіння.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автор повідомляє про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

М.С. Ларіонов  <https://orcid.org/0000-0001-7710-4527>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Aleksandrova V.D. 1964. Study of vegetation cover changes. In: *Polevaya geobotanika*. Vol. 3. Moscow, Leningrad: Nauka, pp. 300–447. [Александрова В.Д. 1964. Изучение смен растительного покрова. В кн.: *Полевая геоботаника*. Т. 3. Москва, Ленинград: Наука, с. 300–447.]
- Berezhna I.O. 2019. Estimation of the impact of climatic conditions on the steppe ecosystems (using Nature Reserve "Mykhailivska Tsilyna" as an example). *Biosphere Reserve "Askania Nova" Reports*, 21: 411–413. [Бережна І.О. 2019. Оцінка впливу кліматичних умов на степові екосистеми (на прикладі природного заповідника "Михайлівська цілина"). *Вісник Біосферного заповідника "Асканія-Нова"*, 21: 411–413.]
- Bezrodnova O.V., Loza I.M. 2006. Agrochemical characteristics of soils in Nature Reserve "Mykhailivska Tsilyna" (Sumy Region). *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 14(1): 7–11. [Безроднова О.В., Лоза І.М. 2006. Агрохімічна характеристика ґрунтів заповідника "Михайлівська цілина" (Сумська область). *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія*, 14(1): 7–11.]
- Bilyk H.I. 1957. Vegetation of Mykhailivska virgin steppe reservation and its alteration under the influence of human economic activity. *Ukrainian Botanical Journal*, 14(4): 26–39. [Білик Г.І. 1957. Рослинність заповідника "Михайлівська цілина" та її зміни під впливом господарської діяльності людини. *Український ботанічний журнал*, 14(4): 26–39.]
- Bilyk H.I., Tkachenko V.S. 1972. Modern state of the vegetation cover of the reservation Mykhailivska Tsilyna in Sumy Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 30(1): 696–702. [Білик, Г.І., Ткаченко, В.С. 1972. Сучасний стан рослинного покриву заповідника "Михайлівська цілина" на Сумщині. *Український ботанічний журнал*, 29(6): 696–702.]
- Bilyk H.I., Tkachenko V.S. 1973. Change in plant cover of the Mykhailivska Tsilyna steppe in the Sumy territory depending on reservation regime. *Ukrainian Botanical Journal*, 30(1): 89–95. [Білик, Г.І., Ткаченко, В.С. 1973. Зміни рослинного покриву степу "Михайлівська цілина" на Сумщині залежно від режиму заповідності. *Український ботанічний журнал*, 30(1): 89–95.]
- Didukh Ya.P. 2011. *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv: Phytosociocentre, 176 pp.
- Didukh Ya.P., Sheliakh-Sosonko Yu.R. 2003. Geobotanical zoning of Ukraine and adjacent territories. *Ukrainian Botanical Journal*, 60(1): 6–17. [Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 2003. Геоботанічне районування України та суміжних територій. *Український ботанічний журнал*, 60(1): 6–17.]
- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Iemelianova S.M., Bagrikova N.O., Borysova O.V., Borsukevych L.M., Vynokurov D.S., Gapon S.V., Gapon Yu.V., Davydov D.A., Dvoretzkyi T.V., Didukh Ya.P., Zhmud O.I., Kozyr M.S., Konishchuk V.V., Kuzemko A.A., Pashkevych N.A., Ryff L.E., Solomakha V.A., Felbaba-Klushyna L.M., Fitsailo T.V., Chorna H.A., Chorney I.I., Sheliakh-Sosonko Yu.R., Iakushenko D.M. 2019. *Prodrome of the Vegetation of Ukraine*. Eds D.V. Dubyna, T.P. Dziuba. Kyiv: Naukova Dumka, 782 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Ємельянова С.М., Багрикова Н.О., Борисова О.В., Борсукевич Л.М., Винокуров Д.С., Гапон С.В., Гапон Ю.В., Давидов Д.А., Дворецький Т.В., Дідух Я.П., Жмуд О.І., Козир М.С., Конішчук В.В., Куземко А.А., Пашкевич Н.А., Рифф Л.Е., Соломаха В.А., Фельбаба-Клушина Л.М., Фіцайло Т.В., Чорна Г.А., Чорней І.І., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Якушенко Д.М. 2019. *Продромус рослинності України*. Відп. ред. Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба. Київ: Наукова думка, 782 с.]
- Hetman V.I. 2018. Mykhailivska Tsilyna. In: *Encyclopedia of Modern Ukraine*. Eds I.M. Dzyuba et al. Kyiv: Institute of Encyclopedic Research NAS of Ukraine. [Гетьман В.І. 2018. Михайлівська цілина. В кн.: *Енциклопедія сучасної України*. Ред. І.М. Дзюба та ін. Київ: Інститут енциклопедичних досліджень НАН України]. Available at: <https://esu.com.ua/article-64822> (Accessed 19 January 2025).
- Kanash O.P., Laktionova T.M., Medvedev V.V., Batsula O.O., Kanivets V.I., Novakovskiy L.Ya., Pashchenko Ya.V., Truskavetskiy R.S., Fatyeyev A.I., Khrystenko A.O. 2007. Grunty ta gruntovi resursy. In: *National Atlas of Ukraine*. Rudenko L.H., Paton B.Ye. (eds.). Kyiv: DNVP Kartohrafiia, pp. 186–194. [Канаш О.П., Лактіонова Т.М., Медведєв В.В., Бацула О.О., Канівець В.І., Новаковський Л.Я., Пащенко Я.В., Трускавецький Р.С., Фатєєв А.І., Христенко А.О. 2007. Ґрунти та ґрунтові ресурси. В кн.: *Національний атлас України*. Руденко Л.Г., Патон Б.Є. (ред.). Київ: ДНВП Картографія, с. 186–194.]
- Krokhin S.V. 2015. Humus state of chernozem and him ecological functions in natural and agrogenesis ecosystems. *Bulletin of Kharkiv National Agrarian University*, 1: 73–81. [Крохін С.В. 2015. Гумусовий стан чорноземів та його екологічні функції в природних і агрогенних екосистемах. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Ґрунтознавство*, 1: 73–82.]
- Larionov M. 2025. Vegetation map of the nature reserve Mykhailivska Virgin Land (Ukraine). *Hacquetia*, 24(2): 179–198. <https://doi.org/10.3986/hacq-2025-0015>
- Larionov M.S. 2023. Invasive plant species of the Mykhailivska Tsilyna nature reserve (Sumy Region). In: *Records of alien plant and animal species in Ukraine. Series: "Conservation Biology in Ukraine"*. Vol. 29. Kyiv; Chernivtsi: Druk Art, pp. 251–258. [Ларіонов М.С. 2023. Інвазійні види рослин природного заповідника "Михайлівська цілина" (Сумська область). В зб.: *Знахідки чужорідних видів рослин та тварин в Україні. Серія: "Conservation Biology in Ukraine"*. Т. 29. Київ; Чернівці: Друк Арт, с. 251–258.]

- Larionov M.S. 2024a. Syntaxonomy and ecological differentiation of vegetation of the class *Festuco-Brometea* in Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(1): 16–35. [Ларіонов М.С. 2024а. Синтаксономія та екологічна диференціація рослинності класу *Festuco-Brometea* природного заповідника "Михайлівська цілина". *Український ботанічний журнал*, 81(1): 16–35.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.01.016>
- Larionov M.S. 2024b. *Vegetation of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve: syntaxonomy, dynamics and protection*: PhD Diss. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 336 pp. (manuscript). [Ларіонов М.С. 2024b. *Рослинність природного заповідника "Михайлівська цілина": синтаксономія, динаміка та охорона*: Дис. ... д. філ. Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 336 с. (рукопис).]
- Lavrenko Ye., Zoz I. 1928. Vegetation of Mykhailivskiy horse factory (former Kapnist's), Sumy Region. *Protection of Natural Monuments of Ukraine*, 2: 23–35. [Лавренко Є., Зоз І. 1928. Рослинність цілини Михайлівського кінного заводу (кол. Капніста), Сумської округи. *Охорона пам'яток природи на Україні*, 2: 23–35.]
- Lysenko H.M. 2009. Comparative synphytoindication estimate meadow steppe ecotopes "Mykhaylovskaya tzelina" and "Strylets'kiy step". *Problems of Ecology and Nature Conservation of Technogenic Region*, 1(9): 57–66. [Лисенко Г.М. 2009. Порівняльна синфітоіндикаційна оцінка екотопів лучних степів "Михайлівської цілини" та "Стрілецького степу". *Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону*, 1(9): 57–66.]
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv, xxiii + 345 pp. <https://doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Parakhonska N.O., Tkachenko V.S. 1984. Changes in the floristic composition of the Mykhailivska virgin land under the reserve conditions. *Ukrainian Botanical Journal*, 41(5): 13–16. [Парахонська Н.О., Ткаченко В.С. 1984. Зміни флористичного складу Михайлівської цілини в умовах заповідності. *Український ботанічний журнал*, 41(5): 13–16.]
- Proekt orhanizatsii terytorii pryrodnoho zapovidnyka "Mykhaylivska tsilyna" ta okhorony yoho pryrodnykh kompleksiv*. 2021. Kyiv, 273 pp. [Проект організації території природного заповідника "Михайлівська цілина" та охорони його природних комплексів. 2021. Київ, 273 с.]
- Sarycheva Z.A. 1966. *Dynamics of vegetation cover of meadow steppes of northwest part of the Forest-steppe of Ukraine according to research in the reserve Mikhaylovskaya Tselina*: Cand. Sci. Diss. Kyiv, Institute of Botany AS of Ukrainian SSR, 378 pp. (manuscript). [Сарычева З.А. 1966. Динаміка растительного покрова луговых степей северо-восточной части лесостепи Украины по исследованиям в заповеднике "Михайловская целина": Дис. ... канд. биол. наук. Киев, Институт ботаники АН УССР, 378 с. (рукопись).]
- Tkachenko V.S. 1984. On the nature of the meadow steppe of the Mikhailovskaya Tselina Reserve and the forecast of its development in the conditions of the reserve. *Botanical Journal*, 64: 448–458. [Ткаченко В.С. 1984. О природе луговой степи заповедника "Михайловская целина" и прогноз развития ее в условиях заповедности. *Ботанический журнал*, 64: 448–458.]
- Tkachenko V.S. 1995. Self-development of phytocenoses of the "Mykhailivska virgin land" and its prediction. *Ecumene: Ukrainian Ecological Bulletin*, 1–2: 79–89. [Ткаченко В.С. 1995. Саморозвиток фітоценозів "Михайлівської цілини" та його прогнозування. *Ойкумена: український екологічний вісник*, 1–2: 79–89.]
- Tkachenko V.S. 2004. *Fitosenotychnyi monitorynh rezervatnykh suksesiy v Ukrainkomu stepovomu pryrodnomu zapovidnyku*. Kyiv: Phytosociocentre, 184 pp. [Ткаченко В.С. 2004. *Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику*. Київ: Фітосоціоцентр, 184 с.]
- Tkachenko V.S. 2005. Peculiarities of self-development of the meadow steppe "Mykhailivska Tsilyna" in the areas with different regimes of preservation. *Biosphere Reserve "Askania Nova" Reports*, 7: 18–31. [Ткаченко В.С. 2005. Особливості саморозвитку лучного степу "Михайлівська цілина" на різнорежимних ділянках охорони. *Вісті біосферного заповідника "Асканія-Нова"*, 7: 18–31.]
- Tkachenko V.S. 2016. Ecotopic changes in the meadow steppe of "Mykhaylovskaya Tsilyna" reserve under different conservation regimes. *Biosphere Reserve "Askania Nova" Reports*, 18: 35–43. [Ткаченко В.С. 2016. Екотопічні зміни лучного степу "Михайлівська цілина" за різних режимів охорони. *Вісті біосферного заповідника "Асканія-Нова"*, 18: 35–43.]
- Tkachenko V.S., Boychenko S.H. 2015. Structural changes in Ukrainian steppe phytosystems during the second half of the 20th and the early 21st Centuries as a reflection of global environmental changes. *Biosphere Reserve "Askania Nova" Reports*, 17: 4–17. [Ткаченко В.С., Бойченко С.Г. 2015. Структурні зміни степових фітосистем України у другій половині ХХ та на початку ХХІ століть як відображення глобальних змін довкілля. *Вісті Біосферного заповідника Асканія-Нова*, 17: 4–17.]
- Tkachenko V.S., Didukh Ya.P., Henov A.P., Dudka I.O., Vasser S.P., Boyko M.F., Vyetrova Z.F., Navrotska I.L., Partyka L.Ya., Helyuta V.P., Smyk L.V., Tykhonenko Yu.Ya., Merezhko T.O., Burdyukova L.I., Soldatova I.M. 1998. *Ukrainskyi pryrodnyi stepovui zapovidnyk. Roslynniyi svit*. Kyiv: Phytosociocentre, 280 pp. [Ткаченко В.С., Дідух Я.П., Генів А.П., Дудка І.О., Вассер С.П., Бойко М.Ф., Ветрова З.Ф., Навроцька І.Л., Партика Л.Я., Гелюта В.П., Смик Л.В., Тихоненко Ю.Я., Мережко Т.О., Бурдюкова Л.І., Солдатова І.М. 1998. *Український природний степовий заповідник. Рослинний світ*. Київ: Фітосоціоцентр, 280 с.]
- Tkachenko V.S., Fitsaylo T.V. 2016. Structural changes in phytosystems of meadow steppe "Mykhailivska Tsilyna" Reserve in the 20th and early 21st centuries. *Biosphere Reserve "Askania Nova" Reports*, 18: 23–34. [Ткаченко В.С., Фіцайло Т.В.

2016. Структурні зміни фітосистем лучного степу "Михайлівська цілина" у XX і на початку XXI століть. *Вісті біосферного заповідника "Асканія-Нова"*, 18: 23–34.]
- Tkachenko V.S., Henov A.P., Lysenko H.M. 1993. Vegetation structure of the steppe Reserve "Mykhailivska Tsilyna" (Ukraine) based on the data of large-scale mapping in 1991. *Ukrainian Botanical Journal*, 50(4): 5–15. [Ткаченко В.С., Генів А.П., Лисенко Г.М. 1993. Структура рослинності заповідного степу "Михайлівська цілина" (Україна) за даними великомасштабного картування 1991 р. *Український ботанічний журнал*, 50(4): 5–15.]
- Tkachenko V.S., Henov A.P., Lysenko H.M. 2003. Structural changes of the plant cover of the reserved meadow steppe "Mykhailivska Tsilyna" according to large-scale mapping in 2001. *Biosphere Reserve "Askania Nova" Reports*, 5: 7–17. [Ткаченко В.С., Генів А.П., Лисенко Г.М. 2003. Структурні зміни в рослинному покриві заповідного лучного степу "Михайлівська цілина" за даними великомасштабного картування у 2001 році. *Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова"*, 5: 7–17.]
- Tkachenko V.S., Lysenko H.M. 2005a. Synphytoindication of the after fire changes ecotopic characteristics of meadow steppe "Mykhailivska Tsilyna" in Sumy Region (Ukraine). *Ukrainian Botanical Journal*, 62(4): 468–483. [Ткаченко В.С. Лисенко Г.М. 2005а. Синфітоіндикація постпірогенних змін екологічних характеристик лучного степу "Михайлівська цілина" на Сумщині (Україна). *Український ботанічний журнал*, 62(4): 468–483.]
- Tkachenko V.S., Lysenko H.M. 2005b. Ecotopical support of regenerative development of meadow steppe "Mykhailivska Tsilyna" structure for the last 30 years of the 20th century. *Biosphere Reserve "Askania Nova" Reports*, 7: 5–17. [Ткаченко В.С., Лисенко Г.М. 2005б. Екологічний супровід резерватогенного структурогенезу лучного степу "Михайлівської цілини" за останні 30 років XX століття. *Вісті біосферного заповідника "Асканія-Нова"*, 7: 5–17.]
- Tkachenko V.S., Lysenko H.M., Vakal A.P. 1993. Changes in ecotopes of the meadow steppe "Mykhailivska Tsilyna" (Sumy Region, Ukraine) in the course of reservation succession. *Ukrainian Botanical Journal*, 50(3): 41–51. [Ткаченко В.С., Лисенко Г.М., Вакал А.П. 1993. Зміни екоотопів лучного степу "Михайлівської цілини" (Сумська область, Україна) в ході резерватної сукцесії. *Український ботанічний журнал*, 50(3): 44–51.]
- Tkachenko V.S., Parakhonska N.O., Sheremet L.H. 1984. Dynamics of the vegetation cover structure of the Reserve "Mykhailivska Tsilyna". *Ukrainian Botanical Journal*, 41(3): 71–74. [Ткаченко В.С., Парахонська Н.О., Шеремет Л.Г. 1984. Динаміка структури рослинного покриву заповідника "Михайлівська цілина". *Український ботанічний журнал*, 41(3): 71–74.]
- Zoz I.H. 1933. Vegetation of Mykhailivska Tsilyna in Sumy Region. *Ukrainian Botanical Journal [Journal du cycle Botanique de l'Académie des Sciences d'Ukraine]*, 5–6: 157–165. [Зоз І.Г. 1933. Рослинність Михайлівської цілини на Сумщині. *Український ботанічний журнал [Журнал біоботанічного циклу ВУАН]*, 5–6: 157–165.]

Reserve-induced changes of vegetation of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve (Sumy Region, Ukraine). 1. Virgin land area

M.S. LARIONOV

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine,
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. Based on the latest vegetation mapping data of Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve, this study analyzes the reserve-induced dynamics of the vegetation of its virgin land areas. Specifically, the current ratio of the areas of the major phytocenoses was established; the existing schemes of vegetation dynamics have been supplemented; trends in vegetation changes have been identified and their causes have been clarified; a forecast of future vegetation changes is developed. The vegetation cover of the studied virgin lands is currently dominated by shrub-steppe (*Chamaecytiseta ruthenici*) and forb (*Euphorbieta semivillosae*) phytocenoses. A trend toward mesophytization of vegetation caused by more than 10-year absence of mowing is observed. The connection between the long-term trends in changes of phytocenoses and the reserve management regime has been confirmed. The current regime affects the direction of succession and the duration of its stages. If non-mowing continues, the following vegetation changes are projected by 2050: (1) an expansion of *Chamaecytiseta ruthenici*, with its subsequent reduction; (2) an increase in coverage of *Euphorbieta semivillosae* with its maximum by 2040; (3) an expansion of *Pruneta stepposae*; (4) preservation of the tussock grass communities and the *Arrhenathereta elatii* formation on firebreaks; (5) a reduction in rhizome-grass phytocenoses, followed by their further increase; (6) expansion of forest communities. Further succession toward forest formation is expected. By 2080–2090, we predict the spread of forest plant species leading to formation by 2100–2150 of significant areas of maple-linden-oak and linden-oak forests. At the same time, steppe vegetation will disappear on most of the reserve's virgin lands.

Keywords: autogenesis of steppe vegetation, meadow steppe, reserve-induced vegetation changes, strict nature reservation, vegetation dynamics



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.281>

RESEARCH ARTICLE

Hydrocotyle vulgaris (Araliaceae) в Україні: хорологія, екологія та охорона

Микола М. ФЕДОРОНЧУК , Ігор Г. ОЛЬШАНСЬКИЙ * 

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

* Автор для листування: olshansky1982@ukr.net

Реферат. За матеріалами власних експедиційних досліджень на Поліссі, літературними джерелами та матеріалами гербаріїв проаналізовано поширення в Україні *Hydrocotyle vulgaris* (Araliaceae), включеного до Червоної книги України. В Україні цей вид вперше був знайдений у Тернопільській області у другій половині XIX сторіччя. На сьогодні вид знаходили у Львівській, Волинській та Рівненській областях. Нові дані вказують на те, що в останні десятиріччя ареал *H. vulgaris* на території України значно розширився. Зокрема, він інтенсивно просувається на схід на Волинському Поліссі. З'ясовано, що на території України *H. vulgaris* виявлений у складі шести класів рослинності (*Litorelletea uniflorae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946, *Isoëto-Nano-Juncetea* Br.-Bl. et Tüxen ex Br.-Bl. et al. 1952, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* R.Tx. 1937, *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937, *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff et al. 1946, *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939). Узагальнено, що *Hydrocotyle vulgaris* охороняється у Черемському (Волинська обл.) та Рівненському (Рівненська обл.) природних заповідниках, у національних природних парках "Прип'ять-Стохід" (Волинська обл.) і Нобельському (Рівненська обл.), а також у кількох заказниках.

Ключові слова: *Hydrocotyle*, ареал, флора України, Червона книга України, щитолісник звичайний

Вступ

Рід *Hydrocotyle* L. (Araliaceae Juss.) налічує понад 180 видів (POWO, 2026–onward). З них у Європі поширені чотири види: аборигенний *H. vulgaris* L. та адвентивні *H. bonariensis* Comm. ex Lam., *H. ranunculoides* L.f. і *H. sibthorpioides* Lam. (Cannon, 1968; Carretero, 1997; Hussner, Weyer, 2004; Verloove, Heyneman, 2021; etc.). Крім того, на Кавказі росте ще один аборигенний вид — *H. ramiflora* Maxim.

Hydrocotyle vulgaris — європейсько-субатлантичний вид, єдиний представник роду *Hydrocotyle*

у флорі України. Вид включений до Червоної книги України (Dubyna et al., 2009; <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#Text>) з природоохоронним статусом "рідкісний". Більшість місцевиростань, що були вказані в Червоній книзі України, наведені за літературними даними і лише незначна їхня кількість була підтверджена за гербарними матеріалами. Ареал виду в цілому охоплює Атлантичну, Центральну і частково Східну Європу. Зокрема, він росте в країнах, суміжних з Україною: Угорщині, Словаччині, Польщі, Білорусі (Lukash, Andrienko, 2011). В Україні проходить східна межа ареалу *H. vulgaris*.

ARTICLE HISTORY. Submitted 22 January 2026. Revised 20 August 2026. Published 31 August 2026

CITATION. Fedoronchuk M.M., Olshanskyi I.G. 2026. *Hydrocotyle vulgaris* (Araliaceae) in Ukraine: distribution, ecology, and conservation. *Ukrainian Botanical Journal*, 83(4): 281–295. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.281>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2023

© Publisher PH "Akadempriodyka" of the NAS of Ukraine, 2023

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

ISSN 2415-8860. Український ботанічний журнал. 2026. 83 (4)

281



Рис. 1. *Hydrocotyle vulgaris* на околиці с. Золоте (Висоцька сільська громада, Сарненський р-н, Рівненська обл.), 24.07.2020, фото І. Ольшанського

Fig. 1. *Hydrocotyle vulgaris*, near Zolote village (Vysotsk commune, Sarny District, Rivne Region, Ukraine), 24.07.2020, photo by I. Olshanskyi

Метою нашої роботи було зібрати та узагальнити сучасні відомості про поширення, екологію та охорону *H. vulgaris* в Україні. Таке узагальнення потрібне для подальшої дієвої охорони цього виду, рослинних угруповань з його участю, збереження його оселищ та розширення мережі природно-заповідних територій.

Матеріали та методи

Для отримання даних щодо поширення *Hydrocotyle vulgaris* в Україні проаналізовано літературні джерела та інтернет-ресурси (UkrBIN та iNaturalist), опрацьовано матеріали Національного гербарію України — гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), електронні зображення зразків з гербаріїв Львівського національного університету імені Івана Франка (LW), Державного природознавчого музею НАН України (LWS) та Інституту екології Карпат НАН України (LWKS), а також Московського державного університету імені М.В. Ломоносова (MW). Тут і далі акроніми гербаріїв подані згідно *Index Herbariorum* (Thiers, 2026). Також були здійснені експедиційні

виїзди на Полісся. Карту поширення *H. vulgaris* в Україні зроблено за допомогою онлайн-ресурсу SimpleMappr (<https://www.simplemappr.net/>; Shorthouse, 2010).

Результати та обговорення

Географічне поширення

У класичній роботі І.Ф. Шмальгаузена, присвяченій вивченню флори південного заходу тодішньої Російської імперії, *H. vulgaris* наводився лише для території нинішньої Республіки Білорусь (Schmalhausen, 1886: 220).

У "Флорі Полісся" Й. Пачоський також не наводив *H. vulgaris* для Українського Полісся. Про поширення цього виду він писав так (переклад з російської, з повним написанням скорочень в оригіналі): "Для нашої області вказано Ліндеманном для Гродненської і Мінської губерній (без більш докладного позначення місцезнаходжень), і Eichwald'ом для околиць м. Цехановця (Більський повіт на кордоні з Польщею) [нині Ciechanowiec, Високомазовецький повіт / Powiat Wysokomazowiecki, Підляське воєводство / Województwo Podlaskie, Польща]. Знаходження *Hydrocotyle vulgaris* в Мінській губернії вважаю сумнівним" (Paczoski, 1897: 222).

В Україні перша знахідка *H. vulgaris*, підтверджена гербарним зразком, була зроблена у другій половині XIX сторіччя. Це збори С. Труша (Trusz, 1888) біля с. Вишнівчик на Тернопільщині (LW106718). У першій половині XX сторіччя цей вид був знайдений на околиці с. Старий Яричів поблизу Львова (збори Й. Мондальського 1938 року, LWS70972).

Обидва відомі місцевиростання *H. vulgaris* в Україні тривалий час не підтверджувались новими даними. Зрештою, у "Визначнику рослин України" 1950 р. (Klokov, 1950) цей вид не згадується взагалі, а "Визначники..." 1965 і 1987 рр. зазначають: "вказується для Зах. Лісостепу (Тернопільська обл., в окол. Бучача). Але вказівка, мабуть, помилкова" (Kotov, 1965: 491) та "указано было для З. Лесостепи (Тернопольская обл., в окр. г. Бучача). Растение, вероятно, исчезло, так как никем позднее не было собрано" (Kotov, 1987: 228).

Проте, наприкінці XX та на початку XXI сторіччя *H. vulgaris* почали знаходити досить часто, про що повідомлялося у багатьох публікаціях

(Shevchyk, 1986; Zelenchuk, 1987; Heluta et al., 1999; Stoiko et al., 2004; Andrienko et al., 2009; Andrienko, 2012; Andrienko, Pryadko, 2012; etc.), також ці відомості підкріплені гербарними зборами багатьох колекторів, що зберігаються в гербаріях KW, LW, LWS, LWKS та MW.

Твердження про відсутність *H. vulgaris* у флорі України було вперше заперечене В.Л. Шевчиком (Shevchyk, 1986, 2019), який знайшов його на Західному (Волинському) Поліссі в межах колишніх Камінь-Каширського і Любешівського районів Волинської області. Пізніше цей вид було знайдено А.Т. Зеленчуком (Zelenchuk, 1987) на Малому Поліссі — за 3 км на північний схід від с. Топорів, поблизу хутора Лісове в Золочівському (кол. Бузькому) районі та біля с. Хлівчани Шептицького (кол. Сокальського) району Львівської області, що було пізніше підтверджено гербарними зборами О.Т. Кузяріна, О.О. Кагала та Н.М. Сичак. Згодом були виявлені нові локалітети виду у Львівській області: в околицях м. Соснівка Шептицького (кол. Сокальського) району (гербарні збори О.Т. Кузяріна), в околицях с. Городища цього ж району (збори Л.М. Борсукевич), в околицях с. Кривичі Львівського району (збори О.Т. Кузяріна), а також підтверджено зборами С.М. Стойка і П.Т. Яценка з околиць с. Пнівне Камінь-Каширського району, та у долині р. Прип'ять поблизу кордону з Білоруссю — біля с. Хоцунь цього ж (раніше — Любешівського) району Волинської області (Stoiko et al., 2004). Починаючи з 1986 р. виявлена низка нових місцевиростань для Волинського Полісся, де спостерігається тенденція до поширення виду й збільшення чисельності його популяцій (Yashchenko, 1997; Heluta et al., 1999; Lukash, Andrienko, 2014; etc.). Нині найбільші популяції цього виду знаходяться у Волинській області, в заплавах річок Прип'яті та Стоходу. Зокрема, великі популяції вид утворює на березі озера Люб'язь та у Бучинській дачі. Відмічений вид біля озер Мішеч, Бурків, Оріхове, Святе, в ландшафтному заказнику загальнодержавного значення "Згоранські озера" (в околицях сіл Згорани та Сильне Ковельського р-ну) (Heluta et al., 1999; Andrienko, Pryadko, 2006, 2012; Andrienko et al., 2009; Lukash, Andrienko, 2014). Знайдена також невелика популяція на території Черемського природного заповідника в урочищі "Кухів Груд" біля вільхового лісу, де рослини траплялися на перезволожений

луці та безпосередньо у воді лісового струмка. Однією з біологічних особливостей виду є те, що рослини тут зростали також серед сфагнових мохів, де особини вирізнялися великими розмірами (Konishchuk, 2012). Найсхідніше місцезнаходження виявлене на болоті Сомине (Рівненський природний заповідник) в урочищі "Кремінне-Сехівське" на еумезотрофній ділянці неподалік від магістрального каналу, у вигляді великих плям (10–20 м²), що стало першою знахідкою виду на Рівненщині (Andrienko, 2012). Зростання *H. vulgaris* у Рівненській області було підтверджено пізніше іншими авторами (Danylyk et al., 2014), а також нашими спостереженнями поблизу с. Золоте Сарненського р-ну (рис. 1).

У 2015 році під час проведення польових досліджень Р.М. Данилик та І.М. Даниликом (Danylyk, Danylyk, 2016) у північно-західній частині Волинського Полісся на території загальнодержавного заказника "Мошне" (с. Сильне Любомльського р-ну Волинської обл.) було виявлено нове місцезнаходження *H. vulgaris* на південному та південно-східному берегах озера Мошне. Два локуси виду були знайдені на заболоченому торф'янистому березі озера в прибережно-водній смузі 2–3 м завш. та 20–30 м завд., що є характерним для існування популяцій цього виду в екотонних прибережних зонах лісових озер Волинського Полісся. Порівняння видового складу рослинних угруповань цих локусів показало, що *H. vulgaris* проявляє широку еколого-ценотичну амплітуду навіть на невеликих за площею локалітетах, що підтверджує відсутність його чіткої ценотичної приуроченості.

Нещодавно було виявлено нові локалітети виду (Borsukevych et al., 2016; Danylyk, Danylyk, 2016; Borsukevych, 2018), які не вказувалися у Червоній книзі України (Dubyna et al., 2009). Зокрема, Л.М. Борсукевич зі співавторами (Borsukevych et al., 2016) виявили три нові популяції *H. vulgaris* у Волинській та Львівській областях. Перші дві (Волинська обл., Любешівський р-н, берег р. Стохід на півн.-зх. від с. Угриничі, 11.08.2015, Л.М. Борсукевич, К.М. Данилюк; Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, окол. с. Нові Червища, 13.08.2015, Л.М. Борсукевич, К.М. Данилюк), знаходилися в зоні впливу річкової заплави, де рослини *H. vulgaris* зростали в угрупованнях союзу *Alnion glutinosae* Malcuit 1929. Вони займали незначну площу, близько 1–2 м². Особини квітували та плодоносили.

Рис. 2. Поширення *Hydrocotyle vulgaris* в УкраїніFig. 2. Distribution of *Hydrocotyle vulgaris* in Ukraine

Третя популяція (Львівська обл., Сокальський р-н, окол. с. Городище 08.06.2009, Л.М. Борсукевич) виявлена на мілководді невеликої штучної водойми в угрупованні з *Juncus bulbosus* L.

Відзначимо, що нещодавно спостерігали *H. vulgaris* у Білорусі за кілька кілометрів на північ від Житомирщини (околиці с. Боровое, Лельчицький р-н, Гомельська обл., 51.71327°N, 28.07814°E, 17.08.2015, Р. Цвірко, <https://www.inaturalist.org/observations/47658970>), тому можна очікувати знахідок цього виду і в Житомирській області.

Таким чином, у першій половині XX сторіччя в Україні були відомі лише поодинокі місцезнаходження *H. vulgaris*, а починаючи з другої половини XX сторіччя спостерігаються ознаки активного поширення цього виду на схід. При цьому підкреслюємо, що рослини цього виду не дрібні, мають морфологічно дуже характерні листки, тому навряд чи вони могли б лишатися непоміченими для ботаніків.

Усі зібрані нами відомості про місцевиростання (рис. 2) *H. vulgaris* (з визначеними координатами) наведені в табл. 1. Дані з гербарних етикеток, інтернет-ресурсів і цитати з літературних джерел наводимо мовою оригіналу.

Екологія

Hydrocotyle vulgaris — гемікриптофіт, гігрозезофіт. За типом ареалу є температурно-субмеридіально-меридіально-океанічним елементом флори Європи (Meusel et al., 1965). Місцевиростання *H. vulgaris* мають як первинний (на болотах), так і вторинний характер (місця біля випасу худоби, узбіччя доріг, береги й днища колишніх ставків), де конкуренція з іншими видами рослин значно знижена. Локальні популяції зазвичай займають невелику площу (кілька десятків квадратних метрів) або ж витягнуті вузькою смугою від 1 до 5–10 м. У межах основної екологічної амплітуди вид не має чіткої ценотичної приуроченості.

У країнах Балтії цей вид росте на приморських низинних ділянках (Fatire, 1974). І. Друва-Лусіте зі співавторами (Druva-Lūsīte et al., 2020) з'ясували, що за цих умов на ріст рослин *H. vulgaris* найбільше впливає інтенсивність фотосинтетично активного випромінювання, зокрема підвищена швидкість росту в затінених умовах свідчить на тінювитривалість цього виду. Значна пластичність метаболізму щодо концентрації мінеральних поживних речовин у ґрунті разом з ефективними механізмами

мінеральної адаптації забезпечують оптимальні умови для росту рослин. Відносно високий стабільний рівень фотосинтетичної продуктивності в широкому діапазоні умов мікросередовища свідчив про адекватний рівень фізіологічної адаптації *H. vulgaris* до зростання при засоленні ґрунтів (Druva-Lūsite et al., 2020).

У центральній та східній частинах Польщі, де вид є також рідкісним, *H. vulgaris* трапляється в досить різноманітних екотопах як випадковий вид в ценозах болотистих лук, чорновільшаників, верхових боліт, берегів потічків на вологих і заболочених луках з торф'яними та болотними ґрунтами. У фітоценології виду прослідковується зв'язок з угрупованнями формації *Cariceta cinerea* (Mowszowicz, 1960). У південно-західній частині Польщі як випадковий вид для більшості рослинних угруповань осокових лук, він стає характерним для асоціації *Caricetum appropinquatae* Aszód 1935 (Denisiuk, 1960).

На території України *H. vulgaris* виявлений у складі шести класів (*Litorelletea uniflorae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946, *Isoëto-Nano-Juncetea* Br.-Bl. et Tüxen ex Br.-Bl. et al. 1952, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* R.Tx. 1937, *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937, *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff et al. 1946, *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939) та дев'яти союзів рослинності (Kuzyarin, 2008; Borsukevych, 2024). Провідними едафічними факторами зростання виду є вологість і склад ґрунту. Цей вид приурочений до бідних на поживні речовини незасолених слабкокислих субстратів, найчастіше трапляється на торф'янистих чи піскових ґрунтах (Shevchyk, 1986; Kotsun, Kuzmishyna, 2016; Borsukevych, 2024).

Охорона

В останньому виданні Червоної книги України щодо охорони *H. vulgaris* зазначено лише, що цей вид "охороняється в НПП "Прип'ять-Стохід", гідрологічному заказнику "Озеро Оріхове" (Волинська обл.)". Відомостей про розмноження та розведення *H. vulgaris* у спеціально створених умовах автори опрацювання не навели (Dubyna et al., 2009). Зібрані та узагальнені нами відомості значно розширили ці дані.

В Україні *H. vulgaris* росте у природних заповідниках Черемському (Волинська обл.) та Рівненському (Рівненська обл.); у національних

природних парках "Прип'ять-Стохід" (Волинська обл.) та Нобельському (Рівненська обл.); у Волицькому ботанічному заказнику загальнодержавного значення (Львівська обл.); у ландшафтному заказнику загальнодержавного значення "Згоранські озера" (Волинська обл.); у гідрологічних заказниках місцевого значення "Оріхівський" і "Озеро Болотне" (Волинська обл.); у лісовому заказнику місцевого значення "Рись" (Волинська обл.) (Andrienko et al., 2006; 2009; Dubyna et al., 2009; Andrienko, 2012; Andrienko, Pryadko, 2012; Konishchuk, 2012; Karpiuk, Fesiuk, 2021; etc.). Вказівка *H. vulgaris* для НПП "Подільські товтри" (Novosad et al., 2007), очевидно, є помилковою.

Hydrocotyle vulgaris культивують у Ботанічному саду Львівського національного університету імені Івана Франка (Skybitska et al., 2010) та в Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України (Mashkovska, 2015). Також цей вид іноді вирощується як декоративна рослина у мініставках на присадибних ділянках та акваріумістами-любителями. Про це є свідчення на інтернет-форумах та серед оголошень з продажу рослин (для прикладу: <https://miniprud.com/shchytolystnyk-hidrokotyle-zvychai-roslyna-dlia-mini-stavka-vodnoi-klumby-stavochka-u-vazoni/>, <https://miniprud.com.ua/ua/p1348951800-schitolistnik-gidrokotile-obyknoven-nyi.html>, <https://md.org.ua/aquarium/roslyn/steb/10084-shchitolistnik-obyknovennyi.html>, тощо).

З аналізу літературних джерел та гербарних матеріалів видно, що в останні десятиріччя *H. vulgaris* на території України проявляє інтенсивне просування на схід, передусім — на Волинському Поліссі (Stoiko et al., 2004; Danylyk, Danylyk, 2016). Вважаємо, що на сьогодні спеціальні природоохоронні заходи для збереження виду на Поліссі недоцільні; потрібен лише постійний контроль за станом його популяцій.

Крім того, було б цікаво провести спеціальне філогеографічне дослідження східноєвропейських загалом і українських зокрема популяцій виду для встановлення закономірностей динаміки його ареалу, що спостерігається недавніми десятиліттями. Таке дослідження могло б прояснити ймовірні причини та механізми розширення мережі відомих локалітетів виду і надати свідчення щодо того, чи маємо ми тут спонтанне розширення природного ареалу, чи, найменш частково, натуралізацію рослин з інших

Таблиця 1. Локалітети *Hydrocotyle vulgaris* в УкраїніTable 1. Localities of *Hydrocotyle vulgaris* in Ukraine

Адміністративне розташування	Оригінальні дані про місцевиростання	Тип даних	Географічні координати	
			N	E
ЛЬВІВСЬКА ОБЛАСТЬ				
Золочівський р-н				
Буська міська громада				
с. Топорів	Львовская обл., Бусский р-н, 3 км сев.-вост. с. Топоров, близ хутора Лесное. Лесное болото среди соснового леса, 28.06.1987. Leg.: А. Зеленчук. MW0450600, MW0450602	Гербарні	50.12501	24.76082
с. Боложинів	с. Боложинів Буського р-ну Львівської обл. (LW) (Kuzyarin, 2008: 239)	Літературні	50.00928	24.73824
Львівський р-н				
Глинянська міська громада				
с. Кривичі	Львівська обл., Золочівський р-н, 0,5 км на пн. від с. Кривичі. Колишній торфокар'єр. Евтрофне трав'яно-гіпнове болото, 30.05.2017. Leg.: О.Т. Кузярін. LWS118374, LWKS032803 (https://www.ukrbin.com/show_image.php?imageid=313424)	Гербарні	49.79772	24.58959
Новояричівська селищна громада				
с. Старий Яричів	Na pd. skraju lasu dębowo-sosnowego na torfowisku na pd.-zach. od wsi w pobliżu drogi ze wsi w pole. Jaryczów Stary k. Lwowa. 23.IX 1938. J. Mądalski. LWS70972	Гербарні	49.90418	24.25782
с. Старий Яричів	Околиці с. Старий Яричів, поблизу Львова, гербарні збори Й. Мондальського, LWS (Zelenchuk, 1987: 121)	Літературні	49.90418	24.25782
Шептицький р-н				
Белзька міська громада				
с. Хлівчани	Львовская обл., Сокальский р-н, в 2 км юго-вос. с. Хлевчаны, посадка ольхи, на влажной почве, 20.08.1986. Leg.: А. Зеленчук, MW0450599	Гербарні	50.29211	23.96660
с. Хлівчани	с. Хлівчани (Сокальський р-н) (Zelenchuk, 1987: 120)	Літературні	50.29211	23.96660
с. Хлівчани	Львівська обл., Сокальський р-н, пд-зах. околиця с. Хлівчани, правобер. частина заплави р. Болотня, на болотистій луці з <i>Carex panicea</i> та болот. різногр., розсіяно у невеликій к-ті, 15.08.1995. Leg.: О. Кузярін. LWS24622	Гербарні	50.30541	23.89188
с. Хлівчани	Львівська обл., Сокальський р-н, південно-східні околиці с. Хлівчани. Волицький заказник. Правий берег р. Болотня. Осушене торфове болото, 26.08.2002, Leg.: О. Кагало, Н. Сичак 19.08.2012. KW031221	Гербарні	50.31026	23.97527
с. Хлівчани	Львівська обл., Сокальський р-н, південно-східні околиці с. Хлівчани. Ботанічний заказник "Волицький". Евтрофно-мезотрофне болото. Березово-вербові зарості по краю болота. 17.07.2012. Leg.: О. Кагало, М. Кагало, 29307. Det.: N. Sytschak. LWKS030359 (https://www.ukrbin.com/show_image.php?imageid=316767)	Гербарні	50.29211	23.96660
Червоноградська міська громада				
с. Городище	Львівська обл., Сокальський р-н. Околиці с. Городище. Придорожнє болото (коло ж/д смуги), 08.06.2009, Leg.: Л.М. Борсукевич. KW089596	Гербарні	50.31448	24.23373

Таблиця 1. (продовження)

Table 1. (continuation)

Адміністративне розташування	Оригінальні дані про місцевиростання	Тип даних	Географічні координати	
			N	E
с. Городище	Околиці с. Городище, 22.07.2013, Л. Борсукевич (L. Borsukevych), https://www.ukrbn.com/show_image.php?imageid=46433	Інтернет-ресурси	50.31448	24.23373
с. Городище	Околиці с. Городище, копанка коло ж/д переїзду (Сокальський р-н) (Borsukevych et al., 2016: 63)	Літературні	50.31448	24.23373
Шептицька міська громада				
м. Соснівка	Львівська обл., Сокальський р-н, 1 км на північ від смт. Соснівка. Лівий берег р. Західний Буг. На мезотрофному болоті та заболоченій луці з <i>Juncus effusus</i> . 18.07.2003. Leg.: О.Т. Кузярін, LWS	Гербарні	50.30600	24.25833
м. Соснівка	Львівська обл., Сокальський р-н, 1 км на Пн. від смт. Соснівка, ліворуч від шосе, що веде до с. Волсвин. На мезотрофній заболоченій луці з <i>Juncus effusus</i> (dom.). 29.07.2006. Leg.: О.Т. Кузярін, LWS	Гербарні	50.30600	24.25833
м. Соснівка	Львівська обл., Сокальський р-н, копанка коло залізної дороги поблизу м. Соснівка, 50.306083°N, 24.242550°E, 22.07.2013 (Borsukevych, 2024: 8)	Літературні	50.306083	24.242550
ВОЛИНСЬКА ОБЛАСТЬ				
Камінь-Каширський р-н				
Камінь-Каширська міська громада				
с. Воєгоща	Берег озера Мішеч (Andrienko, Pryadko, 2006: 666)	Літературні	51.64537	25.08841
с. Іваномисль	Околиці с. Іваномисль, 22.06.2025, В. Шевчик, https://www.inaturalist.org/observations/291999074	Інтернет-ресурси	51.58011	25.07826
с. Невір	Околиці с. Невір, 07.08.2021, А. Куземко, https://www.inaturalist.org/observations/90258259	Інтернет-ресурси	51.86810	24.99149
с. Оленине	Околиці с. Оленине, 21.06.2025, В. Шевчик, https://www.inaturalist.org/observations/291564117	Інтернет-ресурси	51.54839	25.27442
с. Полиці	Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, окол. с. Полиці, вологий випас, 03.07.1998. Leg.: В.Л. Шевчик, Д.М. Якушенко, Є.О. Воробйов. KW056080	Гербарні	51.57282	25.13479
с. Полиці	Околиці с. Полиці, урочище Купища (Shevchyk, 1986: 1275)	Літературні	51.581597	25.141948
с. Полиці	Пн околиці с. Полиці, Камінь-Каширський р-н Волині. 2016 р. Сотні розрізнено-поодиноких особин серед пасовищ на торф'янистих луках та серед заростей верби сірої (Shevchyk, 2019: 446)	Літературні	51.581597	25.141948
с. Полиці	Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, ур. Купище, в окол. Полиці, у вільшняку, кв. 22, вид. 12. Поліцівське л-во, 07.09.2001. Leg.: Т.Л. Андрієнко, KW138896, KW138897	Гербарні	51.58185	25.14539
с. Полиці	Волинська обл., К.-Каширський р-н, с. Полиці, ур. Купища, затінена помірно зволожена лука по периферії меліорованого болота, 03.09.2002. Leg.: В.В. Коніщук. KW006139	Гербарні	51.58185	25.14539
с. Полиці	Околиці с. Полиці, 22.06.2025, В. Шевчик, https://www.inaturalist.org/observations/291732071	Інтернет-ресурси	51.58185	25.14539

Таблиця 1. (продовження)

Table 1. (continuation)

Адміністративне розташування	Оригінальні дані про місцевиростання	Тип даних	Географічні координати	
			N	E
с. Пнівне	с. Пнівне, укіс придорожної канами (Yashchenko, 2000: 255) Любешівська міська громада	Літературні	51.68384	25.27591
с. Бірки	Околиці с. Бірки. Екологія: meadow. 07.07.2021, Н. Сичак (N. Sytschak), https://www.ukrbin.com/show_image.php?imageid=229091	Інтернет-ресурси	51.821033	25.177217
с. Бірки	Околиці с. Бірки, 06.06.2025, Ю. Курило, https://www.inaturalist.org/observations/287420640	Інтернет-ресурси	51.85375	25.18521
с. Бірки	Околиці с. Бірки, 12.06.2026, Ю. Курило, https://www.inaturalist.org/observations/370909452	Інтернет-ресурси	51.84044	25.20946
с. Бірки	Околиці с. Бірки, 20.06.2026, К. Кашпуренко, https://www.inaturalist.org/observations/373829467	Інтернет-ресурси	51.83604	25.21518
с. Ветли	Лісовий заказник місцевого значення "Білоозерський" [в межах національного природного парку (НПП) "Прип'ять-Стохід"] [Положення про лісовий заказник місцевого значення "Білоозерський" Камінь-Каширського району. Затверджено наказом управління екології та природних ресурсів Волинської обласної державної адміністрації 22.02.2022. №8.] https://voladm.gov.ua/article/polozhennya-pro-lisoviy-zakaznik-miscevogo-znachennya-biloozerskiy-kamin-kashirskogo-rayonu/	Інтернет-ресурси	51.90322	25.00169
с. Витуле	Берег озера Бурків (Andrienko, Pryadko, 2006: 666)	Літературні	51.76620	25.12418
с. Заріка	Околиці с. Заріка, 28.05.2025, Ю. Курило, https://www.inaturalist.org/observations/284885357	Інтернет-ресурси	51.75357	25.51172
с. Заріка	Околиці с. Заріка, 09.06.2025, А. Куземко, https://www.inaturalist.org/observations/288136707	Інтернет-ресурси	51.75540	25.51184
с. Лахвичі	Пасовище в долині Прип'яті, с. Лахвичі, Любешівський р-н, Волинська обл. (51.839236°N, 25.364366°E). ... Трав'яниста рослинність представлена злаками, жовтецями, конюшиною повзучою, щитолісником звичайним (<i>Hydrocotyle vulgaris</i>) (Strus et al., 2018: 62)	Літературні	51.839236	25.364366
с. Лахвичі	Околиці с. Лахвичі, 09.07.2025, І. Зубкович, https://www.inaturalist.org/observations/301021509	Інтернет-ресурси	51.83368	25.37704
с. Лахвичі	Околиці с. Лахвичі, 10.09.2025, Ю. Курило, https://www.inaturalist.org/observations/312855484	Інтернет-ресурси	51.84563	25.37720
м. Любешів	Волинська обл., Любешівський р-н, випашуваний берег р. Стохід біля м. Любешів, 51.745403°N, 25.506698°E, 27.07.2020 (Borsukevych, 2024: 8)	Літературні	51.745403	25.506698
с. Любешівська Воля	Волинська обл., Любешівський р-н. Біля с. Любешівська Воля. По краю заболочене зниження, 02.08.2007. Leg.: Т.Л. Андрієнко, KW083634	Гербарні	51.73314	25.46751
с. Любешівська Воля	Волинська обл., Любешівський р-н, с. Любешівська Воля, по краю заболочених знижень, великі популяції, 02.08.2007. Leg.: Т.Л. Андрієнко. KW083595	Гербарні	51.73314	25.46751

Таблиця 1. (продовження)

Table 1. (continuation)

Адміністративне розташування	Оригінальні дані про місцевиростання	Тип даних	Географічні координати	
			N	E
с. Люб'язь	Волинська обл., Любешівський р-н, оз. Люб'язь, біля гирла каналу Коростешенка, лука, 22.08.1998. Leg.: Н.І. Батова. KW073418	Гербарні	51.829065	25.482782
с. Люб'язь	Волинська обл., с. Люб'язь, лівий берег р. Прип'ять, заплавні луки, 19.07.2006. Leg.: Я.П. Дідух, Т.В. Фіцайло. KW068634	Гербарні	51.829065	25.482782
с. Люб'язь	Волинська обл., Любешівський р-н, с. Люб'язь, північно-західна околиця, болото на правому березі лівого рукава р. Прип'ять, екотон, 05.08.2011. Leg.: В.П. Гелюта. KW095155	Гербарні	51.829065	25.482782
с. Люб'язь	Берег озера Люб'язь (Andrienko, Pryadko, 2006: 666; 2012: 438)	Літературні	51.829065	25.482782
с. Люб'язь	Околиці с. Люб'язь, 30.05.2025, В. Домашич, https://www.inaturalist.org/observations/285502298	Інтернет-ресурси	51.829065	25.482782
с. Люб'язь	Околиці с. Люб'язь, 01.06.2025, valentyna_rubka, https://www.inaturalist.org/observations/285930607	Інтернет-ресурси	51.82187	25.47554
с. Люб'язь	Околиці с. Люб'язь, 04.06.2025, І. Колядич, https://www.inaturalist.org/observations/286804893	Інтернет-ресурси	51.829065	25.482782
с. Люб'язь	Околиці с. Люб'язь, 14.07.2026, Ю. Курило, https://www.inaturalist.org/observations/381370347	Інтернет-ресурси	51.83709	25.47523
с. Сваловичі	Околиці с. Сваловичі, НПП Прип'ять-Стохід, 29.05.2025, І. Колядич, https://www.inaturalist.org/observations/285066208	Інтернет-ресурси	51.88102	25.61282
с. Седлище	Околиці с. Седлище, гербарні збори В.Л. Шевчика (Zelenchuk, 1987: 121)	Літературні	51.68089	25.39381
с. Угриничі	Волинська обл., Любешівський р-н, заплава р. Стохід біля с. Угриничі, 51.68007°N, 25.39483°E, 11.08.2015 (Borsukevych et al., 2016: 63; Borsukevych, 2024: 8)	Літературні	51.680067	25.394833
с. Хоцунь	с. Хоцунь (Бучинська дача, заплава р. Прип'ять) (Yashchenko, 2000: 255)	Літературні	51.84432	25.51407
с. Цир	Околиці с. Цир, 23.06.2022, В. Губарик, https://www.ukrbn.com/show_image.php?imageid=251050 , https://www.inaturalist.org/observations/123553726	Інтернет-ресурси	51.82779	25.30334
с. Цир	Околиці с. Цир, 06.08.2023, В. Губарик (V. Hubaryk), https://www.ukrbn.com/show_image.php?imageid=303322	Інтернет-ресурси	51.835278	25.317944
–	Любешівський р-н, Волинська обл., НПП "Припять-Стохід", 06.2003. Leg.: Т.Л. Андрієнко. KW118173 Маневицька селищна громада	Гербарні	–	–
с. Троянівка	Гідрологічний заказник "Озеро Болотне" (Karpiuk, Fesiuk, 2021: 134) Прилісненська сільська громада	Літературні	51.30575	25.29915
с. Лишнівка	Черемський ПЗ, урочище "Кухів Груд" (Маневицький р-н) (Konishchuk, 2012: 386)	Літературні	51.50147	25.44350
с. Нові Червища	Південніше с. Нові Червища, на березі острова, розташованого на річці Стоході, у вільховому лісі (Heluta et al., 1999: 307)	Літературні	51.57568	25.36881

Таблиця 1. (продовження)

Table 1. (continuation)

Адміністративне розташування	Оригінальні дані про місцевиростання	Тип даних	Географічні координати	
			N	E
с. Нові Червища	Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, заплава р. Стохід біля с. Нові Червища, 51.57155°N, 25.36987°E, 13.08.2015 (Borsukevych et al., 2016: 63; Borsukevych, 2024: 8)	Літературні	51.57155	25.36987
с. Нові Червища	лісовий заказник місцевого значення "Рись" (Karpiuk, Fesiuk, 2021: 102) [Положення про лісовий заказник місцевого значення "Рись" Камінь-Каширського району. Затверджено наказом управління екології та природних ресурсів Волинської обласної державної адміністрації 22.02.2022. №8.] https://voladm.gov.ua/article/polozhennya-prolisoviy-zakaznik-miscevogo-znachennya-ris-kamin-kashirskogo-rayonu/	Інтернет-ресурси	51.59532	25.51510
Ковельський р-н				
Головненська селищна громада				
с. Згорани	Берег озера Велике Згоранське (Andrienko, Pryadko, 2006: 666)	Літературні	51.36831	23.98048
с. Згорани	Озеро Мале Згоранське, Волинська обл., серпень 1998. Leg.: [В.П.] Гелюта, KW167762	Гербарні	51.37962	23.96298
с. Згорани	Північно-східний берег озера Мале Згоранське, поблизу с. Згорани (Heluta et al. 1999: 307)	Літературні	51.37962	23.96298
с. Згорани	Волинська обл., Любомльський р-н, північно-західні околиці с. Згорани. Пд.-зх. берег оз. Мале Згоранське. Прибережна смуга, на мілководді та на піщаному березі озера. 27.08.2007. Leg.: І.М. Данилик ID-00009. LWKS031762 (https://www.ukrbin.com/show_image.php?imageid=316770)	Гербарні	51.37412	23.96070
с. Сильне	Поблизу озера Оріхове (Горіхове) (Andrienko, Pryadko, 2006: 666)	Літературні	51.37556	24.00131
с. Сильне	с. Сильне, на південному та південно-східному берегах озера Мошне (Любомльський р-н), ландшафтний заказник загальнодержавного значення "Мошне" (Danylyk, Danylyk, 2016: 69)	Літературні	51.40607	24.00005
Забродівська сільська громада				
с. Якушів	Волинська обл., Ратнівський р-н, заплава р. Вижівка біля с. Якушів, 51.68333°N, 24.59510°E, 08.07.2021 (Borsukevych, 2024: 8)	Літературні	51.68333	24.59510
Ратнівська селищна громада				
с. Гірники	Околиці с. Гірники, 03.09.2025, К. Філюта, https://www.inaturalist.org/observations/311306968	Інтернет-ресурси	51.73048	24.49621
Самарівська сільська громада				
с. Залисиця	оз. Оріховець, с. Залисиця, Волинська обл., серпень 1998. Leg.: В.П. Гелюта, Л.П. Вакаренко, Д.В. Дубина. KW167761	Гербарні	51.85028	24.72628
с. Залисиця	Східна частина озера Оріхове, від с. Залисиця до південних околиць с. Межисить (Heluta et al., 1999: 307)	Літературні	51.85028	24.72628
с. Залухів	Берег озера Святе (Andrienko, Pryadko, 2006: 666)	Літературні	51.85692	24.89732
с. Самари	Західний берег озера Луки в околицях с. Самари (Heluta et al. 1999: 307)	Літературні	51.85264	24.61521

Таблиця 1. (продовження)

Table 1. (continuation)

Адміністративне розташування	Оригінальні дані про місцевиростання	Тип даних	Географічні координати	
			N	E
с. Самари	Околиці с. Самари, 05.06.2022, О. Шинкарук (O. Shynkaruk), https://www.ukrbin.com/show_image.php?imageid=250838	Інтернет-ресурси	51.860519	24.628544
	Нез'ясовані			
–	Волинська обл., зволожені луки, болото, 15.08.1998, Leg.: Р.В. Поберій, Det.: І.А. Тимченко. KW069931	Гербарні	–	–
РІВНЕНСЬКА ОБЛАСТЬ				
Вараський р-н				
Зарічненська селищна громада				
с. Борове	Околиці с. Борове, [Нобельський НПП], 26.07.2024, І. Зубкович, https://www.inaturalist.org/observations/255530356	Інтернет-ресурси	51.60235	25.76243
с. Борове	Околиці с. Борове, [Нобельський НПП], 04.07.2025, І. Зубкович, https://www.inaturalist.org/observations/295607596	Інтернет-ресурси	51.60234	25.76284
Сарненський р-н				
Висоцька сільська громада				
с. Золоте	Рівненська обл., Дубровицький р-н, околиці с. Золоте, на березі ставка, 23.07.2020. Leg.: І. Ольшанський, KW148648.	Гербарні	51.68024	26.45592
с. Золоте	Околиці с. Золоте, 24.07.2020, І. Ольшанський, https://www.inaturalist.org/observations/54911547	Інтернет-ресурси	51.68020	26.45590
Клесівська селищна громада				
с. Клесів	Рівненська обл., Сарненський р-н, Рівненський природний заповідник. Масив Сомино, урочище "Кремінне Сехівське", кв. 35, болотний масив біля магістрального каналу на еумезотрофному болоті. 16.07.2004. Leg.: Т.Л. Андрієнко, О.І. Прядко. KW057188	Гербарні	51.398850	26.954783
с. Клесів	Болото Сомине, урочище "Кремінне-Сехівське" (Рівненський природний заповідник) (Andrienko, 2012: 323)	Літературні	51.398850	26.954783
с. Клесів	Карасинське л-во, кв. 69, вид. 1, 51.398850°N, 26.954783°E, висота 151 м н.р.м. Екотоп — мокра лука з доволі багатим флористичним складом. Популяція 150 м ² (Sosnovska, Borsukevych, 2015)	Літературні	51.398850	26.954783
с. Клесів	Рівненська обл., Сарнівський р-н, Рівненський заповідник, заболочені ділянки між каналами, 51.398850°, 26.954783°, 19.07.2013 (Borsukevych, 2024: 8)	Літературні	51.398850	26.954783
ТЕРНОПІЛЬСЬКА ОБЛАСТЬ				
Тернопільський р-н				
Золотниківська сільська громада				
с. Вишнівчик	Wisniowczyk, 1880. Leg.: S. Trusch. LW106718	Гербарні, літературні	49.23376	25.37433
ХМЕЛЬНИЦЬКА ОБЛАСТЬ				
–	НПП "Подільські товтри" (Novosad et al., 2007). [Вказівку вважаємо сумнівною]	Літературні	–	–

джерел (наприклад, з акваріумної або басейнової культури тощо).

Подяки

Автори висловлюють щирі подяки співробітникам гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України А.В. Шуміловій, к.б.н. Н.М. Шиян та І.І. Дяченко за допомогу при опрацюванні зразків гербарію KW, та львівським колегам за допомогу в отриманні електронних зображень гербарних зразків *Hydrocotyle vulgaris*: Т.С. Хміль, Львівський національний університет імені Івана Франка (LW); к.б.н. О.Т. Кузяріну, Державний природознавчий музей НАН України (LWS). Також автори вдячні всім користувачам інтернет-ресурсів громадської науки (citizen science), які поширюють дані з біорізноманіття на *iNaturalist* і *UkrBIN*, і зокрема

к.б.н. Н.М. Сичак за розміщення зображень *H. vulgaris* з LWKS. За цінні поради автори вдячні анонімним рецензентам.

Це дослідження виконане в межах науково-дослідної роботи 0121U113957 "Виявлення закономірностей просторового розподілу та тенденцій змін ареалів модельних видів і впорядкування таксономічної системи судинних рослин України з використанням інформаційних технологій".

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

М.М. Федорончук  <https://orcid.org/0000-0002-8653-0904>
І.Г. Ольшанський  <https://orcid.org/0000-0002-8615-7054>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Andrienko T.L. 2012. Nature reserve Rivnenskyi. In: *Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. Part 1. Biosphere reserves. Nature reserves*. Eds V.A. Onyshchenko, T.L. Andrienko. Kyiv: Phytosotsiotsentre, pp. 313–324. [Андрієнко Т.Л. 2012. ПЗ Рівненський. В кн.: *Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України*. Ч. 1. Біосферні заповідники. Природні заповідники. Ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр, с. 313–324.]
- Andrienko T.L., Pryadko O.I. 2006. Rare Central European species in flora of the Volyn part of Ukrainian Polissia. *Ukrainian Botanical Journal*, 63(5): 661–670. [Андрієнко Т.Л., Прядко О.І. 2006. Рідкісні центральноевропейські види у флорі волинської частини Західного Полісся. *Український ботанічний журнал*, 63(5): 661–670.]
- Andrienko T.L., Pryadko O.I. 2012. NNP Prypyat-Stokhid. In: *Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. Part 2. National nature parks*. Eds V.A. Onyshchenko, T.L. Andrienko. Kyiv: Phytosotsiotsentre, pp. 429–439. [Андрієнко Т.Л., Прядко О.І. 2012. НПП Прип'ять-Стохід. В кн.: *Фіторізноманіття заповідників і НПП України*. Ч. 2. Національні природні парки. Ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр, с. 429–439.]
- Andrienko T.L., Konishchuk V.V., Pryadko O.I. 2009. Rare species of vascular plants of the Volyn oblast. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 15(2): 20–26. [Андрієнко Т.Л., Конішчук В.В., Прядко О.І. 2009. Рідкісні види судинних рослин Волинської області. *Заповідна справа в Україні*, 15(2): 20–26.]
- Andrienko T.L., Pryadko O.I., Onyshchenko V.A. 2006. Rare species of the flora of Rivnensky Nature Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 63(2): 220–228. [Андрієнко Т.Л., Прядко О.І., Онищенко В.А. 2006. Раритетна компонента флори Рівненського природного заповідника. *Український ботанічний журнал*, 63(2): 220–228.]
- Andrienko T.L., Pryadko O.I., Arap R.Ya., Konishchuk V.V. 2009. *National Nature Park Prypyat-Stokhid. Plant kingdom*. Kyiv: Phytosotsiotsentre, 86 pp. [Андрієнко Т.Л., Прядко О.І., Арап Р.Я., Конішчук В.В. 2009. *Національний природний парк "Прип'ять-Стохід". Рослинний світ*. Київ: Фітосоціоцентр, 86 с.]
- Borsukevych L.M. 2018. Species of the Red Data Book of Ukraine in the flora of floodplain forests of the plain regions of Ukraine. In: *The Plant Kingdom in the Red Data Book of Ukraine: Implementing the Global Strategy for Plant Conservation. Proceedings of the 5th International Conference (25–28 June 2018, Kherson, Ukraine)*. Kherson: FOP Vyshemyrskyi V.S., pp. 28–31. [Борсукевич Л.М. 2018. Види Червоної книги України у флорі заплавлених лісів рівнинних областей України. В зб.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: Матеріали V Міжнародної конференції (25–28 червня 2018 р., Херсон, Україна)*. Херсон: ФОП Вишемирський В.С., с. 28–31.]
- Borsukevych L.M. 2024. Ecological and coenotic evaluation of communities with *Hydrocotyle vulgaris* L. in Ukraine. *Scientific Issue of Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Series: Biology*, 84(2): 6–13. [Борсукевич Л.М. 2024. Еколого-ценотичний аналіз угруповань з участю *Hydrocotyle vulgaris* L. в Україні. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*, 84(2): 6–13.] <https://doi.org/10.25128/2078-2357.24.2.1>

- Borsukevych L.M., Danylyuk K.M., Honcharenko V.I., Danylyk I.V. 2016. New finds of species from the Red Book of Ukraine in territory of western regions of Ukraine. In: *Rare plants and fungi of Ukraine and adjacent areas: implementing conservation strategies. Proceedings of the 4th International conference (16–20 May 2016, Kyiv, Ukraine)*. Kyiv: Palyvoda A.V., pp. 62–64. [Борсукевич Л.М., Данилюк К.М., Гончаренко В.І., Данилюк І.М. 2016. Нові знахідки видів Червоної книги України на території західних областей України. В зб.: *Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій. Матеріали IV Міжнародної конференції (16–20 травня 2016 р., Київ, Україна)*. Київ: Паливода А.В., с. 62–64.]
- Cannon J.F.M. 1968. *Hydrocotyle*. In: *Flora Europaea*. Vol. 2. Eds T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters, D.A. Webb. Cambridge: Cambridge University Press, p. 319.
- Carretero J.L. 1997. *Hydrocotyle verticillata* Thunb. (*Umbelliferae*) en la flora Ibérica. *Flora Montiberica*, 5(2): 63.
- Danylyk R.M., Danylyk I.M. 2016. The new find of *Hydrocotyle vulgaris* (*Araliaceae*) in Volhynian Polissia. In: *Rare Plants and Fungi of Ukraine and Adjacent Areas: Implementing Conservation Strategies. Proceedings of the 4th International Conference (16–20 May 2016, Kyiv, Ukraine)*. Kyiv: Palyvoda A.V., pp. 69–70. [Данилик Р.М., Данилик І.М. 2016. Нова знахідка *Hydrocotyle vulgaris* (*Araliaceae*) на Волинському Поліссі. В зб.: *Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій. Матеріали IV Міжнародної конференції (16–20 травня 2016 р., Київ, Україна)*. Київ: Паливода А.В., с. 69–70.]
- Danylyk I.M., Sosnovska S.V., Borsukevych L.M. 2014. Monitoring of the rare plant fund of the Rivnenskyi Nature Reserve and the problems of its preservation. In: *Nature of Polissia: Research and Conservation: Materials of international scientific-practical conference, dedicated to the 15th anniversary of the Nature reserve “Rivnenskyi” and the 10th anniversary of the Ramsar site “Perebrody Peatlands” (Sarny, 3–5 July 2014)*. Rivne, pp. 315–326. [Данилик І.М., Сосновська С.В., Борсукевич Л.М. 2014. Моніторинг раритетного фітофонду Рівненського природного заповідника та проблеми його збереження. В зб.: *Природа Полісся: дослідження та охорона. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 15-річчю Рівненського природного заповідника та 10-річчю Рамсарського угіддя «Торфово-болотний масив Переброди» (м. Сарни, 3-5 липня 2014 року)*. Рівне, с. 315–326.]
- Denisiuk Z. 1960. *Ląki turzycowe Wielkopolski*. Warszawa; Krakow: PWN, 140 s.
- Druva-Lūsīte I., Karlsons A., Andersone-Ozola U., Ieviņa B., Nečajeva J., Samsone I., Ievinsh G. 2020. Physiological performance of a coastal marsh plant *Hydrocotyle vulgaris* in natural conditions in relation to mineral nutrition and mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences: Natural, Exact, and Applied Sciences. Section B*, 74(4): 252–262. <https://doi.org/10.2478/prolas-2020-0040>
- Dubyna D.V., Chorna G.A., Heluta V.P. 2009. *Hydrocotyle vulgaris*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 273. [Дубина Д.В. Чорна Г.А., Гелюта В.П. 2009. *Hydrocotyle vulgaris*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 273.]
- Fatare I.Ya. 1974. Plant species of the Atlantic distribution. In: *Flora i rastitelnost Latviiskoi SSR. Primorskaya nizmennjst*. Riga: Zinatne, pp. 67–84. [Фатаре И.Я. 1974. Виды растений атлантического распространения. В кн.: *Флора и растительность Латвийской ССР. Приморская низменность*. Рига: Зинатне, с. 67–84.]
- Heluta V.P., Vakarenko L.P., Dubyna D.V. 1999. New localities of *Hydrocotyle vulgaris* L. (*Apiaceae* Lindl.) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(3): 304–309. [Гелюта В.П., Вакаренко Л.П., Дубина Д.В. 1999. Нові знахідки *Hydrocotyle vulgaris* L. (*Apiaceae* Lindl.) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 56(3): 304–309.]
- Hussner A., van de Weyer K. 2004. *Hydrocotyle ranunculoides* L. fil. (*Apiaceae*). Ein neuer aquatischer Neophyt im Rheinland. *Floristische Rundbriefe*, 38: 1–6.
- Karpiuk Z.K., Fesiuk V.O. 2021. *Environmental protection networks of Volyn region*. Lutsk: Teren, 212 pp. [Карпюк З.К., Фесюк В.О. 2021. *Природоохоронні мережі Волинської області*. Луцьк: Терен, 212 с.]
- Klovov M.V. (ed.) 1950. *Vyznachnyk roslyn URSR*. Kyiv; Kharkiv: Derzhavne vydavnytstvo silskohospodarskoyi literatury, 927 pp. [Клоков М.В. (ред.) 1950. *Визначник рослин УРСР*. Київ; Харків: Державне видавництво сільськогосподарської літератури, 927 с.]
- Konishchuk V.V. 2012. Nature reserve Cheremskyi. In: *Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. Part 2. National nature parks*. Eds V.A. Onyshchenko, T.L. Andrienko. Kyiv: Phytosotsiotsentre, pp. 379–389. [Коніщук В.В. 2012. ПЗ Черемський. В кн.: *Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч. 1. Біосферні заповідники. Природні заповідники*. Ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр, с. 379–389.]
- Kotov M.I. 1965. *Hydrocotyle*. In: *Vyznachnyk roslyn Ukrayiny*. Eds D.K. Zerov, O.D. Visiulina, M.I. Kotov, A.I. Barbarych. Kyiv: Urozhay, p. 491. [Котов М.І. 1965. *Hydrocotyle*. В кн.: *Визначник рослин України*. Ред. Д.К. Зеров, О.Д. Вісюліна, М.І. Котов, А.І. Барбарич. Київ: Урожай, с. 491.]
- Kotov M.I. 1987. *Hydrocotyle*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*. Eds Yu.N. Prokudin, D.N. Dobrochayeva, B.V. Zaverukha, V.I. Chopyk, V.V. Protoporova, L.I. Krytska. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 227–228. [Котов М.І. 1987. *Hydrocotyle*. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Ред. Ю.Н. Прокудин, Д.Н. Доброчаева, Б.В. Заверуха, В.И. Чопик, В.В. Протопопова, Л.И. Крицкая. Киев: Наукова думка, с. 227–228.]
- Kotsun L., Kuzmishyna I. 2016. *Synanthropic flora of Volyn oblast*. Lutsk: PP Ivaniuk V.P., 186 pp. [Жоцун Л., Кузьмیشина І. 2016. *Синантропна флора Волинської області*. Луцьк: ПП Іванюк В.П., 186 с.]

- Kuzyarin O.T. 2008. A new find of *Hydrocotyle vulgaris* L. (*Apiaceae* Lindl.) in Male Polissia. *Proceedings of the State Natural History Museum*, 24: 239–240. [Кузярін О.Т. 2008. Нова знахідка *Hydrocotyle vulgaris* L. (*Apiaceae* Lindl.) на Малому Поліссі. *Наукові записки Державного природознавчого музею*, 24: 239–240.]
- Lukash A.V., Andrienko T.L. 2011. *Rare and protected plants of Polesia (Belarus, Ukraine, Russia)*. Kyiv: Phytosotsiotsentre, 168 pp. [Лукаш А.В., Андриенко Т.Л. 2011. *Редкие и охраняемые растения Полесья (Беларусь, Украина, Россия)*. Киев: Фитосоциосентр, 168 с.]
- Lukash A.V., Andrienko T.L. 2014. *Botanically valuable protected areas of Polesia*. Chernigov: Desna Poligraf, 104 pp. [Лукаш А.В., Андриенко Т.Л. 2014. *Ботанические ценные охраняемые природные территории Полесья*. Чернигов: Десна Полиграф, 104 с.]
- Mashkovska S.P. (ed.) 2015. *Catalog of ornamental herbaceous plants of botanical gardens and arboreturns of Ukraine: Reference guide*. Kyiv, 282 pp. [Машковська С.П. (ред.) 2015. *Каталог декоративних трав'янистих рослин ботанічних садів і дендропарків України: Довідниковий посібник*. Київ, 282 с.] https://www.researchgate.net/publication/334051583_Katalog_dekorativnih_trav'yanistih_roslin_botanichnih_sadiv_i_dendroparkiv_Ukraini_Dovidnikovij_posibnik
- Meusel H., Jäger E., Weinert E. 1965. *Vergleichende Chorology der Zentraleuropaischen Flora*. Vol. 1. Jena: Fischer Verlag, 583 pp.
- Mowszowicz J. 1960. *Conspectus florae Lodzinensis*. Lodz: LTW, 369 pp.
- Novosad V.V., Kritskaja [Krytska] L.I., Lyubinskaya [Liubinska] L.G. 2007. The rare phytopool of vascular plants of the National Nature Park "Podilski Tovtry": Current status and conservation. *Proceedings of the National Museum of Natural History* [Kyiv], 4–5: 281–292. [Новосад В.В., Крицька Л.І., Любінська Л.Г. 2007. Раритетний фітофонд судинних рослин НПП "Подільські Товтри": сучасний стан вивчення та збереження. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 4–5: 281–292.]
- Paczoski J. 1897. Flora of Polesia and adjacent areas. Part I. *Travaux de la Société Impériale des Naturalistes de Saint-Petersbourg: Section de Botanique*, 27(2): 1–260. [Пачоский И. 1897. Флора Полесья и прилежащих местностей. Часть I. *Труды императорского Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Отделение ботаники*, 27(2): 1–260.]
- Schmalhausen I. 1886. *Flora of South-Western Russia, or Governorates of Kiev, Volhynia, Podolia, Poltava, Chernigov, and adjacent territories*. Kyiv: S.V. Kulzhenko, xlviii + 783 pp. [Шмальгаузен И. 1886. *Флора Юго-Западной России, т.е. губерний: Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской и смежных местностей*. Киев: С.В. Кульженко, xlviii + 783 с.]
- Shevchyk V.L. 1986. A new locality of *Hydrocotyle vulgaris* (*Apiaceae*) in the European part of the USSR. *Botanicheskii Zhurnal*, 71(9): 1274–1277. [Шевчик В.Л. 1986. Новое местонахождение *Hydrocotyle vulgaris* (*Apiaceae*) на территории европейской части СССР. *Ботанический журнал*, 71(9): 1274–1277.]
- Shevchyk V.L. 2019. Findings of plants listed in the Red Data Book of Ukraine and Resolution 6 of the Bern Convention in the communities of the Middle Dnipro and Western Polissya. In: *Findings of plants and fungi of the Red Data Book and the Bern Convention (Resolution 6)*. Vol. 1. Ed. A.A. Kuzemko. Kyiv; Chernivtsi: Druk Art, pp. 441–447. [Шевчик В.Л. 2019. Знахідки рослин, занесених до Червоної книги України та Резолюції 6 Бернської конвенції в угрупованнях Середнього Придніпров'я та Західного Полісся. В зб.: *Знахідки рослин і грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6)*. Т. 1. Ред. А.А. Куземко. Київ; Чернівці: Друк Арт, с. 441–447.]
- Shorthouse D.P. 2010. *SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps*. Available at: <https://www.simplmappr.net>. (Accessed: 20 January 2026).
- Skybitska M.I., Prokopiv A.I., Borsukevych L.M., Mohylyak M.G., Tymchyshyn G.V., Shcherba O.B., Shcherbyna M.O., Lyshak M.I. 2010. Conservation of plants of the *Red Data Book of Ukraine* in the collection funds of the Botanical Garden of Ivan Franko National University of Lviv. In: *The Plant Kingdom in the Red Data Book of Ukraine: Implementing the Global Strategy for Plant Conservation. Proceedings of International Conference (11-15 October 2010, Kyiv)*. Kyiv: Alterpress, pp. 301–304. [Скибіцька М.І., Прокопів А.І., Борсукевич Л.М., Могиляк М.Г., Тимчишин Г.В., Щерба О.Б., Щербина М.О., Лишак М.І. 2010. Збереження рослин Червоної книги України у колекційних фондах Ботанічного саду Львівського національного університету імені Івана Франка. В зб.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин. Матеріали міжнародної конференції (11–15 жовтня 2010 р., м. Київ)*. Київ: Альтерпрес, с. 301–304.]
- Sosnovska S.V., Borsukevych L.M. 2015. Populations state of rare and endangered plant species in Rivnenskyi Nature Reserve (Somyne array). In: *Scientific Principles of Biodiversity Conservation: Proceedings of 1st (XIIth) International Scientific Conference of Young Scientists (Lviv, 21–22 May 2015)*. Lviv, pp. 138–143. [Сосновська С.В., Борсукевич Л.М. 2015. Стан популяцій рідкісних і зникаючих видів рослин на території Рівненського природного заповідника (масив Сомине). В зб.: *Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Матеріали I (XII) Міжнародної наукової конференції молодих учених (Львів, 21–22 травня 2015 року)*. Львів, с. 138–143.]
- Stoiko S.M., Yashchenko P.T., Kagalo A.A., Milkina L.I., Tasenkevich L.O., Zagulskyi M.M. 2004. *Protected vascular plants of Western regions of Ukraine. Assesment and conservation*. Lviv: Liga-Pres, 232 pp. [Стойко С.М., Ященко П.Т., Кагало О.О., Мілкіна Л.І., Тасенкевич Л.О., Загальський М.М. 2004. *Раритетний фітогенофонд західних регіонів України. Созологічна оцінка й наукові засади охорони*. Львів: Ліга-Прес, 232 с.]

- Strus Yu.M., Shydlovskyy I.V., Gorban I.M. 2018. Grassland waders in the upper Prypiat' basin: spatial distribution and number dynamics. *The Transactions of the Azov-Black Sea Ornithological Station "Branta"*, 21: 53–72. [Струс Ю.М., Шидловський І.В., Горбань І.М. 2018. Лучні кулики в басейні верхньої Прип'яті: просторове розміщення і динаміка чисельності. *Бранта: Збірник наукових праць Азово-Чорноморської орнітологічної станції*, 21: 53–72.]
- Thiers B. 2026. *Index Herbariorum. A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 20 January 2026)
- Trusz S. 1888. Przyczynek do flory Galicyi. *Sprawozdanie Dyrekcyi c.k. Gimnazjum w Złoczowie za rok szkolny*: 1–36.
- Verloove F., Heyneman G. 2021. A note on some alien species of *Hydrocotyle* (Araliaceae) in Belgium. *Dumortiera*, 117: 26–29. <https://doi.org/10.5281/zenodo.4541038>
- Yashchenko P.T. 1997. On the eastern limit of the distribution of *Hydrocotyle vulgaris* L. in Western Polissya. In: *Problems of botany and mycology on the eve of the 21st millennium. Materials of the 10th Congress of the UBS (Poltava, 22–23 may 1997)*. Kyiv, p. 54. [Ященко П.Т. 1997. Про східну межу поширення щитолисника звичайного (*Hydrocotyle vulgaris* L.) на Західному Поліссі України. В зб.: *Проблеми ботаніки і мікології на порозі XXI тисячоліття. Матеріали X з'їзду УБТ (Полтава, 22–23 травня 1997 р.)*. Київ, с. 54.]
- Yashchenko P.T. 2000. New localities of rare plant species in Western Polissia. *Scientific Bulletin of the Ukrainian State Forestry University*, 10(3): 252–256. [Ященко П.Т. 2000. Нові локалітети рідкісних видів флори на Західному Поліссі. *Науковий Вісник Українського державного лісотехнічного університету*, 10(3): 252–256.]
- Zelenchuk A.T. 1987. *Hydrocotyle vulgaris* L. (Umbelliferae) in Ukraine. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskii* [Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Department], 92(6): 120–122. [Зеленчук А.Т. 1987. *Hydrocotyle vulgaris* L. (Umbelliferae) на Україні. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 92(6): 120–122.]

***Hydrocotyle vulgaris* (Araliaceae) in Ukraine: distribution, ecology, and conservation**

M.M. FEDORONCHUK, I.G. OLSHANSKYI

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

Abstract. Based on original field expedition research in Polissya, literature sources, and available herbarium specimens and records, the distribution patterns of *Hydrocotyle vulgaris* (Araliaceae), a species listed in the *Red Data Book of Ukraine*, was analyzed. In Ukraine, this species was first discovered in the Ternopil region in the second half of the 19th century. In the 20th and 21st centuries, it was recorded in the Lviv, Volyn, and Rivne regions. Notably, in recent decades, the known range of *H. vulgaris* within Ukraine has expanded significantly. In particular, it looks as it is intensively advancing eastward into Volyn Polissya. It has established that *H. vulgaris* occurs within six vegetation classes in Ukraine (*Litorelletea uniflorae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946, *Isoëto-Nano-Juncetea* Br.-Bl. et Tüxen ex Br.-Bl. et al. 1952, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* R.Tx. 1937, *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937, *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff et al. 1946, *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939). *Hydrocotyle vulgaris* is currently protected in the Cheremskyi (Volyn Region) and Rivnenskyi (Rivne Region) nature reserves, in the "Prypiat-Stokhid" (Volyn Region) and Nobelskyi (Rivne Region) national nature parks, as well as in several nature reserves.

Keywords: common pennywort, flora of Ukraine, *Hydrocotyle*, marsh pennywort, *Red Data Book of Ukraine*, species distribution



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.296>

RESEARCH ARTICLE

Dichanthelium lindheimeri (Poaceae) — новий адвентивний вид у флорі України

Любов М. БОРСУКЕВИЧ ^{1,2*} , Надія М. СИЧАК ² , Олександр О. КАГАЛО ² 

¹ Ботанічний сад Львівського національного університету імені Івана Франка,
вул. Черемшини 44, Львів 79017, Україна

² Інститут екології Карпат НАН України,
вул. Козельницька 4, Львів 79026, Україна

* Автор для листування: lborsukiewicz@gmail.com

Реферат. Уперше підтверджено наявність на території України північноамериканського виду *Dichanthelium lindheimeri*. Під час польових досліджень у Закарпатській області (Хустський р-н, околиці селища Довге) у серпні 2023 р. були виявлені дві популяції рослин роду *Dichanthelium* із секції *Lanuginosa*, які розташовані поблизу одна одної, однак займають екологічно відмінні мікросередовища існування. Рослини однієї з популяцій однозначно ідентифіковані як *D. lindheimeri*. У статті вперше морфологічно обґрунтовано присутність виду в Україні відповідно до його сучасної таксономічної концепції. Критичний аналіз попередніх відомостей про *Dichanthelium acuminatum* (*Panicum acuminatum*) в Україні виявив значну таксономічну плутанину, пов'язану з історичним використанням різних назв. Повторне дослідження гербарних зразків, зібраних Фодором (UU), підтвердило лише їхню належність до *Dichanthelium* секції *Lanuginosa*, проте їхня точна таксономічна ідентифікація залишається невизначеною та потребує подальших досліджень. Популяція *D. lindheimeri* була виявлена на антропогенно порушеній лісовій галявині з розрідженим рослинним покривом; для неї властиве активне насіннєве відтворення, що свідчить про успішну натуралізацію виду. Отримані результати уточнюють уявлення про різноманіття роду *Dichanthelium* у Східній Європі, підкреслюють необхідність перегляду історичних гербарних матеріалів і припускають можливу присутність у регіоні додаткових недооцінених таксонів цього роду.

Ключові слова: *Dichanthelium*, адвентивний вид, ареал, еколого-ценотичні особливості, Закарпатська область, Україна

Dichanthelium (Hitchc. & Chase) Gould — досить великий, морфологічно мінливий рід, який, за даними різних авторів, нараховує від 72 до 136 видів (Hitchcock, Chase, 1910; Gould, Clark, 1978; Freckmann, Lelong, 2003; POWO, 2026–onward), із яких принаймні 34 види трапляються у

Північній Америці (Freckmann, Lelong, 2003). До 1910 р. його розглядали у складі роду *Panicum* L. sensu lato, оскільки обидва таксони подібні за загальними морфологічними ознаками. У 1910 р. А.С. Хітчкок і М.А. Чейз (Hitchcock, Chase, 1910) виділили цю групу видів в окремий

ARTICLE HISTORY. Submitted 10 October 2025. Revised 12 August 2026. Published 31 August 2026

CITATION. Borsukevych L.M., Sytschak N.N., Kagalo A.A. 2026. *Dichanthelium lindheimeri* (Poaceae), a new alien species in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 83(4): 296–303. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.296>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2026

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2026

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

підрид (*Panicum* subgen. *Dichanthelium* Hitchc. & Chase) у межах роду *Panicum*, а в 1974 р. ця група отримала ранг окремого роду *Dichanthelium* (Hitchc. & Chase) Gould (Gould, 1974). Нещодавні молекулярні дослідження підтвердили морфологічні аргументи на користь визнання *Dichanthelium* як окремого роду (Aliscioni, 2003; Studer et al., 2016). Центром різноманітності *Dichanthelium* є південний схід США (Crins, 1991). Усі представники роду є багаторічними рослинами (Smith, Brown, 1973; Brown, Smith, 1975), із двома чітко вираженими періодами цвітіння та росту стебел: весняним (навесні) та осіннім (влітку/восени). Майже всі досліджені види *Dichanthelium* є диплоїдними ($2n = 18$; Gould, Clark, 1978), за винятком трьох таксонів, які є тетраплоїдами ($2n = 36$; Gould, Clark, 1978).

Перші повідомлення про наявність видів роду *Dichanthelium*, зокрема *D. acuminatum* aggr., на території Європи з'явилися наприкінці 1960-х рр. і стосувалися південно-західної Франції, де рослини траплялися локалізовано на кількох ділянках (Besançon et al., 1970; Besançon, 1971). У цей же період наведені перші відомості про осередки виду на території України (Fodor, 1974) та Грузії (Tzvelev, 1976). Згодом, у 1980-х та 1990-х рр. він був виявлений у Німеччині, північній Італії та Польщі (Zerbe et al., 2003; Lonati et al., 2009; Urbisz, 2011), а в 2008 р. — в Австрії (Aschauer, Grabher, 2017).

Основною гіпотезою щодо проникнення виду на територію Європи є його занесення разом з імпортованими зерновими, оскільки він належить до групи бур'янів, що засмічують зерно ячменю, вівса та пшениці (Urbisz, 2011). Такі занесення найчастіше можна знайти в портах, на залізничних вузлах та інших пунктах перевантажування, куди надходить зерно із-за кордону.

У серпні 2023 р., під час польових досліджень в околицях селища Довге Хустського р-ну Закарпатської обл., було виявлено два локалітети виду, який попередньо був визначений як *Dichanthelium acuminatum* (Sw.) Gould & C.A. Clark. У результаті аналізу літературних та гербарних даних з'ясовано, що цей вид уже наводили для флори України у складі роду *Panicum* як *P. acuminatum* Sw. Уперше він згаданий у "Флорі Закарпаття" (Fodor, 1974) та у флористичному зведенні з флори Східної Європи (Tzvelev, 1974) під назвою *Panicum huachucae* Ashe. М. Цвельов у монографії "Злаки СССР" (Tzvelev, 1976)

вказує *P. lindheimeri* Nash для Кавказу і *P. huachucae* для Карпат, посилаючись на "Флору Закарпаття". До *P. huachucae* він робить примітку, що той належить до групи споріднених видів, які утворюють агрегат *P. aggr. lanuginosum* Elliott. Ю. Прокудін, у монографії "Злаки України" (Prokudin et al., 1977), також наводить *P. huachucae* для Закарпаття, але зазначає, що спершу цей вид був неправильно визначений і включений під назвою *P. implicatum* Scribn. до "Визначника рослин Українських Карпат" (Choryk, 1977) і що правильне визначення цього виду належить С. Фодору. У "Флорі Українських Карпат" (Choryk, Fedoronchuk, 2015) цю помилку не виправили, залишивши *P. implicatum*, а в примітці вказали, що для Закарпаття наводиться ще й *P. acuminatum* (*P. huachucae*). У визначнику рослин України (Prokudin, 1987) цей вид згадується під назвою *P. huachucae* Ashe. У чеклісті флори України (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) він наведений як *P. acuminatum*, а *P. huachucae* зведений у синоніми до цього виду. Станом на тепер, усі основні таксономічні бази трактують *P. huachucae* як синонім *Dichanthelium lanuginosum* (Elliott) Gould, а *Dichanthelium acuminatum* (*P. acuminatum*) здебільшого визнають самостійним видом. Лише в базі даних Euro+Med PlantBase (Euro+Med, 2025–onward) *Panicum huachucae* та *Dichanthelium lanuginosum* (*P. lanuginosum* Elliott) зведені у синоніми до *Dichanthelium acuminatum*.

Найбільша таксономічна плутанина в секції *Lanuginosa*, до якої належать згадані види, пов'язана з близькою морфологічною подібністю *Dichanthelium lanuginosum* і *D. acuminatum*. Значною мірою ця плутанина зумовлена історично неправильним уявленням про поширення *D. acuminatum*, який тривалий час вважали видом, обмеженим Карибським регіоном, і не розглядали як компонент флори Північної Америки до роботи Ф. Гудла та К. Кларка (Gould, Clark, 1978). Унаслідок цього рослини *D. acuminatum* у Північній Америці не розпізнавали як окремий вид і помилково зараховували до *Panicum lanuginosum* (Small, 1903, 1933; Hitchcock, Chase, 1910). Водночас назву *P. lanuginosum* широко застосовували до матеріалу з внутрішніх районів Північної Америки, який, насправді, включав як *D. lanuginosum*, так і *D. acuminatum* у сучасному розумінні.

У 1910 р. А.С. Хітчкок і М.А. Чейз (Hitchcock, Chase, 1910) застосовували назву *P. lanuginosum*

до рослин південної прибережної рівнини Північної Америки, тоді як внутрішньоконтинентальні популяції зарахували до *P. huachucae* (див. також Hitchcock, Chase, 1951). Автори регіональних флористичних зведень М. Фернальд (Fernald, 1922), Л. Шіннерс (Shinners, 1944), Р. Поль (Pohl, 1947), Е. Восс (Voss, 1972), Ф. Свінк та Г. Вільгельм (Swink, Wilhelm, 1994), не виявивши істотних відмінностей між зразками *P. huachucae* та раніше опублікованими назвами, такими як *P. lindheimeri* та *P. implicatum* (*Dichanthelium lindheimeri* (Nash) Gould та *D. implicatum* (Scribn.) Kerguelen у сучасному трактуванні), продовжували застосовували ці попередні назви для рослин у відповідних регіонах.

Пізніше, М. Фернальд (Fernald 1934, 1950) намагався усунути цю невідповідність, об'єднавши згадані таксони під назвою *Panicum lanuginosum*, і знизивши ранг *P. lindheimeri*, *P. implicatum* та інших видів до різновидів *P. lanuginosum*. При цьому типовий різновид він обмежив південною прибережною рівниною, що, імовірно, відповідало тому таксону, який ми тепер називаємо *D. acuminatum*. У його системі *P. lanuginosum* var. *fasciculatum* (синонімом якого розглядався *P. huachucae*) став найбільш поширеним таксоном секції у внутрішньоконтинентальних регіонах Північної Америки.

Лише в 1978 р. Ф. Гуд і К. Кларк (Gould, Clark, 1978) уперше включили *D. acuminatum* до флори Північної Америки. Однак, замість того, щоб зберегти *D. lanuginosum* як окремий вид, вони помістили його та всі вищезгадані таксони, а також кілька інших, у синоніми до *D. acuminatum*. Подібного підходу дотримувалися також Р. Фрекманн і М. Лелонг (Freckmann, Lelong, 2002, 2003).

У 2015 р. вийшла друком праця Дж. Томаса (Thomas, 2015) в якій він, з огляду на морфологічні ознаки, відновлює *Dichanthelium lanuginosum* у статусі окремого виду, відокремленого від *D. acuminatum*, та зараховує *Panicum huachucae* до синонімів *D. lanuginosum*. Ці таксономічні уточнення істотно вплинули на сучасне розуміння меж зазначених видів у межах секції *Lanuginosa*.

У контексті цих переглянутих таксономічних концепцій нами також було проаналізовано гербарні зразки, зібрані С. Фодором, які зберігаються в гербарії Ужгородського національного університету (UU) (етикетки наведені мовою

оригіналу; акроніми наведено за *Index Herbariorum*: Thiers, 2026–onward):

1. *Panicum dichotomum* L. Закарпатская область, [с.] Загатья, заливной луг, 15.07.1964 leg. et det. С.С. Фодор; 05.12.2013 rev. L. Gubar: *Panicum huachucae* Ashe (UU).

2. *Panicum huachucae* Ashe spp. *carpathicum* Fodor. Басейн р. Иршавки, с. Загатья, сырые луга, 25.07.1964 leg. et det. С.С. Фодор (UU).

3. *Panicum huachucae* Ashe. Басейн Иршавки, влаж. луга, 12.07.1968 leg. et det. С.С. Фодор (UU); rev. ? : *Panicum implicatum*.

4. *Panicum huachucae* Asche. var. *transcarpathica* Fodor. С. Загатья, [на] влажных лугах, 12.06.1981 leg. et det. С.С. Фодор (UU).

Перший зразок, зібраний С. Фодором, був визначений ним як *Panicum dichotomum* L. Лише в 2013 р. Л. Губар перевизначила його як *Panicum huachucae*. На третьому зразку стоїть визначення *P. implicatum*, проте не вказано, хто його здійснив. Зауваження Ю. Прокудіна про те, що спочатку цей вид був неправильно визначений і включений під назвою *Panicum implicatum* до "Визначника рослин Українських Карпат" (Чорук, 1977), а правильне визначення належить С. Фодору, імовірно, стосується саме цього зразка, хоча перший зразок був зібраний на 10 днів раніше та тривалий час залишався непереизначеним. Перегляд усіх зразків, надав можливість встановити, що всі вони належать до одного виду, проте більшість з них засушена не дуже якісно й не видно діагностичних ознак, а також часто відсутні плоди, які також необхідні для визначення. Отже, зважаючи на вище викладений матеріал, зробити однозначні висновки щодо його таксономічної ідентифікації неможливо, потрібні додаткові дослідження, але вони, безумовно, належать до *Dichanthelium* sect. *Lanuginosa* (Hitchc.) Freckmann & Lelong.

Схожий за габітусом вид був знайдений Р. Кішем у 2021 р. також на території Закарпатської області, однак його зібрано в досить пізній фазі вегетації.

Щодо зразків, які були зібрані одним із авторів у серпні 2023 р. в околицях селища Довге Хустського р-ну Закарпатської обл. (Довжанська селищна територіальна громада) із двох різних популяцій, що розташовані поблизу одна одної, то за результатами детального дослідження, виявилось, що це два різні види, хоча обидва належать до секції *Lanuginosa*. Один, як



Рис. 1. Гербарний зразок *Dichanthelium lindheimeri*, що зберігається в Гербарії Інституту екології Карпат НАН України (LWKS0033547)

Fig. 1. Herbarium specimen of *Dichanthelium lindheimeri* deposited in the Herbarium of the Institute of Ecology of the Carpathians of the NAS of Ukraine (LWKS0033547)



Рис. 2. Екотоп, в якому виявлено *Dichanthelium lindheimeri* (околиці селища Довге Хустського р-ну Закарпатської обл.)

Fig. 2. The ecotope in which *Dichanthelium lindheimeri* was found (vicinity of Dovhe village, Khust District, Zakarpattia / Transcarpathian Region)

ми зазначали раніше, попередньо був визначений як *Dichanthelium acuminatum*, але оскільки рослини були зібрані пізно й на них майже нема плодів, тому матеріал потребує ще додаткових досліджень, а інший вид — це *Dichanthelium lindheimeri*, який дуже добре відрізняється від усіх видів, згаданих вище, відсутністю опушення на листкових пластинках і піхвах. Цікавим є те, що обидва локалітети розташовані досить близько, у межах одного лісового масиву на території національного природного парку (НПП) "Зачарований край", однак екологічно вони досить відмінні.

Наводимо синоніміку виду, його коротку морфологічну характеристику та інформацію щодо загального поширення. Морфологічна характеристика складена, переважно, на основі оригінальних даних, а також інформації, запозиченої з праці Дж. Томаса (Thomas, 2015).

Dichanthelium lindheimeri (Nash) Gould, Brittonia 26: 60. 1974. — *Panicum lindheimeri* Nash, Bull. Torrey Bot. Club 24: 196. 1897. — *Dichanthelium acuminatum* (Sw.) Gould & C.A. Clark var. *lindheimeri* (Nash) Gould & Clark, Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 1127. 1978. — *Panicum lanuginosum* Elliott var. *lindheimeri* (Nash) Fernald, Rhodora 36: 77. 1934. — *Dichanthelium lanuginosum* (Elliott) Gould var. *lindheimeri* (Nash) Harvill, Castanea 42: 177. 1977. — *Panicum acuminatum* Sw. var. *lindheimeri* (Nash) Beetle, Phytologia 48: 193. 1981. — *Dichanthelium acuminatum* (Sw.) Gould & C.A. Clark subsp. *lindheimeri* (Nash) Freckmann & Lelong, Sida 20: 168. 2002. — **Дихантелій Ліндгаймера.**

Багаторічна трав'яна рослина. Стебла прямостоячі або колінчасто-висхідні, часто лежачі, 15–70 см завв.; міжвузля голі або зрідка опушені. Піхви голі або найнижчі слабо опушені, з війчастими краями; язичок у вигляді довгих волосків, 2,0–3,2 мм завд.; псевдозячик відсутній. Прикореневі листки зібрані в розетку, яка зимує; стеблові листки (весняні) лінійно-ланцетні, 3–7 см завд., 2,5–4,5 мм завш., краї війчасті біля основи або без війок, зверху листкова пластинка гола або майже гола, знизу гола. Волоті 3,0–4,5 см завд., шириною вдвічі меншою або рівною довжині, голі або зрідка опушені; колоски 1,3–1,7 мм завд., близько 0,7–1,0 мм завш., еліптичні, опушені; нижня колоскова луска 0,3–0,6 мм завд., зазвичай дорівнює або менша 1/3 довжини колоска, загострена або широко загострена. Цвіте двічі — навесні та влітку.

Досліджений зразок: Закарпатська обл., Хустський р-н, північно-західні околиці с. Довге, галявина в буковому лісі, 48°22'24.32" N, 23°15'57.70" E, 234 м н.р.м. 17.08.2023 leg. Л.М. Борсукевич, 08.11.2023 det. Н. Сичак (LWKS-033547) (рис. 1).

Природний ареал виду охоплює переважно південно-східні регіони Північної Америки. На півночі він сягає Канади, на південь простягається до Мексики. В Європі відомий із Німеччини, де вперше був виявлений у 1989 р. (Zerbe et al., 2003), у Франції — у 2006 р. (Verloove, Lambinon, 2008), а також відомий із Грузії, де був знайдений у Батумському ботанічному саду в 1969 р. (Tzvelev, 1976).

У південній частині природного ареалу та в районі Великих озер *D. lindheimeri* переважно росте на піщаних, тимчасово вологих ґрунтах. У центральних і північних районах ареалу він

частіше трапляється на заплавах, узбережжях річок та озер (Tomas, 2015). В Україні вид був виявлений на відкритій галявині, що утворилася на місці рекреаційного використання у буковому лісі. Характерним для цього локалітету є значний відсоток кущів ліщини звичайної (*Corylus avellana* L.) та каштану їстівного (*Castanea sativa* Mill.), останній у минулому висаджували лісівники з метою отримання їстівних плодів. *Dichanthelium lindheimeri* виявили на оголеному ґрунті, де майже повністю були відсутні інші види рослин. Поодинокі траплялися лише *Pteridium pinetorum* C.N. Page & R.R. Mill, *Solidago virgaurea* L. та *Chamaecytisus* sp. Було відзначено активне насіннєве поновлення *D. lindheimeri* на цій ділянці (рис. 2).

Отже, вперше наведено морфологічно обґрунтоване підтвердження наявності *Dichanthelium lindheimeri* в Україні. Вид виявлено в Закарпатській області (Хустський р-н, околиці селища Довге). Встановлено, що досліджена популяція *D. lindheimeri* росте на антропогенно порушеній лісовій галявині з розрідженим рослинним покривом і відзначається активним насіннєвим поновленням, що свідчить про успішну натуралізацію виду. Вид є новим чужорідним елементом флори України, та, подібно до ситуації в інших європейських країнах, імовірно перебуває на початкових етапах формування вторинного ареалу.

У результаті критичного аналізу встановлено, що попередні відомості про *Dichanthelium acuminatum* в Україні значною мірою ґрунтувалися на хибному застосуванні назв (*Panicum*

huachucae, *P. implicatum*, *P. acuminatum*), що спричинило таксономічну невизначеність. Повторне вивчення гербарних зразків (С. Фодор, УУ) підтвердило їхню належність до секції *Lanuginosa*, однак їх точна видова ідентифікація ще потребує подальших досліджень із залученням сучасних таксономічних підходів.

Подяки

Автори вдячні Роману Кішу та куратору гербарію Ужгородського національного університету (УУ) Василю Сабадошу, а також куратору гербарію Університету Масарика в м. Брно (Чеська Республіка) (BRNU) Їржі Данігелці (Jiří Danihelka) за надані гербарні матеріали.

Знахідка виду відбулася під час проведення картування біотопів (оселищ) на території НПП "Зачарований край" у межах виконання проєктів: "Підтримка природно-заповідних територій ("SNPA Project")" та "Збереження високоцінних пралісів і старовікових лісів в окремих національних парках Українських Карпат" ("IKI Project").

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Л.М. Борсукевич  <https://orcid.org/0000-0001-7316-0310>
 Н.М. Сичак  <https://orcid.org/0000-0002-1575-9023>
 О.О. Кагало  <https://orcid.org/0000-0002-6694-5766>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Aliscioni S.S., Giussani L.M., Zuloaga F.O., Kellogg E.A. 2003. A molecular phylogeny of *Panicum* (Poaceae: Paniceae): Tests of monophyly and phylogenetic placement within the Panicoideae. *American Journal of Botany*, 90: 796–821. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.5.796>
- Aschauer M., Grabher M. 2017. Ein "neuer Neophyt" in Vorarlberg (Österreich): *Dichanthelium acuminatum* (Sw.) Gould & C.A. Clark (Poaceae) im Rheindelta. *Inatura — Forschung online*, 37: 1–5. Available at: https://www.inatura.at/forschung-online/ForschOn_2017_037_0001-0005.pdf
- Brown W.V., Smith B.N. 1975. The genus *Dichanthelium* (Gramineae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 102(1): 10–13. <https://doi.org/10.2307/2484590>
- Besançon H. 1971. Un *Panicum* de l'est américain dans la lande girondine. *Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux*, 1: 165–168.
- Besançon H., Comps B., Virot R. 1970. Un panicum de l'est de l'Amérique du Nord adventice dans les landes girondines. *Bulletin des Naturalistes Parisiens*, N.S., 26: 61–64.
- Chopyk V.I. 1977. *Vyznachnyk roslyn Ukrainskykh Karpat*. Kyiv: Naukova Dumka, 434 pp. [Чопик В.І. 1977. *Визначник рослин Українських Карпат*. Київ: Наукова думка, 434 с.]
- Chopyk V.I., Fedoronchuk M.M. 2015. *Flora Ukrainskykh Karpat*. Ternopil: TzOV "Terno-hraf", 712 pp. [Чопик В.І., Федорончук М.М. 2015. *Флора Українських Карпат*. Тернопіль: ТзОВ "Терно-граф", 712 с.]

- Crins W.J. 1991. The genera of *Paniceae* (Graminae: *Panicoideae*) in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum. Supplementary Series*, 1: 171–312. Available at: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/45741580#page/177/mode/lup>
- EURO+MED. 2025–onward. *Euro+Med PlantBase — the information resource for EuroMediterranean plant diversity*. Available at: https://www.europlusmed.org/cdm_dataportal/taxon/113d50a6-08da-4e2b-987c-0643b17d9d80 (Accessed 13 August 2025)
- Fernald M.L. 1922. The Gray Herbarium expedition to Nova Scotia. *Rhodora*, 23: 223–229. Available at: <https://www.jstor.org/stable/pdf/41763997.pdf>
- Fernald M.L. 1934. Realignment in the genus *Panicum*. *Rhodora*, 36: 61–87.
- Fernald M.L. 1950. *Gray's Manual of Botany*. 8th ed. New York: American Book Co.
- Fodor S.S. 1974. *Flora Zakarpattya*. Lviv: Vyshcha shkola, 208 pp. [Фодор С.С. 1974. *Флора Закарпаття*. Львів: Вища школа, 208 с.]
- Freckmann R.W., Lelong M.G. 2002. Nomenclatural changes and innovations in *Panicum* and *Dichanthelium* (Poaceae: *Paniceae*). *Sida*, 20: 161–174. <https://www.jstor.org/stable/41968005>
- Freckmann R.W., Lelong M.G. 2003. *Dichanthelium*. In: *Flora of North America North of Mexico*. Vol. 25, Part 2. Eds Flora of North America Editorial Committee. New York & Oxford: Oxford University Press, pp. 406–450. Available at: https://floranorthamerica.org/Dichanthelium?utm_source
- Gould F.W. 1974. Nomenclatural changes in the *Poaceae*. *Brittonia*, 26: 59–60. <https://doi.org/10.2307/2805920>
- Gould F., Clark C. 1978. *Dichanthelium* (Poaceae) in the United States and Canada. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 65: 1088–1132. <https://doi.org/10.2307/2398783>
- Hitchcock A.S., Chase M.A. 1910. North American species of *Panicum*. *Contributions from the United States National Herbarium*, 15: xiv + 396 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.53687>
- Hitchcock A.S., Chase M.A. 1951 (“1950”). *Manual of the grasses of the United States*. Ed. 2. Washington, D.C.: United States Government Printing Office, 1051 pp. [US Department of Agriculture, Miscellaneous Publication No. 200]. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.65332>
- Lonati M., Gorlier A., Ascoli D., Marzano R., Lombardi G. 2009. Response of the alien species *Panicum acuminatum* to disturbance in an Italian lowland heathland. *Botanica Helvetica*, 119: 105–111. Available at: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00035-009-0063-3>
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv, xxiii + 345 pp.
- Pohl R.W. 1947. A taxonomic study on the grasses of Pennsylvania. *The American Midland Naturalist*, 38: 513–600.
- POWO. 2026–onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <https://powo.science.kew.org/> (Accessed 08 August 2026).
- Prokudin Yu.N., Vovk A.H., Petrova O.A., Ermolenko E.D., Vernichenko Yu.V., Shelyag-Sosonko Yu.R. 1977. *Zlaki Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, 520 pp. [Прокудин Ю.Н., Вовк А.Г., Петрова О.А., Ермоленко Е.Д., Верниченко Ю.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 1977. *Злаки Украины*. Киев: Наукова думка, 520 с.]
- Prokudin Yu.N. 1987. *Panicum*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*. 1987. Eds Yu.N. Prokudin, D.N. Dobrochayeva, B.V. Zaverukha, V.I. Chopik, V.V. Protoporova, L.I. Kritskaya. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 465–466. [Прокудин Ю.Н. 1987. *Panicum*. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Ред. Ю.Н. Прокудин, Д.Н. Доброчаева, Б.В. Заверуха, В.И. Чопик, В.В. Протопопова, Л.И. Крицкая. Киев: Наукова думка, с. 465–466.]
- Shinners L.H. 1944. Notes on Wisconsin grasses IV: *Leptoloma* and *Panicum*. *The American Midland Naturalist*, 32: 164–180.
- Small J.K. 1903. *Flora of the Southeastern States*. New York: [Published by the author], 1370 pp. Available at: <https://dn790006.ca.archive.org/0/items/mobot31753002316567/mobot31753002316567.pdf>
- Small J.K. 1933. *Manual of the Southeastern Flora: being descriptions of the seed plants growing naturally in Florida, Alabama, Mississippi, eastern Louisiana, Tennessee, North Carolina, South Carolina and Georgia*. Chapel Hill: University of North Carolina Press, xxii + 1554 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.696>
- Smith B.N., Brown W.V. 1973. The Kranz syndrome in the *Gramineae* as indicated by carbon isotopic ratios. *American Journal of Botany*, 60: 505–513. <https://doi.org/10.2307/2441373>
- Swink F., Wilhelm G. 1994. *Plants of the Chicago Region*. 4th ed. Indianapolis: Indiana Academy of Science, 921 pp.
- Studer A.J., Schnable J.C., Weissmann S., Kolbe A., McKain M.R., Shao Y., Cousins A.B., Kellogg E.A., Brutnell T.P. 2016. The draft genome of the C_3 panicoid grass species *Dichanthelium oligosanthos*. *Genome Biology*, 17: 223. <https://doi.org/10.1186/s13059-016-1080-3>
- Thiers B. 2026–onward [continuously updated]. *Index Herbariorum. A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 08 August 2026).
- Thomas J.R. 2015. Revision of *Dichanthelium* sect. *Lanuginosa* (Poaceae). *Phytoneuron*, 2015-50: 1–58. Available at: <https://www.phytoneuron.net/2015Phytoneuron/50PhytoN-Dichantheliumlanuginosa.pdf>
- Tzvelev N.N. 1974. *Panicum*. In: *Flora Partis Europaeae URSS*. Vol. 1. Ed. An.A. Fedorov. Leningrad: Nauka, pp. 353–354. [Цвелев Н.Н. 1974. *Panicum*. В кн.: *Флора европейской части СССР*. Т. 1. Ред. Ан.А. Федоров. Ленинград: Наука, с. 353–354].

- Tzvelev N.N. 1976. *Zlaki SSSR [Grasses of the USSR]*. Leningrad: Nauka, 788 pp. [Цвелев Н.Н. 1976. *Злаки СССР*. Ленинград: Наука, 1976, 788 с.]
- Urbisz A. 2011. *Occurrence of temporarily-introduced alien plant species (ephemerophytes) in Poland — scale and assessment of the phenomenon*. Katowice: Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, 200 pp.
- Verloove F., Lambinon J. 2008. Deux graminées introduites peut-être méconnues, nouvelles pour la flore française: *Bothriochloa laguroides* et *Dichanthelium acuminatum* subsp. *lindheimeri* (Poaceae: Panicoideae). *Le Monde des Plantes*, 497: 1–4. Available at: <https://alienplantsbelgium.myspecies.info/sites/default/files/Dichanthelium%20et%20Bothriochloa.pdf>
- Voss E.G. 1972. *Michigan Flora*. Part 1. Cranbrook Institute of Science. Michigan: Bloomfield Hills, 488 pp.
- Zerbe S., Lütkenhaus G., Weichhardt-Kulesa K. 2003. *Panicum lindheimeri* Nash: ein Neophyt in Berlin-Kladow. *Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg*, 136: 145–152. Available at: https://www.botanischer-verein-brandenburg.de/fileadmin/user_upload/pdf/Verhandlungen/Verh136_2003/Zerbe_Panicum_lindheimeri_Neophyt.pdf

***Dichanthelium lindheimeri* (Poaceae), a new alien species in the flora of Ukraine**

L.M. BORSUKEVYCH ^{1,2}, N.N. SYTSCHAK ², A.A. KAGALO ²

¹ Ivan Franko National University of Lviv,
44 Cheremshyny Str., Lviv 79017, Ukraine

² Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine,
4 Kozelnyska Str., Lviv 79026, Ukraine

Abstract. The presence of the North American species *Dichanthelium lindheimeri* in the territory of Ukraine has been confirmed for the first time. During field surveys in Transcarpathian Region (Khust District, vicinity of the village of Dovge) in August 2023, two populations of plants of *Dichanthelium* sect. *Lanuginosa* were discovered, which are located close to each other but occupy ecologically different microenvironments. Plants of one of these populations are unambiguously identified as *D. lindheimeri*. The article provides the first morphological justification for the presence of the species in Ukraine in accordance with its modern taxonomic concept. A critical analysis of previous information about *Dichanthelium acuminatum* (*Panicum acuminatum*) in Ukraine revealed significant taxonomic confusion associated with the historical use of different names. Re-examination of the herbarium specimens collected by Fodor (UU) confirmed only their belonging to *Dichanthelium* sect. *Lanuginosa*, but their precise taxonomic identification remains uncertain and requires further research. The population of *D. lindheimeri* was found in an anthropogenically disturbed forest clearing with sparse vegetation; it is characterized by active seed reproduction, which indicates a successful naturalization of the species. The results obtained clarify the idea of the diversity of the genus *Dichanthelium* in Eastern Europe, emphasize the need to revise historical herbarium materials, and suggest the possible presence of additional underestimated taxa of this genus in the region.

Keywords: alien species, coenotic features, *Dichanthelium*, ecological features, range, Transcarpathian Region, Ukraine



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.304>

RESEARCH ARTICLE

Diversity of *Russula* subg. *Compactae* (*Russulales*, *Basidiomycota*) in Ukraine

Mykhailo I. FOMENKO ^{1*} , Oleh V. PRYLUTSKYI ² , Olexander Yu. AKULOV ³ ,
Anastasiia S. ZABOLOTNIA ⁴ , Yevhen A. RUDENKO ⁵, Serhii M. ORINENKO ⁵,
Mykola P. PRYDIUK ¹ 

¹ M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,

2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

² Falz-Fein Biosphere Reserve "Askania Nova", National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine,
12 Metrolohichna Str., Kyiv 03143, Ukraine

³ V. N. Karazin Kharkiv National University, Maidan Svobody 4, Kharkiv 61022, Ukraine

⁴ Continental Farmers Group, Vynnychenko Street 8, Ternopil 46015, Ukraine

⁵ Facebook group "Fungi of Ukraine", Ukraine

* Author for correspondence: m.fomenko.2734@gmail.com

Abstract. The article provides the first general overview of the species diversity of *Russula* subgenus *Compactae* in Ukraine in the last 50 years. We used both molecular methods (barcoding and metabarcoding) and results of classical field observations. In addition, literature data and herbarium materials were analyzed. As a result, six species of the subgenus are reported for Ukraine, including two new records for the country, *R. acrifolia* and *R. anthracina*. For the newly reported ones, full descriptions and drawings of their microstructures are given. For all species, data on their distribution in Ukraine and worldwide is provided.

Keywords: biodiversity, DNA extraction, fungi, new records, subgenus *Compactae*

Introduction

Russula Pers. ex Fr. is one of the largest genera of ectomycorrhizal fungi with agaricoid or sequestrate basidiocarps consisting of approximately 2000 species worldwide (Das et al., 2020; Xie et al., 2023). Most species of the genus are considered to have a wide range of hosts among conifers and hardwoods, usually species of *Pinaceae* Lindley and *Fagales*

Engl. in a temperate zone (Oberwinkler, 2012), although some of them have specific hosts (Looney et al., 2018). For classification purposes, scientists starting from E.M. Fries (Fries, 1836–1838) have worked to develop an infrageneric structure of the genus based on fruit body morphology (Sarnari, 1998). Since the introduction of molecular methods, this classification has become considerably more

ARTICLE HISTORY. Submitted 09 July 2026. Revised 19 August 2026. Published 31 August 2026

CITATION. Fomenko M.I., Prylutskyi O.V., Akulov O.Yu., Zabolotnia A.S., Rudenko Y.A., Orinenko S.M., Prydiuk M.P. 2026. Diversity of *Russula* subg. *Compactae* (*Russulales*, *Basidiomycota*) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 83(4): 304–323. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.304>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2026

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2026

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

complex (Buyck et al., 2018). To date, numerous infrageneric units (subgenera, sections, subsections, etc.) have been established for the genus *Russula*.

The subgenus *Russula* subg. *Compactae* (Fr.) Bon is one of those infrageneric units characterized by thick-fleshed basidiocarps with dull-colored cap (white, brown, grey to black) and regularly unequal gills. When cut or bruised, the flesh of fruit bodies starts rather quickly blackening, greying, reddening or browning. Mostly disagreeable smell is characteristic. The spores are finely reticulate-verruculose with inamyloid suprahilar spot. Sequestrate species are unknown within the subgenus (Knudsen, Vesterholt, 2008; Buyck et al., 2018; De Lange et al., 2023). There are reportedly 194 species worldwide in the subgenus, according to ITS data (De Lange et al., 2023).

The last comprehensive report on the genus *Russula* in Ukraine was published about 50 years ago, with 57 *Russula* species mentioned, including four from the subgenus *Compactae* (Zerova et al., 1979). Since that time, mycological research in systematics and ecology has substantially transformed, especially in their molecular and computational aspects, resulting in continuous revisions of taxonomy and description of numerous new species. This was particularly important for *Russula* due to its diverse and overlapping macro- and micro-characteristics (Buyck et al., 2018; Adamčík et al., 2019; De Lange et al., 2023).

The first records of species of *Russula* subg. *Compactae* (notably, *R. nigricans* Fr. and *R. densifolia* Gillet) in Ukraine were reported at the beginning of the 20th century by H. Bobyak, Z. Girzhytska, and A. Pilát from the Right-Bank part of Ukraine: Ternopil, Kyiv, and Zakarpattia/Transcarpathian administrative regions (*oblasts*), respectively (Bobyak, 1907; Girzhytska, 1929; Pilát, 1940). In the 1950s to 1980s, the genus *Russula* was studied for the most part by M. Zerova and G. Rozhenko, mainly in the Right-Bank Ukraine and Crimea (Zerova, 1962), also by R. Ganzha in Poltava Region (Ganzha, 1960a, 1960b, 1970), S. Wasser in the Steppe zone (Wasser, 1974; Wasser, Soldatova, 1977), and T. Horova in the Carpathians (Horova, 1979); these records were combined into the first (and, to date, the only one) comprehensive report on the genus *Russula* in Ukraine (Zerova et al., 1979).

Over the last decade, the research on the diversity of the genus *Russula* was conducted primarily by M. Prydiuk, V. Heluta, O. Prylutskyi, and V.

Malanyuk (Dudka et al., 2004, 2009a, 2009b, 2019; Dzhagan et al., 2008; Heluta et al., 2011; Malanyuk, 2014; Kozłowska et al., 2015; Prylutskyi et al., 2017), as well as the staff members of several protected areas (Fokshei, Derzhypilskiy, 2018, 2021; Hleb et al., 2023). In general, the representatives of the genus *Russula* appear only in various general species lists, among other basidial macrofungi, and up to now, no study dedicated specifically to this genus has been published in Ukraine.

To assess the diversity of the genus *Russula* in Ukraine, we performed the first molecular analysis for the genus in the country, alongside morphological examination, and a critical analysis of the available literature data about the subgenus *Compactae* in Ukraine.

Materials and Methods

Specimens examined. The study is based on herbarium specimens deposited at the Fungarium of the National Herbarium of Ukraine at the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine (KW-M), and recent collections. The recent material was collected in 2025 by Dr. Mykola Prydiuk, Dr. Olexandr Akulov and members of the Facebook citizen science community *Fungi of Ukraine* ("Гриби України", <https://www.facebook.com/groups/1054204501266549/>) Serhii Orinenko and Yevhen Rudenko. To determine the species, we started by performing ITS-based screening of the specimens, preidentified as subg. *Compactae* by macromorphology and not heavily damaged by insects, and then examined micromorphology for the species new for Ukraine.

Newly collected specimens were deposited either in the Fungarium of the Herbarium of V.N. Karazin Kharkiv National University (CWU(-MYC)) or Fungarium of the National Herbarium of Ukraine at the M.G. Kholodny Institute of Botany (KW-M) and uploaded to PlutoF database (Abarenkov et al., 2010).

Morphological studies. Macroscopic characteristics were observed *in oculo nudo* from basidiocarps. Light microscopy for two newly recorded for the country species was performed on dried material; all structures were observed in distilled H₂O. Their taxonomy and identification follow two publications (Sarnari, 1998; De Lange et al., 2023).

DNA extraction, amplification, and sequencing. DNA extraction, PCR, and electrophoresis

were done in the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, and at the Continental Farmers Group. DNA extraction was performed from 50–100 mg of basidiocarp lamellae using the Biocore Spin-Food DNA-50 extraction kit (Biocore Technology, Ukraine). During lysis step 4 μ L of Proteinase K (Qiagen, Germany) and 0.5% (v/v) β -mercaptoethanol (UOSlab, Ukraine) were added to each sample immediately before use; samples were incubated for 3 hours at 55 °C. All other steps were taken following manufacturer's instructions. The resulting eluted DNA contained a residual black pigmentation during the work with all specimens, so we additionally filtered the solution using Zymo-Spin III-HRC Filter (Zymo Research, US) following manufacturer's instructions.

The nrITS region was amplified with ITS1-F (Gardes, Bruns, 1993) and ITS4 (White et al., 1990) primers using Pfu-X Polymerase (Larova, Germany) and DreamTaq Green PCR Master Mix 2X (Thermo Fisher Scientific Baltics, Lithuania). Protocol for PCR: (1) initial denaturation: 95 °C, 3 min; (2) 35 cycles: denaturation (95 °C, 30 s), annealing (55 °C, 30 s), elongation (72 °C, 1 min); (3) final elongation: (72 °C, 10 min) (modified protocol from White et al., 1990). PCR products were Sanger sequenced at Macrogen Europe (Amsterdam, the Netherlands). Chromatograms were processed in MEGA 12 (Kumar et al., 2024).

Environmental DNA analysis. As an additional source of data, we incorporated identified sequences of ITS2 fragments of total environmental DNA, obtained from 224 soil samples within the project "Tracking Trade Across Symbiotic Networks" (Human Frontiers Science Program, Grant No. R/010525, Project Leader – Dr. Oleh Prylutskyi). Methods are briefly described in Leshchenko et al. (2025). Operational Taxonomic Units (OTU), clustered with 0.97 threshold and identified as representatives of genus *Russula* with greater than 97% similarity against the standard UNITE database (Abarenkov et al., 2024) in LotuS2 (Özkurt et al., 2022), were subsequently used in phylogenetic analysis (Table 1).

Phylogenetic analysis. An ITS-only dataset was constructed for phylogenetic analysis. We used European sequences of *Russula* subg. *Compactae* and outgroup from dataset in De Lange et al. (2023) and included newly obtained Ukrainian sequences from specimens (Table 2). All sequence data has been

Table 1. **Operational Taxonomic Units (OTUs) identified as representatives of *Russula* subg. *Compactae* from soils (Prylutskyi et al., unpublished)**

Taxon	OTU	Country	Cumulative number of Illumina reads across all environmental samples
<i>Russula</i> aff. <i>acrifolia</i>	OTU1053	Ukraine	4360
<i>R. adusta</i>	OTU124	Ukraine	61289
<i>R. densifolia</i>	OTU1480	Ukraine	2579
<i>R. nigricans</i>	OTU45	Ukraine	160414
	OTU8086	Ukraine	68

deposited in GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

To match the length of other sequences, we added multiple N on both ends for OTUs. Sequences were aligned using the online version of MAFFT v.7 (Katoh et al., 2019) with E-INS-i strategy (De Lange et al., 2023); leading and trailing ends of alignments were trimmed. ModelTest-NG in RAXML-GUI 2.0.16 (Edler et al., 2021) was used to determine substitution model using corrected Akaike information criterion (AICc). TIM2ef+G4 model was determined to be the most appropriate. Maximum likelihood (ML) analysis was performed in RAXML-GUI 2.0.17 (Edler et al., 2021) (Linux version with RAXML-NG (Kozlov et al., 2019) support) using TIM2ef+G4 model and bootstrapping analysis with 10000 replicates. Subsequent bootstrapping test showed convergence after 8250 trees with average weighted Robinson-Foulds distance 1.495%. Bayesian Inference (BI) was executed in MrBayes 3.2.7 (Ronquist et al., 2012) with GTR+G4 model (as MrBayes does not support TIM-models (Lecocq et al., 2013)), 10 million replicates, 3 heated, and 1 cold chains and 20% burn-in. Average standard deviation of split frequencies was 0.0015, potential scale reduction factor (PSRF) was 1.0 for all parameters, and minimal and average Effective Sample Size (ESS) were greater than 100 for all parameters. Phylogenetic tree was visualized using online tool iTOL v.7 (Letunic, Bork, 2024). ML tree was post-processed using Inkscape (<https://inkscape.org/>); branches, which had been absent in BI tree, were marked with an asterisk (*).

Distribution analysis. To define distribution patterns for *Russula* subg. *Compactae* in Ukraine,

Table 2. Sequences with GenBank accession numbers used for phylogenetic analysis in this study

Taxon	Voucher collection (herbarium)	Country	ITS
Reference sequences (De Lange et al., 2023)			
<i>Russula acrifolia</i>	PC0728045 (PC)	France	OM833109
	RDL 18-037 (GENT)	Sweden	OM833113
	RDL 18-040 (GENT)	Sweden	OM833116
<i>R. aff. acrifolia</i>	r-05065	United States	JF834363
<i>R. adusta</i>	RDL 18-020 (GENT)	Sweden	MW172317
	RDL 18-024 (GENT)	Sweden	OM833069
	Rom. 58-431 (PC)	France	OM833076
<i>R. albonigra</i>	SAV-F 20197 (SAV)	Slovakia	MW172299
	SAV F-3220 (SAV)	Belgium	OM833121
	SAV-F 3465 (SAV)	Slovakia	MW172293
<i>R. ambusta</i>	SAV-F 3358 (SAV)	Slovakia	MW172301
<i>R. anthracina</i>	FH RUS 14091001 (GENT)	Slovakia	MW172330
	Rom. 56-62 (PC)	France	OM833169
<i>R. atramentosa</i>	FH 2011-002R (GENT, FH*)	Belgium	MW172322
	IB91/58 (IB)	Italy	OM833146
<i>R. densifolia</i>	FH 2006 ST03 (GENT, FH*)	Germany	OM833155
	RDL 17-020 (GENT)	Belgium	OM833159
	RDL 17-023 (GENT)	Belgium	OM833158
<i>R. densissima</i>	Rom. 73-131 (PC)	France	OM833150
<i>R. marxmuelleriana</i>	RDL 17-009 (GENT)	Belgium	OM833120
<i>R. nigricans</i>	RDL 16-007 (GENT)	Belgium	OM833129
	RDL 16-069 (GENT)	Italy	OM833125
	RDL 17-005 (GENT)	Belgium	MW172333
	RDL 17-007 (GENT)	Belgium	MW172334
	RDL 18-051 (GENT)	Belgium	OM833135
<i>R. nigrifacta</i>	RDL 16-044 (GENT)	Italy	MW172308
<i>R. picrophylla</i>	RDL 16-049 (GENT)	Italy	OM833095
<i>R. roseonigra</i>	WU36644 (WU)	Austria	OM833107
<i>R. thuringiaca</i>	FH 2014 ST02 (GENT)	Germany	OM833081
<i>R. ustulata</i>	AV 16-019 (GENT)	Norway	MW172312
Sequences from Ukrainian specimens (this study)			
<i>R. acrifolia</i>	CWU(MYC)8876 (CWU)	Ukraine	PZ619217
<i>R. adusta</i>	CWU(MYC)8805 (CWU)	Ukraine	PZ619218
<i>R. albonigra</i>	CWU(MYC)8872 (CWU)	Ukraine	PZ619215
	KW-M70501 (KW)	Ukraine	PZ619212
<i>R. anthracina</i>	KW-M72187 (KW)	Ukraine	PZ619214
<i>R. nigricans</i>	CWU(MYC)8874 (CWU)	Ukraine	PZ619216
	KW-M72208 (KW)	Ukraine	PZ619213
Outgroup (De Lange et al., 2023)			
<i>R. archaeosuberis</i>	BB 12.085 (PC)	Italy	KY800355
<i>R. camarophylla</i>	MPG11-7-09 (PC)	Spain	KY800353
<i>R. gossypina</i>	BB 06.002 (PC)	Madagascar	KY800350

Note: Sequences from type material are indicated in bold.

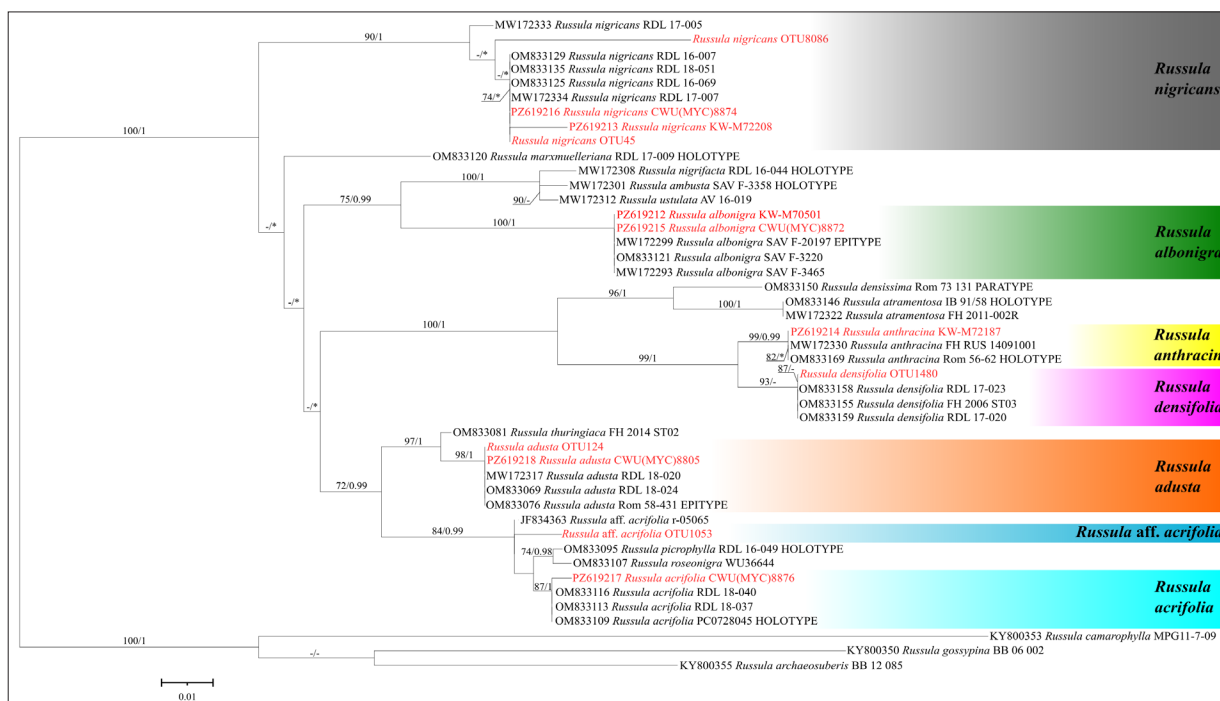


Fig. 1. Maximum Likelihood (ML) tree of the European species of *Russula* subg. *Compactae*, based on ITS sequences. ML bootstrap values ≥ 70 and Bayesian Inference (BI) posterior probabilities ≥ 0.95 are shown; the asterisk (*) indicates a missing branch from BI tree. Sequences from Ukrainian specimens or environmental Operational Taxonomic Units (OTU) are highlighted in red font

we analyzed published references for this taxon from open biodiversity databases GBIF (GBIF.org, 2026–onward), PlutoF (Abarenkov et al., 2010), UkrBIN (UkrBIN, 2026–onward), and *Fungi of Ukraine* (Andrianova et al., 2006), as well as relevant publications. All references are added to the distribution list in the Results section. A full dataset, which contains information about six OTUs, seven specimens sequenced and analyzed in this study, and 32 historical specimens is available in Table S1 in Supplementary Material (column names follow Darwin Core, <https://dwc.tdwg.org/terms/>).

A GBIF dataset (GBIF.org, 2026–onward) was created by selecting the species names and their synonyms in the Scientific Name column following only De Lange et al. (2023) and Sarnari (1998) (without including dubious synonyms marked with "?") worldwide. We decided to ignore GBIF Backbone due to some incorrect taxonomic interpretations, such as synonymizing *Russula adusta* (Pers.) Fr. and *R. nigricans* Fr., or not synonymizing *R. fuliginosa* Sarnari with *R. anthracina* Romagn. Thus, after downloading the dataset, species and their synonyms were selected in the ScientificName

column, while a country was determined by level-0Name column.

Terminology for regions of the *Flora of fungi of Ukraine* follows Heluta (2023) and for ecoregions follows OneEarth.org (2026–onward). We used a dataset with the polygons of regions in Geopackage format created by Dr. Oleh Prylutskyi (Prylutskyi, 2024) and post-processed it using Inkscape (<https://inkscape.org>) to visualize the currently known distribution of *Russula* subg. *Compactae* in Ukraine.

The following abbreviations are used for protected areas: NNP – National Nature Park, NR – Nature Reserve, RLP – Regional Landscape Park.

Results

According to our study, six species of *Russula* subg. *Compactae* are known in Ukraine to date, including two newly recorded species for the country, *R. acrifolia* and *R. anthracina* (Fig. 1). For Europe in general, at least 15 species are reported (De Lange et al., 2021, 2023). Some of them were recorded in neighboring countries, such as *R. ambusta* De Lange, Adámčík & F. Hampe (Slovakia, from *Quercus*, *Pinus*,

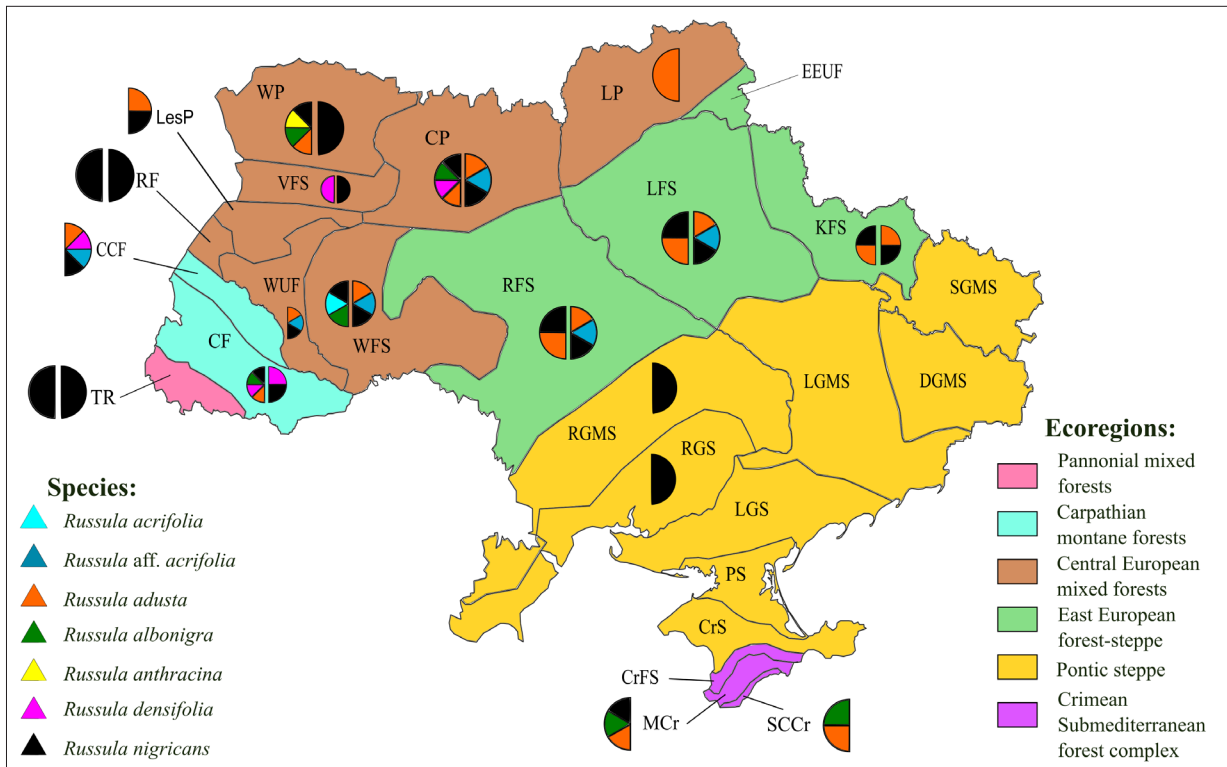


Fig. 2. Distribution of *Russula* subg. *Compactae* in Ukraine. Left-oriented circular segments show fruit body-based data (collections, literature references); right-oriented – environmental data (metabarcoding). Terminology for ecoregions follows OneEarth.org (2026–onward). Regions of the *Flora of fungi of Ukraine* (Heluta, 2023): CF – Carpathian Forests, CP – Central (Right-Bank) Polissia, CCF – Cis-Carpathian Forests, CrFS – Crimean Forest-Steppe, CrS – Crimean Steppe, DGMS – Donetsk Grass-Meadow Steppe, EEUF – East European (Central Russian) Upland Forests, KhFS – Kharkiv Forest-Steppe, LBGMS – Left-Bank Grass-Meadow Steppe, LBGS – Left-Bank Grass Steppe, LBFS – Left-Bank Forest-Steppe, LBP – Left-Bank Polissia, LesP – Lesser Polissia, MCr – Mountain Crimea, PS – Polynovi (*Artemisia*) Steppe, RBGMS – Right-Bank Grass-Meadow Steppe, RBGS – Right-Bank Grass Steppe, RBFS – Right-Bank Forest-Steppe, RF – Roztochchya Forests, SCCr – South Coast of Crimea, SGMS – Starobilsk Grass-Meadow Steppe, TR – Transcarpathia, VFS – Volyn Forest-Steppe, WFS – Western Forest-Steppe, WP – Western Polissia, WUF – Western Ukrainian Forests

and *Betula* forests), *R. atramentosa* Sarnari (Slovakia, from both deciduous and coniferous forests), *R. densissima* Romagn. (Hungary, associated with *Fagus* and *Quercus*), *R. nigrifacta* De Lange & Adamčík (Slovakia, from *Quercus* and *Carpinus* forests), *R. thuringiaca* De Lange, F. Hampe & Girwert (Slovakia, associated with *Castanea* and *Picea*), but so far they are not recorded in Ukraine.

As seen in Fig. 1, the position of OTU1053 on the phylogenetic tree cannot be reliably resolved. It is grouped with enigmatic *Russula* aff. *acrifolia* from the United States, *R. picrophylla*, *R. roseonigra*, and *R. acrifolia*. Due to the lack of a physical voucher, it remains unclear whether it represents one of these or yet another species in a complex due to insufficient DNA data. Nevertheless, this OTU might

represent a currently undescribed species in *Russula* subg. *Compactae*.

Moreover, two OTUs were identified as *Russula nigricans* – OTU8086 and OTU45 (Fig. 1). As OTU8086 contains only 68 Illumina reads (compared to 160414 of OTU45) and was observed only in the samples with OTU45, it is yet to be determined if a sequencing error occurred or the current concept of *R. nigricans* should be dealt with as a complex.

According to the distribution map (Fig. 2), the representatives of *Russula* subg. *Compactae* were found in Ukraine primarily in the Carpathian montane forests, Central European mixed forests, East European forest-steppe, and Crimean Submediterranean forest complex, i.e. those regions of

the country where the genus *Russula* was studied in the past. The Pannonial mixed forests ecoregion (or Transcarpathia) is represented in Ukraine by a small area which was insufficiently studied, only reported by Horova (1979). However, it is likely to harbor more *Russula* species to be recorded in future, which have been already reported from Austria, Hungary, and Slovakia (De Lange et al., 2023) within the same ecoregion.

Due to the Russian occupation of some Ukrainian territories, the Crimean Submediterranean forest complex and a large part of the Pontic steppe (CEOBS.org, 2023–onward), unfortunately, cannot be studied. While the South Coast of Crimea and Mountain Crimea (Crimean Submediterranean forest complex ecoregion) are comparatively well-studied (Zerova, 1962; Sarkina, 2001; Dudka et al., 2004), the amount of biodiversity information from the Pontic steppe is scarce. After M. Zerova (Zerova, 1959) and S. Wasser (who reported *R. nigricans* from the steppe: see Wasser, 1974; Wasser, Soldatova, 1977), there is a single report about the entire genus *Russula* from the Pontic steppe (Dudka et al., 2009a). Although tree coverage in steppe is lower than in other natural zones (Lesiv et al., 2019), some species of *Russula* subg. *Compactae* ought to be there, as shown by soil metabarcoding data.

Two of the soil collection points are located in saline grasslands (Odesa Region). Rather unexpectedly, *R. nigricans* DNA was identified in metabarcoding analysis, which remains difficult to explain. Danube Biosphere Reserve is one of the nearest protected areas where mainly *Salix* spp. forests occur, but some areas are covered with *Populus alba* L. and *Pinus nigra* J.F. Arnold, as well as there are afforestations of *P. nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (https://www.dbr.org.ua/search/label/home_en). As *R. nigricans* was reported to form ectomycorrhiza with *Pinus* spp. (De Lange et al., 2023), the fungal spores might have been dispersed to the salt grassland by the wind.

Below we provide characteristics of the species of the subgenus *Compactae* of *Russula* found in Ukraine; for two species new for the country, descriptions of macro- and microscopic features are added, as well as drawings of their microscopic features.

Russula acrifolia Romagn., Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord: 203. 1967. – Fig. 3.
= *Russula densifolia* var. *caucasica* Singer, Beih. Bot. Centralbl. 46: 90. 1929 = *Russula adusta* f. *rubens*

Romagn., Bull. Trimestriel Soc. Mycol. France 59: 71. 1943 = *Russula acrifolia* Romagn. (nom. inval.), Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon 31 (6): 173. 1962 = *Russula acrifolia* Romagn. (nom. illeg.), Doc. Mycol. 26 (104): 32. 1997.

Description (De Lange et al., 2023; Romagnesi, 1967). Pileus 40–140 mm diam, when mature plano-convex with shallow depression to infundibuliform, smooth surface; yellowish white, yellowish brown to umber, dark brown. Stipe 20–60 × 15–40 mm, cylindrical, firm, surface smooth, white, browning when older. Lamellae segmentiform to subventricose, up to 5 mm deep, narrowly adnate, white to pale cream when older, with pinkish tinge; lamellulae numerous, of different lengths in a regular pattern. Surface of pileus, stipe, and lamellae strongly reddening when touched, then blackening. Context thick, firm, white, slowly turning light to moderately orange red, then slowly greying-blackening; odour fruity, slightly musty when old; taste acrid to strongly acrid. Spore print white (Ia).

Basidiospores (7.0–)7.6–8.1–8.6(–9.6) × (5.4–)6.1–6.6–7.1 (–7.8) μm, broadly ellipsoid; ornamentation of low, very dense amyloid warts; suprahilar spot small, not amyloid. Basidia (45–)50.6–55.2–59.8(–71) × (10–)10.1–11.0–11.9(–13) μm, narrowly clavate, 4-spored. Hymenial cystidia (45–)55.6–63.0–70.4(–77) × (5–)5.8 6.5–7.2(–8) μm, cylindrical to narrowly fusiform, flexuous, irregularly tapering towards the top, apically with one to multiple constrictions or an eccentric appendage, thin-walled; content heteromorphous, oily. Hyphal terminations near the pileus margin long, slender, with multiple septa, flexuous, thin-walled, filled with irregular refractive bodies containing brown pigments; terminal cells (25–)37.3–49.3–61.3(–79) × (3–)3.3–4.2–5.1(–6) μm, narrowly cylindrical, on average apically constricted. Hyphal terminations near the pileus centre slightly slenderer and apically hardly attenuated; terminal cells (24–)32.6–44.1–55.6(–80) × (2–)2.9–3.6–4.3(–6) μm. Pileocystidia near the pileus margin widely dispersed, 1-celled, (34–)48.7–69.7–90.7(–125) × (4–) 4.4–5.2–6.0(–8) μm, cylindrical, sometimes slightly subulate or slightly fusiform, sometimes slightly flexuous, apically obtuse or with 1–2 eccentric appendages.

Note on our specimen. Basidiospores 7.5–8.5 × 6–7.5 μm. Basidia 43–48 × 11–14 μm. Hymenial cystidia 55.0–60.0 × 6.5–7.5 μm. Hyphal

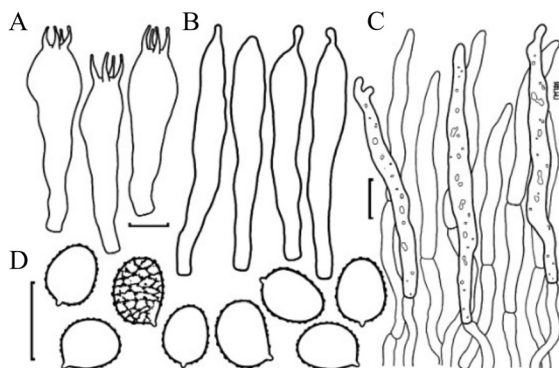


Fig. 3. Micromorphological characters of *Russula acrifolia*. A: basidia; B: macrocystidia; C: pileocystidia and elements of pileipellis; D: spores. Bars: 10 µm

terminations 3.0–5.5 µm broad and pileocystidia 45.0–70.0 × 4.5–6.5 µm.

Ecology (De Lange et al., 2023). On soil. Associated with *Fagus*, *Picea*, *Pinus*, and *Quercus*.

Distribution in Ukraine. Western Forest-Steppe. *Ternopil Region.* Chortkiv District, vicinities of Kru-tyliv village, Medobory NR (Krasnianske forestry), *Carpinus* forest, 08 Aug. 2025, O. Akulov, CWU-(MYC)8876 (PlutoF, 2026–onward).

Worldwide distribution (De Lange et al., 2021, 2023; GBIF.org, 2026–onward; PlutoF, 2026–onward). Africa: Morocco. Asia: China, Japan, Türkiye. Europe: Austria, Belgium, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Iceland, Ireland, Italy, Latvia, Liechtenstein, Luxembourg, Norway, Poland, Portugal, RF, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, the Netherlands, Ukraine, United Kingdom. North America: Canada, Mexico, Panama, USA.

Russula anthracina Romagn., Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord: 209–212, 930. 1967. – Fig. 4.

= *Russula fuliginosa* Sarnari, Rivista Micol. 36(1): 37–41. 1993 = *Russula anthracina* Romagn. (nom. inval.), Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon 31(1): 173. 1962.

Description (Romagnesi, 1967; De Lange et al., 2023). Pileus 50–110 mm diam, when mature plano-convex, irregularly expanded, depressed, smooth surface, yellowish white to sand-colored, becoming sooty, greyish brown when older. Stipe 30–60 × 15–28 mm, cylindrical, firm, surface white, greying/blackening when older. Lamellae narrow, segmentiform to subventricose, up to 7 mm deep, narrowly adnate, white, occasionally with a slight

pinkish tinge, blackening when bruised; with numerous lamellulae of different lengths in a regular pattern. Context thick, firm, white, then greyish-black, without intermediate reddening; odour slightly fruity/acidic, not very distinctive; taste slightly acrid in pileus/stipe and acrid/peppery in lamellae. Spore print white (Ia).

Basidiospores (6.7–)7.0–7.3–7.6(–7.9) × (4.6–)5.3–5.7–6.1(–6.6) µm, broadly ellipsoid to ellipsoid; ornamentation of low, very dense amyloid warts; suprahilar spot medium-sized, not amyloid. Basidia (38–)45.1–50.0–54.9(–64) × 8.9–9.6–10.3(–11) µm, narrowly clavate, 4-spored. Hymenial cystidia (59–)62.1–68.5–74.9(–85) × (6–) 6.8 7.7–8.6(–9) µm, cylindrical to narrowly fusiform to narrowly clavate, flexuous, apically with central appendage or sometimes double appendage or double constriction, thin-walled; content hyaline. Hyphal terminations near the pileus margin long, slender, with multiple septa, flexuous, thin-walled, filled with irregular refractive bodies containing brown pigments; terminal cells (37–)43.9–57.3–70.7(–92) × (5–)5.4–6.5–7.6(–9) µm, narrowly cylindrical to subulate. Hyphal terminations near the pileus centre slightly slenderer, less flexuous; terminal cells (22–)45.0–62.8–80.6(–91) × 3.9–4.9–5.9(–7) µm, less attenuated. Pileocystidia near the pileus margin dispersed, hard to find, 1–2-celled, (38–)45.7–74.0–102.3(–148) × (4–)4.8–5.8–6.8(–7) µm, subulate to narrowly fusiform, slightly flexuous, apically with 1–2 eccentric appendages or tapering towards the top.

Note on our specimen. Basidiospores 6.5–8.0 × 5.5–6.5 µm. Basidia 43–48 × 11–11.5 µm. Hymenial cystidia 60.0–75.0 × 6.5–8.5 µm. Hyphal terminations 5.0–7.5 µm broad and pileocystidia 43.0–79.0 × 4.5–7.0 µm.

Ecology (De Lange et al., 2023). On soil. Associated with *Quercus*. One of the specimens examined by De Lange et al. was reported to be found in a deciduous forest with *Quercus cerris* L. and *Carpinus betulus* L. Our specimen was found in a *Carpinus* forest, which might represent a new host for *R. anthracina*.

Distribution in Ukraine. Western Polissia. *Volyn Region.* Kamin-Kashyrskyi District, Prypiat-Stokhid NNP (Svalovytska dacha, 24 quarter), *Carpinus* forest, 19 Jul. 2010, M. Prydiuk, KW-M72187 (PlutoF, 2026–onward).

Worldwide distribution (De Lange et al., 2023; GBIF.org, 2026–onward; PlutoF, 2026–onward). Africa: Cameroon, Morocco. Asia: China, India,

Indonesia, RF. Europe: Austria, Belgium, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Hungary, Ireland, Italy, Norway, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Sweden, the Netherlands, Ukraine, United Kingdom. North America: Canada, Costa Rica, Cuba, USA. Oceania: Australia.

Russula aff. *acrifolia*

Distribution in Ukraine (soil metabarcoding). Central Polissia. Zhytomyr Region. Zhytomyr District, *Pinus sylvestris* L. forest with *Betula* and *Sorbus aucuparia* L., 50.4558 N 29.2114 E. Cis-Carpathian Forests and Western Ukrainian Forests. Ivano-Frankivsk Region. Ivano-Frankivsk District, Halych NNP, *Carpinus betulus* forest with *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., and *Corylus avellana* L., 49.0981 N 24.7180 E; same NNP, *Fagus sylvatica* L. forest with *Caprinus betulus*, *Tilia cordata*, *Prunus avium* L., and *Euonymus verrucosus* Scop., 49.0958 N 24.7068 E; same NNP (Korolivka tract), mesic grassland with *Malus*, 49.1044 N 24.7482 E. Left-Bank Forest-Steppe. Poltava Region. Lubny District, old *Fraxinus excelsior* L. forest with *Carpinus betulus*, *Acer platanoides* L., *Acer campestre* L., and *Corylus avellana*; 50.0517 N 32.9821 E; *Pinus sylvestris* forest with *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, *Betula*, and *Corylus avellana*, 50.2127 N 32.6059 E; *Acer* forest, *Ulmus minor* Mill., *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*, and *Sambucus*, 50.3285 N 32.2496 E. Kharkiv Region. Berestyn District, grass-wormwood steppe with *Prunus spinosa* L., *Rosa*, *Sambucus*, and *Caragana*, in the surrounding area sparsely distributed *Ulmus minor*, *Acer tataricum* L., *Tilia*, *Quercus*, and *Pinus*, 49.4408 N 35.5860 E; *Pinus sylvestris* forest with *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus*, *Acer tataricum*, *Betula*, *Malus*, and *Sorbus aucuparia*, 49.4392 N 35.5662 E. Right-Bank Forest-Steppe. Cherkasy Region. Cherkasy District, Kaniv NR, *Carpinus betulus* forest with *Acer platanoides*, *A. campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra* Huds., and *Tilia cordata*, 49.7247 N 31.5116 E. Western Forest-Steppe. Khmelnytskyi Region. Kamianets-Podilskyi District, *Carpinus betulus* forest with *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, and *Acer platanoides*, 48.7989 N 26.6395 E. Ternopil Region. Chortkiv District, vicinities of Nahoriany village, *Carpinus* forest with *Corylus*, 48.7878 N 25.6202 E; Medobory NR, *Carpinus* forest with *Betula*, *Picea*, and *Prunus* subg. *Cerasus*, 49.3256 N 26.1370 E.

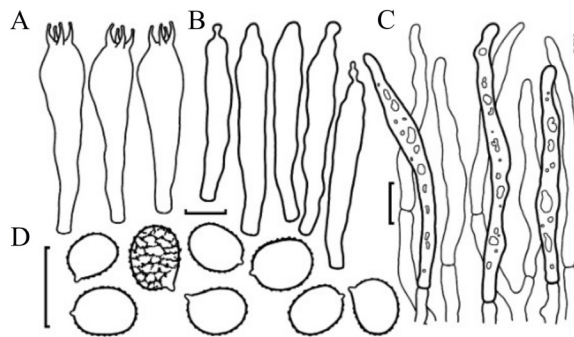


Fig. 4. Micromorphological characters of *Russula anthracina*. A: basidia; B: macrocystidia; C: pileocystidia and elements of pileipellis; D: spores. Bars: 10 µm

Russula adusta (Pers.) Fr., Epicr. Syst. Mycol.: 350. 1838. – Fig. 5A, B.

≡ *Agaricus adustus* Pers., Syn. Meth. Fung. 2: 459. 1801 ≡ *Omphalia adusta* (Pers.) Gray, A natural arrangement of British plants 1: 614. 1821 = *Russula adusta* (Pers.) Fr. (nom. inval.), Stirp. Agri Fems.: 57. 1825 = *Russula nigricans* var. *adusta* (Pers.) Barbier, So. Sci. Nat. Sâon.: 191. 1907 = *Russula adusta* f. *gigantea* Britzelm., Bot. Centralbl. 62 (10): 310. 1895 = *Russula subusta* Burl., N. Amer. Flora 9: 207. 1915.

Ecology (De Lange et al., 2023). On soil. Associated with *Larix*, *Picea*, and *Pinus*. For some Ukrainian specimens, coniferous hosts have not been reported.

Distribution in Ukraine. Carpathian Forests. Ivano-Frankivsk Region. Kosiv District, Hutsulshchyna NNP (Prorochuk et al., 2013; Dudka et al., 2019); in the same NNP (Kamenystyi tract, 12 quarter), *Acer pseudoplatanus* L.-*Fagus-Abies* forest with *Picea* (Fokshei, Heluta, 2024; GBIF.org, 2026-onward); same NNP, *Fagus sylvatica* forest (Fokshei, Pohribnyi, 2025). Zakarpattia Region. Khust District, Synevyr NNP (Kvasovetske forestry), *Fagus sylvatica* forest with *Carpinus* (Niroda, 2017); same NNP (Ostritske forestry), *Picea-Fagus sylvatica-Abies alba* Mill.-*Acer negundo* L.-*Ulmus* forest (Niroda, 2017). Central Polissia. Kyiv City. Mixed forest, 14 Oct. 2025, S. Orinenko, CWU(MYC)8805 (PlutoF, 2026-onward); vicinities of Pushcha-Vodytsia, *Pinus-Quercus* forest, 09 Jul. 1958, G. Rozhenko, KW-M28698 (det. M. Zerova); ibid., *Pinus-Quercus* forest with *Corylus*, 05 Sep. 1958, G. Rozhenko, KW-M28699 (det. M. Zerova); ibid.,

Quercus-Pinus forest, 19 Aug. 1956, M. Zerova, KW-M28700 (det. M. Zerova); *ibid.*, *Pinus-Quercus* forest with *Corylus*, 01 Aug. 1958, M. Zerova, KW-M28701 (det. M. Zerova); *ibid.*, *Pinus-Quercus* forest, 09 Jul. 1958, M. Zerova, KW-M28702 (det. M. Zerova) (Zerova et al., 1979; Andrianova et al., 2006; PlutoF, 2026–onward). *Kyiv Region*. Bucha District, near Klavdievo railway station, mixed forest, 18 Aug. 1964, M. Zerova, KW-M28697 (det. M. Zerova) (Zerova et al., 1979; Andrianova et al., 2006; PlutoF, 2026–onward). Vyshhorod District, vicinities of Poliske village (Gabriel et al., 2023); vicinities of Katyuzhanka village (Grodzynska et al., 2025). *Zhytomyr Region*. Korosten' District, Korchevska dacha, under *Quercus* in wet *Pinus-Quercus* forest, 03 Aug. 1945, P. Sosin, KW-M72232 (det. P. Sosin) (Zerova et al., 1979; PlutoF, 2026–onward). *Kharkiv Forest-Steppe*. *Kharkiv Region*. Chuhuiv District, Homilsha Forests NNP (Prylutskyi et al., 2017). *Left-Bank Forest-Steppe*. *Poltava Region*. *Quercus* and *Betula* forest strips (Ganzha, 1970; Zerova et al., 1979). Poltava District, vicinities of Poltava, *Pinus sylvestris-Quercus robur* forest (Ganzha, 1960b; Zerova et al., 1979). *Left-Bank Polissia*. *Kyiv Region*. Vyshhorod District, vicinities of Suvyd village (Grodzynska et al., 2025). *Sumy Region*. Shostka District, Desna-Stara Huta NNP (Starohutsk part, Starohutska dacha tract), *Pinus* forest (Dudka et al., 2009a, 2009b). *Mountain Crimea*. *Autonomous Republic of Crimea*. *Quercus pubescens* Willd.-*Carpinus orientalis* Mill. forest (Sarkina, 2001). *Pinus* forest with *Juniperus oxycedrus* L., *Q. pubescens*, and *C. orientalis* (Sarkina, 2001). In *Quercus-Pinus* forest (Sarkina, 2001). In *Pinus* afforestation (Sarkina, 2001). Yalta District, the slope of Chatyr-Dah mountain, *Quercus-Carpinus-Fagus* forest (Sarkina, 2020); the slopes of Northern Demerdzhi mountain, *Carpinus-Fagus* forest (Sarkina, 2020); Crimean NR, the northern slopes of Babugan mountain range, *Carpinus-Fagus* forest (Sarkina, 2020); the southern and south-eastern slopes of Hora Parahilmen natural monument, Chamny-Burun mountain and Babugan mountain range, *Quercus-Carpinus-Fagus* forest (Sarkina, 2020); Yalta Mountain-Forest NR (Livadiiske forestry), near Mohabi mountain, *Pinus-Fagus* forest (Sarkina, 2020). *Right-Bank Forest-Steppe*. *Cherkasy Region*. Cherkasy District, Kaniv NR, *Carpinus* forest, 05 Aug. 1973, M. Yatsenko, KW-M26244 (det. M. Zerova) (Dzhagan et al., 2008). *Kyiv City*. Vicinities of Feofaniia, *Quercus* forest with *Corylus*, 12 Jul. 1960,

G. Rozhenko, KW-M28703 (det. M. Zerova) (Zerova et al., 1979; Andrianova et al., 2006; PlutoF, 2026–onward). *South Coast of Crimea*. *Autonomous Republic of Crimea* (Dudka et al., 2004). *Western Polissia* (Zerova et al., 1979). *Volyn Region*: Lutsk District, Tsumanska Pushcha NNP (Hleb et al., 2023). *Unknown*. Zerova et al. (1979) mentioned presence of the species in Grass-Meadow Steppe (according to the old/previously accepted Ukrainian phytogeographic region classification).

Distribution in Ukraine (soil metabarcoding). *Central Polissia*. *Zhytomyr Region*. Zhytomyr District, *Pinus sylvestris* forest with *Populus tremula* L. and *Salix* sp., 50.4679 N 29.2213 E; *Pinus sylvestris* forest with *Betula* and *Sorbus aucuparia*, 50.4558 N 29.2114 E; *Pinus sylvestris* with *Betula* and *Quercus*, 50.4788 N 29.2599 E. *Cis-Carpathian Forests* and *Western Ukrainian Forests*. *Ivano-Frankivsk Region*. Ivano-Frankivsk District, Halych NNP (Korolivka tract), mesic grassland with *Malus*, 49.1044 N 24.7482 E. *Kharkiv Forest-Steppe*. *Kharkiv Region*. Chuhuiv District, Homilsha Forests NNP, *Pinus sylvestris* forest with *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, and *Frangula alnus* Mill., 49.6638 N 36.4271 E. *Left-Bank Forest-Steppe*. *Cherkasy Region*. Cherkasy District, Bile Ozero NNP, dry *Pinus sylvestris* forest with *Betula pendula* Roth, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, and *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott, 49.8195 N 31.6018 E. *Poltava Region*. Lubny District, old *Fraxinus excelsior* forest with *Carpinus betulus*, *Acer platanoides*, *A. campestre*, and *Corylus avellana*, 50.0517 N 32.9821 E; *Acer* forest with *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, and *Corylus avellana*, 50.3120 N 32.3448 E. *Sumy Region*. Konotop District, Seymskyi RLP, *Tilia cordata* forest with *Acer platanoides*, *A. campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Corylus avellana*, and *Eunonymus europaeus* L., 51.2908 N 33.1187 E; same RLP, *Quercus robur* forest with *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *A. campestre*, and *Corylus avellana*, 51.3193 N 33.8906 E. *Lesser Polissia*. *Lviv Region*. Zolochiv District, vicinities of Yasenivtsi village, old *Fagus* forest, 49.8037 N 24.8014 E. *Right-Bank Forest-Steppe*. *Cherkasy Region*. Cherkasy District, Kaniv NR, *Carpinus betulus* forest with *Acer platanoides*, *A. campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, and *Tilia cordata*, 49.7247 N 31.5116 E. *Western Forest-Steppe*. *Khmelnyskyi Region*. Kamianets-Podilskyi District, *Carpinus betulus* forest with *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, and *Acer platanoides*, 48.7989 N 26.6395 E; *Carpinus*



Fig 5. Basidiomata. A, B: *Russula adusta* (CWU(MYC)8805); C, D: *R. albonigra* (C: KW-M70501; D: CWU(MYC)8872); E, F: *R. nigricans* (E: KW-M72208; F: CWU(MYC)8874). Photos by: A, B – S. Orinenko; C, E – M. Prydiuk; D, F – Ye. Rudenko

betulus forest with *Quercus*, *Acer platanoides*, and *A. pseudoplatanus*, 48.7880 N 26.6466 E. **Ternopil Region.** Chortkiv District, Medobory NR, *Carpinus* forest with *Betula*, *Picea*, and *Prunus* subg. *Cerasus*, 49.3255 N 26.1370 E.

Worldwide distribution (De Lange et al., 2023; Fokshei, Heluta, 2024; GBIF.org, 2026–onward; PlutoF, 2026–onward). **Asia:** Armenia, Bhutan, China, Japan, Kazakhstan, Nepal. **Europe:** Andorra, Austria, Belarus, Belgium, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Ireland, Italy, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Norway, Poland, Portugal, RF, Slovenia, Spain, Sweden,

the Netherlands, Ukraine, United Kingdom. **North America:** Canada, USA. **Oceania:** Australia.

Note. Specimen KW-M28696 mentioned as "*Russula adusta* (Pers.) Fr." (Andrianova et al., 2006; Kozłowska et al., 2015) has been reidentified as *Russula decolorans* (Fr.) Fr. using light microscopy. Thus, as of now, there are no records of *R. adusta* from Roztochchya Forests.

Russula albonigra (Krombh.) Fr., Hymenomyc. eur.: 440. 1874. – Fig. 5C, D.

≡ *Agaricus alboniger* Krombh., Naturgetr. Abbild. Besch. Schwämme 9: 27. 1845 = *Russula nigricans* var. *albonigra* (Krombh.) Cooke & Quél.,

Clav. Syn. Hymen. Eur.: 143. 1878 = *Russula adusta* var. *albonigra* (Krombh.) Masee, Brit. Fung. Fl. 3: 52. 1893 = *Russula albonigra* f. *pseudonigricans* Romagn. (nom. inval.), Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon 31(6): 173. 1962 = *Russula albonigra* f. *pseudonigricans* Romagn., Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord: 199–200. 1967.

Ecology (De Lange et al., 2021). On soil. Associated with *Fagus*, *Abies*, *Picea* and *Carpinus*.

Distribution in Ukraine. Carpathian Forests. *Ivano-Frankivsk Region.* Kosiv District, Hutsulshchyna NNP (Dudka et al., 2019). Nadvirna District, approximately 2 km from Vorokhta village, Carpathians NNP (Vorokhtianske forestry), near *Picea* and *Fagus*, 14 Sep. 2015, M. Prydiuk, KW-M70501 (PlutoF, 2026–onward); Carpathians NNP, *Fagus* forest with *Abies* and *Picea*, 31 Jul. 2025, Y. Rudenko, CWU(MYC)8872 (PlutoF, 2026–onward). *Lviv Region.* Stryi District, Skolivski Beskydy NNP (Dudka et al., 2019). *Zakarpattia Region.* Uzhhorod District, Uzhanskyi NNP (Dudka et al., 2019). Central Polissia. *Kyiv City.* Vicinities of Pushcha-Vodytsia, *Quercus-Pinus* forest, 02 Aug. 1964, M. Konovalenko, KW-M18993 (det. M. Zerova); *ibid.*, *Quercus-Pinus* forest, 01 Oct. 1961, M. Zerova, KW-M18994 (det. M. Zerova); *ibid.*, mixed forest, 20 Sep. 1964, M. Zerova, KW-M18996 (det. M. Zerova); *ibid.*, *Pinus-Quercus* forest, 08 Sep. 1959, G. Rozhenko, KW-M18999 (det. M. Zerova) (Zerova et al., 1979; PlutoF, 2026–onward). Mountain Crimea. *Autonomous Republic of Crimea:* Yalta District, Crimean NR, in *Quercus-Fagus* forest (Sarkina, 2020). Crimean NR, *Quercus-Fagus-Carpinus* forest, 12 Jul. 1956, M. Zerova, KW-M18952 (det. M. Zerova) (Zerova, 1962; Zerova et al., 1979; PlutoF, 2026–onward). Yalta Mountain-Forest NR (Livadiiske forestry), near Mohabi mountain, in *Pinus-Fagus* forest (Sarkina, 2020). In *Fagus* and *Carpinus* forests (Dudka et al., 2004; Sarkina, 2001). South Coast of Crimea. *Autonomous Republic of Crimea.* Yalta District, Yalta Mountain-Forest NR (Livadiiske forestry, near Karahol lake), *Pinus nigra ssp. pallasiana-Fagus* forest, 10 Oct. 2001, M. Prydiuk, KW-M72037 (det. M. Prydiuk) (PlutoF, 2026–onward). Western Forest-Steppe. *Ternopil Region.* Chortkiv District, Medobory NR (Viknianske forestry, Luchianskyi forest, 50 quarter), *Carpinus-Acer-Tilia* forest, near *Hepatica*, 22 Jun. 2007, M. Prydiuk, KW-M38408 (det. M. Prydiuk) (PlutoF, 2026–onward). Western Polissia. *Rivne Region.* Sarny District, vicinities of Krupove village (88 quarter), *Pinus* forest with

Carpinus, *Quercus* and *Frangula*, near *Vaccinium*, 08 Aug. 1999, M. Prydiuk, KW-M71995 (det. M. Prydiuk) (PlutoF, 2026–onward); *ibid.*, *Pinus-Quercus* forest with *Betula*, near *Vaccinium* and *Pteridium*, 07 Jul. 1999, M. Prydiuk, KW-M72005 (PlutoF, 2026–onward).

Worldwide distribution (De Lange et al., 2021, 2023; Ramshaj, Karadelev, 2025; GBIF.org, 2026–onward; PlutoF, 2026–onward). Africa: Algeria. Asia: Bhutan, China, Georgia, Iran, Japan, Laos, Malaysia, Nepal, RF, South Korea, Thailand, Türkiye, Vietnam. Europe: Andorra, Austria, Belgium, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Greece, Ireland, Italy, Kosovo, Latvia, Liechtenstein, Luxembourg, Montenegro, North Macedonia, Norway, Poland, Portugal, Romania, RF, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Sweden, the Netherlands, Ukraine, United Kingdom. North America: Belize, Canada, Mexico, USA. Oceania: Australia.

Russula densifolia Gillet, Hyménomycètes: 231. 1874.

= *Agaricus adustus densifolius* Secr. (nom. inval.), Mycogr. Suisse: 476. 1833 = *Russula adusto-densifolia* (Secr.) Singer (nom. inval.), Agaricales: 813. 1986 = *Russula densifolia* f. *hygrophoroides* Reumaux (nom. inval.), Russ. Rar.: 19. 1996.

Ecology (De Lange et al., 2023; Ramshaj, Karadelev, 2025). On soil. Associated with *Abies*, *Fagus*, *Halimium*, *Picea*, *Pinus* and *Quercus*.

Distribution in Ukraine. Carpathian Forests (Zerova et al., 1979). *Ivano-Frankivsk Region.* Kosiv District, Hutsulshchyna NNP (Holytsia tract), *Abies-Fagus* forest with *Carpinus*, *Pinus*, *Picea*, *Larix* and *Betula* (Fokshei, Derzhipilskiy, 2018); in the same NNP (Prorochuk et al., 2013; Dudka et al., 2019). Nadvirna District, Gorgany NR (13 quarter), *Fagus-Picea* forest (Malanyuk, 2012; Dudka et al., 2019). *Zakarpattia Region.* Rakhiv District, vicinities of Kostylivka village (reported as Berlebáš), near Pip Ivan (reported as Pop Ivan) mountain peak (Pilát, 1940). Carpathians NR (Dudka et al., 2019). Central Polissia. *Kyiv City.* Vicinities of Pushcha-Vodytsia, *Quercus-Pinus* forest, 19 Jul. 1960, M. Zerova, KW-M18596 (det. M. Zerova); *ibid.*, *Quercus-Pinus* forest, 16 Jun. 1957, M. Zerova, KW-M18597 (det. M. Zerova); *ibid.*, *Pinus-Quercus* forest, 16 Jun. 1957, M. Zerova, KW-M18599 (det. M. Zerova) (Zerova et al., 1979; PlutoF, 2026–onward). Volyn Forest-Steppe. *Rivne Region.* Zdobuniv District, Derman-Ostroh NNP (Mostivske

forestry), *Carpinus* forest, 26 Jun. 2015, M. Prydiuk, KW-M60693 (det. M. Prydiuk) (PlutoF, 2026–onward). Unknown (GBIF.org, 2026–onward).

Distribution in Ukraine (soil metabarcoding). Carpathian Forests. *Ivano-Frankivsk Region:* Ivano-Frankivsk District, Syniohora NNP, old *Abies* forest with *Fagus*, 48.6142 N 24.1598 E; same NNP, artificial *Picea* plantation replacing *Abies* forest, 48.6141 N 24.1888 E. Cis-Carpathian Forests. *Ivano-Frankivsk Region.* Ivano-Frankivsk District, *Picea abies* forest with *Carpinus betulus*, *Quercus robur*, *Acer pseudoplatanus*, *Tilia cordata*, *Fagus sylvatica*, and *Rubus hirtus* Waldst. & Kit., 49.0033 N 24.5918 E; *Abies* forest with *Picea abies* (L.) H. Karst., *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Sorbus aucuparia*, and *Corylus avellana*, 49.0237 N 24.5648 E.

Worldwide distribution (De Lange et al., 2021, 2023; Ramshaj, Karadelev, 2025; GBIF.org, 2026–onward; PlutoF, 2026–onward). Africa: Benin, Zimbabwe. Asia: Bhutan, China, India, Japan, Laos, Malaysia, Nepal, South Korea. Europe: Austria, Belgium, Bulgaria, Croatia, Cyprus, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Hungary, Iceland, Ireland, Italy, Liechtenstein, Luxembourg, Kosovo, North Macedonia, Norway, Poland, Portugal, RF, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, the Netherlands, Ukraine, United Kingdom. North America: Canada, Mexico, USA.

***Russula nigricans* Fr.**, Epicr. Syst. Mycol.: 350. 1838. – Fig. 5E, F.

= *Agaricus nigricans* Bull. non O.F. Müller, Herb. France (5): pl. 212. 1785 = *Agaricus nigrescens* Bull. & Vent. (nom. illeg.), Hist. Champ. France (2): 587. 1812 = *Agaricus nigrescens* Krombh., Naturget. Abbild. Schwämme 9: 27, tab. 70, figs 14–15. 1845 = *Agaricus adusta* yy, *crassa* Alb. & Schwein., Conspectus Fungorum in Lusatae superioris: 220. 1805.

Ecology (De Lange et al., 2023). On soil. Associated with *Abies*, *Fagus*, *Halimium*, *Picea*, *Pinus*, and *Quercus*.

Distribution in Ukraine. Carpathian Forests. *Chernivtsi Region:* Chernivtsi District (UkrBIN, 2026–onward). *Ivano-Frankivsk Region.* Ivano-Frankivsk District, Halych NNP, *Carpinus-Quercus* forest (Malanyuk, 2014). Kosiv District, vicinities of Sheshory village, Hutsulshchyna NNP (Sheshorske forestry, near Mertve Ozero), *Fagus* forest, 17 Aug. 2016, M. Prydiuk, KW-M70250 (det. M. Prydiuk) (PlutoF, 2026–onward); same NNP, forests with *Fagus*, *Carpinus*, *Abies*, *Picea*, *Pinus*,

and *Quercus* (Fokshei, Derzhipilskiy, 2021). Nadvirna District, Gorgany NR (10 and 11 quarters), *Picea abies* forests (Heluta et al., 2011; Prorochuk et al., 2013; Dudka et al., 2019); vicinities of Yaremche village (GBIF.org, 2026–onward). *Lviv Region.* Stryi District, *Carpinus* forest, 19 Sep. 1972, T. Horova, KW-M18736 (det. T. Horova) (Zeroval et al., 1979; PlutoF, 2026–onward); vicinities of Hrebeniv village, Skolivski Beskydy NNP, *Picea* forest, 09 Sep. 1976, T. Horova, KW-M1992 (det. T. Horova) (PlutoF, 2026–onward); vicinities of Smozhe village, *Fagus* forests, KW-M45348 (Horova, 1979; Andrianova et al., 2006); vicinities of Klymets village, *Fagus* forests, KW-M45347 (Horova, 1979; Andrianova et al., 2006). *Zakarpattia Region.* Khust District, Synyevyr NNP (Dudka et al., 2019). Rakhiv District, vicinities of Kostylyvka village (reported as Berlebas), near Pip Ivan (reported as Pop Ivan) mountain peak (Pilát, 1940). Tiachiv District, Carpathians NR (Dudka et al., 2019). Uzhhorod District, approximately 1.5 km to the north-west from Stuzhytsia village, Uzhanskyi NNP (Stuzhnytske forestry), *Abies* forest, near green moss, 22 Sep. 2011, M. Prydiuk, KW-M40342 (det. M. Prydiuk) (Dudka et al., 2019; PlutoF, 2026–onward). Central Polissia. *Kyiv Region.* Bucha District, *Quercus-Carpinus* forest with *Pinus*, 17 Aug. 2025, Y. Rudenko, CWU(MYC)8874 (PlutoF, 2026–onward); vicinities of Irpin city (reported as Irpen), *Quercus* forest (Girzhytska, 1929). *Zhytomyr Region.* Zhytomyr District, *Quercus* forest (GBIF.org, 2026–onward). Kharkiv Forest-Steppe. *Kharkiv Region.* Chuhuiv District, Homilsha Forests NNP (Prylutskyi et al., 2017); vicinities of Kamplytsya village, *Pinus* forest (GBIF.org, 2026–onward). Left-Bank Forest-Steppe (Makarenko, 2019). *Chernihiv Region.* Pryluky District, vicinities of Khayenky village, Ichnia NNP, 14 Oct. 2017, M. Shevchenko, KW-M72056 and KW-M72057 (det. M. Shevchenko) (PlutoF, 2026–onward). *Poltava Region.* Poltava District, vicinities of Poltava, *Pinus sylvestris-Quercus robur* forest (Ganzha, 1960b); riparian *Quercus* forest (Ganzha, 1960a). Mountain Crimea. *Autonomous Republic of Crimea.* *Fagus* and *Carpinus* forests (Sarkina, 2001; Dudka et al., 2004). Yalta District, slope of Chatyr-Dah mountain, *Fagus* and *Carpinus-Fagus*, and *Quercus-Carpinus-Fagus* forests (Sarkina, 2020); slopes of Northern Demerdzhi mountain, *Fagus* and *Carpinus-Fagus* and *Quercus-Carpinus-Fagus* forests (Sarkina, 2020); Crimean NR, *Fagus* and *Quercus-Carpinus-Fagus* forests (Sarkina, 2020); south-western slopes of

Uraha mountain, *Quercus-Carpinus-Fagus* forest (Sarkina, 2020); Yalta Mountain-Forest NR (Livadiiske forestry), near Mohabi mountain, *Pinus-Fagus* forest (Sarkina, 2020). Right-Bank Forest-Steppe. Kyiv City. Vicinities of Koncha-Zaspa, on the slope near the swamp, 26 Sep. 1964, M. Zerova, KW-M18841 (det. M. Zerova) (Zerova et al., 1979; PlutoF, 2026–onward). Holosiiv NNP (Holosiiv forest, 17 quarter), *Carpinus-Tilia-Corylus* forest, near *Carex*, 29 Aug. 2025, M. Prydiuk, KW-M72208 (PlutoF, 2026–onward). Cherkasy Region. Cherkasy District, vicinities of Kaniv city, Kaniv NR, *Carpinus* forest, 05 Aug. 1973, M. Yatsenko, KW-M18840 (det. M. Zerova) (Zerova et al., 1979; PlutoF, 2026–onward); same NR, *Carpinus-Quercus* forest (Dzhagan et al., 2008). Roztochchya Forests (Zerova et al., 1979; Kozłowska et al., 2015). Lviv Region. Yavoriv District, in *Fagus* forests (Bazyuk-Dubey, 2010; Kozłowska et al., 2015). Transcarpathia. Zakarpattia Region. Khust District (GBIF.org, 2026–onward; UkrBIN, 2026–onward). Tiachiv District, vicinities of Velyka Uholka village, in *Fagus* forests, KW-M45349 (Horova, 1979; Andrianova et al., 2006; Dudka et al., 2019). Western Forest-Steppe: Ternopil Region. Ternopil District, vicinities of Berezhany village (Bobyak, 1907). Western Polissia. Volyn Region. Luts'k District, Tsumanska Pushcha NNP (Hleb et al., 2023). Rivne Region. Rivne District, *Quercus-Carpinus* forest (GBIF.org, 2026–onward; UkrBIN, 2026–onward); mixed forest (UkrBIN, 2026–onward). Sarny District, Dubrovyske forestry (93 quarter), *Quercus* forest with *Pinus*, *Betula*, and *Frangula*, near *Vaccinium*, 21 Jul. 2000, M. Prydiuk, KW-M71975 (det. M. Prydiuk) (PlutoF, 2026–onward); vicinities of Krupove village (88 quarter), *Pinus* forest with *Carpinus*, *Quercus*, and *Frangula*, near *Vaccinium*, 13 Aug. 1999, M. Prydiuk, KW-M71940 (det. M. Prydiuk) (PlutoF, 2026–onward). Unknown (Wasser, 1974). Mixed forest (Wasser, Soldatova, 1977; GBIF.org, 2026–onward).

Distribution in Ukraine (soil metabarcoding).

Carpathian Forests. Ivano-Frankivsk Region: Ivano-Frankivsk District, Syniohora NNP, old *Abies* forest with *Fagus*, 48.6142 N 24.1599 E; same NNP, artificial *Picea* plantation replacing *Abies* forest, 48.6141 N 24.1888 E; same NNP, *Fagus* forest with *Abies*, *Picea*, and *Acer pseudoplatanus*, 48.6715 N 24.2432 E; same NNP, *Picea-Abies* forest with *Fagus*, 48.6219 N 24.1682 E; same NNP, *Fagus-Abies* forest with *Acer pseudoplatanus* and *Populus tremula*, 48.6180 N 24.1751 E; same NNP, old *Abies* forest

with *Picea* and *Fagus*, 48.6171 N 24.2043 E. Kosiv District, *Quercus robur* forest with *Abies alba*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, and *Corylus avellana*, 48.3085 N 25.1829 E. Nadvirna District, Carpathians NNP (Nadvirnianske forestry), *Fagus sylvatica* forest with *Acer platanoides*, 48.6533 N 24.5720 E; same NNP, *Betula pendula* forest with *Populus tremula*, *Fagus sylvatica*, and *Pinus sylvestris*, 48.5918 N 24.4514 E. Zakarpattia Region. Uzhhorod District, Uzhanskyi NNP, *Fagus sylvatica* forest with *Acer pseudoplatanus* and *Abies alba*, 49.0874 N 22.5743 E. Central Polissia. Zhytomyr Region. Zhytomyr District, *Pinus sylvestris* with *Betula* and *Quercus*, 50.4788 N 29.2599 E; *Carpinus betulus-Pinus sylvestris-Quercus* forest, 50.4694 N 29.2695 E; *Carpinus betulus-Pinus sylvestris* forest with *Acer*, 50.4503 N 29.2805 E. Cis-Carpathian Forests. Ivano-Frankivsk Region. Ivano-Frankivsk District, *Picea abies* forest with *Carpinus betulus*, *Quercus robur*, *Acer pseudoplatanus*, *Tilia cordata*, *Fagus sylvatica*, and *Rubus hirtus*, 49.0033 N 24.5918 E; *Fagus sylvatica* forest with *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, and *Corylus avellana*, 49.0137 N 24.5874 E; *Abies* forest with *Picea abies*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Sorbus aucuparia*, and *Corylus avellana*, 49.0237 N 24.5648 E. Cis-Carpathian Forests and Western Ukrainian Forests. Ivano-Frankivsk Region. Ivano-Frankivsk District, Halych NNP, *Carpinus betulus* forest with *Quercus robur*, *Tilia cordata*, and *Corylus avellana*, 49.0981 N 24.7180 E; same NNP, *Fagus sylvatica* forest with *Caprinus betulus*, *Tilia cordata*, *Prunus avium*, and *Euonymus verrucosus*, 49.0958 N 24.7068 E; same NNP, *Carpinus betulus* forest with *Tilia cordata*, *Quercus robur*, and *Acer pseudoplatanus*, 49.1608 N 24.8482 E. Kharkiv Forest-Steppe. Kharkiv Region. Bohodukhiv District, Sloboda NNP, old *Quercus robur* forest with *Acer platanoides*, *Ulmus*, *Pinus sylvestris*, and *Prunus padus*, 50.0689 N 35.2894 E; same NNP, *Quercus robur* forest with *Ulmus*, *Acer campestre*, and *A. platanoides*, 50.0970 N 35.2545 E; same NNP, *Pinus sylvestris* forest with *Sorbus aucuparia*, *Quercus robur*, and *Tilia cordata*, 50.0546 N 35.2221 E. Chuhuiv District, Homilsha Forests NNP, *Populus tremula* forest with *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus*, *Corylus avellana*, and *Acer campestre*, 49.6267 N 36.3190 E. Kharkiv District, dry grassland with *Quercus robur* and *Caragana arborescens* Lam., 49.7314 N 35.9897 E. Left-Bank Forest-Steppe. Poltava Region. Lubny District, *Pinus sylvestris* forest with *Quercus robur*, *Sorbus*

aucuparia, *Betula*, and *Corylus avellana*, 50.2127 N 32.6059 E. Lesser Polissia. *Lviv Region*. Zolochiv District, Pivnichne Podillia NNP, old *Fagus* forest, 49.9245 N 24.9805 E. Right-Bank Forest-Steppe. *Cherkasy Region*. Cherkasy District, vicinities of Lubentsi village, Kholodnyi Yar NNP, meadow steppe, 49.1819 N 32.2291 E; Kaniv NR, meadow steppe with *Pyrus communis*, *Betula pendula*, and *Pinus sylvestris*, 49.7198 N 31.5235 E; same NR, *Carpinus betulus* forest with *Acer platanoides*, *A. campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, and *Tilia cordata*, 49.7247 N 31.5116 E. Right-Bank Grass-Meadow Steppe. *Kirovohrad Region*. Kropyvnytskyi District, *Acer platanoides*-*Fraxinus excelsior*-*Quercus robur* forest, 48.7423 N 32.5780 E. Right-Bank Grass Steppe. *Odesa Region*. Izmail District, salt grassland, 45.6736 N 29.8770 E; salt grassland, 45.6699 N 29.8629 E. Roztochchya Forests. *Lviv Region*. Yavoriv District, Yavoriv NNP, *Fagus sylvatica* forest, 49.9945 N 23.6458 E. Transcarpathia. *Zakarpattia Region*. Mukachevo District, Zacharovanyi Krai NNP, *Fagus sylvatica* forest with *Acer pseudo-platanus*, 48.4505 N 23.0853 E. Volyn Forest-Steppe. *Volyn Region*. Lutsk District, *Carpinus betulus* forest with *Quercus*, 50.7398 N 25.5755 E; Vorotniv Zakaznyk, *Carpinus betulus* forest with *Quercus*, 50.7176 N 25.5605 E; same Zakaznyk, *Carpinus betulus* forest with *Quercus*, *Pinus sylvestris*, and *Betula*, 50.7282 N 25.5480 E. Western Forest-Steppe. *Khmelnyskyi Region*. Kamianets-Podilskyi District, *Carpinus betulus* forest with *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, and *Acer platanoides*, 48.7989 N 26.6395 E; *Carpinus betulus* forest with *Quercus*, *Acer platanoides*, and *A. pseudoplatanus*, 48.7880 N 26.6466 E. *Ternopil Region*. Chortkiv District, vicinities of Ustechko village, *Carpinus* forest with *Quercus*, 48.7861 N 25.5809 E; to the south from Shutromyntsi village, *Quercus petraea* forest with *Carpinus*, 48.8263 N 25.5060 E; Medobory NR, *Carpinus* forest with *Betula*, *Picea* and *Prunus* subg. *Cerasus*, 49.3255 N 26.1370 E. *Vinnytsia Region*. Khmilnyk District, *Carpinus betulus* and *Quercus robur* forest with *Fraxinus excelsior* and *Acer platanoides*, 49.4720 N 28.0239 E. Western Polissia. *Rivne Region*. Sarny District, *Quercus robur*-*Carpinus betulus* forest with *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, and *Corylus avellana*, 51.5708 N 26.4653 E; *Pinus sylvestris* forest with *Quercus robur*, *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, and *Frangula alnus*, 51.5773 N 26.4627 E; *Quercus robur* forest with *Pinus sylvestris*, *Frangula alnus*,

Betula pendula, and *Sorbus aucuparia*, 51.5688 N 26.4383 E. *Volyn Region*. Lutsk District, Tsumanska Pushcha NNP, *Alnus glutinosa* forest with *Betula*, *Carpinus betulus*, and *Populus tremula*, 50.9106 N 25.8818 E; same NNP, *Picea abies* forest with *Corylus avellana*, 50.9097 N 25.8778 E; same NNP, *Betula* forest with *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, and *Sorbus aucuparia*, 50.9109 N 25.8862 E; same NNP, *Pinus sylvestris* and *Carpinus betulus*, 50.9119 N 25.8924 E.

Worldwide distribution (Park et al., 2014; De Lange et al., 2021, 2023; GBIF.org, 2026–onward; PlutoF, 2026). Africa: Democratic Republic of Congo. Asia: Bhutan, China, India, Japan, Laos, South Korea, Thailand, Vietnam. Europe: Austria, Belarus, Belgium, Bosnia and Herzegovina, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Hungary, Ireland, Italy, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Norway, Poland, Portugal, Romania, RF, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, the Netherlands, Ukraine, United Kingdom. North America: Canada, Costa Rica, Mexico, USA. Oceania: Australia.

Discussion

Our screening of the studied herbarium specimens using routine DNA barcoding, followed by their morphological examination under the light microscope, yielded two new for Ukraine species of *Russula* subg. *Compactae*. In contrast, soil metabarcoding, while providing useful information on the regional biodiversity, did not add new data on the taxonomic richness of the studied fungi (except for the enigmatic *R. aff. acrifolia* – OTU1053). However, the latter approach allowed us to update the distribution of taxa of the subgenus within Ukraine – a significant portion of the Central European mixed forests ecoregion (Cis-Carpathian Forests, Lesser Polissia, Western Ukrainian Forests regions) – and to confirm some historical data (records of *R. densifolia* in Ukraine or *R. nigricans* in the Pontic Steppe ecoregion). A major limitation of metabarcoding, as shown in this study, is the lack of physical specimens, precluding future independent verification of interesting findings, such as OTU1053 (*R. aff. acrifolia*) and OTU8086 (the second OTU for *R. nigricans*), to exclude potential sequencing errors.

All historical data (including *Russula adusta* and *R. nigricans*), which cannot be confirmed by DNA barcodes and/or morphological data, should

be interpreted with caution as old keys can lead to misidentification (De Lange et al., 2023). This applies *inter alia* to the specimens collected by M. Zerova and G. Rozhenko, since these were treated with naphthalene, which is likely the reason for the failure to retrieve DNA from these specimens in our research. Nevertheless, to preserve historical records, we decided to include all available species diversity data in our evaluation, despite the lack of DNA sequences for some representatives of *Russula* subg. *Compactae*.

Ecological information for the Ukrainian records of taxa of *Russula* subg. *Compactae* mostly aligns with the available literature data (De Lange et al., 2021, 2023). However, *Russula acrifolia* and *R. anthracina* were recorded from *Carpinus* forests, while *Carpinus* has not yet been reported as a host for either of these species. This could be due to insufficient locality data, or else the fungus-host interactions require further studies. Some specimens of *R. nigricans* were also reported from *Carpinus* forests (including the sequenced specimen KW-M72208), but it is currently unknown whether they can form ectomycorrhiza. Moreover, the reports of *R. adusta* from the Mountain Crimea and Right-Bank Forest-Steppe regions, as well as the collection points for half of the soil samples with OTU124 (Table S1), did not mention any coniferous trees. To interpret and analyze these results, sequencing data of some additional root tips is needed. Among the studied areas, the Mountain Crimea region, which is a part of the Crimean Submediterranean forest complex ecoregion, features a highly specific biota (the ecoregion includes only a part of the Crimean Peninsula and the Greater Caucasus) and may harbor new information about hosts for this species. However, this region currently cannot be studied due to the Russian occupation. Some historical specimens of *R. albonigra* were reportedly collected in forests with *Quercus* and *Pinus* (Table S1) which also does not fully correspond to the present data (De Lange et al., 2021).

According to the recent and historical data, *Russula adusta* and *R. nigricans* are widespread in

Ukraine and are likely to be found in all or almost all regions of the *Flora of fungi of Ukraine*. On the contrary, *R. albonigra* and *R. densifolia* seem to have narrower distribution patterns, and their ranges are presumably limited to the western part of Ukraine; however, *R. albonigra* was also reported from the Crimean Peninsula. Further molecular and field-based studies on the distribution of *R. acrifolia*, *R. aff. acrifolia*, and *R. anthracina* are required before proposing any hypotheses about their distribution in Ukraine.

Acknowledgements

Authors are sincerely grateful to all colleagues involved in metabarcoding studies of Ukrainian soils (Prylutskyi et al., unpublished) for providing the data and to all members of the Facebook citizen science community *Fungi of Ukraine* ("Триби України", <https://www.facebook.com/groups/1054204501266549/>) for documenting the fungal diversity in Ukraine. Special thanks are due to Dr. Tetiana Mykhailiuk for organizing the molecular laboratory in M.G. Kholodny Institute of Botany and for providing assistance with molecular aspects of this study. We also thank two anonymous reviewers for their time, efforts, and valuable feedback on this article.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

This article includes Supplementary Material (Table S1) available as: [ukrbotj83-04-304-S1.xlsx](#) (44 KB).

ETHICS DECLARATION

The authors declare that there is no conflict of interest.

ORCID

M.I. Fomenko  <https://orcid.org/0000-0002-5095-7252>
 O.V. Prylutskyi  <https://orcid.org/0000-0001-5730-517X>
 O.Yu. Akulov  <https://orcid.org/0000-0002-8191-3957>
 A.S. Zabolotnia  <https://orcid.org/0009-0003-9392-5482>
 M.P. Prydiuk  <https://orcid.org/0000-0001-5083-014X>

REFERENCES

- Abarenkov K., Nilsson R.H., Larsson K.-H., Taylor A.F.S., May T.W., Frøslev T.G., Pawlowska J., Lindahl B., Pöldmaa K., Truong C., Vu D., Hosoya T., Niskanen T., Piirmann T., Ivanov F., Zirk A., Peterson M., Cheeke T.E., Ishigami Y., Jansson A.T., Jeppesen T.S., Kristiansson E., Mikryukov V., Miller J.T., Oono R., Ossandon F.J., Paupério J., Saar I., Schigel D., Suija A., Tedersoo L., Kõljalg U. 2024. The UNITE database for molecular identification and taxonomic communica-

- tion of fungi and other eukaryotes: Sequences, taxa and classifications reconsidered. *Nucleic Acids Research*, 52: D791–D797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkad1039>
- Abarenkov K., Tedersoo L., Nilsson R.H., Vellak K., Saar I., Veldre V., Parmasto E., Prous M., Aan A., Ots M., Kurina O., Ostonen I., Jõgeva J., Halapuu S., Põldmaa K., Toots M., Truu J., Larsson K.H., Kõljalg U. 2010. PlutoF—a web based workbench for ecological and taxonomic research, with an online implementation for fungal ITS sequences. *Evolutionary Bioinformatics*, 6: 189–196. <https://doi.org/10.4137/EBO.S6271>
- Adamčík S., Looney B., Caboň M., Jančovičová S., Adamčíková K., Avis P.G., Barajas M., Bhatt R.P., Corrales A., Das K., Hampe F., Ghosh A., Gates G., Kälviäinen V., Khalid A.N., Kiran M., De Lange R., Lee H., Lim Y.W., Buyck B. 2019. The quest for a globally comprehensible *Russula* language. *Fungal Diversity*, 99: 369–449. <https://doi.org/10.1007/s13225-019-00437-2>
- Andrianova T.V., Hayova V.P., Heluta V.P., Dudka I.O., Isikov V.P., Kondratyuk S.Ya., Krivomaz T.I., Kuzub V.V., Minter D.W., Minter T.J., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2006. *Fungi of Ukraine* [online, version 1.00]. Available at: www.cybertruffle.org.uk/ukrafung/eng (Accessed 24 May 2026).
- Bobyak H. 1907. Supplements to mycology of Eastern Galicia. Fungi in the vicinity of Berezhany. *Zbirnyk matematychno-pryrodopysno-likarskoi sekcii Naukovoho tovarystva imeni Shevchenka*, 11: 1–41. [Бобяк Г. 1907. Причинки до микології східної Галичини. Гриби околиці Бережан. *Збірник математично-природописно-лікарської секції Наукового товариства імені Шевченка*, 11: 1–41.]
- Bazyuk-Dubey I.V. 2010. Bazydialni makromitsety Yavorivs'koho natsionalnoho parku. *Litopys pryrody Yavorivs'koho NNP*: 1–19. [Базюк-Дубей І.В. 2010. Базидіальні макроміцети Яворівського національного природного парку. *Літопис Природи Яворівського НПП*: 1–19.]
- Buyck B., Zoller S., Hofstetter V. 2018. Walking the thin line... ten years later: the dilemma of above- versus below-ground features to support phylogenies in the *Russulaceae* (Basidiomycota). *Fungal Diversity*, 89: 267–292. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0397-5>
- CEObs.org. 2023–onward. *Mapping Ukraine's ecologically important areas*. Available at: <https://ceobs.org/mapping-ukraines-ecologically-important-areas/> (Accessed 20 June 2026).
- Das K., Ghosh A., Buyck B., Hembrom M.E. 2020. Two new species of *Russula* subgenus *Compactae* from Indian Himalaya based on morphology and molecular phylogenetic inferences. *Nordic Journal of Botany*, 38(11): 1–11. <https://doi.org/10.1111/njb.02962>
- De Lange R., Adamčík S., Adamčíkova K., Asselman P., Borovička J., Delgat L., Hampe F., Verbeken A. 2021. Enlightening the black and white: species delimitation and UNITE species hypothesis testing in the *Russula albonigra* species complex. *IMA Fungus*, 12(1): 1–31. <https://doi.org/10.1186/s43008-021-00064-0>
- De Lange R., Kleine J., Hampe F., Asselman P., Manz C., De Crop E., Delgat L., Adamčík S., Verbeken A. 2023. Stop black and white thinking: *Russula* subgenus *Compactae* (*Russulaceae*, *Russulales*) in Europe revised. *Persoonia*, 51: 152–193. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2023.51.04>
- Dudka I.O., Heluta V.P., Andrianova T.V., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Prydiuk M.P., Holubtsova Yu.I., Kryvomaz T.I., Dzhan V.V., Leontyev D.V., Akulov O.Yu., Syvokon O.V. 2009a. *Fungi of reserves and national nature parks of the Left-Bank of Ukraine*. Vol. 2. Kyiv: Aristey, 428 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Кривомаз Т.І., Джаган В.В., Леонтьєв Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. 2009а. *Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України*. Т. 2. Київ: Арістей, 428 с.]
- Dudka I.O., Heluta V.P., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya., Akulov O.Yu., Hayova V.P., Zyкова M.O., Andrianova T.V., Dzhan V.V., Shcherbakova Yu.V. 2019. *Fungi of reserves and national nature parks of the Ukrainian Carpathians*. Kyiv: Naukova Dumka, 215 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*. Київ: Наукова думка, 215 с.]
- Dudka I.O., Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Andrianova T.V., Hayova V.P., Prydiuk M.P., Dzhan V.V., Isikov V.P. 2004. *Fungi of natural zones of Crimea*. Kyiv: Fitosociocentr, 452 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Придюк М.П., Джаган В.В., Ісіков В.П. 2004. *Гриби природних зон Криму*. Київ: Фітосоціоцентр, 452 с.]
- Dudka I.O., Prydiuk M.P., Holubtsova Yu.I., Andrianova T.V., Karpenko K.K. 2009b. *Fungi and fungi-like organisms of the Desniansko-Starohutskiyi National Nature Park*. Sumy: Universytetska knyha, 223 pp. [Дудка І.О., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Андріанова Т.В., Карпенко К.К. 2009б. *Гриби та грибоподібні організми Національного природного парку "Деснянсько-Старогутський"*. Суми: Університетська книга, 223 с.]
- Dzhan V.V., Prudenko M.M., Heluta V.P. 2008. *Fungi of the Kaniv Nature Reserve*. Kyiv: Kyivskiy universytet, 271 pp. [Джаган В.В., Пруденко М.М., Гелюта В.П. 2008. *Гриби Канівського природного заповідника*. Київ: Київський університет, 271 с.]
- 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>
- Fokshei S.I., Derzhipilskiy L.M. 2018. Autumnal fungal diversity of Holytsia parcel (Hutsulschchyna National Nature Park). *Biosphere Reserve Askania Nova Reports*, 20: 5–14. [Фокшей С.І., Держипільський Л.М. 2018. Осінній аспект

- мікобіоти урочища "Голиця" (Національний природний парк "Гуцульщина"). *Вісник Біосферного Заповідника Асканія-Нова*, 20: 5–14.]
- Fokshei S.I., Derzhipilskiy L.M. 2021. New mycological records from Hutsulshchyna NNP. *Biological Systems*, 13(2): 191–197. [Фокшей С.І., Держипільський Л.М. 2021. Нові мікологічні знахідки на території НПП "Гуцульщина". *Біологічні Системи*, 13(2): 191–197.]
- Fokshei S.I., Heluta V.P. 2024. Rare in Ukraine and new for the Ukrainian Carpathians species of macrofungi recorded in the Kamenystyi protected area (Hutsulshchyna National Nature Park). *Ukrainian Botanical Journal*, 81(5): 355–365. [Фокшей С.І., Гелюта В.П. 2024. Рідкісні в Україні та нові для Українських Карпат види макроміцетів, зареєстровані на території заповідного урочища Каменистий (Національний природний парк "Гуцульщина"). *Український ботанічний журнал*, 81(5): 355–365.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.05.355>
- Fokshei S.I., Pohribnyi O.O. 2025. Species diversity of mycobiota in a natural community of forest beech and small periwinkle (Hutsulshchyna National Nature Park). *Ekologichni Nauky. Naukovo-Praktychnyi Journal*, 5(62): 231–237. [Фокшей С.І., Погрибний О.О. 2025. Видове різноманіття мікобіоти в природному угрупованні бука лісового та барвінку малого (Національний природний парк "Гуцульщина"). *Екологічні науки. Науково-практичний журнал*, 5(62): 231–237.]
- Fries E.M. 1836–1838. *Epicrisis Systematis mycologici, seu synopsis Hymenomycetum*. Upsaliae: Typographia Academica, xiv + 610 pp. Available at: <https://mdz-nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bvb:12-bsb10301530-0>
- Gabriel J., Grodzynska G.A., Nebesnyi V.B., Landin V.P. 2023. Radioactive contamination of mushrooms from Polis'ke Forest-ry (Kyiv Region, Ukraine) long after the Chornobyl accident. *Czech Mycology*, 75(2): 117–137. <https://doi.org/10.33585/cmy.75202>
- Ganzha R.V. 1960a. Data on the ecology and flora of pileate fungi of the Vorskla River flood lands in Poltava Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 17(2): 102–106. [Ганжа Р.В. 1960а. Матеріали до екології та флори шапинкових грибів заплавних частин долини р. Ворскли на Полтавщині. *Український ботанічний журнал*, 17(2): 102–106.]
- Ganzha R.V. 1960b. Fungi of the order Agaricales from the Transvorskian pine-oak woods. *Ukrainian Botanical Journal*, 17(5): 72–84. [Ганжа Р.В. 1960b. Гриби порядку Agaricales Заворсклянських суборів. *Український ботанічний журнал*, 17(5): 72–84.]
- Ganzha R.V. 1970. Data on mycoflora and ecology of higher basidiomycetes in the forest strips of the Poltava Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 27(5): 582–586. [Ганжа Р.В. 1970. Матеріали до мікології та екології вищих базидіоміцетів у лісосурах Полтавщини. *Український ботанічний журнал*, 27(5): 582–586.]
- Gardes M., Bruns T.D. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2: 113–118. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1993.tb00005.x>
- GBIF.org. 2026–onward. *Russula acrifolia*, *R. adusta*, *R. albonigra*, *R. anthracina*, *R. densifolia*, *R. nigricans*. GBIF Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.utdr65> (Accessed 24 May 2026).
- Girzhyska Z. 1929. Materials on the mycoflora of Ukraine. *Visnyk Kyivskoho botanichnoho sadu*, 9: 92–101. [Гіжицька З. 1929. Матеріали до мікофлори України. *Вісник Київського ботанічного саду*, 9: 92–101.]
- Grodzynska G.A., Nebesnyi V.B., Teslenko I.K. 2025. Contamination of wild mushrooms with ¹³⁷Cs after the Chernobyl nuclear power plant catastrophe in Vyshhorod District of Kyiv Region of Ukraine. *Environmental & Socio-economic Studies*, 13(1): 63–79. <https://doi.org/10.2478/enviro-2025-0006>
- Heluta V.P. 2023. A critical revision of the powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*, *Ascomycota*) of Ukraine: *Erysiphe* sect. *Microsphaera*. *Ukrainian Botanical Journal*, 80 (3): 199–250. [Гелюта В.П. 2023. Критичний перегляд видового складу борошнисторосяних грибів (*Erysiphaceae*, *Ascomycota*) України: *Erysiphe* sect. *Microsphaera*. *Український ботанічний журнал*, 80(3): 199–250.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.199>
- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Malanyuk V.B., Slobodyan O.M. 2011. Fungi of Gorgany Nature Reserve. *Pryroda Zakhidnoho Polissya ta prylehlykh terytoriy*, 8: 88–108. [Гелюта В.П., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Маланюк В.Б., Слободян О.М. 2011. Гриби Природного заповідника "Горгани". *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*, 8: 88–108.]
- Hleb R., Heluta V., Vysotska O., Bezsmertna O., Merlenko N., Gerasymchuk G., Derkach V., Babytskiy A. 2023. Fungi and fungus-like organisms of the Kivertsi National Nature Park "Tsumanska Pushcha". *Plant Introduction*, 97/98: 3–17. <https://doi.org/10.46341/PI2022014>
- Horova T.L. 1979. Macromycetes of the beech forests of the Ukrainian Carpathians. *Ukrainian Botanical Journal*, 36(5): 431–437. [Горова Т.Л. 1979. Макроміцети букових лісів Українських Карпат. *Український ботанічний журнал*, 36(5): 431–437.]
- Kato H., Rozewicki J., Yamada K.D. 2019. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, 20(4): 1160–1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
- Knudsen H., Vesterholt J. 2008. *Funga Nordica: agaricoid, boletoid and cyphelloid genera*. Copenhagen: Nordsvamp, 1085 pp.
- Kozlov A.M., Darriba D., Flouri T., Morel B., Stamatakis A. 2019. RAXML-NG: a fast, scalable and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. *Bioinformatics*, 35(21): 4453–4455. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz305>
- Kozłowska M., Heluta V.P., Mulenko W., Bazyuk-Dubey I.V. 2015. *Fungi of the Roztocze region (Poland and Ukraine). Part I. A checklist of larger Basidiomycota*. Lublin: Towarzystwo Wydawnictw Naukowych "Libropolis", 192 pp.

- Kumar S., Stecher G., Suleski M., Sanderford M., Sharma S., Tamura K. 2024. MEGA12: Molecular evolutionary genetic analysis version 12 for adaptive and green computing. *Molecular Biology and Evolution*, 41: 1–9. <https://doi.org/10.1093/molbev/msae263>
- Lecocq T., Vereecken N.J., Michez D., Dellicour S., Lhomme P., Valterova I., Rasplus J.-Y., Rasmont P. 2013. Patterns of genetic and reproductive traits differentiation in mainland vs. Corsican populations of bumblebees. *PLoS ONE*, 8(6): 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065642>
- Lesiv M., Shvidenko A., Schepaschenko D., See L., Fritz S. 2019. A spatial assessment of the forest carbon budget for Ukraine. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 24(6): 985–1006. <https://doi.org/10.1007/s11027-018-9795-y>
- Leshchenko Y., Prylutskyi O., Yatsiuk I. 2025. Distribution and ecology of genus *Sarcoscypha* in Ukraine: what can we learn from citizen science, morphology, barcoding, and eDNA? *Czech Mycology*, 77(2): 193–211. <https://doi.org/10.33585/cmy.77206>
- Letunic I., Bork P. 2024. Interactive Tree of Life (iTOL) v6: recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool. *Nucleic Acids Research*, 52: 78–82. <https://doi.org/10.1093/nar/gkac268>
- Looney B.P., Meidl P., Piatek M.J., Miettinen O., Martin F.M., Matheny P.B., Labbé J.L. 2018. *Russulaceae*: a new genomic dataset to study ecosystem function and evolutionary diversification of ectomycorrhizal fungi with their tree associates. *New Phytologist*, 218: 54–65. <https://doi.org/10.1111/nph.15001>
- Makarenko Y.M. 2019. Fungi of the orders *Agaricales*, *Boletales*, and *Russulales* in the Psel River basin. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(3): 211–219. [Макаренко Я.М. 2019. Гриби порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* басейну річки Псел. *Український ботанічний журнал*, 76(3): 211–219.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.03.211>
- Malanyuk V.B. 2012. Additions to the preliminary list of fungi of Gorgany Nature Reserve. *Nature Reserves in Ukraine*, 18(1–2): 37–41. [Маланюк В.Б. 2012. Доповнення до попереднього списку грибів Природного заповідника "Горгани". *Заповідна справа в Україні*, 18(1–2): 37–41.]
- Malanyuk V. B. 2014. Agaricoid and boletoid basidiomycetes of deciduous forest communities in Halych National Nature Park. *Pryroda Zakhidnoho Polissia ta prylyehlykh terytorii*, 11: 171–176. [Маланюк В.Б. 2014. Агарикоїдні та болетоїдні базидіоміцети широколистяних лісових угруповань Галицького національного природного парку. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*, 11: 171–176.]
- Niroda T.M. 2017. Macromycetes of Synevyr NNP and their biological significance. *Nature of the Carpathians: Annual scientific journal of CBR and the Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine*, 1: 42–46. [Нірода Т.М. 2017. Макроміцети НПП "Синевир" та їх біологічне значення. *Природа Карпат Науковий щорічник Карпатського біосферного заповідника та Інституту Екології Карпат НАН України*, 1:42–46.]
- Oberwinkler F. 2012. Evolutionary trends in Basidiomycota. *Staphia*, 96: 45–104.
- OneEarth.org. 2026-onward. *One Earth bioregions framework. Western Eurasia realm*. Available at: <https://www.oneearth.org/realms/western-eurasia/> (Accessed 20 June 2026).
- Özkurt E., Fritscher J., Soranzo N., Ng D.Y.K., Davey R.P., Bahram M., Hildebrand F. 2022. LotuS2: an ultrafast and highly accurate tool for amplicon sequencing analysis. *Microbiome* 10(176): 1–14. <https://doi.org/10.1186/s40168-022-01365-1>
- Park M.S., Lee H., Oh S.-Y., Jung P.E., Seok S.J., Fong J.J., Lim Y.W. 2014. Species delimitation of three species within the *Russula* subgenus *Compacta* in Korea: *R. eccentrica*, *R. nigricans*, and *R. subnigricans*. *Journal of Microbiology*, 52(8): 631–638. <https://doi.org/10.1007/s12275-014-4168-z>
- Pilát A. 1940. Hymenomycetes Carpatorum orientaliu. *Acta Botanica Musei Nationalis Pragae*, Vol. II B: 37–80.
- PlutoF. 2026-onward. *PlutoF*. Facilitated by University of Tartu. Available at: <https://plutof.ut.ee> (Accessed 02 July 2026).
- Prorochyuk V.V., Stefurak Yu.P., Brusak V.P., Derzhipilskiy L.M. 2013. *Hutsulshchyna National Nature Park*. Lviv-Kosiv: NVF "Karty i Atlasy", 408 pp. [Пророчук В.В., Стефурак Ю.П., Брусак В.П., Дерзжипільський Л.М. 2013. *Національний природний парк "Гуцульщина"*. Львів-Косів: НВФ "Карті і Атласи", 408 с.]
- Prylutskyi O. 2024. Phytogeographic regions of Ukraine according to the "*Flora Fungorum Ucrainicae*" (Version 2) [Data set]. *Zenodo*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.14453297>
- Prylutskyi O.V., Akulov O.Yu., Leontyev D.V., Ordynets A.V., Yatsiuk I.I., Usichenko A.S., Savchenko A.O. 2017. Fungi and fungus-like organisms of Homilsha Forests National Park, Ukraine. *Mycotaxon*, 132(3): 1–56.
- Ramshaj Q., Karadelev M. 2025. New records and ecological insights on *Russula* (*Russulaceae*, *Russulales*) species in Kosovo. *Acta Biologica Slovenica*, 68(3): 76–90. <https://doi.org/10.14720/abs.68.3.22539>
- Romagnesi H. 1967. *Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord*. Paris: Bordas, 1001 pp.
- Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3): 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Sarkina I.S. 2001. *Annotated list of macromycetes of Crimea*. Yalta: PC "Odillia", 26 pp. [Саркина И.С. 2001. *Аннотированный каталог макромицетов Крыма*. Ялта: ПК "Одиллия", 26 с.]
- Sarkina I.S. 2020. Macromycetes of beech forests of Mountain Crimea. *Ekosistemy*, 24: 5–26. [Саркина И.С. 2020. Макроміцети букових лесов Горного Крыма. *Екосистеми*, 24: 5–26.]
- Sarnari M. 1998. *Monografia illustrata del Genere Russula in Europa – Tomo Prima*. Trenta: Associazione Micologica Bresadola, 799 pp.

- UkrBIN. 2026–onward. *UkrBIN, Database on biodiversity information*. Available at: <https://www.ukrbn.com> (Accessed 24 May 2026).
- Wasser S.P. 1974. Pileate fungi (orders *Boletales*, *Agaricales* and *Russulales*) of natural forests in the Steppe zone of Ukraine. II. Fungi of long- and short-flooded forests. *Ukrainian Botanical Journal*, 31(4): 440–445. [Васер С.П. 1974. Шпинкові гриби (пор. *Boletales*, *Agaricales* і *Russulales*) природних лісів Степової зони України. II. Гриби тривало- та нетривалозаливних лісів. *Український ботанічний журнал*, 31(4): 440–445.]
- Wasser S.P., Soldatova I.M. 1977. *Higher basidiomycetes of the Steppe zone of Ukraine*. Kyiv: Naukova dumka, 355 pp. [Васер С.П., Солдатова І.М. 1977. *Высшие базидиомицеты Степной зоны Украины*. Киев: Наукова Думка, 355 с.]
- White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA Genes for phylogenetics. In: *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*. Eds. M. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, T.J. White. San Diego: Academic Press, pp. 315–322.
- Xie X.-C., Buyc B., Song Y. 2023. Species of *Russula* subgenera *Archaeae*, *Compactae* and *Brevipedum* (*Russulaceae*, *Basidiomycota*) from Dinghushan Biosphere Reserve. *European Journal of Taxonomy*, 864: 28–63. <https://doi.org/10.5852/ejt.2023.864.2085>
- Zerova M.Ya. 1959. New and little-known species of agaricoid fungi in the Ukrainian SSR. *Ukrainian Botanical Journal*, 16(6): 75–82. [Зерова М.Я. 1959. Нові та маловідомі види агарикових грибів в Українській РСР. *Український ботанічний журнал*, 16(6): 75–82.]
- Zerova M.Ya. 1962. Notes on the flora of agaricoid fungi of Crimea. *Ukrainian Botanical Journal*, 19: 94–101. [Зерова М.Я. 1962. До флори агарикових грибів Криму. *Український ботанічний журнал*, 19: 94–101.]
- Zerova M.Ya., Sosin P.Ye., Rozhenko H.L. 1979. *Handbook of fungi of Ukraine*: Vol.5. *Basidiomycetes*. Book 2. *Boletales*, *Strobilomycetales*, *Tricholomatales*, *Entolomatales*, *Russulares*, *Agaricales*, *Gasteromycetes*. Kyiv: Naukova Dumka, 566 pp. [Зерова М.Я., Сосін П.Є., Роженко Г.Л. 1979. *Визначник грибів України*. Том 5: *Базидіомицети*. Книга 2: *Болетальні*, *Стробіломицетальні*, *Трихоломатальні*, *Ентоломатальні*, *Русуляльні*, *Агарикальні*, *Гастеромицети*. Київ: Наукова думка, 566 с.]

Різноманітність підроду *Compactae* роду *Russula* (*Russulales*, *Basidiomycota*) в Україні

М.І. ФОМЕНКО ¹, О.В. ПРИЛУЦЬКИЙ ², О.Ю. АКУЛОВ ³,
А.С. ЗАБОЛОТНЯ ⁴, Є.А. РУДЕНКО ⁵, С.М. ОРІНЕНКО ⁵, М.П. ПРИДЮК ¹

¹ Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

² Біосферний заповідник "Асканія-Нова" ім. Ф.Е. Фальц-Фейна Національної академії
аграрних наук України, вул. Метрологічна 12, Київ 03143, Україна

³ Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна,
майдан Свободи 4, Харків 61022, Україна

⁴ Контінентал Фармерз Груп, вул. Винниченка 8, Тернопіль 46015, Україна

⁵ Фейсбук-спільнота "Гриби України", Україна

Реферат. Стаття містить перший за 50 останніх років загальний огляд видової різноманітності підроду *Compactae* роду *Russula* України. У дослідженні застосовані як молекулярні методи (баркодинг та метабаркодинг), так і результати класичних польових зборів. Крім того, узагальнено проаналізовані дані літератури та матеріали гербаріїв. Як наслідок, в Україні виявлено шість видів вказаного підроду, включно з двома новими для країни видами (*R. acrifolia* та *R. anthracina*), для яких наведені повні діагнози та оригінальні рисунки мікроструктур. Для всіх шести видів узагальнено дані щодо їхнього розповсюдження в Україні та світі.

Ключові слова: біорізноманіття, виділення ДНК, гриби, нові знахідки, підрід *Compactae*



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.324>

RESEARCH ARTICLE

Primary alarm signaling by ABA, SA, IAA, and gibberellins in winter rye (*Secale cereale*, *Poaceae*) during heat and chill exposure

Valentyna A. VASYUK * , Lesya V. VOYTENKO ,
Mykola M. SHCHERBATIUK , Iryna V. KOSAKIVSKA 

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

* Author for correspondence: vasyuk@ukr.net

Abstract. The effects of short-term exposure to high (+40 °C, 2 h) and low positive temperature (+4 °C, 2 h) on hormonal homeostasis were analyzed in 14-day-old stressed and 21-day-old recovered plants of winter rye. A characteristic feature of the response to temperature stress was a rapid increase in abscisic acid (ABA) and salicylic acid (SA) levels—more pronounced after heat stress, particularly in the shoots. After both treatments, 14-day-old rye shoots showed an increase in gibberellins (GA_3+GA_4) and a decrease in indole-3-acetic acid (IAA) content. In the roots, chilling caused a slight reduction in SA, gibberellins, and IAA levels. In 21-day-old plants recovered after heat exposure, the levels of ABA and SA decreased in both organs, except for SA in the roots. Both ABA and SA accumulated mainly in the shoots, SA in the roots also increased and surpassed that in the shoots, IAA content remained lower than in the control. After chilling, the total gibberellin content in recovered plants decreased, whereas after heat stress it remained at control levels. In 21-day-old rye plants, GA_4 dominated after heat exposure, while GA_3 prevailed after chilling. These results reveal distinct organ-specific patterns in the reorganization of hormonal homeostasis during rapid adaptation to temperature stress.

Keywords: phytohormones, recovery, *Secale cereale*, temperature stresses

Introduction

Research on the impact of climate change on cereal productivity is one of the key priorities of modern biological science. Growing attention to this issue stems from the increasing intensity and frequency of climatic anomalies observed in recent years, including extreme temperature fluctuations, irregular precipitation, and other weather extremes

(Ummenhofer, Meehl, 2017). Climate change triggers a range of biotic and abiotic stresses that influence the growth, development, and productivity of cereal crops (Raza et al., 2019; Kumar et al., 2025). Abnormally high or low temperatures adversely affect seed germination, seedling growth, photosynthesis, respiration, and nutrient uptake, accelerate senescence, and lead to yield reduction and grain quality deterioration (Liu et al., 2019; Hassan et al.,

ARTICLE HISTORY. Submitted 02 December 2026. Revised 18 August 2026. Published 31 August 2026

CITATION. Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Kosakivska I.V. 2026. Primary alarm signaling by ABA, SA, IAA, and gibberellins in winter rye (*Secale cereale*, *Poaceae*) during heat and chill exposure. *Ukrainian Botanical Journal*, 83(4): 324–334. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.324>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2026

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2026

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

2021; Lal et al., 2022). Plants perceive environmental stressors and transmit these signals through cellular signaling pathways, inducing changes in gene expression and adjustments in metabolism and development (Zhang et al., 2020; Shrestha et al., 2022; Yu et al., 2025). To adapt to unfavorable conditions, plants have evolved specialized mechanisms for perceiving and processing stress signals, with phytohormones playing a central regulatory role (Verma et al., 2016). Phytohormones are signaling biomolecules of diverse chemical nature and physicochemical properties that function in nanomolar concentrations and regulate most physiological and metabolic processes throughout the plant life cycle—from seed germination to senescence. They are critical for integrating environmental signals into plant developmental programs, detecting stress factors, and incorporating these signals into endogenous regulatory networks that enable adaptation. The perception and transduction of stress signals leading to the activation of adaptive responses represent key steps in plant stress resistance (Panozzo et al., 2025). Therefore, determining the content and localization of phytohormones is crucial for understanding and potentially managing growth, development, and stress resistance (El Sabagh et al., 2022; Kosakivska et al., 2024).

At the early stages of plant response to temperature stress, growth inhibition is commonly associated with the suppression of gibberellin, auxin, and cytokinin biosynthesis—hormones that promote cell proliferation and elongation. This shift allows cereals to effectively redistribute energy and resources toward the synthesis of protective molecules, activation of antioxidant systems, and restructuring of cellular membranes (Rahman, 2013; Vanková et al., 2014; Wu et al., 2016). Specific hormonal alterations occur in different organs of cereal plants, forming a key component of their adaptive strategy to temperature stress (Jha et al., 2022; Raza et al., 2023). In some cases, strong correlations have been identified between hormone concentrations and the ability of plants to withstand unfavorable temperatures (Li et al., 2021; Raza et al., 2023). Changes in the content and distribution of abscisic acid can significantly affect the sensitivity of cereals to adverse environmental conditions by accelerating aging, reducing pollen fertility, and inducing seed dormancy (Gietler et al., 2020). Abscisic acid (ABA) enhances the resistance of wheat and maize to heat stress by regulating stomatal closure,

stimulating root growth, and increasing the activity of antioxidant enzymes (Tao et al., 2022). In young rice panicles exposed to high temperatures, a decrease in the levels of active cytokinins, gibberellins, and indole-3-acetic acid (IAA), together with an increase in ABA and bound cytokinins, has been observed (Wu et al., 2016). The hormonal response of wheat varies depending on the duration and intensity of cold exposure. During the initial alarm phase (1 day), a rapid increase in ABA levels is accompanied by a decrease in active cytokinins and auxins and enhanced gibberellin deactivation. After 3–7 days of cold stress, ABA levels begin to decline, while levels of cytokinins, auxins, gibberellins, and salicylic acid (SA) increase. Prolonged exposure (21 days) leads to the establishment of a resistance phase (Kosová et al., 2012). Cluster analysis of wheat genotypes revealed that cold treatment induces the expression of genes involved in ABA and cytokinin metabolism, resulting in phytohormone accumulation (Kalapos et al., 2017). Hormonal interactions trigger corresponding physiological and morphological responses that enable plants to adapt to external stressors (Shi et al., 2015; Jha et al., 2022; Raza et al., 2023). The relationship between IAA and ABA has been explored in rice lines overexpressing the *OsGH3-2* gene, which encodes an enzyme responsible for conjugating IAA with amino acids. A reduction in free IAA content was accompanied by increased ABA levels and enhanced cold tolerance (Du et al., 2012). The formation of an auxin gradient through intracellular transport represents a key regulatory mechanism influencing plant growth, development, and yield under fluctuating temperatures (Rahman, 2013). Investigating the interactions among temperature stress responses, growth regulation, and hormonal signaling is therefore essential for understanding how cereals optimize development and yield under both high and low temperature conditions (Bidabadi, Abdel Latef, 2022).

Winter rye (*Secale cereale* L.) is an important cereal crop that ranks first among cereals cultivated in regions where wheat production is difficult or impossible (Bushuk, 2001). It is the most cold-tolerant of the cereal crops and less demanding of soil fertility and moisture than wheat. Unlike many other cereals, rye can be cultivated without herbicides and, in most cases, without fungicides, ensuring an environmentally friendly harvest (Arendt, Zannini, 2013). With the advancement of agriculture, the

advantages of rye—its winter hardiness, resilience, and low soil requirements—became increasingly evident (Behre, 1992).

Although the molecular mechanisms regulating temperature stress resistance in wheat, rice, barley, maize, and other cereals have been well studied, the physiological aspects of adaptive responses in rye remain comparatively underexplored. To comprehensively evaluate the physiological resilience of winter rye during early ontogenesis, a unified multi-target experimental model was established [14- and 21-day-old plants under heat stress (+40 °C, 2 h) and chilling (+4 °C, 2 h)]. Within this broader experimental framework, our previous research addressed cytokinin homeostasis and morphological growth recovery (Kosakivska et al., 2025), alongside cellular ultrastructural rearrangements (Babenko et al., 2024) and secondary metabolite dynamics under soil drought (Voytenko et al., 2025).

However, primary stress perception, stomatal dynamics, and early metabolic adjustments are governed by distinct signaling cascades operating upstream of or in coordination with cytokinin-mediated recovery mechanisms. While cytokinins predominantly control nutrient sink strength, cell division, and post-stress regeneration, the rapid alarm signaling phase is orchestrated by key stress-signaling phytohormones (ABA and SA) together with primary growth regulators (IAA and gibberellins). To prevent overcomplicating the narrative and to isolate the specific physiological functions of this early response, the present study focuses exclusively on this complementary phytohormonal panel. Therefore, the aim of the present study was to analyze the dynamics and organ-specific distribution of endogenous ABA, SA, IAA, and gibberellins (GA₃ and GA₄) in the shoots and roots of young winter rye plants during the initial alarm phase of heat stress and chilling, as well as during post-stress recovery. We hypothesized that short-term temperature stress induces rapid, highly coordinated adjustments in the ratio of stress-protective (ABA, SA) to growth-regulating (IAA, GAs) hormones, establishing a primary adaptive signaling pattern distinct from cytokinin-driven recovery mechanisms.

Materials and Methods

Plant material and experimental design. 'Boghuslavka' winter rye is a mid-season variety characterized by moderate drought, frost, and disease

resistance, and is successfully cultivated on many Ukrainian farms. For the study of phytohormone accumulation and distribution, calibrated seeds were surface-sterilized in 70% ethanol for 1–2 min, rinsed thoroughly with distilled water, then placed on moistened filter paper in cuvettes and germinated in the dark at 21 °C for 24 h. Uniformly germinated seedlings were transplanted into 2 L pots filled with calcined river sand and grown in a Vötsch growth chamber (Balingen, Germany) under the following conditions: 20 °C day/17 °C night, 190 μmol m⁻² · s⁻¹ photon flux density, 16 h photoperiod, and 65 ± 5% relative humidity. Plants were watered daily with 50 mL Knop's solution per pot. The shoots and roots of 14- and 21-day-old plants were analyzed.

Temperature stress modeling and sampling. The experimental design and plant material were identical to those described in Kosakivska et al. (2025). To simulate heat stress, 14-day-old plants were exposed to +40 °C for two hours under illumination of 190 μmol m⁻² · s⁻¹. To simulate chill stress, 14-day-old plants were exposed to +4 °C for two hours under the same light conditions. For recovery, the plants were returned to controlled growth conditions and cultivated until day 21.

Extraction and analysis of phytohormones. Shoot and root samples (2 g each) were frozen in liquid nitrogen, ground to a homogeneous powder, and extracted with 10 mL of a methanol: distilled water: formic acid solution (15:4:1, v/v/v). Extraction was carried out for 24 hours at +4 °C in the dark. The extracts were centrifuged at 15,000 rpm for 30 minutes at 0 °C and evaporated under vacuum at +40 °C to a final aqueous volume of 5 mL. For further purification from lipophilic compounds, proteins, and pigments, a C18 Sep-Pak Plus cartridge (Waters, USA) was used. Phytohormones were sorbed using an Oasis MCX cartridge (6 cc/150 mg, Waters, USA). IAA, ABA, SA, and gibberellins (GA₃ and GA₄) were eluted with 100% methanol (acid fraction) according to the method described by Kosakivska et al. (2020). Phytohormones were quantified by high-performance liquid chromatography (HPLC) using an Agilent 1200 LC/MS system (USA) equipped with a G1315B diode array detector and an Agilent G6120A single quadrupole mass spectrometer. Chromatographic separation was performed on an Agilent ZORBAX Eclipse Plus C18 column (4.6 × 250 mm, 5 μm). For quantitative determination of SA, an Agilent

ZORBAX Eclipse Plus C18 SS column (3.0 × 150 mm, 3.5 μm) was used. Unlabeled standards of IAA, ABA, SA, GA₃, and GA₄ (Sigma-Aldrich, USA) were used to construct calibration curves. Detection was carried out in combined electrospray and chemical ionization modes at atmospheric pressure with negative ion polarity. Data acquisition and quantification were performed using Agilent OpenLAB CDS ChemStation Edition (rev. C.01.09).

Statistical analysis. Experiments were conducted in three biological replicates, each performed independently three times. Data were plotted using Microsoft Excel (Redmond, USA). Statistical analysis was carried out using SPSS 16.0 software (IBM SPSS Statistics, Chicago, USA). Treatment effects were analyzed using one-way ANOVA, with $P \leq 0.05$ considered statistically significant. Results in figures and tables are presented as mean ± standard error (SE).

Results

Abscisic acid accumulated more pronounced after heat stress than after chilling, particularly in the shoots. In recovered plants, the hormone content exceeded the control, and after chilling it was higher than in stressed plants. In the shoots of 14-day-old plants of 'Boghuslavka' winter rye, short-term exposure to high temperature (+40 °C, 2 hours) and chilling (+4 °C, 2 hours) caused an increase in ABA content by 137.0% and 61.6%, respectively. In the roots, heat stress led to a 150.5% increase in ABA, while chilling caused a 20.7% decrease (Fig. 1). After the cessation of high temperature, the ABA content in the shoots of 21-day-old recovered plants remained unchanged, whereas in the roots it decreased 1.4-fold. In the shoots, ABA level exceeded the control by 129%, while in the roots it remained within control values. After chilling, ABA continued to accumulate in 21-day-old recovered plants, more intensively in the roots (2.5-fold increase). As a result, the ABA levels in shoots and roots became nearly equal, exceeding the control by 79.7% and 8.6%, respectively (Fig. 1).

Salicylic acid accumulated in the shoots after heat stress. The hormone dominated in the roots of recovered after chilling plants. Following short-term heat stress and chilling, SA content in the shoots of 14-day-old plants of 'Boghuslavka' rye increased by 416.1% and 50.6%, respectively. In contrast, in the roots, SA levels decreased by 19.2%

and 39.7% compared with the control (Fig. 2). During recovery after heat stress, the SA content in the shoots of 21-day-old plants slightly decreased (1.1-fold) but remained 101.2% higher than the control. After chill-stress recovery, SA levels in the shoots did not change and were 37.7% lower than the control. In the roots of recovered plants, SA content increased 1.3-fold after heat stress (still 11% lower than control) and 2.2-fold after chilling (16.4% higher than control) (Fig. 2).

The level of IAA decreased in roots more significantly after heat stress than after chilling. In the recovered plants, the hormone content continued to decrease. In the shoots of 14-day-old plants of 'Boghuslavka' rye, IAA content decreased under both heat stress and chilling, reaching 102.1 ± 5.1 and 107.6 ± 5.4 ng g⁻¹ fresh weight (FW), respectively. A reduction in IAA was also observed in the roots – by 35.4% under heat stress and by 17.9% under chilling (Fig. 3). During the recovery period, IAA levels in the shoots and roots of 21-day-old plants decreased 3.2- and 1.7-fold after heat exposure, and 1.7- and 1.4-fold after chilling. The IAA content in the roots of plants recovered from both stresses was similar, at 48.4 ± 2.4 and 46.7 ± 2.3 ng g⁻¹ FW, respectively (Fig. 3). The IAA levels in the shoots of recovered plants were 15.2% (after heat) and 51.7% (after chilling) lower than the control, while in the roots they were 32.1% and 29.1% lower, respectively.

The content of gibberellins in the shoots of stressed plants increased due to the accumulation of GA₄, while in the roots it decreased. In the shoots of 14-day-old plants of 'Boghuslavka' rye, the total content of gibberellins (GA₃+GA₄) increased by 6.1% and 20.7% under heat stress and chilling, respectively. These changes resulted from an increase in GA₄ levels, which reached 16.2 ± 0.8 and 15.9 ± 0.8 ng g⁻¹ FW under stress conditions. In contrast, GA₃ content decreased markedly (2.5-fold) under heat stress. In the roots, total GA₃+GA₄ content decreased by 30.4% and 23.7% under high and low temperatures, respectively. Under heat stress, this reduction was due to a 2.2-fold decrease in GA₃, while chilling caused a 1.7-fold decrease in GA₄ (Fig. 4).

In the shoots of 21-day-old plants recovered after heat stress, GA₄ predominated, whereas after chilling, GA₃ was dominant. In the roots, the total GA₃+GA₄ content increased during recovery, more markedly after chilling, mainly due to GA₃ accumulation. After high-temperature stress cessation,

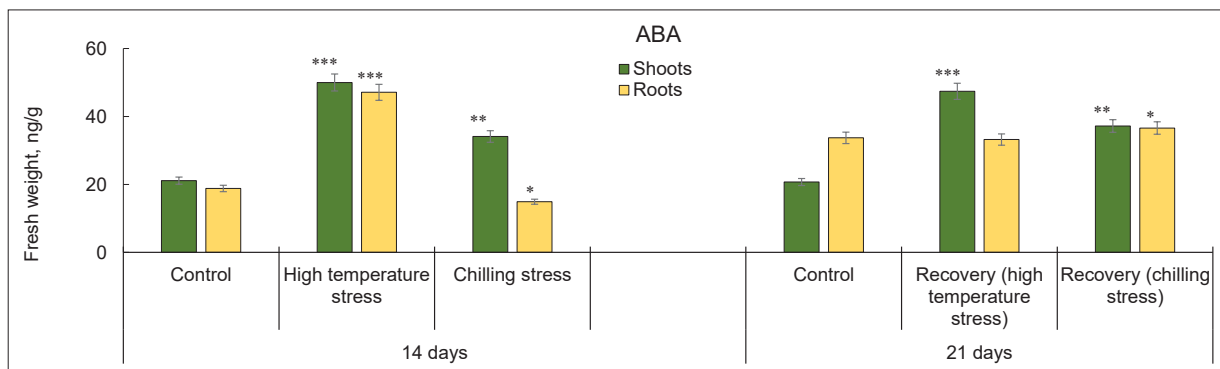


Fig. 1. Dynamics and distribution of endogenous abscisic acid in 14-day-old plants of *Secale cereale* 'Boghuslavka' after high temperature stress (+40 °C, 2 h), chilling (+4 °C, 2 h) and on the 21st day after recovery (ng/g FW). Significance at: * — $P < 0.05$, ** — $P < 0.01$ and *** — $P < 0.001$ compared with the control; $n = 3$; $\bar{x} \pm$ standard error (SE)

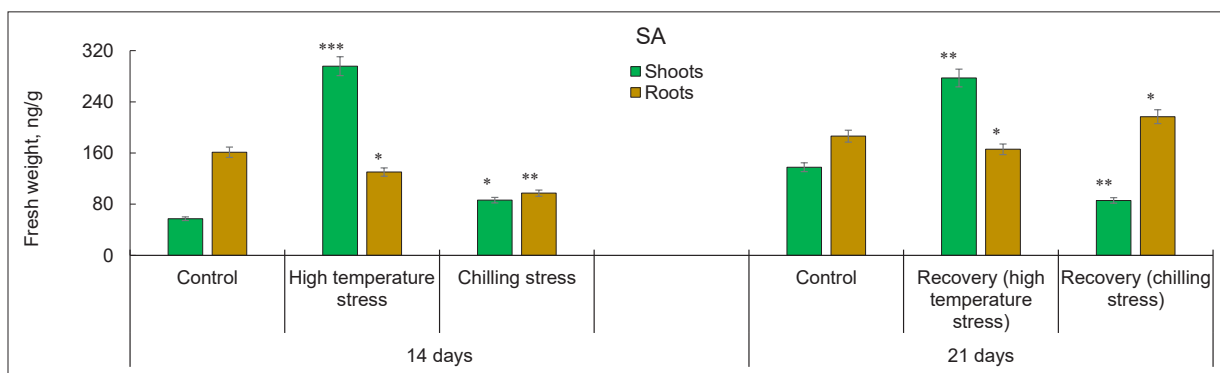


Fig. 2. Dynamics and distribution of endogenous salicylic acid in 14-day-old plants of *Secale cereale* 'Boghuslavka' after high temperature stress (+40 °C, 2 h), chilling (+4 °C, 2 h) and on the 21st day after recovery (ng/g FW). Significance at: * — $P < 0.05$, ** — $P < 0.01$, and *** — $P < 0.001$ compared with the control; $n = 3$; $\bar{x} \pm$ standard error (SE)



Fig. 3. Dynamics and distribution of endogenous indole-3-acetic acid in 14-day-old plants of *Secale cereale* 'Boghuslavka' after high temperature stress (+40 °C, 2 h), chilling (+4 °C, 2 h) and on the 21st day after recovery (ng/g FW). Significance at: * — $P < 0.05$, ** — $P < 0.01$ and *** — $P < 0.001$ compared with the control; $n = 3$; $\bar{x} \pm$ standard error (SE)

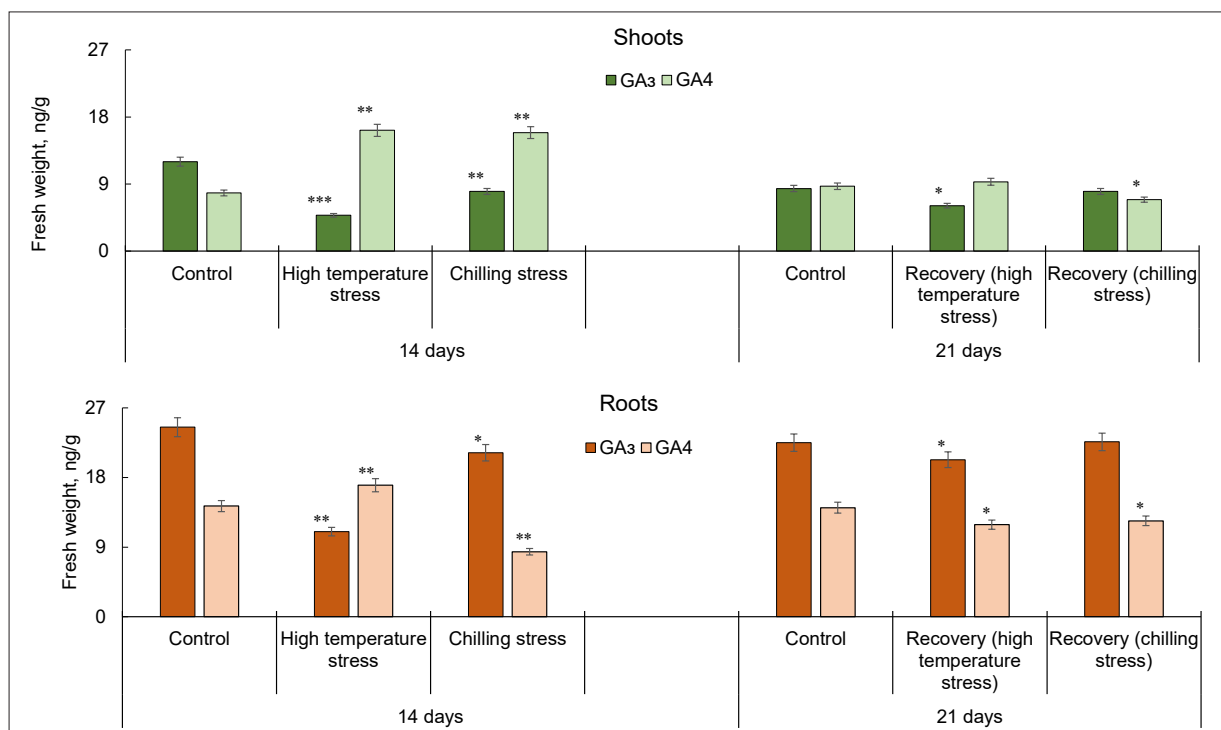


Fig. 4. Dynamics and distribution of endogenous gibberellins (GA_3 and GA_4) in 14-day-old plants of *Secale cereale* 'Boghuslavka' after high temperature stress (+40 °C, 2 h), chilling (+4 °C, 2 h) and on the 21st day after recovery (ng/g FW). Significance at: * — $P < 0.05$, ** — $P < 0.01$, and *** — $P < 0.001$ compared with the control; $n = 3$; $\bar{x} \pm$ standard error (SE)

the balance between gibberellins in recovered plants shifted toward GA_3 , whose content was 1.7 times higher than GA_4 . In the roots, total $GA_3 + GA_4$ content during recovery was 12% lower than the control after heat stress, but corresponded to control values after chilling (Fig. 4).

Discussion

The perception of environmental factors and the subsequent adaptive modification of plant growth occur through a complex, differentiated signaling system in which phytohormones play a key role. Changes in the accumulation and distribution of stress-dependent hormones are among the most dynamic physiological responses to stress, coordinating plant adaptation. Recent studies have demonstrated close interactions among phytohormones in shaping stress responses (Abhinandan et al., 2018; Khan et al., 2020). Nevertheless, each phytohormone occupies a distinct position in the cascade of external signal transduction and performs specific functions (Eyidogan et al., 2012).

ABA is a key plant hormone that regulates responses to both high and low temperatures, enhancing stress tolerance through diverse physiological and biochemical mechanisms. Owing to its ability to move long distances, ABA serves as a central stress messenger. Its transport is a diffuse process involving specific ABA transporters (Boursiac et al., 2013). During stress, ABA is believed to connect roots and shoots, regulate water and ion transport, and, in coordination with other signaling molecules, mediate organ-to-organ communication (Xu et al., 2013; Vishwakarma et al., 2017). We observed that endogenous ABA accumulation in 'Boghuslavka' rye plants at the initial growth stage was more pronounced after heat stress, whereas chilling caused a reduction in ABA levels in roots (Fig. 1). The changes in ABA accumulation in recovered rye plants revealed the long-term, systemic effects of both heat and cold stress on ABA homeostasis. ABA-mediated responses to temperature stress influenced not only root growth but also cytokinin levels and other physiological parameters (Kosakivska et al., 2024b, 2025). Guo et al. (2023)

reported that ABA deficiency suppressed the response to low temperature (0 °C, 24 h) in barley plants at the early vegetative stage (three-leaf stage), disrupting chloroplast ultrastructure, altering starch and sucrose metabolism, reducing antioxidant enzyme activity, and modifying the hormonal network. In 14-day-old plants of a cold-resistant barley variety, exposure to low temperature (+5 °C, one day) significantly increased endogenous ABA content (Ahres et al., 2023). It has also been established that ABA enhances rice heat tolerance by regulating antioxidant enzyme activity, heat shock protein synthesis, and carbohydrate metabolism and transport to spikelets (Wu et al., 2016).

Salicylic acid (SA) enhances plant tolerance to both heat and cold stress by activating a series of protective mechanisms. Acting as a signaling molecule, SA triggers physiological and morphological responses that improve stress resistance (Yang et al., 2023; Kosakivska, Shcherbatiuk, 2025). Our findings revealed significant organ-specific differences in SA homeostasis under stress. In 14-day-old plants of 'Boghuslavka' rye, SA content in shoots increased after heat stress but decreased in roots following chilling. During recovery, SA levels in the shoots of plants exposed to high temperature exceeded the control, whereas root levels remained below control values. After chilling, the opposite trend was observed: SA levels were lower in shoots but higher in roots compared to controls (Fig. 2). Other studies have shown that under heat stress, SA reduces oxidative damage and mitigates the negative effects on plant growth and membrane stability, while under cold stress it enhances antioxidant enzyme activity, thereby minimizing damage and improving physiological performance (Liu et al., 2022). By strengthening antioxidant defenses, SA reduces the accumulation of reactive oxygen species (ROS) such as hydrogen peroxide (H_2O_2) and superoxide anions ($O_2^{\cdot-}$), which can damage plant cells at low temperatures (Zhang et al., 2021). SA also interacts with ABA to modulate stress responses (Zhang et al., 2022).

Auxin homeostasis under heat and cold stress depends on the plant species, developmental stage, and the intensity and duration of stress exposure (Jing et al., 2023; Gonzales, Kelley, 2025; Voytenko, Kosakivska, 2025). Our previous work on winter wheat and spelt demonstrated that IAA dynamics and localization during thermal stress were both organ- and species-specific: in wheat, roots were

more stress-sensitive, whereas in spelt, shoots were more affected (Kosakivska et al., 2024a, 2024b). Similar patterns were observed in rye plants, where IAA content decreased under both heat and cold stress. The root system showed a stronger response to heat stress, and by the 21st day, a further decrease in hormone content indicated a prolonged stress effect (Fig. 3). It has been reported that reduced auxin levels under cold stress lead to root growth inhibition and morphological alterations (Tiwari et al., 2023).

In addition to regulating growth and development, gibberellins (GAs) actively participate in signaling pathways that mediate plant responses to abiotic stress. Under unfavorable environmental conditions such as drought, salinity, extreme temperatures, and nutrient deficiency, plants exhibit altered endogenous GA levels that influence stress tolerance (Kosakivska, Vasyuk, 2021). We found that in 14-day-old shoots of 'Boghuslavka' rye, the content of gibberellins GA_3+GA_4 increased under both high and low temperatures, while root levels decreased. During recovery after heat exposure, GAs content fell below control levels, whereas after chilling it returned to control values (Fig. 4). Under heat stress, GAs have been shown to increase the activity of antioxidant enzymes (SOD, CAT, POD) and the accumulation of osmolytes in wheat, thereby alleviating oxidative damage (Zhang et al., 2023; Romanenko et al., 2025). Gibberellins also positively influence root growth. A recent study indicated that histone deacetylases HDT1/2 mediate the early transition from cell division to elongation in root tips by suppressing transcription of the *GA2ox2* gene, which inactivates gibberellins (Li et al., 2017). The protective role of GAs in maintaining photosynthetic activity under heat stress has also been documented (Nagar et al., 2021). By regulating GAs levels, the negative impact of climate change on agricultural production can be reduced (Sakata et al., 2014).

Conclusions

Overall, our study revealed distinct effects of short-term high-temperature and chill stress on the dynamics and localization of four classes of endogenous phytohormones in 'Boghuslavka' winter rye during early vegetative growth and subsequent recovery. The results indicate that rye shoots and roots form distinct adaptive strategies in response to temperature stress. These findings provide the

foundations for further investigation of the hormonal mechanisms underlying cereal crop tolerance to high and low temperatures and for developing strategies for enhancing their adaptive potential.

Acknowledgments

The authors express their sincere gratitude to Academician Volodymyr V. Morgun (1938–2025), Director of the Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine during 1986–2025, for his valuable advice and for providing seed material.

This publication presents results of the research conducted under the project funded by the

National Academy of Sciences of Ukraine, No. III-99-24.489 “Natural growth regulators in the induction of cereal plant resistance to heavy metals” (2024–2028).

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

V.A. Vasyuk  <https://orcid.org/0000-0003-1069-9698>

L.V. Voytenko  <https://orcid.org/0000-0003-0380-0807>

M.M. Shcherbatiuk  <https://orcid.org/0000-0002-6453-228X>

I.V. Kosakivska  <https://orcid.org/0000-0002-2173-8341>

REFERENCES

- Abhinandan K., Skori L., Stanic M., Hickerson N., Jamshed M., Samuel M.A. 2018. Abiotic stress signaling in wheat — an inclusive overview of hormonal interactions during abiotic stress responses in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 9: 734. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00734>
- Ahres M., Pálmai T., Kovács T., Kovács L., Lacey J., Vankova R., Galiba G., Borbély P. 2023. The effect of white light spectrum modifications by excess of blue light on the frost tolerance, lipid- and hormone composition of barley in the early pre-hardening phase. *Plants*, 12(1): 40. <https://doi.org/10.3390/plants12010040>
- Arendt E.K., Zannini E. 2013. Rye. In: *Cereal Grains for the Food and Beverage Industries*. Oxford; Cambridge; Philadelphia; New Delhi: Woodhead Publishing Ltd., pp. 220–243e. <https://doi.org/10.1533/9780857098924.220>
- Babenko L., Futorna O., Akimov Y., Romanenko K., Kosakivska I., Skwarek E., Wiśniewska M. 2024. How short-term temperature stresses affect leaf micromorphology and ultrastructure of mesophyll cells in winter rye *Secale cereale* L. *Acta Physiologiae Plantarum*, 46(12): 111. <https://doi.org/10.1007/s11738-024-03743-8>
- Behre K-E. 1992. The history of rye cultivation in Europe. *Vegetation History and Archaeobotany*, 1(3): 141–156. <https://www.jstor.org/stable/23416112>
- Bidabadi S.S., Abdel Latef A.A.H. 2022. Cereals and phytohormones under temperature stress. In: *Sustainable Remedies for Abiotic Stress in Cereals*. Ed. A.A.H. Abdel Latef. Singapore: Springer, pp. 351–367. https://doi.org/10.1007/978-981-19-5121-3_14
- Boursiac Y., Lérans S., Corratgé-Faillie C., Gojon A., Krouk G., Lacombe B. 2013. ABA transport and transporters. *Trends in Plant Science*, 18(6): 325–333. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.01.007>
- Bushuk W. 2001. *Rye: Production, Chemistry, and Technology*. American Association of Cereal Chemists, 239 pp. Available at: https://books.google.com.ua/books/about/Rye.html?id=TQRmQgAACAAJ&redir_esc=y
- Du H., Wu N., Fu J., Wang S., Li X., Xiao J., Xiong L. 2012. A GH3 family member, OsGH3-2, modulates auxin and abscisic acid levels and differentially affects drought and cold tolerance in rice. *Journal of Experimental Botany*, 63(18): 6467–6480. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers300>
- El Sabagh A., Islam M.S., Hossain A., Iqbal M.A., Mubeen M., Waleed M., Reginato M., Battaglia M., Ahmed S., Rehman A., Arif M., Athar H-U-R., Ratnasekera D., Danish S., Raza M.A., Rajendran K., Mushtaq M., Skalicky M., Brestic M., Soufan W., Fahad S., Pandey S., Kamran M., Datta R., Abdelhamid M.T. 2022. Phytohormones as growth regulators during abiotic stress tolerance in plants. *Frontiers in Agronomy*, 4: 765068. <https://doi.org/10.3389/fagro.2022.765068>
- Eyidogan F., Oz M.T., Yucel M., Oktem H.A. 2012. Signal transduction of phytohormones under abiotic stresses. In: *Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants*. Eds N. Khan, R. Nazar, N. Iqbal, N. Anjum. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, pp. 1–48. https://doi.org/10.1007/978-3-642-25829-9_1
- Gietler M., Fidler J., Labudda M., Nykiel M. 2020. Absciscic acid—enemy or savior in the response of cereals to abiotic and biotic stresses? *International Journal of Molecular Science*, 21(13): 4607. <https://doi.org/10.3390/ijms21134607>
- Gonzales C.F., Kelley D.R. 2025. Interplay between auxin and abiotic stresses in maize. *Journal of Experimental Botany*, 76(7): 1879–1887. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraf079>
- Guo J., Beemster G.T.S., Liu F., Wang Z., Li X. 2023. Absciscic acid regulates carbohydrate metabolism, redox homeostasis and hormonal regulation to enhance cold tolerance in spring barley. *International Journal of Molecular Science*, 24(14): 11348. <https://doi.org/10.3390/ijms241411348>

- Hassan M.A., Chen X., Farooq M., Muhammad N., Zhang Y., Xu H., Ke Y., Bruno A.K., Zhang L., Li J. 2021. Cold stress in wheat: plant acclimation responses and management strategies. *Frontiers in Plant Science*, 12: 676884. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.676884>
- Jha U.C., Nayyar H., Siddique K.H.M. 2022. Role of phytohormones in regulating heat stress acclimation in agricultural crops. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(3): 1041–1064. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10362-x>
- Jing H., Wilkinson E.G., Sageman-Furnas K., Strader L.C. 2023. Auxin and abiotic stress responses. *Journal of Experimental Botany*, 74(22): 7000–7014. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad325>
- Kalapos B., Novák A., Dobrev P., Vítámvás P., Marincs F., Galiba G., Vanková R. 2017. Effect of the winter wheat Cheyenne 5A substituted chromosome on dynamics of abscisic acid and cytokinins in freezingsensitive Chinese Spring genetic background. *Frontiers in Plant Science*, 8: 2033. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02033>
- Khan N., Bano A., Ali S., Babar M.A. 2020. Crosstalk amongst phytohormones from planta and PGPR under biotic and abiotic stresses. *Plant Growth Regulation*, 90(5): 189–203. <https://doi.org/10.1007/s10725-020-00571-x>
- Kosakivska I.V., Shcherbatiuk M.M. 2025. Influence of lead pollution on the growth, development, and metabolism of cereal crops: the protective role of salicylic acid. *Plant Physiology and Genetics*, 57(1): 3–17. <https://doi.org/10.15407/frg2025.01.003>
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A. 2021. Gibberellins in regulation of plant growth and development under abiotic stresses. *Biotechnologia Acta*, 14(2): 5–18. <https://doi.org/10.15407/biotech14.02.005>
- Kosakivska I.V., Shcherbatiuk M.M., Voytenko L.V. 2020. Profiling of hormones in plant tissues: history, modern approaches, use in biotechnology. *Biotechnologia Acta*, 13(4): 14–25. <https://doi.org/10.15407/biotech13.04.014>
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M. 2024a. ABA-induced alterations in cytokinin homeostasis of *Triticum aestivum* and *Triticum spelta* under heat stress. *Plant Stress*, 11: 100353. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100353>
- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M. 2024b. Chapter “Natural growth regulators as inducers of resistance in cereal plants against extreme environmental factors”. In: *Regulation of Adaptive Responses in Plants*. Eds T.O. Yastreba, Y.E. Kolupaev, A.I. Yemets, Y.B. Blume. Nova Science Publication, USA, pp. 33–82. <https://doi.org/10.52305/TXQB2084>
- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Vedenicheva N.P., Romanenko K.O. 2025. Adaptive responses of *Secale cereale* to temperature stresses: Role of cytokinins, lipoxygenase, and secondary metabolites. In: *Rye: Processing, Nutritional Profile and Commercial Uses*. Ed. S. Singh Purewal. Cham: Springer, pp. 49–75. https://doi.org/10.1007/978-3-031-86613-5_3
- Kosová K., Prášil I.T., Vítámvás P., Dobrev P., Motyka V., Floková K., Novák O., Turečková V., Ročík J., Pešek B., Trávníčková A., Gaudinová A., Galiba G., Janda T., Vlasáková E., Prášilová P., Vanková R. 2012. Complex phytohormone responses during the cold acclimation of two wheat cultivars differing in cold tolerance, winter Samanta and spring Sandra. *Journal of Plant Physiology*, 169(6): 567–576. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.12.013>
- Kumar A., Muthuramalingam P., Kumar R., Tiwari S., Verma L., Park S., Shin H. 2025. Adapting crops to rising temperatures: Understanding heat stress and plant resilience mechanisms. *International Journal of Molecular Sciences*, 26: 10426. <https://doi.org/10.3390/ijms262110426>
- Lal M.K., Tiwari R.K., Gahlaut V., Mangal V., Kumar A., Singh M.P., Paul V., Kumar S., Singh B., Zinta G. 2022. Physiological and molecular insights on wheat responses to heat stress. *Plant Cell Reports*, 41(3): 501–518. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02784-4>
- Li H., Torres-Garcia J., Latrasse D., Benhamed M., Schilderink S., Zhou W., Kulikova O., Hirt Y., Bisseling T. 2017. Plant-specific histone deacetylases HDT1/2 regulate GIBBERELLIN 2-OXIDASE2 expression to control Arabidopsis root meristem cell number. *Plant Cell*, 29: 2183–2196. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00366>
- Li N., Euring D., Cha J.Y., Lin Z., Lu M., Huang L.-J., Kim W.Y. 2021. Plant hormone-mediated regulation of heat tolerance in response to global climate change. *Frontiers in Plant Science*, 11: 627969. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.627969>
- Liu L., Ji H., An J., Shi K., Ma J., Liu B., Tang L., Cao W., Zhu Y. 2019. Response of biomass accumulation in wheat to low-temperature stress at jointing and booting stages. *Environmental and Experimental Botany*, 157: 46–57. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.09.026>
- Liu J., Qiu G., Liu C., Li H., Chen X., Fu Q., Lin Y., Guo B. 2022. Salicylic acid, a multifaceted hormone, combats abiotic stresses in plants. *Life (Basel)*, 12(6): 886. <https://doi.org/10.3390/life12060886>
- Nagar S., Singh V.P., Arora A., Dhakar R., Singh N., Singh G.P., Meena S., Kumar S., Shiv Ramakrishnan R. 2021. Understanding the role of gibberellic acid and paclobutrazol in terminal heat stress tolerance in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 12: 692252. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.692252>
- Panozzo A., Bolla P.K., Barion G., Botton A., Vamerali T. 2025. Phytohormonal regulation of abiotic stress tolerance, leaf senescence and yield response in field crops: A comprehensive review. *BioTech*, 14(1): 14. <https://doi.org/10.3390/biotech14010014>
- Rahman A. 2013. Auxin: a regulator of cold stress response. *Physiologia Plantarum*, 147(1): 28–35. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01617.x>
- Raza A., Razaq A., Mehmood S.S., Zou X., Zhang X., Lv Y., Xu J. 2019. Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: A review. *Plants*, 8(2): 34. <https://doi.org/10.3390/plants8020034>

- Raza A., Charagh S., Najafi-Kakavand S., Abbas S., Shoaib Y., Anwar S., Sharifi S., Lu G., Siddique K.H.M. 2023. Role of phytohormones in regulating cold stress tolerance: Physiological and molecular approaches for developing cold-smart crop plants. *Plant Stress*, 8: 100152. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100152>
- Romanenko K.O., Babenko L.M., Smirnov O.E., Kosakivska I.V. 2025. Impact of moderate soil drought on the dynamics and distribution of low molecular weight protectors in *Triticum aestivum* and *Triticum spelta*. *Journal of Crop Health*, 77: e32. <https://doi.org/10.1007/s10343-024-01097-2>
- Sakata T., Oda S., Tsunaga Y., Shomura H., Kawagishi-Kobayashi M., Aya K., Saeki K., Endo T., Nagano K., Kojima M., Sakakibara H., Watanabe M., Matsuoka M., Higashitani A. 2014. Reduction of gibberellin by low temperature disrupts pollen development in rice. *Plant Physiology*, 164(4): 2011–2019. <https://doi.org/10.1104/pp.113.234401>
- Shi Y., Ding Y., Yang S. 2015. Cold signal transduction and its interplay with phytohormones during cold acclimation. *Plant and Cell Physiology*, 56(1): 7–15. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu115>
- Shrestha S., Mahat J., Shrestha J., Madhav K.C., Paudel K. 2022. Influence of high-temperature stress on rice growth and development. A review. *Heliyon*, 8(12): e12651. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e12651>
- Tao Z., Yan P., Zhang X., Wang D., Wang Y., Ma X., Yang Y., Liu X., Chang X., Sui P., Chen Y. 2022. Physiological mechanism of abscisic acid-induced heat-tolerance responses to cultivation techniques in wheat and maize—review. *Agronomy*, 12(7): 1579. <https://doi.org/10.3390/agronomy12071579>
- Tiwari M., Kumar R., Subramanian S., Doherty C.J., Jagadish S.V.K. 2023. Auxin-cytokinin interplay shapes root functionality under low-temperature stress. *Trends in Plant Science*, 28(4): 447–459. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.12.004>
- Ummenhofer C.C., Meehl G.A. 2017. Extreme weather and climate events with ecological relevance. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 372(1723): 20160135. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0135>
- Vanková R., Kosová K., Dobrev P., Vítámvás P., Trávníčková A., Cvikrová M., Pešek B., Gaudinová A., Prerostová S., Musilová J., Galiba G., Prášil I.T. 2014. Dynamics of cold acclimation and complex phytohormone responses in *Triticum monococcum* lines G3116 and DV92 differing in vernalization and frost tolerance level. *Environmental and Experimental Botany*, 101: 12–25. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.01.002>
- Verma V., Ravindran P., Kumar P.P. 2016. Plant hormone-mediated regulation of stress responses. *BMC Plant Biology*, 16: 86. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0771-y>
- Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R.K., Kumar V., Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M., Sharma S. 2017. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: A review on current knowledge and future prospects. *Frontiers in Plant Science*, 8: 161. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>
- Voytenko L.V., Kosakivska I.V. 2025. Auxins as regulators of growth and development of cereal crops under abiotic stresses: a review. *Advances in Biology & Earth Sciences*, 10(1): 5–31. <https://doi.org/10.62476/abes.1015https://jomardpublishing.com/journals/advances-in-biology-earth-sciences/volumes/4/issues/5>
- Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Vasyuk V.A., Romanenko K.O., Babenko L.M., Smirnov O.E., Kosakivska I.V. 2025. Adaptive responses of *Secale cereale* to moderate soil drought: role of phytohormones, free amino acids and phenolic compounds. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*, 94(7): 2195–2214. Available at: <https://www.techscience.com/phyton/online/detail/23885>
- Wu C., Cui K., Wang W., Li Q., Fahad S., Hu Q., Huang J., Nie L., Peng S. 2016. Heat-induced phytohormone changes are associated with disrupted early reproductive development and reduced yield in rice. *Scientific Reports*, 6: 34978. <https://doi.org/10.1038/srep34978>
- Yang H., Fang R., Luo L., Yang W., Huang Q., Yang C., Hui W., Gong W., Wang J. 2023. Uncovering the mechanisms of salicylic acid-mediated abiotic stress tolerance in horticultural crops. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1226041. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1226041>
- Yu M., Zhaxi L., Deqing Z., Wei X., Tang Y. 2025. Advances in plant response to low-temperature stress. *Plant Growth Regulation*, 105: 167–185. <https://doi.org/10.1007/s10725-024-01253-8>
- Zhang H., Zhao Y., Zhu J.-K. 2020. Thriving under stress: How plants balance growth and the stress response. *Developmental Cell*, 55(5): 529–543. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2020.10.012>
- Zhang Q., Li D., Wang Q., Song X., Wang Y., Yang X., Qin D., Xie T., Yang D. 2021. Exogenous salicylic acid improves chilling tolerance in maize seedlings by improving plant growth and physiological characteristics. *Agronomy*, 11(7): 1341. <https://doi.org/10.3390/agronomy11071341>
- Zhang X., Ma M., Wu C., Huang S., Danish S. 2023. Mitigation of heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) via regulation of physiological attributes using sodium nitroprusside and gibberellic acid. *BMC Plant Biology*, 23(1): 302. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04321-9>
- Zhang Y., Fu X., Feng Y., Zhang X., Bi H., Ai X. 2022. Abscisic acid mediates salicylic acid induced chilling tolerance of grafted cucumber by activating H₂O₂ biosynthesis and accumulation. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(24): 16057. <https://doi.org/10.3390/ijms232416057>
- Xu W., Jia L., Shi W., Liang J., Zhou F., Li Q., Zhang J. 2013. Abscisic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress. *New Phytologist*, 197(1): 139–150. <https://doi.org/10.1111/nph.12004>

Участь АБК, СК, ІОК та гіберелінів у формуванні первинної реакції-відповіді жита озимого (*Secale cereale*, *Poaceae*) за дії високої температури та охолодження

В.А. ВАСЮК, Л.В. ВОЙТЕНКО, М.М. ЩЕРБАТЮК, І.В. КОСАКІВСЬКА

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

Реферат. Досліджено вплив короткотривалої дії високої (+40 °С, 2 год) та низької позитивної температури (+4 °С, 2 год) на гормональний гомеостаз 14-добових стресованих та 21-добових відновлених рослин озимого жита. Характерною ознакою реакції на температурний стрес було швидке зростання вмісту абсцизової кислоти (АБК) та саліцилової кислоти (СК), більш інтенсивне після теплового стресу, особливо у пагонах. Після обох стресів зафіксоване збільшення вмісту гіберелінів (ГК₃+ГК₄) та зменшення вмісту індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК). У коренях охолодження спричинило незначне зниження рівня СК, гіберелінів та ІОК. У 21-добових рослин, відновлених після теплового стресу, рівні АБК та СК знизилися в обох органах, за винятком СК у коренях. Як АБК, так і СК накопичувалися переважно у пагонах, вміст СК у коренях також збільшився та перевищив цей показник у пагонах, вміст ІОК залишався нижчим, ніж у контролі. Після охолодження загальний вміст гіберелінів у відновлених рослинах зменшився, тоді як після теплового стресу він залишався на рівні контролю. У 21-добових рослин жита після теплового стресу домінувала ГК₄, тоді як після охолодження переважала ГК₃. Отримані результати демонструють органоспецифічні закономірності реорганізації гормонального гомеостазу під час швидкої адаптації до температурного стресу.

Ключові слова: відновлення, температурні стреси, фітогормони, *Secale cereale*



RESEARCH ARTICLE

<https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.335>

Investigation of factors affecting flumequine biotransformation by *Ganoderma lucidum* 1900 and *Bjerkandera adusta* 2144

Alina O. KERNER ^{1*}, 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: alina.kerner1@gmail.com

Abstract. Pre-cultivation time, exposure duration with xenobiotic, and its concentration are among the most significant factors that can influence biotransformation efficiency. Therefore, the objective of this study was to investigate these three major parameters influencing the biotransformation process of two white-rot fungal strains, *Ganoderma lucidum* 1900 and *Bjerkandera adusta* 2144. High-performance liquid chromatography revealed that both strains converted flumequine into hydroxyflumequine. The optimal biotransformation conditions were determined. A five-day pre-cultivation period is optimal for both cultures; the optimal exposure time is 18 hours for *G. lucidum* 1900 and 36–84 hours for *B. adusta* 2144. The optimal flumequine concentration was determined for *G. lucidum* 1900, and the highest metabolite production was observed at 200 mg/L of flumequine. Both strains effectively biodegraded flumequine: *G. lucidum* 1900 showed 97.7% degradation of flumequine after 60 hours of submerged cultivation, while *B. adusta* 2144 reached 96.0% after 108 hours.

Keywords: biodiversity, biotransformation, *Bjerkandera adusta*, chromatography, fluoroquinolones, fungi, *Ganoderma lucidum*, hydroxyflumequine

Introduction

Flumequine is a first-generation fluoroquinolone that has broad-spectrum activity against Gram-negative microorganisms and is used in poultry and aquaculture (Baati, 2022). Despite the fact that flumequine is not used for human treatment, antimicrobial resistance is interlinked with other populations such as animals or fish (Woolhouse et al.,

2015). In farming, antimicrobial agents can be used to treat or prevent disease, or for mass prophylaxis (Van Boeckel et al., 2017). Flumequine is used in fish farming in Chile (Jara et al., 2022), South Korea (Lee et al., 2025), France (Le Bouquin et al., 2021), and some other European countries (Swinkels et al., 2024). Residues of flumequine are found in both soil and water (Ariyani et al., 2024; Barathe et al., 2024). A comprehensive study conducted by Korean

ARTICLE HISTORY. Submitted 13 July 2026. Revised 05 August 2026. Published 31 August 2026

CITATION. Kerner A.O., Al-Maali G.A. 2026. Investigation of factors affecting flumequine biotransformation by *Ganoderma lucidum* 1900 and *Bjerkandera adusta* 2144. *Ukrainian Botanical Journal*, 83(4): 335–344. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.335>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2026

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2026

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

researchers has demonstrated that flumequine is the second most frequently detected compound in livestock products in Korea (Kim et al., 2025). Thus, there is a strong demand for effective strategies to degrade antibiotics released into the environment.

Biotransformation is an important tool that can be used in white biotechnology for transformation of various pollutants, or even natural compounds (Smitha et al., 2017; Sales et al., 2019). For biotransformation, factors such as temperature, pH, and carbon source were widely studied and recognized as highly impactful (Prasad et al., 2008; Sampaio et al., 2008). Additionally, the productivity of biotransformation can be significantly enhanced by pre-cultivation time, cultivation duration, and substrate concentration (de Souza Sevalho et al., 2024). However, they remain considerably less studied than the parameters mentioned before. Regarding flumequine biotransformation by fungal species, the influence of such operational conditions remains completely unexplored.

The physiological age of the fungal culture is a critical factor in xenobiotic degradation and is directly related to pre-cultivation time in experimental setups. It was demonstrated that the removal efficiency of chlorophenols by *Trametes versicolor* (L.) Lloyd was strictly dependent on the age of the culture, which correlates with the peak production of extracellular enzymes such as laccase (Ullah et al., 2000). The cultivation period is also a significant factor, because its duration may influence the produced amounts of metabolites, and even change the metabolites profile (Esmaili et al., 2011).

In our previous study, five fungal strains from the Mushroom Culture Collection (IBK) were screened for their ability to transform and degrade flumequine (Kerner et al., 2026). Based on the results of the screening, one of the strains, *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst. 1900, was found to form hydroxyflumequine as its sole metabolite, whereas another, *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. 2144, produced both hydroxyflumequine and trace amounts of flumequine ethyl ester. Both cultures showed the highest conversion rates into the primary metabolite of flumequine among the screened strains and were therefore selected for detailed evaluation of the key cultivation parameters and further development of biotransformation conditions. Consequently, this study aimed to evaluate the key parameters of flumequine biotransformation by selected basidiomycetes for developing stable

laboratory systems, thereby providing a baseline for further investigations and future large-scale implementation of this technology.

Materials and Methods

Reagents. Acetonitrile (Chemsolute, Germany), Bacto agar (Saveen Werner, Sweden), Dimethyl sulfoxide (DMSO) (Sigma-Aldrich, USA) Ethyl acetate (Enamine, Ukraine), Ethanol (Enamine, Ukraine), Flumequine (Enamine, Ukraine), Formic acid (Enamine, Ukraine), Glucose (Chimlaborreaktiv LLC, Ukraine), Magnesium sulfate (heptahydrate) (Chimlaborreaktiv LLC, Ukraine), Methanol (Enamine, Ukraine), Peptone (VWR International, Belgium), Potassium dihydrogen phosphate (Chimlaborreaktiv LLC, Ukraine), Potassium hydrogen phosphate (Chimlaborreaktiv LLC, Ukraine), Yeast extract (Conda, Spain).

Fungal strains and medium. The strains *Ganoderma lucidum* 1900 and *Bjerkandera adusta* 2144 (GenBank accession number PQ740472) were obtained from the Mushroom Culture Collection (IBK) of the M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine (Bisko et al., 2024). Stock cultures of mushrooms were maintained on beer-wort agar slants (pH 6.5) at 4 °C.

Biotransformation experiments. The biotransformation experiment was divided into three stages as demonstrated in Fig. 1. At each stage, the cultures were grown in 250 mL Erlenmeyer flasks, each containing 45 mL of glucose-peptone-yeast medium (GPY) composed of (g/L): glucose — 25; peptone — 3; yeast extract — 3; KH_2PO_4 — 1; K_2HPO_4 — 1; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0.25; pH 6.5. The fungal mycelia were first grown on Petri dishes with GPYA media, which additionally contain 20 g/L of agar-agar.

Based on the results of the initial biotransformation experiments, *G. lucidum* 1900 and *B. adusta* 2144 showed the highest conversion of flumequine to hydroxyflumequine and were therefore selected for further experiments to adjust parameters for flumequine biotransformation (Kerner et al., 2026). Those parameters included pre-cultivation time of cultures, exposure time with flumequine, and flumequine concentration; the parameters were varied one at a time, while two other variables were constant. The initial stage of biotransformation experiments (zero phase) and the extraction procedure were performed for all fungal strains using the same procedures.

For inoculation, seven-day-old fungal mycelia grown on one GPYA Petri dish were used. The obtained mycelium was suspended in approximately 200 mL of sterilized water and homogenized to use as an inoculate for 45 mL GPY medium in a 250 mL Erlenmeyer flask (10% v/v). Cultures were grown on a rotary shaker at 26 °C with shaking at 120 rpm in darkness. Flumequine was dissolved in dimethyl sulfoxide (DMSO) and added to each flask; after that, the cultures were returned to the rotary shaker for further cultivation. The concentration of flumequine varied depending on the experiment, and the final concentration of DMSO was constant for each stage of the experiment, and did not exceed 0.5%. To avoid abiotic degradation of flumequine, all cultivation and extraction were performed in the dark to prevent photodegradation of flumequine.

Extraction procedure. Culture broth and mycelia were separated by filtration. The pH of the culture broth was adjusted to 4.0 based on the predicted log D value of flumequine and its metabolite (hydroxyflumequine). The mycelial biomass was extracted with ethyl acetate at a 1:5 (m/v) ratio, while the culture broth was extracted with ethyl acetate at a 1:1 (v/v) ratio. The organic phase was collected, and the extraction was repeated three times for both the biomass and the culture broth. Both biomass and culture broth extracts were merged into a single sample. The samples were concentrated using a vacuum rotary evaporator. The residues were dissolved in a 3 mL mixture of methanol, ethanol, and ethyl acetate (1:1:4 v/v). Extraction of the abiotic controls was performed the same way.

Control flasks containing the medium and flumequine (without fungal cultures) were prepared and incubated for 5 days under the same conditions. Furthermore, to confirm flumequine metabolites, the experiment with strains without flumequine was performed for each of the strains. Each culture was cultivated for 7 days on a rotary shaker at 26 °C with shaking at 120 rpm in darkness, and the extracts were prepared as described above. Obtained chromatograms from non-flumequine culture broth were analyzed by HPLC and used as blanks to compare with flumequine-containing samples.

Assessment of pre-cultivation time on the capability to transform flumequine. To determine the optimal time for flumequine addition, the compound was added to the cultures of different ages. Flumequine was introduced to fungal cultures aged 3, 4, 5, 6, and 7 days. After that, the flasks were returned to the rotary shaker and cultivation was

continued under the same conditions (26 °C, 120 rpm, darkness). The final concentration of flumequine was constantly 200 mg/L, and a constant exposure period of 3 days was chosen as the starting point, based on studies of biotransformation by other basidiomycetes (Bondaruk et al., 2025). Therefore, the total time for biotransformation lasted from 6 to 10 days, depending on the pre-cultivation time. Afterwards, the contents of the flasks were harvested and extracted as described in the extraction procedure.

Effect of exposure time on the biotransformation efficiency. The optimal pre-cultivation time was determined based on the extent of flumequine conversion to its main metabolite, hydroxyflumequine. For both *B. adusta* 2144 and *G. lucidum* 1900, a pre-cultivation period of 5 days was selected for further evaluation of the optimal exposure time. On the 5th day of cultivation, flumequine was added to each flask at a constant concentration of 200 mg/L. After the addition of flumequine, the experiment was conducted over 108 hours. Sampling was performed every 6 hours over the first 48 h, and at every 12 h thereafter until the end of the experiment. At each time point, the contents of the flasks were harvested and extracted as described in the extraction procedure. Samples were performed in duplicate to determine the concentrations of flumequine and its metabolites by high-performance liquid chromatography (HPLC). Overall, the experiment was performed in quadruplicate, consisting of two independent experiments conducted in duplicate.

Evaluation of the optimal flumequine concentrations using strain *G. lucidum* 1900. To determine the optimal concentration of flumequine for the biotransformation process, a dose-response experiment was performed using the strain of *G. lucidum* 1900 that showed the highest conversion efficiency in the exposure-time experiment. Flumequine was added to the cultures of *G. lucidum* 1900 after 5 days of pre-cultivation at four different concentrations: 5, 10, 20, and 30 mg per flask, receiving final concentrations in culture broth of 100, 200, 400, and 600 mg/L, respectively. The cultures were incubated for the optimal period (18 hours), and the residual concentration of flumequine was determined after extraction by HPLC. The main purpose was to identify the concentration that provides high transformation efficiency and does not have a negative impact on fungal growth. This experiment was performed in triplicate.

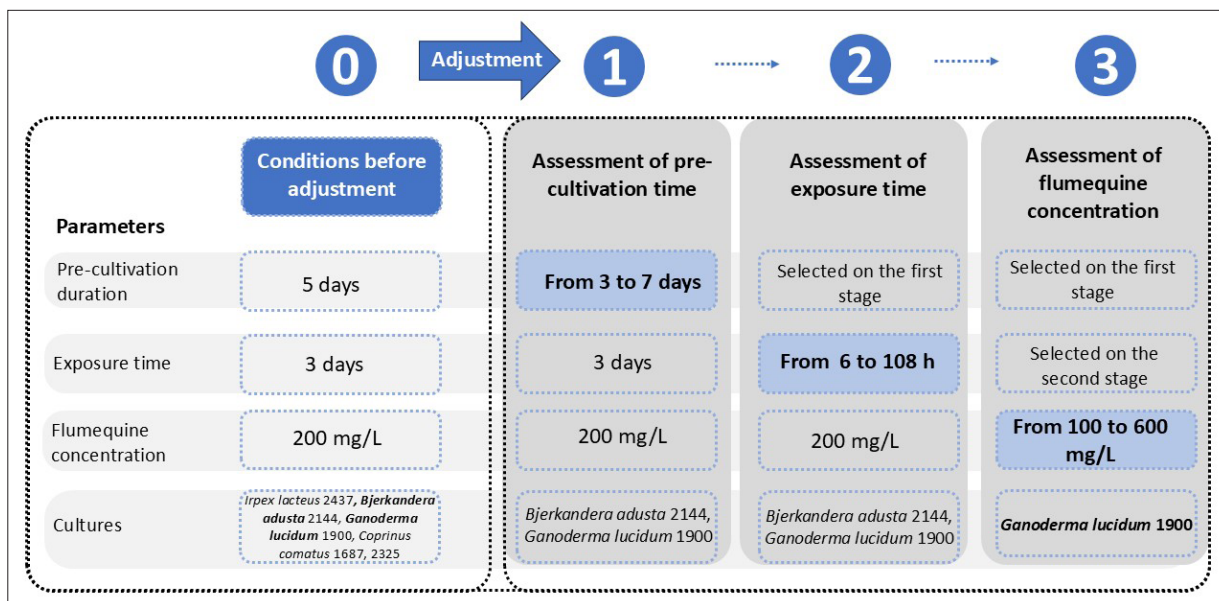


Fig. 1. Stages of selection of optimal parameters for the biotransformation of flumequine by *Bjerkandera adusta* 2144 and *Ganoderma lucidum* 1900

The design of biotransformation experiments is demonstrated in Fig. 1.

Identification of transformed products

Analysis procedures. To analyze the composition of extracts obtained from two selected fungal strains, analytical high-performance liquid chromatography (HPLC) was performed using an Agilent Technologies 1200 Series (Agilent, USA). Five microliters of the extract were injected and separated on a chromatographic column with a diameter of 4.6 mm and a length of 100 mm, a particle size of 2.7 μm was used as the stationary phase. The column was filled with silica gel modified with hydrophobic C18 groups. 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) were as follows (%): (I) 0–2 min (A:B, (v/v = 95/5), (II) 2–6 min (A:B, from 95/5 to 0/100), (III) 6–8 min (B, 100), (IV) 8.0–8.5 min (A:B, from 0/100 to 95/5), (V) 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. UV detection was recorded at 215 nm and 254 nm. The results were obtained and analyzed via Open Lab CDS software (version C.01.10). The analysis was carried out using flumequine and hydroxyflumequine as standards.

Preparative chromatography. The metabolites of flumequine obtained from extracts of *B. adusta* 2144 and *G. lucidum* 1900 were collected and purified by preparative chromatography provided on an Agilent Technologies 1290 Infinity II series (Agilent, USA). For that, 300 μL of the extract was injected and separated on a chromatographic column with a diameter of 19.5 mm, a length of 100 mm, and a particle size of 5 μm was used as the stationary phase. The column was filled with silica gel modified with hydrophobic C18 groups. 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) were prepared as follows (%): (I) 0–2 min (A:B, 80/20), (II) 2–6 min (A:B, from 60/40 to 0/100), (III) 6–7 min (B, 100%), (IV) 7–7.5 min (from B 100% to A:B, 80/20), (V) 7.5–9 min (A:B, 80/20). A UV detector was used to identify the obtained compounds. UV detection was recorded at 215, and 254 nm. The results were obtained and analyzed via Open Lab CDS software (version 3.3.65).

Confirmation of the flumequine metabolite by nuclear magnetic resonance (NMR) spectral analysis. The purified metabolite of flumequine was dissolved in deuterated dimethyl sulfoxide (DMSO-d_6). Proton (^1H) and carbon (^{13}C) nuclear magnetic resonance spectra were performed on a Varian

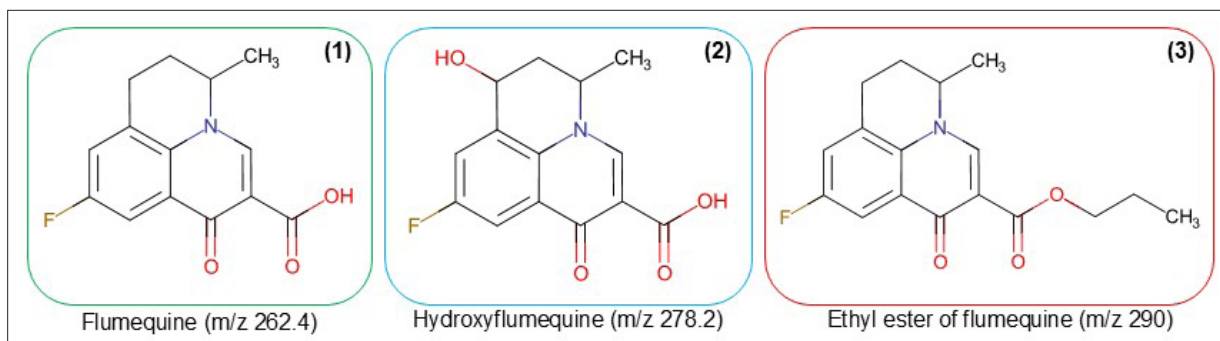


Fig. 2. Chemical structures of flumequine (1) and its biotransformation products identified after cultivation of *Ganoderma lucidum* 1900 (2) and *Bjerkandera adusta* 2144 (2, 3)

VNMRS 600 MHz spectrometer operating at 25 °C, with an acquisition frequency of 600 MHz for ^1H and 150 MHz for ^{13}C . Chemical shifts (δ) were reported in parts per million (ppm).

Calculation of biodegradation percentage. The percentage of degraded flumequine was calculated by formula (1):

$$\text{Degradation (\%)} = \frac{C_0 - C_t}{C_0} \times 100\%,$$

expressed as percentages, where C_0 — initial concentration of flumequine, C_t — residual concentration of flumequine.

Results

At the first stage of the biotransformation experiments, we tested five strains of fungi from the IBK Mushroom Culture Collection: *Irpex lacteus* 2437, *Bjerkandera adusta* 2144, *Ganoderma lucidum* 1900, *Coprinus comatus* 2325 and 1687 for their ability to transform flumequine (Kerner et al., 2026). The biotransformation products of flumequine and their mass-to-charge ratio (m/z) were identified by analytical HPLC. Based on the higher extent of flumequine (m/z 262.4) conversion observed for *B. adusta* 2144 and *G. lucidum* 1900, these two strains were selected for further investigation. In both fungal cultures, hydroxyflumequine (m/z 278.2) was determined to be the major metabolite formed during biotransformation, and trace amounts of an ethyl ester of flumequine (m/z 290) were formed only during biotransformation with *B. adusta* 2144. The proposed structures of the parent compound (1) and the identified metabolites, together with their mass-to-charge ratios (m/z), are presented in Fig. 2. The structure of the major

metabolite, hydroxyflumequine, was confirmed by NMR. Abiotic controls and non-flumequine culture samples had no peaks corresponding to any of the three metabolites.

Assessment of pre-cultivation time on the capability to transform flumequine. The results of the assessment of pre-cultivation time on flumequine biotransformation demonstrate that in *B. adusta* 2144, the extent of flumequine biotransformation differed among cultures of different pre-cultivation ages. The highest transformation was observed in 4–5-day-old cultures. The concentration of hydroxyflumequine was higher in 4- and 5-day-old cultures (12.2 and 12.5 mg/L, respectively) than in 6- and 7-day-old cultures (6.4 and 10.2 mg/L, respectively).

On the contrary, in *G. lucidum* 1900, the highest concentration of hydroxyflumequine was detected in cultures pre-cultivated for 3 days (46.8 mg/L). At this time point, a high residual concentration of flumequine was also observed (16.8 mg/L). However, in 5-day-old cultures, both the concentration of hydroxyflumequine and the residual concentration of the parent compound were lower (20.0 mg/L and 2 mg/L, respectively). Therefore, we assume that the 5-day pre-cultivation period is optimal for *G. lucidum* 1900. According to the obtained results, culture age had a significant effect on the biotransformation process in both investigated fungi. However, the observed trends differed between *B. adusta* 2144 and *G. lucidum* 1900.

Effect of exposure time on the biotransformation efficiency. The dynamics of flumequine biotransformation by *B. adusta* 2144 are shown in Fig. 3A. Across the analyzed cultivation time points, the concentration of flumequine showed an overall decrease, following an approximately linear trend. In contrast, the concentration of hydroxyflumequine

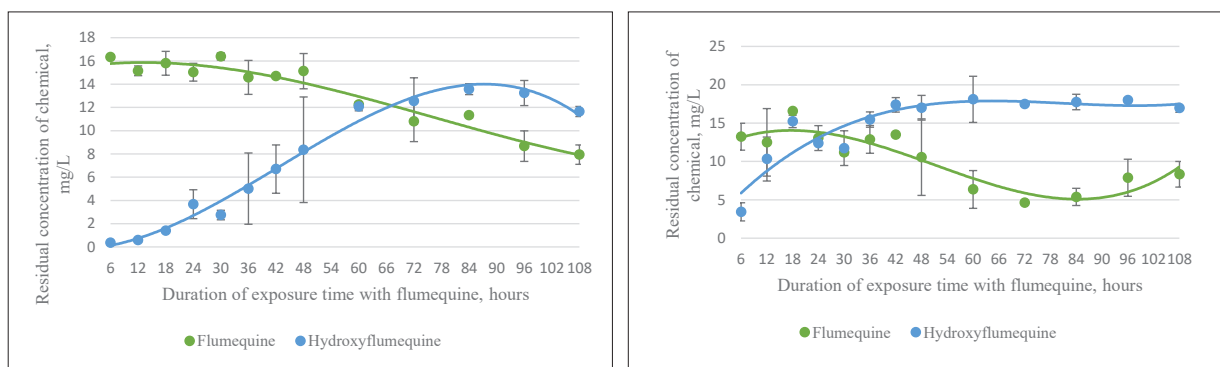


Fig. 3. Effect of exposure time on biotransformation of flumequine by investigated strains. A: *Bjerkandera adusta* 2144; B: *Ganoderma lucidum* 1900

exhibited an S-shaped profile, with the highest concentration detected at 84 h, followed by a gradual decrease at later time points. Considering that not all flumequine was converted into hydroxyflumequine, the biodegradation of flumequine was also calculated in relation to its initial concentration in the culture medium. At later time points, higher degradation values were recorded, with a maximum of approximately 96% observed after 108 hours of cultivation.

Fig. 3B demonstrates the effect on the biotransformation of flumequine by *G. lucidum* 1900. Hydroxyflumequine was detected at all analyzed time points. After 18 h of cultivation, its concentration reached 15.2 ± 0.81 mg/L, whereas the highest concentration (18.1 ± 3.0 mg/L) was recorded after 60 hours. After 42 h, the concentration of hydroxyflumequine plateaued, whereas the concentration of flumequine continued to decrease.

Ganoderma lucidum 1900 exhibited a high flumequine degradation efficiency throughout the experiment. The degradation rate was calculated at all sampling times, with a maximum value of 97.7% observed after 60 hours of cultivation. Overall, *G. lucidum* 1900 exhibited faster flumequine transformation than *B. adusta* 2144, while both cultures reached comparable final degradation efficiencies.

Evaluation of the optimal flumequine concentrations for strain *G. lucidum* 1900. *Ganoderma lucidum* 1900 was selected for optimization of the biotransformation process in order to determine the optimal flumequine concentration. The culture was pre-cultivated for 5 days, the exposure time lasted 18 h, and initial concentrations of flumequine ranged from 100 to 600 mg/L. As shown in Fig. 4, residual concentrations of flumequine were comparable

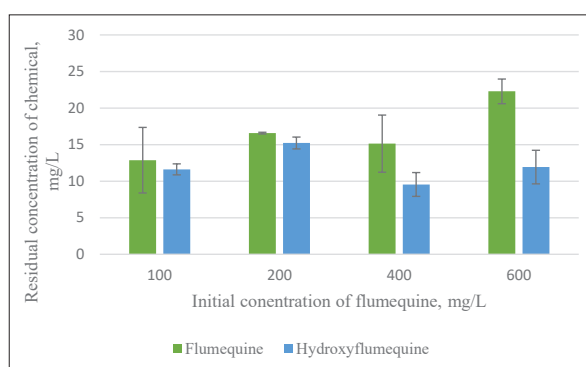


Fig. 4. Effect of flumequine concentration on the biotransformation efficiency of *Ganoderma lucidum* 1900

when initial concentrations ranged from 100 to 400 mg/L, varying between 12.9 ± 4.5 and 15.1 ± 3.9 mg/L. When flumequine was added at 600 mg/L, the residual concentration increased to 22.3 ± 1.7 mg/L. The formation of hydroxyflumequine was slightly dependent on the initial substrate concentration. The highest concentration of the metabolite was detected at 200 mg/L flumequine (15.2 ± 0.81 mg/L), whereas lower amounts were observed at 400 and 600 mg/L (9.5 ± 1.7 and 11.9 ± 2.3 mg/L, respectively). The structure of hydroxyflumequine was verified by ^1H and ^{13}C NMR spectroscopy.

The biodegradation efficiency varied with substrate concentration, reaching 91.7% at 200 mg/L and increasing to 96.3% at 600 mg/L, indicating that *G. lucidum* 1900 maintained a high degradation capacity even at higher initial flumequine concentrations.

Overall, the most significant factors that influenced the biotransformation process were culture age and exposure time with xenobiotic, whereas the concentration of xenobiotic did not influence either biodegradation or conversion rate.

At each stage of the experiment, non-inoculated controls without cultures and with flumequine had no peaks corresponding to any metabolites, confirming that the conversion was provided by the fungal cultures.

Discussion

The interest of researchers in exploring the biotransformation of fluoroquinolones began in the early 2000s due to the increasing consumption of this class of antibiotics (Wetzstein et al., 2006; Williams et al., 2007). Considering that flumequine is still applied in livestock production in several countries, the risk of developing resistance among Gram-negative bacteria remains significant (Swinckels et al., 2024). Therefore, the demonstrated ability of fungal cultures to degrade this compound highlights their promising potential for mitigating antibiotic contamination and resistance dissemination in the environment.

The conversion of flumequine into hydroxyflumequine has been studied in both ascomycetes and basidiomycetes (Williams et al., 2007; Čvančarová et al., 2015). Previous research demonstrated that *Cunninghamella elegans* Lendn. and some basidiomycetes are capable of producing hydroxyflumequine as the primary metabolite (Williams et al., 2007; Čvančarová et al., 2013). Our previous study showed that all tested strains (*Bjerkandera adusta* 2144, *Coprinus comatus* 2325 and 1687, *Ganoderma lucidum* 1900, *Irpex lacteus* 2437) formed hydroxyflumequine (Kerner et al., 2026). However, only certain species possess the enzymatic capacity to catalyze further reactions leading to the formation of other derivatives.

The key role in fungal biotransformation is played by their enzymatic systems. Fungi, especially wood-decaying species, are capable of producing intracellular cytochrome P450 monooxygenases as well as a wide range of extracellular oxidative enzymes such as laccase, lignin peroxidase, manganese peroxidase, etc. Previous studies suggest that, at the early stages of fluoroquinolone degradation by *B. adusta*, cytochrome P450 enzymes play a dominant role in initiating the transformation process (Akrouit et al., 2024). Alterations in pre-cultivation time, xenobiotic concentration, and exposure time with xenobiotic can have an impact on enzyme formation, influencing biotransformation productivity.

Assessment of pre-cultivation time on the capability to transform flumequine. The influence of pre-cultivation time on flumequine biotransformation reflects the physiological state of fungal cultures. In *B. adusta* 2144, the highest formation of hydroxyflumequine was observed in 4-5-day-old cultures, whereas older cultures (6–7 days) showed lower concentrations of the metabolite. This result is likely associated with sufficient biomass development combined with active metabolic capacity. In contrast, younger cultures may not yet possess adequate biomass, while older cultures may exhibit reduced metabolic efficiency due to nutrient limitation or the onset of stationary-phase processes. Literature data show that fungal culture age influences not only enzyme activity, but also the composition of oxidative isoenzymes (Levin et al., 2002), which may contribute to the observed differences in flumequine biotransformation at different pre-cultivation stages.

In *G. lucidum* 1900, the maximum concentration of hydroxyflumequine was detected in 3-day-old cultures. However, it was accompanied by a relatively high residual concentration of the parent compound. In contrast, in cultures pre-cultivated for 5 days, both hydroxyflumequine and residual flumequine concentrations were lower, indicating a balance between xenobiotic conversion and overall transformation efficiency compared to *B. adusta*. Therefore, we selected the 5th day of pre-cultivation as the optimal period for *G. lucidum* 1900. These results demonstrate that the optimal pre-cultivation age differs between fungal species, reflecting species-specific growth dynamics and metabolic regulation. Overall, the data indicate that pre-cultivation time is an important parameter that must be optimized individually for each fungal strain to achieve efficient flumequine transformation.

Effect of exposure time on the biotransformation efficiency. The exposure time had a pronounced effect on the flumequine biotransformation by both fungal cultures. In *Ganoderma lucidum* 1900, the most pronounced accumulation of hydroxyflumequine was observed during the early phase of exposure, with 18 h selected as the optimal time point. Further increases in metabolite concentration were relatively limited, indicating that prolonged exposure did not result in higher transformation yields.

This pattern may be related to changes in the physiological state of the fungal culture during

exposure. As cultivation proceeds, the biomass continues to age, which may alter metabolic activity and the capacity for xenobiotic transformation. Thus, the most effective biotransformation appears to occur when the culture maintains a balance between active metabolism and the amount of biomass. Remarkably, in our study, the major metabolite, hydroxyflumequine, remained unchanged throughout the whole biotransformation period. In contrast, during the biotransformation of other compounds, such as citral, the longer exposure time can significantly change the final metabolic profile. Specifically, a 6-day incubation leads to hydroxycitronellal production, whereas the period of 15 days shifts the pathway toward the commercially valuable product citronellol (Esmaeili et al., 2011). Consequently, while the exposure time serves as an instrument for changing the target product depending on the application, flumequine biotransformation by investigated basidiomycetes demonstrates a highly stable and predictable metabolic outcome.

Bjerkandera adusta 2144 exhibited a slower but more sustained transformation profile, with hydroxyflumequine detected throughout most of the cultivation period and maximum biodegradation achieved after prolonged exposure time (36–84 h). This suggests species-specific differences in transformation kinetics, where *G. lucidum* favors rapid conversion at earlier stages, while *B. adusta* maintains transformation capacity over longer cultivation times.

The results of assessing biodegradation rate during cultivation demonstrate that both *G. lucidum* 1900 and *B. adusta* 2144 are capable of rapidly degrading flumequine shortly after its addition to the culture medium. High biodegradation rates have already been detected after 6 h of cultivation, reaching 93.4% for *G. lucidum* and 91.8% for *B. adusta*. The biodegradation efficiency increased further, reaching a maximum of 97.7% for *G. lucidum* after 72 h and 96.0% for *B. adusta* after 108 h. These values are comparable with previously reported data for white-rot fungi, where more than 90% of flumequine was degraded within several days of cultivation (Čvančarová et al., 2013). The slightly slower attainment of maximal degradation by *B. adusta* may reflect species-specific differences in enzyme induction or substrate processing rates.

The high biodegradation capacity observed for *B. adusta* in this study is consistent with earlier reports demonstrating its effectiveness toward

other fluoroquinolone antibiotics. For example, Befenzi et al. (2025) reported complete degradation of levofloxacin by *B. adusta* within seven days of cultivation, highlighting the broad potential of this species for fluoroquinolone removal. Overall, the results confirm the ability of white-rot fungi to degrade fluoroquinolone antibiotics under submerged cultivation conditions.

Evaluation of the optimal flumequine concentrations for strain *G. lucidum* 1900. Xenobiotic concentration is considered an important parameter for biotransformation effectiveness. Even small changes in concentration from 0.04 to 0.05% of xenobiotic can demonstrate a change in variety and amounts of metabolites (Prasad et al., 2008). Previous studies investigating fungal transformation of fluoroquinolones have used a broad range of initial concentrations, depending on the fungal species and experimental design (Čvančarová et al., 2013; Williams et al., 2007). In our study, four different initial concentrations of flumequine were tested in order to assess their effect on biotransformation efficiency. The results demonstrated that the highest metabolite production was observed at 200 mg/L, whereas lower metabolite levels were detected at both lower and higher concentrations. At lower concentrations, the substrate availability was likely ineffective in activating the oxidative enzyme systems of the culture, whereas higher concentrations may have inhibited fungal metabolism, thereby reducing transformation efficiency.

Conclusion

The present study demonstrated that the efficiency of flumequine biotransformation by *Ganoderma lucidum* 1900 and *Bjerkandera adusta* 2144 depends on cultivation parameters, including pre-cultivation duration, exposure time, and initial antibiotic concentration. Both strains exhibited a high efficiency of flumequine degradation: *G. lucidum* 1900 achieved 91.7–97.7% degradation, while *B. adusta* 2144 showed 91.8–96.0% within five days of cultivation with flumequine. In both cultures, the main metabolite was identified as hydroxyflumequine, which began to accumulate as early as six hours after the start of submerged cultivation and increased throughout the cultivation period, confirming the active involvement of fungal enzymatic systems in the transformation process. The obtained results demonstrate the importance of cultivation conditions

for efficient flumequine biotransformation and may serve as a basis for further development of fungal-based approaches for fluoroquinolone removal.

Acknowledgements

The authors are grateful to the Ukrainian Natural Sciences Talent Empowerment project (special thanks to Dr. Olena Myronycheva and Dr. Kateryna Davydenko) for the knowledge, advice, and support that contributed to the preparation of this article. The authors also express their sincere gratitude to

Rodion A. Korzh for assisting with HPLC analysis. Finally, we are also grateful to anonymous reviewers for valuable recommendations.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

A.O. Kerner  <https://orcid.org/0000-0003-2810-906X>
G.A. Al-Maali  <https://orcid.org/0000-0002-7489-6466>

REFERENCES

- Akrout I., Staita K., Zouari-Mechichi H., Ghariani B., Khmaissa M., Navarro D., Doan A., Albert Q., Faulds C., Sciarra G., Record E., Mechichi T. 2024. Valorizing fungal diversity for the degradation of fluoroquinolones. *Heliyon*, 10(10): e30611. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e30611>
- Ariyani M., Jansen L.J.M., Balzer-Rutgers P., Hofstra N., van Oel P., van de Schans M.G.M. 2024. Antibiotic residues in the cirata reservoir, Indonesia and their effect on ecology and the selection for antibiotic-resistant bacteria. *Environmental Research*, 262, part 2: 119992. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2024.119992>
- Baati T., Ben Brahim M., Salek A., Selmi M., Njim L., Umek P., Aouane A., Hammami M., Hosni K. 2022. Flumequine-loaded titanate nanotubes as antibacterial agents for aquaculture farms. *RSC Advances*, 12(10): 5953–5963. <https://doi.org/10.1039/d1ra08533f>
- Barathe P., Kaur K., Reddy S., Shriram V., Kumar V. 2024. Antibiotic pollution and associated antimicrobial resistance in the environment. *Journal of Hazardous Materials Letters*, 5: 100105. <https://doi.org/10.1016/j.hazl.2024.100105>
- Befenzi H., Ezzariai A., Baghor J., Arrach H., Armengaud J., Kielbasa M., Doan A., Lambert J., Lomascolo A., Albert Q., Faulds C.B., Sciarra G., Mechichi T., Kouisni L., Hafidi M., El Fels L., Record E. 2025. *Bjerkandera adusta* TM11 for the bioremediation of fluoroquinolone antibiotics spiked in wastewater: a sustainable approach to pharmaceutical contaminant biotransformation. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 291: 117898. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2025.117898>
- Bisko N., Lomberg M., Mykchaylova O., Mytropolska N. 2024. IBK Mushroom Culture Collection. Version 1.8. *The IBK Mushroom Culture Collection of the M.G. Kholodny Institute of Botany*. In: GBIF occurrence dataset. Available at: <https://ukraine.ipt.gbif.no/resource?r=ibk&v=1.8> (Accessed 8 June 2026).
- Bondaruk S.V., Bulava S.O., Korzh R.A., Lesyk D.S., Polovynko V.V., Fedyk A.V., Al-Maali G.A. 2025. Biotransformation of 2,6-dichloroaniline and 3,5-dichloroaniline by the mycelium of basidiomycetes. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(6): 594–603. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.06.594>
- Čvančarová M., Moeder M., Filipová A., Cajthaml T. 2015. Biotransformation of fluoroquinolone antibiotics by ligninolytic fungi—Metabolites, enzymes and residual antibacterial activity. *Chemosphere*, 136: 311–320. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.12.012>
- Čvančarová M., Moeder M., Filipová A., Reemtsma T., Cajthaml T. 2013. Biotransformation of the antibiotic agent flumequine by ligninolytic fungi and residual antibacterial activity of the transformation mixtures. *Environmental Science and Technology*, 47(24): 14128–14136. <https://doi.org/10.1021/es403470s>
- de Souza Sevalho E., Paulino B.N., de Souza A.Q.L., de Souza A.D.L. 2024. Investigation into the effect of the culture conditions and optimization on limonene-1,2-diol production from the biotransformation of limonene using *Pestalotiopsis mangiferae* LaBMicrA-505. *Brazilian Journal of Microbiology*, 55(3): 2239–2251. <https://doi.org/10.1007/s42770-024-01457-0>
- Esmaili A., Rohany S., Safaiyan S., Zarei S.A. 2011. Microbial transformation of Citral by *Aspergillus niger*-PTCC 5011 and study of the pathways involved. *Czech Journal of Food Sciences*, 29(6): 610–615.
- Jara B., Srain B.M., Aranda M., Fernández C., Pantoja-Gutiérrez S., Méjanelle L. 2022. Water-sediment partitioning of flumequine and florfenicol, two antibiotics used in salmon aquaculture in Chile. *Marine Pollution Bulletin*, 177. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113480>
- Kerner A.O., Al-Maali G.A., Korzh R.A. 2026. Screening of selected basidiomycetes for flumequine biotransformation. *Ukrainian Botanical Journal*, 83(2): 120–128. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.02.120>
- Kim Y.R., Park D., Sim J.H., Lee H., Kim J.Y., Shin D.W., Eom M.O. 2025. National long-term monitoring and risk assessment of various veterinary drug residues in livestock products in the Republic of Korea. *Food Control*, 167: 110818. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2024.110818>

- Le Bouquin S., Thomas R., Jamin M., Baron S., Hanne-Poujade S., Chauvin C. 2021. A baseline survey of antimicrobial use and health issues in the freshwater salmonid industry in France. *Aquaculture Reports*, 21: 100906. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2021.100906>
- Lee G.B., Na H.J., Jeong J.M., Kwon M.G., Hwang S.D., Seo J.S. 2025. Effects of high concentrations of flumequine on CYP gene expression and histopathology in olive flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Animals*, 15(21): 3125. <https://doi.org/10.3390/ani15213125>
- Levin L., Forchiasin F., Ramos A. M. 2002. Copper induction of lignin-modifying enzymes in the white-rot fungus *Trametes trogii*. *Mycologia*, 94(3): 377–383. <https://doi.org/10.1080/15572536.2003.11833202>
- Prasad G.S., Girisham S., Reddy S.M., Srisailam K. 2008. Biotransformation of albendazole by fungi. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 24(8): 1565–1571. <https://doi.org/10.1007/s11274-007-9645-7>
- Sampaio F.C., Chaves-Alves V.M., Converti A., Lopes Passos F.M., Coelho J.L.C. 2008. Influence of cultivation conditions on xylose-to-xylitol bioconversion by a new isolate of *Debaryomyces hansenii*. *Bioresource Technology*, 99(3): 502–508. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2007.01.017>
- Sales A., Moreira R.C., Pastore G.M., Bicas J.L. 2019. Establishment of culture conditions for bio-transformation of R-(+)-limonene to limonene-1,2-diol by *Colletotrichum nymphaeae* CBMAI 0864. *Process Biochemistry*, 78: 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2019.01.022>
- Smitha M.S., Singh S., Singh R. 2017. Microbial biotransformation: a process for chemical alterations. *Journal of Bacteriology & Mycology: Open Access*, 4(2): 85. <https://doi.org/10.15406/jbmoa.2017.04.00085>
- Swinkels A.F., Fischer E.A.J., Korving L., Christodoulou R., Wagenaar J.A., Zomer A.L. 2024. Flumequine, a fluoroquinolone in disguise. *NPJ Antimicrobials and Resistance*, 2(1): 28. <https://doi.org/10.1038/s44259-024-00044-5>
- Ullah M.A., Kadhim H., Rastall R.A., Evans C.S. 2000. Evaluation of solid substrates for enzyme production by *Coriolus versicolor*, for use in bioremediation of chlorophenols in aqueous effluents. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 54(6): 832–837. <https://doi.org/10.1007/s002530000466>
- Van Boeckel T.P., Glennon E.E., Chen D., Gilbert M., Robinson T.P., Grenfell B.T., Levin S.A., Bonhoeffer S., Laxminarayan R. 2017. Reducing antimicrobial use in food animals. *Science*, 357(6358): 1350–1352. <https://doi.org/10.1126/science.aao1495>
- Wetzstein H.G., Schneider J., Karl W. 2006. Patterns of metabolites produced from the fluoroquinolone enrofloxacin by basidiomycetes indigenous to agricultural sites. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 71(1): 90–100. <https://doi.org/10.1007/s00253-005-0178-4>
- Williams A.J., Deck J., Freeman J.P., Chiarelli M.P., Adjei M.D., Heinze T.M., Sutherland J.B. 2007. Biotransformation of flumequine by the fungus *Cunninghamella elegans*. *Chemosphere*, 67(2): 240–243. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.10.016>
- Woolhouse M., Ward M., Van Bunnik B., Farrar J. 2015. Antimicrobial resistance in humans, livestock and the wider environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1670): 20140083. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0083>

Дослідження факторів, що впливають на біотрансформацію флюмеквіну культурами *Ganoderma lucidum* 1900 та *Bjerkandera adusta* 2144

A.O. КЕРНЕР¹, 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. Тривалість попереднього культивування, час інкубації з ксенобіотиком та його концентрація є одними з найважливіших факторів, які можуть впливати на ефективність біотрансформації. Метою дослідження було визначення впливу трьох суттєвих параметрів на процес біотрансформації двома культурами грибів — *Ganoderma lucidum* 1900 та *Bjerkandera adusta* 2144. Аналіз методом високоефективної рідинної хроматографії показав, що обидва штами перетворили флюмеквін на гідроксифлюмеквін. Оптимальні умови для біотрансформації відрізнялися для досліджених культур: час попереднього культивування становив 5 днів для обох штамів, тривалість інкубації — 18 год для *G. lucidum* 1900 і 36–84 год для *B. adusta* 2144. Для культури *G. lucidum* 1900 встановлено, що найвище продукування гідроксифлюмеквіну відбувається при внесенні 200 мг/л флюмеквіну, тому така концентрація є оптимальною. Встановлено, що обидва штами мають високі показники біодеградації флюмеквіну: культура *G. lucidum* 1900 продемонструвала 97,7% деградації флюмеквіну після 60 год глибинного культивування, тоді як *B. adusta* 2144 досягла 96,0% після 108 год культивування.

Ключові слова: *Bjerkandera adusta*, *Ganoderma lucidum*, біорізноманіття, біотрансформація, гриби, гідроксифлюмеквін, фторхінолони



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.345>

RESEARCH ARTICLE

Cellulolytic activity of *Schizophyllum commune* (Schizophyllaceae) and its potential for the saccharification of oat straw

Pavlo ZUBYK¹ , Maryna HROMNADSKA¹ , Vita HALYSH^{2,3} , Inna TRUS² ,
Olha YASHCHENKO² , Vita LINOVTYSKA^{1*} , Inna KLECHAK¹ 

¹ Faculty of Biotechnology and Biotechnics,
National Technical University of Ukraine "Igor Sikorsky Kyiv Polytechnic Institute"
37/4 Prospect Beresteyskyi, Kyiv 03056, Ukraine

² Faculty of Automation, Industrial Engineering and Ecology,
National Technical University of Ukraine "Igor Sikorsky Kyiv Polytechnic Institute",
37/4, Prospect Beresteyskyi, Kyiv 03056, Ukraine

³ Department of Physico-Chemistry of Carbon Nanomaterials, Chuiko Institute of Surface Chemistry,
National Academy of Sciences of Ukraine, 17 Oleg Mudrak Str., Kyiv 03164, Ukraine

* Author for correspondence: linovytyska.vita@iit.kpi.ua

Abstract. Induction of cellulolytic enzyme systems in four strains of *Schizophyllum commune* (IBK 2904, IBK 2905, IBK 2906, and IBK 2907) cultivated on lignocellulosic substrates and their efficiency in oat straw saccharification were studied. The fungi were grown on Norcrans medium containing 1% alder sawdust or 1% oat straw as inducers of enzyme synthesis. It has been demonstrated that oat straw is a more effective inducer of cellulase production. Endoglucanase activity reached 109.60 U/g_{DM} in strain 2904 and 103.39 U/g_{DM} in strain 2905 on oat straw, compared with 78.64 U/g_{DM} and 92.26 U/g_{DM} on alder sawdust. Carboxymethylcellulase activity increased up to 2.6-fold under oat straw induction, with a maximum value of 245.75 U/g_{DM} for strain 2904. Filter paper activity was moderately higher on oat straw, reaching 23.90 U/g_{DM} in strain 2906. Supernatants obtained after cultivation on medium with oat straw provided higher efficiency of oat straw saccharification (7.87% for strain 2904), whereas supernatants obtained after cultivation on medium with alder sawdust increased saccharification efficiency to 3.95%. The highest substrate mass loss after 48 h of hydrolysis (9.30%) was recorded for strain 2905 cultivated on oat straw. The results indicate the potential of *S. commune* 2904 grown on oat straw-containing medium for the production of efficient enzyme preparations applicable to lignocellulosic biomass conversion.

Keywords: bioconversion, cellulase, enzyme, hydrolysis, macromycetes

Introduction

The bioconversion of lignocellulosic biomass (encompassing cellulose, hemicelluloses, and lignin)

into fermentable sugars is a cornerstone of bio-ethanol production and other biorefinery processes. This multi-stage pathway typically involves pre-treatment to disrupt recalcitrant structures, followed by

ARTICLE HISTORY. Submitted 16 March 2026. Revised 16 July 2026. Published 31 August 2026

CITATION. Zubyk P., Hromnadskaya M., Halysh V., Trus I., Yashchenko O., Linovytyska V., Klechak I. 2026. Cellulolytic activity of *Schizophyllum commune* (Schizophyllaceae) and its potential for the saccharification of oat straw. *Ukrainian Botanical Journal*, 83(4): 345–354. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.345>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2026

© Publisher PH "Akadempriodyka" of the NAS of Ukraine, 2026

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

ISSN 2415-8860. Український ботанічний журнал. 2026. 83 (4)

345

enzymatic saccharification and microbial fermentation (Halysh et al., 2025a, 2025b; Pereira Junior, 2026). Amid rising fossil fuel prices and escalating greenhouse gas emissions, lignocellulosic materials offer a promising, low-cost alternative for biofuel generation, promoting environmental sustainability (Bukhari et al., 2025).

Cellulose, the principal structural polysaccharide in plant cell walls, represents the most prevalent organic polymer on Earth and serves as a vital renewable feedstock for sustainable biotechnologies (Sreedharan, 2016; Benalaya et al., 2024). Composed of linear chains of D-glucose units interconnected by β -1,4-glycosidic linkages, cellulose exhibits high crystallinity and resistance to degradation, necessitating efficient enzymatic breakdown for industrial applications (Abolore et al., 2024).

Enzymatic hydrolysis, mediated by cellulases, stands out as an energy-efficient and eco-friendly saccharification strategy, with outcomes modulated by parameters like pH, temperature, substrate accessibility, and enzyme specificity. However, the high cost of cellulases contributing up to 48% to bioethanol production expenses drives the need for novel, cheaper enzyme sources (Mussatto et al., 2021; Santos et al., 2026).

Cellulolytic enzymes are synthesized by plants, select animals, and diverse microorganisms including protozoa, bacteria, and fungi (Ejaz et al., 2021). Fungal systems have garnered substantial attention for their superior cellulase yields, with ascomycetes such as *Aspergillus* P. Micheli ex Haller, *Penicillium* Link, *Rhizopus* Ehrenb., and *Trichoderma* Pers. dominating commercial production due to their well-characterized enzyme complexes (Sreedharan, 2016). Nonetheless, basidiomycete fungi, particularly macrofungi, or mushrooms, excel in lignocellulose degradation in natural ecosystems, where they colonize decaying wood, leaf, and other cellulose-enriched substrates (Boiko, 2020). These organisms deploy enzyme arsenals to dismantle complex biopolymers like cellulose, hemicelluloses, lignin, and pectin, enabling efficient nutrient cycling (Zubyk et al., 2025). Strain-specific genetic variability and substrate-inducible expression underpin their cellulolytic prowess, making them adaptable to varied environmental cues (Boiko, 2020; Kumla et al., 2020).

Extensive research has highlighted the efficacy of basidiomycetes in cellulases production via solid-state fermentation (SSF) on agro-industrial or

forestry residues, leveraging their natural saprotrophic lifestyles (Sharma, Duggirala, 2020). Substrates such as wheat, sorghum, or rice straw; oak or pine sawdust; peanut hulls; mandarin peels; cotton waste; corn stover; and others have proven effective for inducing enzyme synthesis. Notable genera, including *Auricularia* Bull., *Flammulina* P. Karst., *Fomes* (Fr.) Fr., *Ganoderma* P. Karst., *Irpex* Fr., *Laetiporus* Murrill, *Lentinula* Earle, *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm., *Schizophyllum* Fr., and *Trametes* Fr., have been cultivated on these wastes, yielding robust cellulase activities through SSF (Bentil et al., 2018; Boiko, 2020; Zubyk et al., 2025). This valorization of lignocellulosic byproducts not only mitigates waste accumulation but also aligns with circular economy principles by converting low-value materials into high-value ones (Akinbile et al., 2026).

While SSF mimics natural fungal habitats and facilitates high enzyme titres on solid substrates, submerged fermentation (SmF) presents complementary advantages for industrial scalability, including precise regulation of growth conditions (e.g., aeration, agitation, pH, temperature, and nutrient supply), enhanced mass transfer, and simplified downstream processing (Kowanga, 2026).

Schizophyllum commune, a cosmopolitan basidiomycete known for its rapid growth and versatile metabolism, is a model for studying cellulase biosynthesis. The secretome of *S. commune* is characterized by a balanced and diverse set of extracellular enzymes, including endoglucanases, exoglucanases, β -glucosidases, xylanases, polygalacturonases, lytic polysaccharide monooxygenases (LPMOs), and accessory enzymes, forming an efficient enzymatic complex for lignocellulosic biomass conversion. Compared to other wood-decaying fungi, *S. commune* demonstrates enhanced hydrolytic performance toward agricultural lignocellulosic residues, largely due to its strong hemicellulolytic and pectinolytic capacities (Kumar et al., 2022; Tovar-Herrera et al., 2018; Zhu et al., 2016).

Despite the predominance of ascomycete-derived commercial cellulases, insights into basidiomycete enzymology underscore their untapped potential for cost-effective saccharification processes. Comparative genomic analysis has demonstrated that this basidiomycete possesses one of the most comprehensive lignocellulose-degrading systems among studied *Basidiomycota*, including approximately 240 glycoside hydrolase (GH) genes, 16 polysaccharide lyases (PL), and 30 carbohydrate

esterases (CE), enabling efficient decomposition of cellulose, hemicellulose, and pectin-rich substrates (Ohm et al., 2010). Particularly noteworthy is the expansion of gene families such as GH28, GH43, PL1, PL3, and PL4, which are associated with pectin and hemicellulose degradation, distinguishing *S. commune* from many other basidiomycetes and conventional ascomycete enzyme producers.

The objective of this study was to assess the cellulolytic potential of *S. commune* strains cultivated via submerged fermentation on lignocellulosic substrates, characterize the crude multi-enzyme complexes for key activities, and evaluate their saccharification efficiency on plant biomass (oat straw).

Materials and Methods

The objects of study were strains of *Schizophyllum commune* deposited in the IBK Mushroom Culture Collection of the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine: *S. commune* IBK 2904, *S. commune* IBK 2905, *S. commune* IBK 2906, and IBK *S. commune* 2907. The strains are stored on agarized malt extract agar (Mykchaylova et al., 2025).

The inoculum was prepared on a glucose-peptone-yeast medium with the following composition (g/L): glucose — 25.0, peptone — 3.0, yeast extract — 2.0, KH_2PO_4 — 1.0, K_2HPO_4 — 1.0, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0.25; pH 6.5 (Lomberg et al., 2023; Mykchaylova et al., 2023).

To study the cellulolytic activity of fungal strains, a modified Norcrans liquid medium was used (g/L): NH_4NO_3 — 1.0, KH_2PO_4 — 1.0, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0.5, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0.005, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0.0044, CaCl_2 — 0.0055 with the addition of lignocellulosic components as carbon sources, namely: alder sawdust or oat straw (10.0 g/L) (Buchalo, 1988). The initial pH value was set at 6.8 ± 0.2 using 0.1 N NaOH and HCl solutions.

Five milliliters of inoculum were added to a 250 mL flask containing 50 mL of nutrient medium. Macromycetes were cultivated in static mode (without stirring) at a temperature of $(28 \pm 1)^\circ\text{C}$ for 14 days (Lomberg et al., 2023).

At the end of cultivation, the biomass was separated from the culture liquid by filtration. The activity of cellulolytic enzymes in the culture liquid was determined by the amount of reducing sugars from specific substrates released during incubation (using the dinitrosalicylic method, according

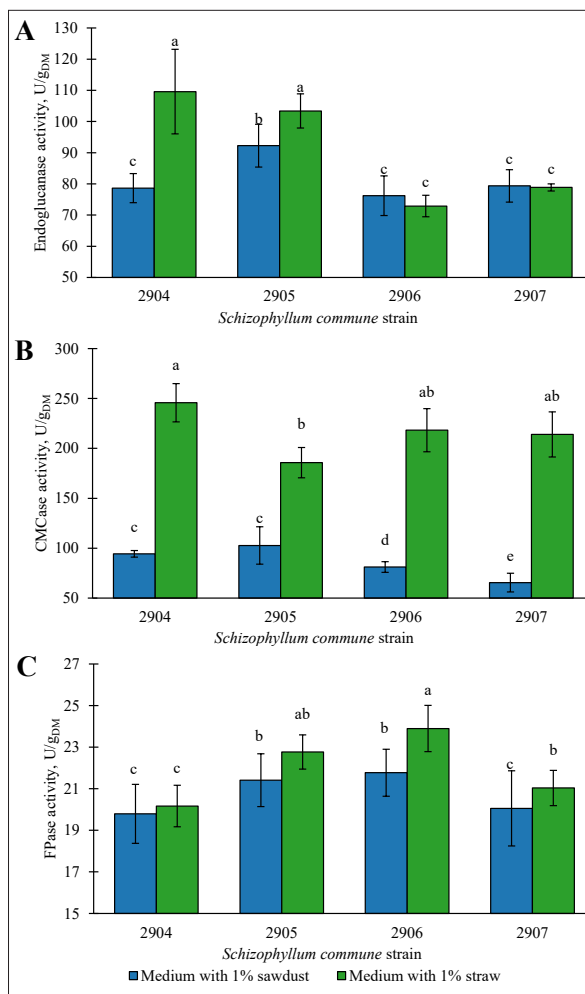


Fig. 1. Cellulolytic activity after cultivation of *Schizophyllum commune* on media with lignocellulosic waste. A: endoglucanase; B: CMCase; C: FPase

to the glucose calibration curve). To determine the activity of FPase (filter paper or total cellulase, EC 3.2.1.91), one strip of filter paper (FP, 1 cm × 6 cm) was used as the substrate. To determine the activity of CMCase (carboxymethylcellulase, EC 3.2.1.4) — 1% carboxymethylcellulose (CMC) solution. The unit of activity was taken as the amount of enzyme that releases 1 μmol of reducing sugars from the substrate per minute (Mohd Azmi et al., 2016). Endoglucanase activity (EC 3.2.1.4) was determined according to Dudka et al. (1982). The unit of activity was taken as the % decrease in viscosity of a 0.5% CMC solution per minute. Enzyme activity was calculated per 1 g of dry weight of the substrate used (U/g_{DM}).

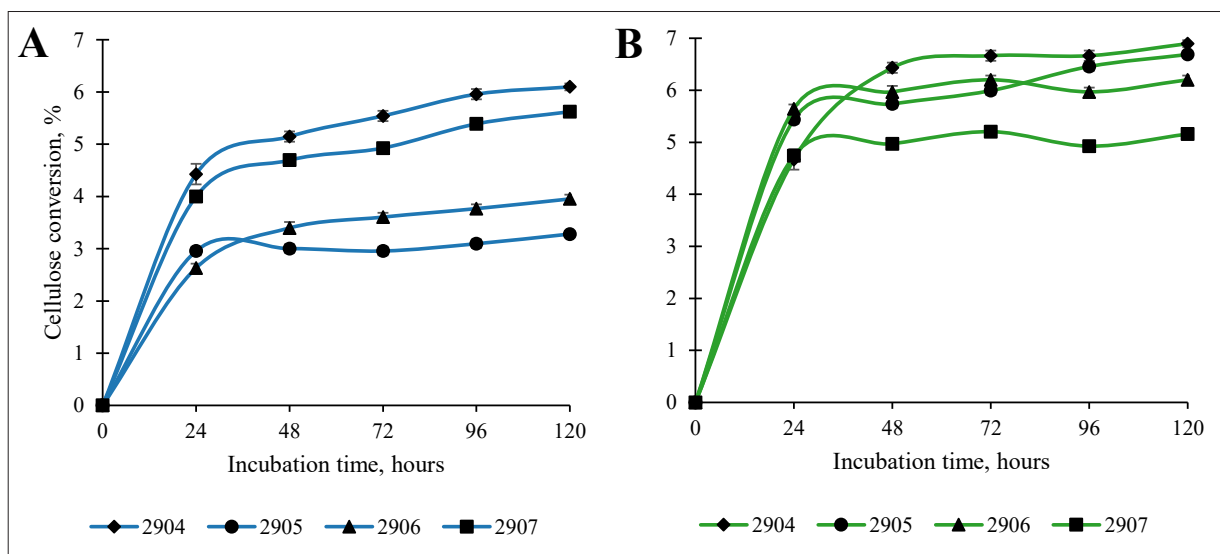


Fig. 2. Dynamics of oat straw saccharification by culture supernatants from *Schizophyllum commune* strains. A: alder sawdust-contained medium; B: oat straw-contained medium

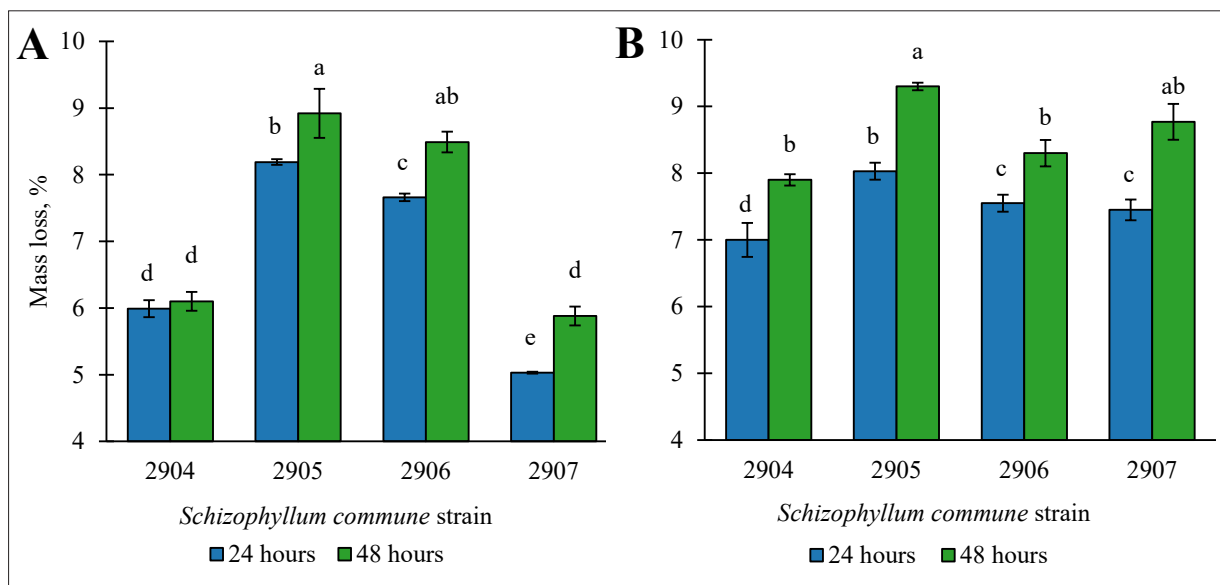


Fig. 3. Straw mass loss after enzymatic hydrolysis with culture supernatants from *Schizophyllum commune* strains. A: alder sawdust-contained medium; B: oat straw-contained medium

The lignocellulosic substrate (untreated oat straw) was saccharified by a modified method according to Cardoso et al. (2018). Shortly, 20 mL of culture liquid was added to 0.5 g of straw in 100 mL flasks. The amount of reducing sugars (using the method described above) released during enzymatic hydrolysis was determined in the reaction

mixture, and the biomass was dried to a constant weight at $(105 \pm 5) ^\circ\text{C}$. Then, the percentage of cellulose saccharification in oat straw was calculated according to Alrumman (2016) based on the previously determined cellulose content of the raw material (Halysh et al., 2025a, 2025b) and the mass yield of the substrate after treatment (Silva et al., 2015).

Statistical data processing was performed using Duncan's Multiple Range test. All experiments were performed in triplicate, and the results are presented as the mean $\pm$ standard deviation obtained from three measurements. The results were considered statistically significant at a p -value < 0.05 . Letters *a*, *b*, *c*, *d*... in Figs. 1–3, 5 indicate significant differences between strains at $p < 0.05$ according to Duncan's Multiple Range test.

Data processing and graphing were performed using Excel software (USA).

Results

Schizophyllum commune strains 2904, 2905, 2906, and 2907 were cultivated on media containing lignocellulosic waste as inducers of cellulolytic enzyme synthesis.

Endoglucanase activity was higher in *S. commune* strains 2904 and 2905 when cultivated on oat straw compared to alder sawdust (Fig. 1A): for strain 2904, the value reached 109.60 U/g_{DM} on oat straw versus 78.64 U/g_{DM} on alder sawdust, and for strain 2905 — 103.39 U/g_{DM} on oat straw versus 92.26 U/g_{DM} on alder sawdust. In contrast, strains 2906 and 2907 demonstrated slightly higher activity when grown on alder sawdust: 76.21 U/g_{DM} versus 72.91 U/g_{DM} for strain 2906 and 79.35 U/g_{DM} versus 78.86 U/g_{DM} for strain 2907.

The lowest value of endoglucanase activity was observed for strain 2906 on oat straw (72.91 U/g_{DM}). The obtained values did not differ statistically from those recorded for strains 2904 and 2906 cultivated on alder sawdust-containing medium, as well as from strain 2907 grown on both induction substrates ($p > 0.05$).

CMCase activity was consistently higher in oat straw-supplemented media across all tested strains (Fig. 1B). The highest activity is observed in *S. commune* 2904 on oat straw (245.75 U/g_{DM}), nearly 2.6 times greater than on alder sawdust (94.34 U/g_{DM}). Similarly, *S. commune* 2905 shows a 1.8-fold increase on oat straw.

FPase activity increased moderately in oat straw-grown cultures compared to alder sawdust-grown variants (Fig. 1C). The most pronounced enhancement is observed in *S. commune* 2906, with activity rising from 21.77 U/g_{DM} on alder sawdust to 23.90 U/g_{DM} on oat straw, a relative increase of approximately 10%. Other strains show smaller increments, ranging from 2% to 6%.

The observed preference for oat straw as an inducer of cellulolytic activities suggests more effective stimulation of the synergistic cellulase complex under these conditions. Notably, the activities remain relatively uniform among strains, with the highest value recorded for *S. commune* 2906 on oat straw (23.90 U/g_{DM}) and the lowest for *S. commune* 2904 on alder sawdust (19.79 U/g_{DM}).

Because enzymatic activity reflects catalytic potential rather than actual substrate conversion, saccharification assays were performed to validate hydrolytic performance. In the saccharification experiment, a culture liquid with previously characterized cellulase activity was used as the enzyme source; oat straw was used as a lignocellulosic substrate to assess the intensity of oat straw bioconversion.

For *S. commune* 2905, saccharification using supernatant derived by cultivation with alder sawdust increased progressively from 4.43% at 24 hours to 6.10% at 120 hours (Fig. 2A). In contrast, the enzyme complex derived by cultivation with oat straw demonstrated higher efficiency, reaching 7.87% at 72 h (Fig. 2B). The supernatant from *S. commune* strain 2904 cultivated with alder sawdust yielded inconsistent results, fluctuating from an initial 2.96% at 24 hours to a peak of 3.28% at 120 hours. In the oat straw-derived counterpart, yields were elevated yet stabilized, progressing from 6.11% at 24 hours to 7.13% at 72 hours and hovering between 6.53% and 6.76% in subsequent intervals.

Strain 2907 showed a steady increase in saccharification induced by alder sawdust, from 2.63% at 24 hours to 3.95% at 120 hours. For the cultivated with oat straw, an accelerated early phase reached 5.20% at 72 hours, followed by a brief decline to 4.93% at 96 hours (possibly due to dynamic substrate-enzyme interactions). The supernatant from strain *S. commune* 2906 after cultivation on medium with alder sawdust demonstrated equilibrated performance, ascending from 4.00% at 24 hours through 4.69% at 48 hours, 4.93% at 72 hours, and 5.39–5.62% in the mid-to-late phases. Its counterpart on oat straw maintained steady advancement from 5.65% at 24 hours to 6.20% at 72 hours and 5.60–6.20%, devoid of notable regressions.

Saccharification kinetics revealed that the majority of reducing sugars were released within the first 24–48 hours of hydrolysis. During this period, the increase in yield was most pronounced across all variants, indicating the highest catalytic efficiency of the enzyme systems at the early stage of

substrate conversion. Beyond 48 hours, the rate of sugar release declined markedly, approaching a plateau phase. This stabilization suggests progressive limitation associated with substrate recalcitrance and depletion of readily hydrolysable polysaccharide fractions.

Given the limited increase in yield after 48 hours (Fig. 2), further prolongation of hydrolysis was considered technologically inefficient. Therefore, subsequent quantitative assessments of substrate mass loss and saccharification efficiency were focused on the 24 hours and 48 hours time points as the most informative and technologically relevant stages of bioconversion.

Substrate mass loss increased in all variants between 24 and 48 hours is caused by more active hydrolysis at the early stage of incubation (Fig. 3). However, the magnitude of this increase differed substantially among strains and induction conditions. For supernatants derived from alder sawdust-grown cultures, the highest oat straw mass reduction at 48 hours was observed for strain 2905 (8.92%) and strain 2906 (8.49%). Strain 2906 exhibited a moderate increase from 5.03% to 5.88%, whereas strain 2904 demonstrated minimal progression (5.99% to 6.10%), indicating limited hydrolytic enhancement after the initial 24 hours. In contrast, supernatants obtained from oat straw-grown cultures generally resulted in higher mass loss values. At 48 hours, strain demonstrated 9.30% mass loss, representing the highest overall degradation efficiency.

Strain 2907 also showed pronounced activity (8.77%), followed by strain 2906 (8.30%) and strain 2904 (7.90%). The increment between 24 and 48 h was particularly marked for strains 2905 and 2907 under oat straw induction, suggesting more effective formation of enzyme systems adapted to polysaccharide-rich substrates. Overall, enzyme systems induced by oat straw exhibited higher efficiency in degrading oat straw compared to those induced by alder sawdust. The only exception was strain 2907, for which the difference between induction substrates was negligible. These findings support the presence of substrate-specific regulation of extracellular enzyme complexes in *S. commune*, influencing subsequent hydrolytic performance.

Discussion

Our findings reveal a substrate-dependent modulation of enzyme activities, where oat straw generally

elicited superior endoglucanase, CMCase, and FPase production compared to alder sawdust, aligning with the notion that agricultural residues like straw, rich in accessible cellulose and hemicelluloses, serve as more potent inducers for fungal cellulase systems. This preference is evident in strains 2904 and 2905, which exhibited 1.4-fold and 1.1-fold higher endoglucanase activities on oat straw versus alder sawdust, potentially attributable to straw's lower lignin content (12.9–18.1 %), in contrast to sawdust's higher lignification (22.0–37.3 %) imposing steric constraints (Szadkowska et al., 2022; Rencoret et al., 2023; Halysh et al., 2025a, 2025b; Santos et al., 2026). Conversely, strains 2906 and 2907 displayed marginal advantages on sawdust, suggesting strain-specific adaptations to woody substrates, possibly linked to enhanced expression of accessory lignin-modifying enzymes as reported in other basidiomycetes like *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm, where sawdust induced higher laccase but variable cellulase outputs (Han et al., 2020). The uniformity in FPase activities across strains (19.79–23.90 U/g_{DM}), with modest 2–10% enhancements on straw, underscores the synergistic nature of the cellulase complex, where straw's hemicellulose components may stimulate complementary hemicellulases, echoing observations in *Phanerochaete chrysosporium* Burds where inducers like wheat straw boosted overall filter paper degradation by 5–15% (Datsomor et al., 2022). CMCase, a targeted measure of endoglucanase on soluble substrates, amplified this trend with 1.8–3.3-fold increases on straw, peaking at 245.75 U/g_{DM} for strain 2904, which surpasses values reported for *S. commune* mutants on cellulosic substrates (e.g., 100–150 U/g_{DM} on bagasse), highlighting the efficacy of straw as an inducer in solid-state-like fermentations.

Metreveli et al. (2021) reported that polysaccharide composition of the cultivation substrate serves as a primary determinant of extracellular enzyme secretion profiles in basidiomycetes, with agricultural residues generally stimulating higher cellulase production than woody substrates due to their lower lignin content and greater accessibility of cellulose and hemicellulose fractions. This observation corresponds closely with the present findings, where oat straw consistently promoted higher CMCase, FPase, and, for most strains, endoglucanase activity compared with alder sawdust. Oat straw likely provides more accessible cellulose microfibrils and a more favorable lignin-to-polysaccharide ratio, facilitating induction of cellulolytic gene

expression and secretion of a more effective hydrolytic enzyme complex.

Similarly, Kachlishvili et al. (2020) demonstrated that the enzymatic productivity of higher basidiomycetes is strongly affected by cultivation parameters, including substrate form, inoculum characteristics, and nutrient adaptation, emphasizing the importance of physiological conditioning in enzyme biosynthesis. The strain-specific differences observed in this study, particularly the superior hydrolytic performance of strains 2904 and 2905 on oat straw, support the notion that genetic and physiological variability among *S. commune* strains significantly determines their substrate responsiveness and enzyme production efficiency.

Translating these *S. commune* enzymatic potentials to practical bioconversion, saccharification assays using culture supernatants on oat straw demonstrated that straw-induced enzymes consistently outperformed sawdust-induced enzymes, achieving average yields of 7.13% versus 4.74% at 120 hours. This corroborates literature data for *S. commune*, where straw induction enhanced saccharification of pretreated biomass by 20–30% due to a balanced complex of cellulases, pectinases, and LMEs, as seen in studies yielding 15–25% glucose release from wheat straw (Zhu et al., 2016). Strain 2904 emerged as the superior performer on straw (7.87% maximum at 72 hours), reflecting robust induction akin to *S. commune* IBL-06 optimized on rice straw for LME production, where similar kinetics led to 8–10% saccharification efficiencies (Asgher et al., 2016).

The rapid initial sugar release (0–48 hours) followed by plateaus post-96 hours indicates preferential hydrolysis of amorphous cellulose, with crystalline fractions and potential end-product inhibition (e.g., cellobiose) limiting late-stage gains, a common bottleneck in fungal bioconversion as noted in consolidated biological processing (CBP) with *S. commune* on cedar wood, achieving only 5–8% ethanol yields without supplementation (Horisawa et al., 2015). Strains 2906 and 2907 exhibited steady hydrolysis advancements, with induction by straw 6.76% and 7.38% at 120 hours, respectively, comparable to reports of 7–9% digestibility enhancements treated with *S. commune* laccases of paddy and wheat straw (Sornlake et al., 2017).

Substrate mass loss further validated these efficiencies, with straw-induced supernatants causing 7.90–9.30% reductions at 48 hours, peaking for

strain 2905 (9.30%), exceeding sawdust variants (6.10–8.92%). This selective degradation, minimal for strain 2904 on sawdust (6.10%), aligns with the white-rot strategy of *S. commune*, where straw fosters lignin delignification, enhancing *in vitro* digestibility as observed for paddy and finger millet straws (Kumar et al., 2022). Compared to literature, our yields (up to 7.87%) are modest against theoretical 40–50% cellulose conversion, yet they surpass untreated baselines (2–5%) and approach optimized CBP systems, underscoring the need for pretreatment (e.g., alkaline) to mitigate recalcitrance, as demonstrated in *S. commune* on wheat bran yielding 1.162 mg/mL glucose from rice straw (Kumar et al., 2018). The negligible difference for strain 2907 between inducers suggests broader substrate adaptability, potentially exploitable in mixed waste media.

Conclusions

This study demonstrates that oat straw is a significantly more effective inducer of cellulolytic enzymes for *Schizophyllum commune* strains 2904, 2905, 2906, and 2907 than alder sawdust. Strains 2904 and 2905 showed the highest endoglucanase activity on oat straw (109.60 U/g_{DM} and 103.39 U/g_{DM}, respectively), while CMCase activity increased 1.8–2.6-fold across all strains in oat straw-supplemented medium, reaching its maximum of 245.75 U/g_{DM} in strain 16. FPase activity was moderately higher on oat straw, with the largest gain recorded for strain 2906 (23.90 U/g_{DM}).

The best saccharification performance was achieved by strain 2904 (a maximum of 7.87% at 72 hours). The majority of reducing sugars were released within the first 48 hours, after which the process reached a plateau, indicating that prolongation beyond 48–72 hours is technologically inefficient. Substrate mass loss at 48 hours further confirmed these findings: oat straw-induced supernatants caused 7.90–9.30% degradation.

Thus, the present research identifies *S. commune* 2904 cultivated on synthetic medium with 1% oat straw as the most promising system for cellulase production and subsequent saccharification of lignocellulosic biomass under the tested conditions. Future work should focus on alkaline or biological pretreatment of substrates thereby advancing cost-effective, sustainable biofuel and bioproduct platforms.

Acknowledgements

The authors express their sincere gratitude to the staff members of the Department of Mycology of the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine for providing the fungal strains used in the present study.

The present work was carried out with the financial support of the Ministry of Education and Science of Ukraine; State registration number 0125U000764.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

P. Zubyk  <https://orcid.org/0000-0003-0435-0254>
 M. Hromnadska  <https://orcid.org/0000-0002-8165-561X>
 V. Halysch  <https://orcid.org/0000-0001-7063-885X>
 I. Trus  <https://orcid.org/0000-0001-6368-6933>
 O. Yashchenko  <https://orcid.org/0000-0003-3716-8707>
 V. Linovyt'ska  <https://orcid.org/0000-0002-2755-9811>
 I. Klechak  <https://orcid.org/0000-0002-7382-0259>

REFERENCES

- Abolore R.S., Jaiswal S., Jaiswal A.K. 2024. Green and sustainable pretreatment methods for cellulose extraction from lignocellulosic biomass and its applications: A review. *Carbohydrate Polymer Technologies and Applications*, 7: 100396. <https://doi.org/10.1016/j.carpta.2023.100396>
- Akinbile B.J., Olatunde O.C., Makgato S.S., Mbohwa C. 2026. Advancing sustainability: Innovative waste-to-biofuel pathways for circular economy in Africa, a review. *Biomass Futures*, 1: 100028. <https://doi.org/10.1016/j.bmf.2026.100028>
- Alrumman S.A. 2016. Enzymatic saccharification and fermentation of cellulosic date palm wastes to glucose and lactic acid. *Brazilian Journal of Microbiology*, 47(1): 110–119. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2015.11.015>
- Asgher M., Wahab A., Bilal M., Nasir Iqbal H.M. 2016. Lignocellulose degradation and production of lignin modifying enzymes by *Schizophyllum commune* IBL-06 in solid-state fermentation. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 6: 195–201. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2016.04.003>
- Benalaya I., Alves G., Lopes J., Silva L.R. 2024. A review of natural polysaccharides: sources, characteristics, properties, food, and pharmaceutical applications. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(2): 1322. <https://doi.org/10.3390/ijms25021322>
- Bentil J.A., Thygesen A., Mensah M., Lange L., Meyer A.S. 2018. Cellulase production by white-rot basidiomycetous fungi: solid-state versus submerged cultivation. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(14): 5827–5839. <https://doi.org/10.1007/s00253-018-9072-8>
- Boiko S.M. 2020. Cellulases of basidiomycetes for the development of cellulose bioconversion technologies. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(5): 378–385. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.05.378>
- Buchalo A.S. 1988. *Higher edible Basidiomycetes in pure culture*. Kyiv: Naukova Dumka, 144 p. [Бухало А.С. 1988. *Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре*. Киев: Наукова думка, 144 с.]
- Bukhari I., Haq F., Kiran M., Aziz T., Mehmood S., Haroon M. 2025. Lignocellulosic biomass as a renewable resource: driving second-generation biofuel innovation from agricultural waste. *Biomass and Bioenergy*, 201: 108133. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2025.108133>
- Cardoso W.S., Queiroz P.V., Tavares G.P., Santos F.A., Soares F.E.F., Kasuya M.C.M., Queiroz J.H. 2018. Multi-enzyme complex of white rot fungi in saccharification of lignocellulosic material. *Brazilian Journal of Microbiology*, 49(4): 879–884. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2018.05.006>
- Datsomor O., Yan Q., Opoku-Mensah L., Zhao G., Miao L. 2022. Effect of different inducer sources on cellulase enzyme production by white-rot basidiomycetes *Pleurotus ostreatus* and *Phanerochaete chrysosporium* under submerged fermentation. *Fermentation*, 8(10): 561. <https://doi.org/10.3390/fermentation8100561>
- Dudka I.A., Wasser S.P., Ellanskaia I.A., Koval E.Z., Gorbik L.T., Nikolskaya E.A., Bilay V.I., Bilay T.I., Borisova V.N., Sivers V.S., Musich E.G., Lizak Y.V., Stryzhevskaya A.Y., Aizenberg V.L., Kirillova L.M., Bezbrodova S.I., Zaichenko A.M., Zakordonets L.A., Meteiko T.Y., Redchits T.I. 1982. *Methods of Experimental Mycology*. Kyiv: Naukova Dumka, 550 p. [Дудка І.А., Вассер С.П., Элланская И.А., Коваль Э.З., Горбик Л.Т., Никольская Е.А., Билай В.И., Билай Т.И., Борисова В.Н., Сиверс В.С., Музич Е.Г., Лизак Ю.В., Стрижевская А.Ю., Айзенберг В.Л., Кириллова Л.М., Безбродова С.И., Зайченко А.М., Закордонец Л.А., Метейко Т.Ю., Редчиц Т.И. 1982. *Методы экспериментальной микологии*. Киев: Наукова думка, 550 с.]
- Ejaz U., Sohail M., Ghanemi A. 2021. Cellulases: from bioactivity to a variety of industrial applications. *Biomimetics*, 6(3): 44. <https://doi.org/10.3390/biomimetics6030044>
- Halysch V., Trus I., Yashchenko O., Hromnadska M., Zubyk P. 2025a. Method of preparing oat straw for biofuel production. *Ecological Safety and Balanced Use of Resources*, 16(2): 9–18. <https://doi.org/10.63341/esbur/2.2025.09>
- Halysch V., Trus I., Yashchenko O., Hromnadska M., Zubik P., Deykun I., Cheropkina R., Krysenko T., Ovsyankina V. 2025b. From plant waste to substrate for second-generation biofuels. *Ecological Engineering & Environmental Technology*, 26(11): 139–145. <https://doi.org/10.12912/27197050/211807>

- Han M.L., An Q., He S.F., Zhang X.L., Zhang M.H., Gao X.H., Wu Q., Bian L.S. 2020. Solid-state fermentation on poplar sawdust and corncob wastes for lignocellulolytic enzymes by different *Pleurotus ostreatus* strains. *BioResources*, 15(3): 4982–4995.
- Horisawa S., Ando H., Ariga O., Sakuma Y. 2015. Direct ethanol production from cellulosic materials by consolidated biological processing using the wood rot fungus *Schizophyllum commune*. *Bioresource Technology*, 197: 37–41. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.08.031>
- Kachlishvili E., Kobakhidze A., Rusitashvili M., Tsokilauri A., Elisashvili V.I. 2020. Elucidation of the higher basidiomycetes enzyme activity in dependence on the medicinal mushroom inoculum form, precultivation medium, age, and size. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 22(11): 1099–1108. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2020035655>
- Kowanga D.K. 2026. Fungi-to-fuel: new methods in isolation, cultivation and lipid recovery: comprehensive review. *Bulletin of the National Research Centre*, 50(1): 11. <https://doi.org/10.1186/s42269-026-01392-0>
- Kumar A., Bharti A.K., Bezie Y. 2022. *Schizophyllum commune*: a fungal cell-factory for production of valuable metabolites and enzymes. *BioResources*, 17(3): 5420–5436. <https://doi.org/10.15376/biores.17.3.Kumar>
- Kumar B., Bhardwaj N., Alam A., Agrawal K., Prasad H., Verma P. 2018. Production, purification and characterization of an acid/alkali and thermo tolerant cellulase from *Schizophyllum commune* NAIMCC-F-03379 and its application in hydrolysis of lignocellulosic wastes. *AMB Express*, 8(8): 173. <https://doi.org/10.1186/s13568-018-0696-y>
- Lomberg M., Krupodorova T., Krasinko V., Mykchaylova O. 2023. The antibacterial activity of culture filtrates and mycelia of selected strains of macromycetes from the genus *Hericium*. *Botanica Serbica*, 47(2): 241–249. <https://doi.org/10.2298/BOTSERB2302241L>
- Metreveli E., Khardziani T., Elisashvili V. 2021. The carbon source controls the secretion and yield of polysaccharide-hydrolyzing enzymes of basidiomycetes. *Biomolecules*, 11(9): 1341. <https://doi.org/10.3390/biom11091341>
- Mohd Azmi M.A.A., Jalil R., Kalil M.S. 2016. Production of cellulase from *Pycnoporus sanguineus*. *Indian Journal of Science and Technology*, 9(21): 1–7. <https://doi.org/10.17485/ijst/2016/v9i21/95230>
- Mussatto S.I., Yamakawa C.K., van der Maas L., Dragone G. 2021. New trends in bioprocesses for lignocellulosic biomass and CO₂ utilization. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 152: 111620. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2021.111620>
- Mykchaylova O., Dubova H., Lomberg M., Negriyko A., Poyedinok N. 2023. Influence of low-intensity light on the biosynthetic activity of the edible medicinal mushroom *Hericium erinaceus* (Bull.: Fr.) Pers. in vitro. *Archives of Biological Sciences*, 75(4): 489–501. <https://doi.org/10.2298/ABS230821040M>
- Mykchaylova O., Negriyko A., Matvieieva N., Lopatko K., Poyedinok N. 2025. Photoregulation of the biosynthetic activity of fungus *Inonotus obliquus* using colloidal solutions of biogenic metal nanoparticles and low-intensity laser radiation. *Bioengineered*, 16(1). <https://doi.org/10.1080/21655979.2025.2458371>
- Ohm R.A., De Jong J.F., Lugones L.G., Aerts A., Kothe E., Stajich J.E., De Vries R.P., Record E., Levasseur A., Baker S.E., Bartholomew K.A., Coutinho P.M., Erdmann S., Fowler T.J., Gathman A.C., Lombard V., Henrissat B., Knabe N., Kües U., Lilly W.W., Lindquist E., Lucas S., Magnuson J.K., Piumi F., Raudaskoski M., Salamov A., Schmutz J., Schwarze F.W.M.R., van Kuyk P.A., Horton J.S., Grigoriev I.V., Wösten H.A.B.W. 2010. Genome sequence of the model mushroom *Schizophyllum commune*. *Nature Biotechnology*, 28(9): 957–963. <https://doi.org/10.1038/nbt.1643>
- Pereira N., Jr. 2026. Biochemical conversion of lignocellulosic biomass in biorefinery systems. *Fermentation*, 12(2): 88. <https://doi.org/10.3390/fermentation12020088>
- Rencoret J., Marques G., Rosado M.J., Benito J., Barro F., Gutiérrez A., del Río J.C. 2023. Variations in the composition and structure of the lignins of oat (*Avena sativa* L.) straws according to variety and planting season. *International Journal of Biological Macromolecules*, 242: 124811. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2023.124811>
- Santos D., Siqueira J.G.W., da Silva M.G.L., Donato M., da Silva G., Pratto B., Albuquerque A.A., Dutra E.D., Sonogo J.L.S. 2026. Enzymatic hydrolysis of lignocellulosic biomass: structural features, process aspects, kinetics, and computational tools. *Biomass*, 6(1): 1–13. <https://doi.org/10.3390/biomass6010013>
- Sharma S., Duggirala S.M. 2020. Production of lignolytic and cellulolytic enzymes by basidiomycetes fungi in the solid-state fermentation of different agro-residues. *Research Journal of Biotechnology*, 15(9): 10–17.
- Silva C.E.D.F., Gois G.N.S.B., Silva L.M.O., Almeida R.M.R.G., Abud A.K.S. 2015. Citric waste saccharification under different chemical treatments. *Acta Scientiarum. Technology*, 37(4): 387–392. <https://doi.org/10.4025/actascitechnol.v37i4.28133>
- Sornlake W., Rattanaphanjak P., Champreda V., Eurwilaichitr L., Kittisenachai S., Roytrakul S., Fujii T., Inoue H. 2017. Characterization of cellulolytic enzyme system of *Schizophyllum commune* mutant and evaluation of its efficiency on biomass hydrolysis. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 81(7): 1289–1299. <https://doi.org/10.1080/09168451.2017.1320937>
- Sreedharan S. 2016. An overview on fungal cellulases with an industrial perspective. *Journal of Nutrition & Food Sciences*, 6(1). <https://doi.org/10.4172/2155-9600.1000461>
- Szadkowska D., Auriga R., Lesiak A., Szadkowski J., Marchwicka M. 2022. Influence of pine and alder woodchips storage method on the chemical composition and sugar yield in liquid biofuel production. *Polymers*, 14(17): 3495. <https://doi.org/10.3390/polym14173495>
- Tovar-Herrera O.E., Martha-Paz A.M., Pérez-Llano Y., Aranda E., Tacoronte-Morales J.E., Pedrosa-Cabrera M.T., Arévalo-Niño K., Folch-Mallol J.L., Batista-García R.A. 2018. *Schizophyllum commune*: an unexploited source for lignocellulose degrading enzymes. *MicrobiologyOpen*, 7(3): e00637. <https://doi.org/10.1002/mbo3.637>

- Zhu N., Liu J., Yang J., Lin Y., Yang Y., Ji L., Li M., Yuan H. 2016. Comparative analysis of the secretomes of *Schizophyllum commune* and other wood-decay basidiomycetes during solid-state fermentation reveals its unique lignocellulose-degrading enzyme system. *Biotechnology for Biofuels*, 9(1): 42. <https://doi.org/10.1186/s13068-016-0461-x>
- Zubyk P., Klechak I., Dzyhun L., Titova L., Linovytska V. 2025. Utilization of lignocellulosic waste from the agro-food industry by edible basidiomycetes *Pleurotus* spp. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*, e11647. <https://doi.org/10.55251/jmbfs.11647>

Целюлолітична активність *Schizophyllum commune* (Schizophyllaceae) та перспективи його застосування в оцукрюванні вівсяної соломи

П. ЗУБИК¹, М. ГРОМНАДСЬКА¹, В. ГАЛИШ^{2,3}, І. ТРУС²,
О. ЯЩЕНКО², В. ЛІНОВИЦЬКА¹, І. КЛЕЧАК¹

¹ Факультет біотехнології і біотехніки,

Національний технічний університет України

"Київський політехнічний інститут імені Ігоря Сікорського",

проспект Берестейський 37/4, Київ 03056, Україна

² Факультет автоматизації, промислової інженерії та екології,

Національний технічний університет України

"Київський політехнічний інститут імені Ігоря Сікорського",

проспект Берестейський 37/4, Київ 03056, Україна

³ Відділ фізико-хімії вуглецевих наноматеріалів, Інститут хімії поверхні ім. О.О. Чуйка,

НАН України, вул. Олега Мудрака 17, Київ 03164, Україна

Реферат. Досліджено індукцію целюлолітичних ферментних систем кількох штамів *Schizophyllum commune* (ІВК 2904, ІВК 2905, ІВК 2906 та ІВК 2907), які культивували на лігноцелюлозних субстратах, та їхню ефективність в оцукрюванні вівсяної соломи. Приби культивували на середовищі Норкранс, що містило 1% вільхової тирси або 1% вівсяної соломи як індуктори синтезу ферментів. Було продемонстровано, що вівсяна солома була більш ефективним індуктором продукції целюлази. Активність ендоглюканази досягла 109,60 од/г_{СР} для штаму 2904 та 103,39 од/г_{СР} для штаму 2905 на вівсяній соломі порівняно з 78,64 од/г_{СР} та 92,26 од/г_{СР} на вільховій тирсі. Активність карбоксиметилцелюлази збільшилася до 2,6 раза при індукції вівсяною соломою, з максимальним значенням 245,75 од/г_{СР} для штаму 2904. ФПазна активність була вищою на вівсяній соломі, досягаючи 23,90 од/г_{СР} у штамі 2906. Фільтрати, отримані після культивування на середовищі з вівсяною соломою, забезпечили вищу ефективність оцукрювання вівсяної соломи (7,87% для штаму 2904), тоді як фільтрати, отримані після культивування на середовищі з вільховою тирсою, підвищили ефективність оцукрювання до 3,95%. Найбільша втрата маси субстрату після 48 годин гідролізу (9,30%) була зафіксована для штаму 2905, який культивували на вівсяній соломі. Результати вказують на потенціал *S. commune* 2904 при культивуванні на середовищі, яке містить вівсяну солому, для виробництва ефективних ферментних препаратів, що використовуються для конверсії лігноцелюлозної біомаси.

Ключові слова: біоконверсія, гідроліз, макроміцети, фермент, целюлаза

