

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



# UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

Founded 1921

*A journal for botany & mycology*

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

2022 • 79 (3)



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, повідомлення та інші матеріали публікуються в таких основних розділах: *Загальні проблеми та огляди, Систематика, флористика, географія рослин, Гриби і грибоподібні організми, Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу, Червона книга України, Флористичні знахідки, Мікологічні знахідки, Структурна ботаніка, Біотехнологія, фізіологія, біохімія, Клітина та молекулярна біологія, Гербарна справа, Історія науки, Новини та дискусії, Ювілейні дати, Втрати науки, Рецензії та новини літератури.*

Статті друкуються українською та англійською мовами

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. Original articles, short communications and other contributions are published in sections *General Issues and Reviews, Plant Taxonomy, Geography and Floristics, Fungi and Fungi-like Organisms, Vegetation Science, Ecology and Conservation, Red Data Book of Ukraine, Floristic Records, Mycological Records, Structural Botany, Biotechnology, Physiology and Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology, Herbarium Curation, History of Science, News and Views, Anniversary Dates, In Memoriam, Reviews and Notices of Publications.*

Publication languages: Ukrainian and English

#### РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор – Сергій Л. МОСЯКІН

Заступники головного редактора – Ганна В. БОЙКО,  
Віра П. ГАЙОВА

Дірк К. АЛЬБАХ (Німеччина), Соломон П. ВАСЦЕР,

Філіп ВЕРЛООВ (Бельгія), Василь П. ГЕЛЮТА,

Зігмантас ГУДЖИНСКАС (Литва),

Пітер Дж. де ЛАНГЕ (Нова Зеландія),

Яків П. ДІДУХ, Дмитро В. ДУБИНА, Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА,

Сергій Я. КОНДРАТЮК, Єлізавета Л. КОРДЮМ,

Ірина А. КОРОТЧЕНКО, Ірина В. КОСАКІВСЬКА,

Кароль МАРГОЛЬД (Словаччина), Евіатар НЕВО (Ізраїль),

Пітер РЕЙВЕН (США), Марина М. СУХОМЛІН,

Сусуму ТАКАМАЦУ (Японія), Микола М. ФЕДОРОНЧУК,

Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ, Петро М. ЦАРЕНКО,

Ілля І. ЧОРНЕЙ, Мирослав В. ШЕВЕРА,

Наталія М. ШИЯН, Богдан ЯЦКОВЯК (Польща)

Відповідальний секретар – Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

#### EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief – Sergei L. MOSYAKIN

Associate Editors – Ganna V. BOIKO  
Vera P. HAYOVA

Dirk C. ALBACH (Germany), Ilyia I. CHORNEY,

Peter J. de LANGE (New Zealand), Yakiv P. DIDUKH,

Dmytro V. DUBYNA, Mykola M. FEDORONCHUK,

Zigmantas GUDŽINSKAS (Lithuania), Vasyly P. HELUTA,

Bogdan JACKOWIAK (Poland), Olexander E. KHODOSOVTSSEV,

Sergey Y. KONDRATYUK, Elizabeth L. KORDYUM,

Iryna A. KOROTCHENKO, Iryna V. KOSAKIVSKA,

Karol MARHOLD (Slovakia), Eviatar NEVO (Israel),

Peter RAVEN (USA), Myroslav V. SHEVERA,

Natalia M. SHYIAN, Maryna M. SUKHOMLYN,

Susumu TAKAMATSU (Japan), Petro M. TSARENKO,

Filip VERLOOVE (Belgium), Solomon P. WASSER,

Olena K. ZOLOTAREVA

Editorial Assistant – Mariya D. ALEINIKOVA

---

На першій сторінці обкладинки: Фото © В.П. Гелюта

Front page: Photo by © V.P. Heluta

---

Редакція "Українського ботанічного журналу"  
✉ Інститут ботаніки НАН України  
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

+380 44 235 4182  
secretary\_ubzh@ukr.net  
<https://ukrbotj.co.ua>

# УКРАЇНСЬКИЙ 2022 • 79 • 3 БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

НАУКОВИЙ ЖУРНАЛ • ЗАСНОВАНИЙ 1921 р. • SCIENTIFIC JOURNAL • PUBLISHED SINCE 1921

## З М І С Т

### *Систематика, флористика, географія рослин*

де Ланге П.Дж., Пельзер П.Б., Лью Чіа-Сін, Маршалл А.Дж. *Senecio pokohinuensis* (Asteraceae), нова комбінація для ендемічного виду островів Мокохінау, затоки Хауракі, північної частини Північного острова (Нова Зеландія) . . . . . 125

### *Гриби і зривоподібні організми*

Маршалл А.Дж., Бланчон Д.Дж., Аптрут А., Люкінг Р., де Ланге П.Дж. П'ять нових видів для ліхенізованої мікобіоти архіпелагу Нова Зеландія . . . . . 130

### *Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу*

Хом'як І.В. Синтаксономія відновлюваної рослинності кар'єрів Центрального Полісся . . . . . 142

### *Червона книга України*

Гелюта В.П., Зикова М.О., Гайова В.П., Придюк М.П., Шевченко М.В. Деякі зміни до списку видів грибів, включених до Червоної книги України . . . . . 154

### *Структурна ботаніка*

Одінцова А.В. Морфогенез плоду як предмет карпологічних досліджень . . . . . 169

### *Біотехнологія, фізіологія, біохімія*

Веденичова Н.П., Щербатюк М.М., Косаківська І.В. Вплив низької температури на ріст рослин *Secale cereale* (Poaceae) та вміст ендогенних цитокінінів у коренях і пагонах . . . . . 184

### *Ювілейні дати*

Марія Яківна Зерова (до 120-річчя з дня народження) . . . . . 193

# CONTENTS

## ***Plant Taxonomy, Geography and Floristics***

- de Lange P.J., Pelsner P.B., Liew Chia-Sin, Marshall A.J. *Senecio pokohinuensis* (Asteraceae), a new combination for an endemic species of Mokohinau Islands, Hauraki Gulf (Tikapa Moana o Hauraki), northern Te Ika a Maui / North Island, Aotearoa / New Zealand . . . . . 125

## ***Fungi and Fungi-like Organisms***

- Marshall A.J., Blanchon D.J., Aptroot A., Lücking R., de Lange P.J. Five new additions to the lichenized mycobiota of the Aotearoa / New Zealand archipelago . . . . . 130

## ***Vegetation Science, Ecology, Conservation***

- Khomiak I.V. Syntaxonomy of restoration vegetation in quarries in Central Polissya . . . . . 142

## ***Red Data Book of Ukraine***

- Heluta V.P., Zykova M.O., Hayova V.P., Prydiuk M.P., Shevchenko M.V. An update to the species list of fungi in the *Red Data Book of Ukraine* . . . . . 154

## ***Structural Botany***

- Odintsova A.V. Morphogenesis of fruit as a subject matter for the carpological studies . . . . . 169

## ***Biotechnology, Physiology and Biochemistry***

- Vedenicheva N., Shcherbatyuk M., Kosakivska I. Effect of low-temperature stress on the growth of plants of *Secale cereale* (Poaceae) and endogenous cytokinin content in roots and shoots . . . . . 184

## ***Anniversary Dates***

- Mariya Ya. Zerova (on the 120<sup>th</sup> anniversary of the birth) . . . . . 193



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.125>

RESEARCH ARTICLE

## ***Senecio pokohinuensis* (Asteraceae), a new combination for an endemic species of Mokohinau Islands, Hauraki Gulf (Tikapa Moana o Hauraki), northern Te Ika a Maui / North Island, Aotearoa / New Zealand**

Peter J. de LANGE\*<sup>1</sup> , Pieter B. PELSER<sup>2</sup> , Chia-Sin LIEW<sup>3</sup> , Andrew J. MARSHALL<sup>1</sup> 

<sup>1</sup>School of Environmental & Animal Sciences, Unitec Institute of Technology, Private Bag 92025, Victoria Street West, Auckland 1142, Aotearoa / New Zealand

<sup>2</sup>School of Biological Sciences, University of Canterbury, Private Bag 4800, Christchurch 8140, Aotearoa / New Zealand

<sup>3</sup>Center for Biotechnology, University of Nebraska-Lincoln, Lincoln, NE 68588, United States of America

**Abstract.** Previous research has demonstrated that *Senecio repangae* subsp. *repangae* and subsp. *pokohinuensis* have independent evolutionary origins. Here, we therefore elevate subsp. *pokohinuensis* to species rank: *Senecio pokohinuensis*. Updated morphological descriptions for both species are also provided.

**Keywords:** Asteraceae, Senecioneae, *Senecio*, *S. repangae*, *S. repangae* subsp. *pokohinuensis*, *S. pokohinuensis*, new combination, taxonomy, Aotearoa / New Zealand

**Article history.** Submitted 03 May 2022. Revised 20 May. Published 27 June 2022

**Citation.** de Lange P.J., Pelsler P.B., Liew Chia-Sin, Marshall A.J. 2022. *Senecio pokohinuensis* (Asteraceae), a new combination for an endemic species of Mokohinau Islands, Hauraki Gulf (Tikapa Moana o Hauraki), northern Te Ika a Maui / North Island, Aotearoa / New Zealand. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(3): 125–129. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.125>

\*Corresponding author (e-mail: [pdelange@unitec.ac.nz](mailto:pdelange@unitec.ac.nz))

### Introduction

*Senecio repangae* de Lange & B.G.Murray (Fig. 1) is endemic to Aotearoa / New Zealand and restricted to the north-eastern part of Te Ika a Maui / North Island (de Lange & Murray 1998) (Fig. 2). The species was described with two subspecies, subsp. *repangae* (Fig. 1) and subsp. *pokohinuensis* de Lange & B.G.Murray (Fig. 2) by de Lange & Murray (1998). The authors favoured the subspecies rank because both subspecies have the same chromosome number ( $2n = 100$ ), similar vegetative morphology and identical seed characters, yet are allopatric and different in floral characters. *Senecio repangae* subsp. *repangae* has pilose stems and leaves and 3–9 widely and unevenly spaced ray florets. These florets have 1–2 mm long ligules, whose margins are involute and apices are distinctly recurved and/or twisted (de Lange & Murray, 1998). *Senecio repangae* subsp. *pokohinuensis* differs by having less distinctly



Fig. 1. *Senecio repangae* de Lange & B.G.Murray. A: Flowering plant, Repanga / Cuvier Island; B: Inflorescence showing capitula and unevenly spaced ray florets, Repanga / Cuvier Island (images: A, J. Smith-Dodsworth; B, G.M. Crowcroft)

pilose, glabrescent leaves, broadly cylindrical involucre, and generally more (8–14) and evenly spaced ray florets, which have (3–)4(–6) mm long ligules with plane margins and flat apices.

© 2022 P.J. de Lange, P.B. Pelsler, Chia-Sin Liew, A.J. Marshall. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

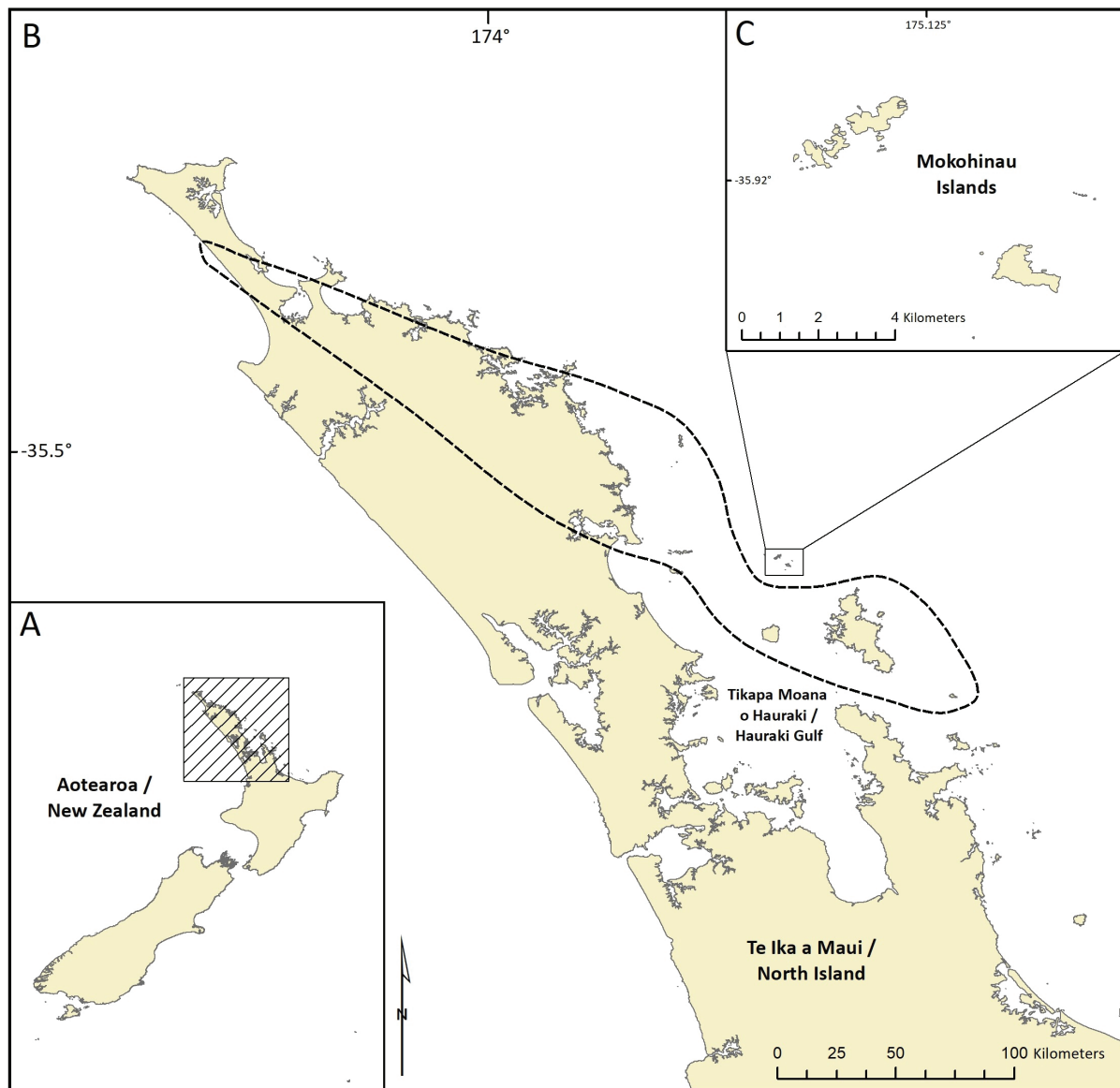


Fig. 2. Distribution of *Senecio repangae* and *S. pokohinuensis*, northern Aotearoa / New Zealand. A: Aotearoa / New Zealand, hashed box showing range of *Senecio repangae* and *S. pokohinuensis*; B: Range of *Senecio repangae* (dashed line) and *S. pokohinuensis* (box); C: Mokohinau Islands, which encompass the range of *S. pokohinuensis*

Using phylogenetic analyses of nuclear and plastid DNA sequence data, Liew et al. (2018) showed that both subspecies of *S. repangae* have an allopolyploid hybrid origin. This hypothesis was previously presented by de Lange & Murray (1998) on the basis of karyological peculiarities of these two taxa. Both subspecies originated as a result of hybridisation between a paternal parent from the Lautusoid *Senecio* group (*sensu* Liew et al., 2018;  $2n = 40$ ) and a maternal parent from the Disciform s.str. group (*sensu* Liew et al., 2018;  $2n =$

60). Their precise phylogenetic positions within the molecular phylogenies presented by Liew et al. (2018) are poorly resolved and supported, but morphological resemblance and sympatry suggest a hybrid origin of subsp. *repangae* involving *S. lautus* G.Forst. ex Willd. ( $2n = 40$ ) and *S. scaberulus* (Hook.f.) D.G.Drury ( $2n = 60$ ) (chromosome numbers for the latter two taxa from Beuzenberg, 1975). Liew et al. (2018) also considered *S. hispidulus* A.Rich. ( $2n = 60$ ; Lawrence 1980) as an alternative maternal parent, but concluded that this was

less likely, because it is a relatively recent arrival in New Zealand (Belcher, 1956; Drury, 1974). Beyond most likely involving *S. lautus* (again because of sympatry and morphological resemblance), the parentage of subsp. *pokohinuensis* is less evident. However, Liew et al (2018) considered it unlikely that either *S. hispidulus* or *S. scaberulus* was its maternal parent, because neither of these nor *S. lautus* are glaucous or glabrescent. Subspecies *pokohinuensis* and subsp. *repangae* therefore most probably originated as a result of different hybridization events involving different combinations of parental species. As such, *S. repangae* subsp. *pokohinuensis* merits elevation to species rank. The required nomenclatural action is taken here, and revised descriptions for *S. pokohinuensis* and *S. repangae* s. str. are provided.

## New Combination

***Senecio pokohinuensis* (de Lange & B.G.Murray) de Lange, comb. & stat. nov.** (Fig. 3)

**Basionym:** *Senecio repangae* subsp. *pokohinuensis* de Lange & B.G.Murray, *New Zealand J. Bot.* 36(4): 512 (1998)

**Type:** AOTEAROA / NEW ZEALAND, Te Ika a Maui / North Island, Eastern Northland and Islands Ecological Region, Taranga Ecological District, Mokohinau Islands Nature Reserve, Burgess (Pokohinu) Island, 15 Nov. 1993, *P.J. de Lange 2691* (Holotype: AK 226359; isotypes, AD, CHR, K, WAIK, WELT).

**Description:** Erect, sparingly branched, annual or short-lived perennial herb, (0.2–)0.8–1.2 m tall, arising from a stout woody rootstock. Stems sparsely pilose, glabrescent. Foliage ± shiny, glaucous-green. Leaves sparsely pilose, glabrescent. Basal leaves cuneately narrowed or shortly petiolate, broadly elliptic-oval or rhomboidal, coarsely toothed, rarely lyrate-pinnatifid. Mid-cauline leaves amplexicaul, usually deeply bifid at base, narrow, ovate, elliptic, lanceolate or oblong, pinnately lobed, 1–2-pinnatifid with the segments lanceolate to oblong, entire or few-toothed, gradually diminishing in size up the stem, becoming sessile. Uppermost leaves smaller, lanceolate, dentate or pinnatifid. Supplementary bracts (5–)7(–9), narrow, (2–)3–5 mm long; lowermost usually dentate; margins often slightly villous, apex villous. Capitulum broadly cylindrical; involucre bracts (12–)14(–20), lanceolate; 6–7(–9) mm long, usually glabrous with purple-black villous tips. Ray florets (8–)12(–14); ligules (3–)4(–



Fig. 3. *Senecio pokohinuensis* (de Lange & B.G.Murray) de Lange. Plant growing in loose greywacke gravel near lighthouse, Pokohinu / Burgess Island, Mokohinau Island group (image: T. Greene)

6) mm long, sulphur yellow, evenly spaced, margin plane, apex not recurved or twisted; apex shallowly 3–4-toothed. Disc yellow, 5–6 mm diameter. Cypsela narrowly oblong-elliptic, 2.2–3.0 mm long, grey, slightly narrowed at apex, base cuneate; ribs broad and rounded; grooves narrow, covered in hairs, hairs short, retrorse, in (3–)5–8 rows, filling grooves and most of ribs with hairs distinctly denser toward apex and between ribs. Pappus 4–5 mm, scabridulous, white to off-white, caducous.

**Distribution:** Endemic to the Mokohinau Island group, northern Hauraki Gulf (Tikapa Moana o Hauraki), northern Te Ika a Maui / North Island, Aotearoa / New Zealand (Fig. 2). There it is found on the following islands within that group (west to east): "Stack H", Atihau, Hokoromea, Motupapa, Arch Way, Motuharakeke, "Stack B", "Stack D", "Stack F", Pokohinu, Lizard and Motukino (de Lange & Murray 1998).

## Emended Description

*Senecio repangae* de Lange & B.G.Murray, *New Zealand J. Bot.* 36(4): 510 (1998) (Fig. 1)

**Type:** AOTEAROA / NEW ZEALAND, Te Ika a Maui / North Island, Coromandel Ecological Region, Mercury Islands Ecological District, Repanga / Cuvier Island, west of Landing Bay, 10 m. a.s.l., 22 October 1993, P.J. de Lange 2424 (Holotype: AK 218957, Isotype AD, CHR, K, WAIK, WELT).

**Description:** Erect, sparingly branched, annual or short-lived perennial herb, (0.2–)0.8–1.2 m tall, arising from a stout woody rootstock. Stems pilose. Foliage dull dark, grey-green. Leaves pilose. Basal leaves cuneately narrowed or shortly petiolate, broadly elliptic-oval or rhomboidal, coarsely toothed, rarely lyrate-pinnatifid. Mid-cauline leaves amplexicaul, usually deeply bifid at base, narrow, ovate, elliptic, lanceolate or oblong, pinnately lobed, 1–2-pinnatifid with the segments lanceolate to oblong, entire or few-toothed, gradually diminishing in size up the stem, becoming sessile. Uppermost leaves smaller, lanceolate, dentate or pinnatifid. Supplementary bracts (5–)7(–9), narrow, (2–)3–5 mm long; lower most usually dentate; margins often slightly villous, apex villous. Capitulum campanulate; involucre bracts (9–)13(–17), lanceolate; (8–)9(–14) mm long, usually glabrous with purple-black villous tips. Ray florets (3–)7(–9) (rarely 0); ligules (1–)2 mm long, sulphur yellow, widely and unevenly spaced, margin involute, apex recurved and/or twisted; apex shallowly 3–4-toothed. Disc yellow, 4–5 mm diameter. Cypselae narrowly oblong-elliptic, 2.5–3.0 mm long, grey, slightly narrowed at apex, base cuneate; ribs broad and rounded; grooves narrow, covered in hairs, hairs short, retrorse, in (3–)5–8 rows, filling grooves and most of ribs with hairs distinctly denser. Pappus 4.0–5.0 mm, scabridulous, white to off-white, caducous.

**Distribution:** Endemic to the northern portion of Te Ika a Maui / North Island, with a mostly easterly offshore island distribution from Te Wakatehaua, Oneroa o Tohe / Ninety Mile Beach, Te Aupouri east and south to Repanga / Cuvier Island (de Lange & Murray 1998) (Fig. 2). *Senecio repangae* is most common on Aotea / Great Barrier Island and Repanga / Cuvier Island. It appears to have declined from other locations mentioned by de Lange & Murray (1998).

## Acknowledgements

The authors wrote this paper in support of the staff at the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine in Kyiv, notably Dr Vera Hayova and Professor Sergei Mosyakin who have maintained a thoroughly professional, staunch and positive view through their continued production of the *Ukrainian Botanical Journal* under what are extremely trying circumstances. As scientists we can think of no other way to express our feelings of support for them, than by continuing to support this journal, its editorial team, and by extension the Ukrainian people as they deal with the full impact of the ongoing conflict to which that nation has been subjected. Kia kaha Ukraine! The authors thank the two anonymous reviewers for their helpful suggestions on the submitted version of this paper.

## Ethics Declaration

The authors declare no conflict of interest.

## ORCID

P.J. de Lange:  <https://orcid.org/0000-0001-6699-7083>

P.B. Pelsler:  <https://orcid.org/0000-0002-6990-1419>

Chia-Sin Liew:  <http://orcid.org/0000-0003-0944-6423>

A.J. Marshall:  <https://orcid.org/0000-0002-8603-9461>

## References

- Belcher R.O. 1956. A revision of the genus *Erechtites* (*Compositae*), with inquiries into *Senecio* and *Arrhenechthites*. *Annals of the Missouri Botanic Garden*, 43: 1–85. <https://doi.org/10.2307/2394610>
- Beuzenberg E.J. 1975. Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand flora 17. *Senecio* (*Compositae*). *New Zealand Journal of Botany*, 13: 345–353. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1975.10430331>
- de Lange P.J., Murray B. G. 1998. *Senecio repangae* (*Asteraceae*): a new endemic species from the north-eastern North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 36: 509–519. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1998.9512591>
- Drury D.G. 1974. Illustrated and annotated key to the erechthitoid *Senecios* in New Zealand (*Senecioneae-Compositae*) with a description of *Senecio diaschides*. *New Zealand Journal of Botany*, 12: 513–540. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1974.10428637>



Lawrence M.E. 1980. *Senecio* L. (*Asteraceae*) in Australia: Chromosome numbers and the occurrence of polyploidy. *Australian Journal of Botany*, 28: 151–165. <https://doi.org/10.1071/BT9800151>

Liew C.S., Memory A.E., Ortiz-Barrientos D., de Lange P.J., Pelsner P.B. 2018. The delimitation and evolutionary history of the Australasian Lautusoid group of *Senecio* (*Asteraceae: Senecioneae*). *Taxon*, 67: 130–148. <http://dx.doi.org/10.12705/671.8>

Recommended for publication by F. Verloove

де Ланге П.Дж., Пельзер П.Б., Лью Чіа-Сін, Маршалл А.Дж. 2022. *Senecio pokohinuensis* (*Asteraceae*), нова комбінація для ендемічного виду островів Мокохінау, затоки Хауракі, північної частини Північного острова (Нова Зеландія). *Український ботанічний журнал*, 79(3): 125–129 [In English].

Технічний університет УніТек, Окленд 1142, Нова Зеландія: П.Дж. де Ланге, А.Дж. Маршалл. Університет Кантербері, Крайстчерч 8140, Нова Зеландія: П.Б. Пельзер. Університет Небраски, Лінкольн, NE 68588, США: Чіа-Сін Лью.

**Реферат.** Попередньо проведені дослідження показали, що *Senecio repangae* subsp. *repangae* і subsp. *pokohinuensis* мають самостійне еволюційне походження. Тому subsp. *pokohinuensis* піднесено до видового рангу *Senecio pokohinuensis*. Наведено оновлені морфологічні описи обох видів.

**Ключові слова:** *Asteraceae*, *Senecioneae*, *Senecio*, *S. repangae*, *S. repangae* subsp. *pokohinuensis*, *S. pokohinuensis*, Нова Зеландія, нова комбінація, таксономія



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.130>

RESEARCH ARTICLE

## Five new additions to the lichenized mycobiota of the Aotearoa / New Zealand archipelago

Andrew J. MARSHALL<sup>1</sup> , Dan J. BLANCHON<sup>1</sup> , André APTROOT<sup>2</sup> , Robert LÜCKING<sup>3</sup> ,  
Peter J. de LANGE<sup>1\*</sup> 

<sup>1</sup>School of Environmental & Animal Sciences, Unitec Institute of Technology / Te Pūkenga, Private Bag 92025, Victoria Street West, Auckland 1142, New Zealand

<sup>2</sup>Laboratório de Botânica / Liquenologia, Instituto de Biociências, Bairro Universitário, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brazil

<sup>3</sup>Botanischer Garten, Freie Universität Berlin, Königin-Luise-Straße 6-8, 14195 Berlin, Germany

**Abstract.** As part of ongoing studies of the lichenized mycobiota of the Aotearoa / New Zealand archipelago we provide formal documentation of the occurrence of *Alyxoria ochrocheila*, *Anisomeridium anisolobum*, *Fissurina dumastii*, *Porina americana* and *Zwackhia viridis*. Through their formal documentation in peer-reviewed literature these species can now be accepted as new additions to the lichenized mycobiota of that region.

**Keywords:** *Alyxoria ochrocheila*, *Anisomeridium anisolobum*, *Fissurina dumastii*, *Porina americana*, *Zwackhia viridis*, Aotearoa / New Zealand, lichenized mycobiota, new additions

**Article history.** Submitted 26 April 2022. Revised 29 May 2022. Published 27 June 2022

**Citation.** Marshall A.J., Blanchon D.J., Aptroot A., Lücking R., de Lange P.J. 2022. Five new additions to the lichenized mycobiota of the Aotearoa / New Zealand archipelago. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(3): 130–141. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.130>

\*Corresponding author (email: [pdelange@unitec.ac.nz](mailto:pdelange@unitec.ac.nz))

### Introduction

The Aotearoa / New Zealand archipelago (268 021 km<sup>2</sup>) is by world standards considered rich in lichens (Galloway, 1985, 2007a, b, 2008), with c. 2026 taxa currently recognized (de Lange et al., 2018). Yet despite two *Flora* treatments (Galloway, 1985, 2007a, b), and two conservation threat listings (de Lange et al., 2012, 2018), it is estimated that perhaps as much as 15% of the taxa are yet to be described or discovered (Galloway, 2007a; de Lange et al., 2018). Although lichens are widely used internationally as bioindicators of pollution and of forest health in general (Rose, 1974, 1976, 1992; Selva, 1994; McCune, 2000; Zedda, 2002), for this use to be effective it is necessary to understand the lichen diversity and composition of the different

vegetation associations being monitored. Recent international studies (e.g. Vondrák et al., 2018) have discussed monitoring techniques and the importance of lichens as bioindicators, but in Aotearoa / New Zealand despite recognition of the ecological importance of lichens (Scott et al., 1997; Ryan, 2002; Porada et al., 2013; Ranft et al., 2018), they are not usually collected and identified for monitoring purposes (de Lange et al., 2012), or if this is attempted, it is incompletely carried out. For example, the Aotearoa / New Zealand Department of Conservation (DOC, 2017) has installed an extensive series of permanent vegetation monitoring plots throughout New Zealand to monitor impacts of global warming and ecosystem health, sampling from these plots macrolichens, but not the crustose taxa (DOC 2017; S. Rowland pers. comm., January 2019). At

© 2022 A.J. Marshall, D.J. Blanchon, A. Aptroot, R. Lücking, P.J. de Lange. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

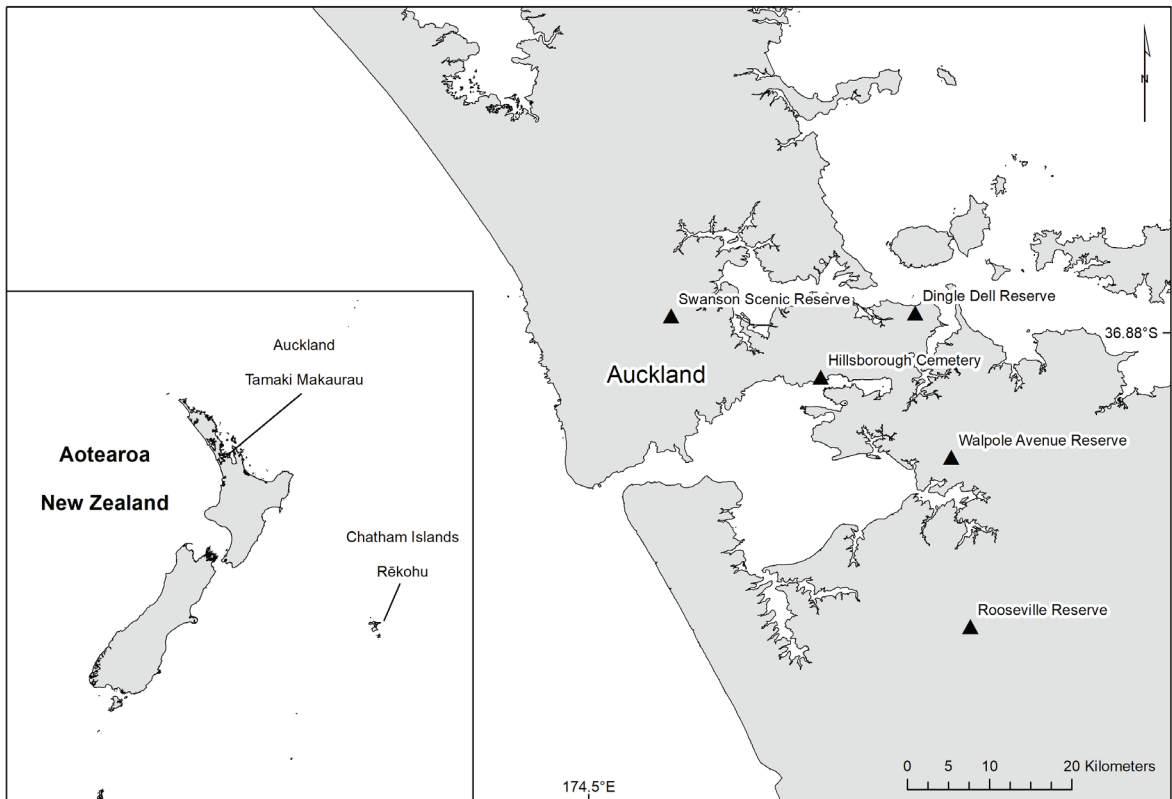


Fig. 1. The Aotearoa / New Zealand archipelago, showing the locations where the lichens reported in this paper were collected

the regional level, the Auckland Council maintain 257 similar permanent plots but do not record lichens at all (Khin, 2013). To remedy this, a project was initiated by Unitec Institute of Technology and Auckland Council (Unitec Institute of Technology Project RE15008) in which a complete inventory of the lichens present within 50 of the 257 Auckland Council permanent vegetation monitoring plots (400 m<sup>2</sup>) was undertaken. These 50 plots encompass the full diversity of indigenous forest vegetation associations within the Auckland region (Fig. 1). To date, we have collected nearly 3000 lichen specimens from these plots, the ongoing analysis of which has uncovered a number of lichen taxa that are either new and required formal description (e.g., *Ocellularia jacinda-aderniae* A.J.Marshall, Blanchon, Lücking et de Lange (Marshall et al., 2019a) or are additions to the New Zealand lichenized mycobiota e.g., *Pertusaria endoxantha* Vain (Marshall, Blanchon, 2017) and five new *Pyrenula* Ach. species records (Marshall et al., 2019b).

Similar studies, albeit in a less-structured way, are being carried out in other regions and on offshore island groups where the lichenized mycobiota is poorly known. For example, five new species of *Buellia* were described from Otago in 2017 (Elix, Knight, 2017; Elix et al., 2017), three new species and five new species records were noted from the Antipodes, Auckland and Campbell islands (Elix, 2018), while a study of collections of lichens from the Kermadec Island group uncovered unexpected lichen diversity, including a new species, *Buellia insularicola* Elix & de Lange and new species records of *Amandinea* M.Choisy ex Scheid. & H.Mayrhofer, *Buellia* De Not., *Pseudocyphellaria* Vain., *Ramalina* Ach. and *Sticta* (Schreb.) Ach. (de Lange, Galloway, 2011; de Lange, Blanchon, 2011; Elix, de Lange, 2017). Similarly, a new species of *Lecanora* Ach., *L. kohu* Printzen, Blanchon, Fryday & de Lange, was described from the Chatham Islands (Printzen et al., 2017).

As part of three wider projects documenting the lichens of the Auckland Region, Chatham Islands and the Kermadec Islands, we intend to publish new discoveries and taxa new to science as a precursor to more comprehensive listings for these areas. Therefore, in this paper we formally add and provide descriptions for five lichen species that are additions to the currently accepted Aotearoa / New Zealand lichenized mycobiota (de Lange et al., 2018).

## Materials and Methods

Lichen specimens were collected from trees within 400 m<sup>2</sup> permanent vegetation plots within the Auckland Region, or opportunistically on the Chatham Islands. Specimens were examined with standard microscopic techniques (Marshall et al., 2019a), with all photographed cross-sections mounted in water. The chemical constituents were studied using thin-layer chromatography (Culberson, 1972; White, James, 1985) using solvent C. Voucher specimens were deposited in the herbarium at Unitec Institute of Technology/Te Pūkenga (UNITEC).

## Results and Discussion

The new records discussed here were discovered in the Auckland Region (Fig.1) at: Dingle Dell (36.858853° S, 174.856314° E, 34 m a.s.l.), an area of indigenous vegetation that had been mostly cleared and then revegetated (Wilcox et al, 2013), an area of coastal regenerating forest dominated by tree ferns close to Hillsborough Cemetery (36.928952° S, 174.753115° E, 45 m a.s.l.), a small remnant of mature totara (*Podocarpus totara* D.Don var. *totara*) forest at Walpole Avenue Reserve (37.015621° S, 174.894990° E, 48 m a.s.l.), Swanson Reserve (36.861178° S, 174.590520° E, 64 m a.s.l.), and Roosevelt Reserve (37.200318° S, 174.915582° E, 102 m a.s.l.). A further species discussed here, *Zwackhia viridis* (Ach.) Poetsch & Schied. whose discovery without a species description was discussed by Marshall & de Lange (2020) is so far only known from collections made from Nikau Bush (43.762325° S, 176.573426° W, 57 m a.s.l.) on Rēkohu / Chatham Island (Fig. 1). All of the records have so far been found at only one or two locations, so further searching is warranted to understand the exact range of these species in Aotearoa / New Zealand.

## New Lichen Records

*Alyxoria ochrocheila* (Nyl.) Ertz & Tehler *Fungal Diversity* 49 (1): 50. 2011.

(≡ *Opegrapha atra* f. *ochrocheila* (Nyl.) Leight., = *Opegrapha atricolor* Stirt., ≡ *Opegrapha ochrocheila* Nyl., = *Opegrapha rubescens* Sandst., = *Opegrapha wainioi* Zahlbr.)

**Description (Fig. 2).** Thallus effuse, spreading, very thin or immersed, inconspicuous, smooth or cracked, whitish, white-grey rarely tinged brownish or olive-green, lacking a prothallus. Ascromata 0.6–2.5 × 0.18–0.25 mm, 0.06–0.1 mm high, sessile, simple or branched, straight to flexuose, sometimes irregularly gnarled, sinuous or rarely stellate, scattered or contiguous; exciple and sometimes the disc encrusted with a bright orange/red-orange pruina of unknown composition, K+ magenta, rarely totally absent; disc a slit, occasionally widening to a broad disc with a thin margin; epihymenium red-brown; hymenium 45–60 μm tall, faint I+ blue in upper part, strongly I+ red in lower part; subhymenium I+ pale blue. Hypothecium pale brown, 15–25 μm tall, I+ blue; paraphysoids to 1.5 μm. Asci claviform, 45–55 × 10–15 μm. Ascospores 12.5–15(–20) × 3–5 μm, clavate, one of the median cells enlarged, 3-septate. Pycnidia and conidia so far not observed in Aotearoa / New Zealand material.

**Chemistry:** Thallus C–, K+/- purple (pruina), KC–, P–, UV–.

**Specimen seen.** Aotearoa / New Zealand, Te Ika a Māui / North Island, Tāmaki Makarau / Auckland, Hillsborough, Hillsborough Rd, Hillsborough Cemetery, A.J. Marshall (AM22L) & S. Graham, 2 Oct 2016, UNITEC 9476.

**General geographical distribution:** Europe (e.g., Belgium, France, United Kingdom, Ireland, Poland), North America (United States of America), Africa (Angola, Gabon, Rwanda), Asia (Papua New Guinea, Philippines) (Cannon et al., 2021; Ertz, 2008; Nash et al., 2007).

**Notes:** In the field *Alyxoria* has a superficial resemblance to species of *Opegrapha* with a white thallus, distinctive black lirellae and three-septate ascospores. However, none of the members of *Opegrapha* currently recognised in the New Zealand lichenized mycobiota (Galloway, 2007; de Lange et al., 2018) possess the striking orange pruina (Fig. 2) that turn deep purple when spot-tested with potassium hydroxide solution. However, the species is regularly found lacking pruina (e.g. in Europe), so collections of *A. ochrocheila* may be present in herbarium collections

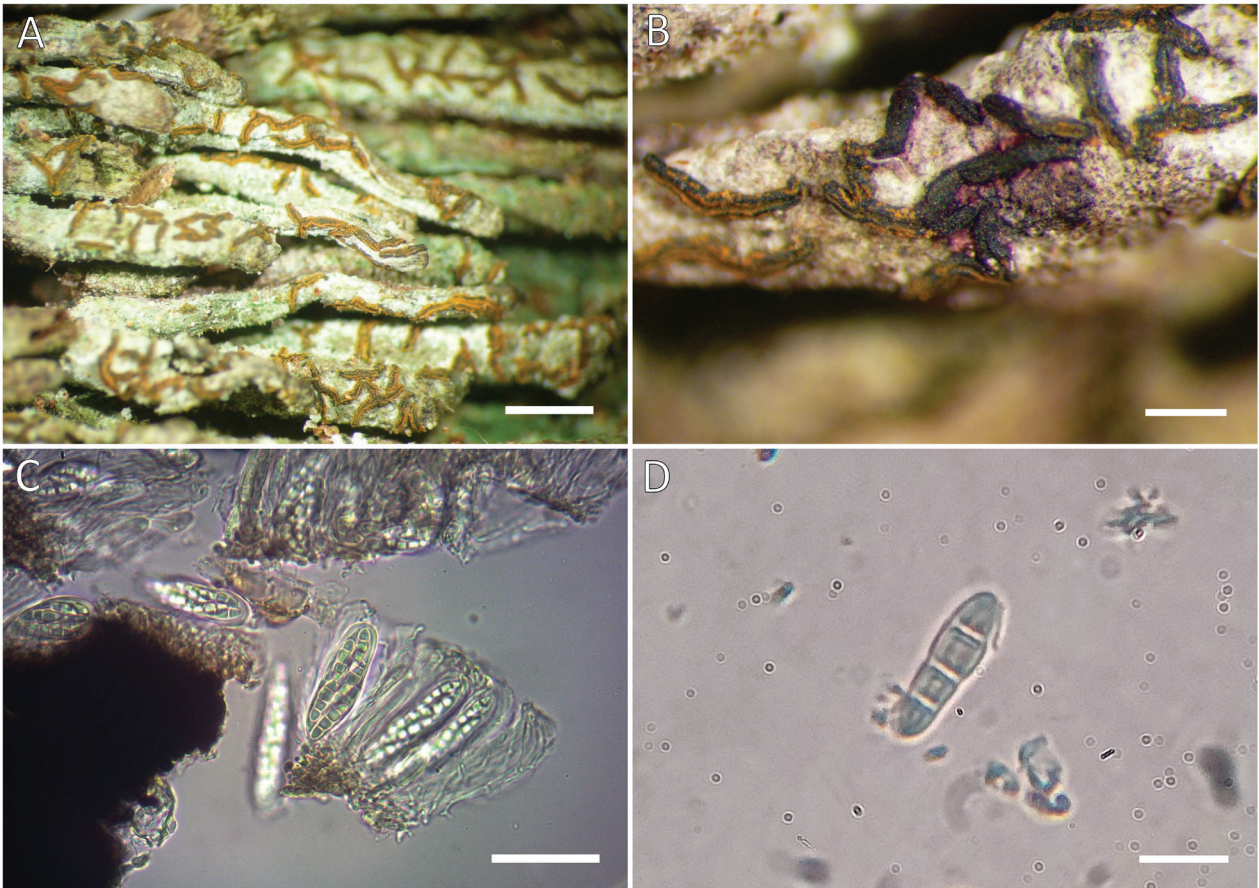


Fig. 2. *Alyxoria ochrocheila*. A: thallus of *Alyxoria ochrocheila* with vibrant orange pruina on lirellae, scale = 1.5 mm; B: close-up of lirellae showing K<sup>+</sup> purple reaction of orange pruina, scale = 0.5 mm; C: 8-spored asci, scale = 40 μm; D: ascospore of *Alyxoria ochrocheila*, with one of the median cells wider than others, scale = 10 μm (images from UNITEC 9476: A.J. Marshall)

incorrectly identified as *Opegrapha* (Ertz, pers. comm., May 2022; Cannon et al., 2021).

*Alyxoria ochrocheila* has a subcosmopolitan distribution (Cannon et al., 2021; Ertz, 2008; Nash et al., 2007) but so far it has only been collected from one location in Aotearoa / New Zealand. This lack of collection is surprising given the striking orange pruina which are most unusual for members of the *Arthoniales* present in Aotearoa / New Zealand [*Coniocarpon cinnabarinum* DC. (*Arthoniaceae*) also has orange pruina but has not been collected within the fifty plots performed within our study]. *Coniocarpon* is best distinguished from *Alyxoria* by the short ascomata with lack of carbonization in the walls and by the 4–7-septate rather than 3-septate ascospores which are wider (5–8 μm c.f., 3–5 μm in *Alyxoria ochrocheila*), longer (20–26(–30) μm c.f. 12.5–15(–20) μm in *A. ochrocheila*) and clavate with an enlarged upper cell (macrocephalic).

The *Alyxoria* specimen was collected from the trunk of a *Cyathea dealbata* (G.Forst.) Sw. tree fern in a regenerating urban forest fragment in West Auckland. Other species growing alongside included *Lepraria ulrikii* Grewe, Barcenas-Peña, R. Diaz & Lumbsch, *Chrysothrix xanthina* (Vain.) Kalb and *Coenogonium luteum* (Dicks.) Kalb & Lücking.

During surveys of Auckland vegetation plots, a sterile white crust similar to *Alyxoria* can often be observed on the lower caudex of mature tree ferns (*Cyathea* Sm. spp.), particularly *Cyathea dealbata*. Possibly this crust is *Alyxoria*, irrespective, careful scrutiny of *Cyathea* is now needed to find further specimens of this species. To that end a further survey of the area where the specimen was collected to find more fertile material and ascertain population size was unsuccessful; further survey of indigenous forest remnants along the same stretch of coastline would be worthwhile.

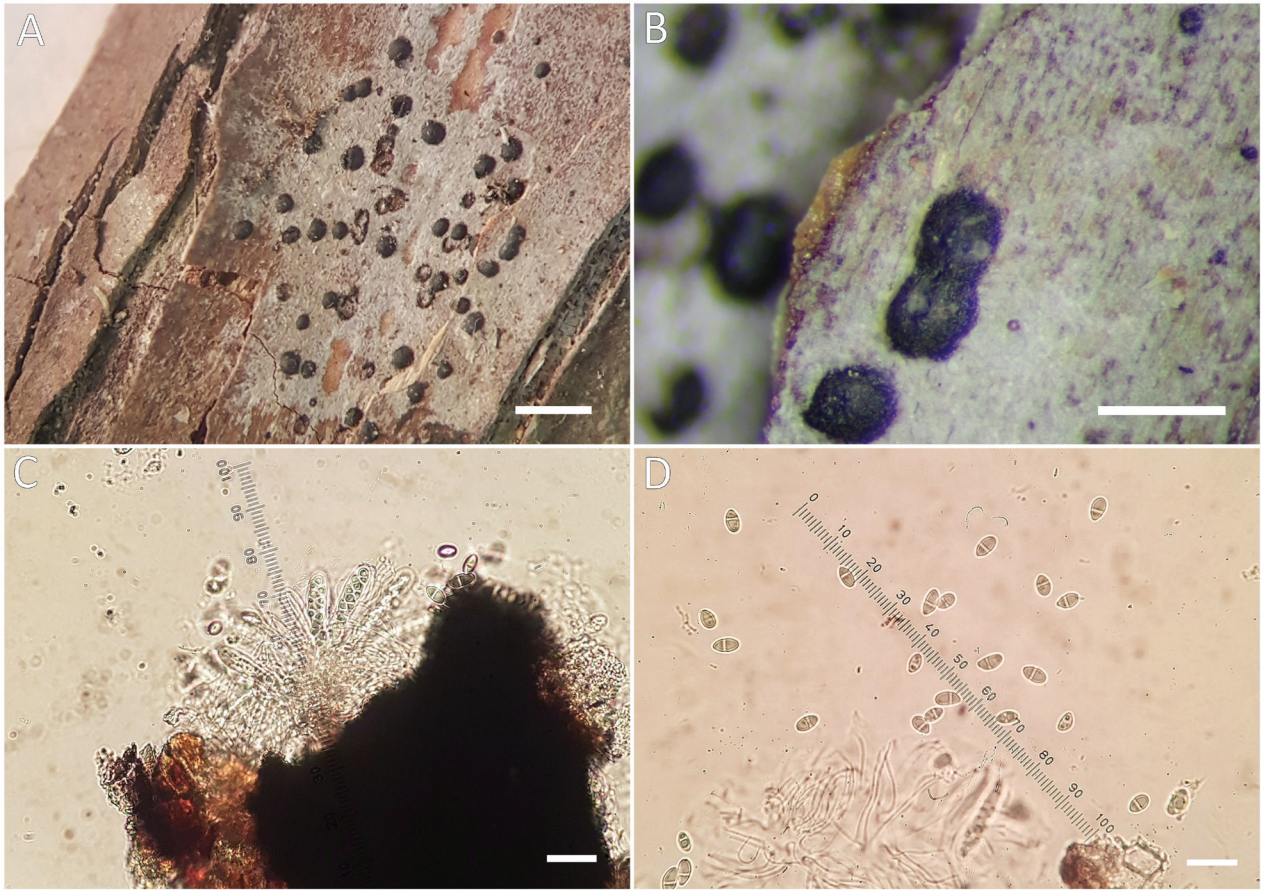


Fig. 3. *Anisomeridium anisolobum*. A: thallus of *Anisomeridium anisolobum*, scale = 2 mm; B: close up of perithecia, scale = 1 mm; C: close up of perithecia, scale = 1 mm; D: asci, scale = 30  $\mu$ m; E: ascospores with one locule distinctly bigger than the other, scale = 30  $\mu$ m (images from UNITEC 10576: A.J. Marshall)

***Anisomeridium anisolobum* (Müll. Arg.) Aptroot, Bibliotheca Lichenologica 57: 21. 1995.**

( $\equiv$  *Arthopyrenia anisoloba* Müll. Arg.,  $\equiv$  *Ditremis anisoloba* (Müll. Arg.) R.C. Harris).

**Description (Fig. 3).** Thallus whitish to grey, UV–, smooth-varnished, possibly appearing white-maculate (original description). Ascomata perithecioid, black, matt, mostly solitary or occasionally aggregated, 0.25–0.5 mm in diameter, ostiole apical or slightly off-centre and often inconspicuous, dimidiate (outer wall only covering upper half); paraphyses thread-like, entangled, connected and branched, asci clavate, c. 50–75  $\times$  18–25  $\mu$ m, with a thick wall, spores 8 per ascus, irregularly uniseriate, smooth, straight, cuneiform-obovoid, 1-septate with the lower cell smaller and the upper one larger, with rounded ends, often constricted at septum (12.5–)15–20  $\times$  7.5–10  $\mu$ m.

**Chemistry:** Thallus K–, C–, KC–, PD–, UV–, TLC, no lichen products detected.

**Specimen seen:** Aotearoa / New Zealand, Te Ika a Māui / North Island, Tāmaki Makarau / Auckland, St Heliers, Dingle Dell Reserve, A. J. Marshall 32BE & J. Anderson, 13 Sep 2016, UNITEC 10576.

**General geographical distribution:** Pantropical (Aptroot et al., 1994; Aptroot et al., 2022; Harris, 1990).

**Notes:** *Anisomeridium anisolobum* differs from *A. subatomarium* (C.Knight) R.C.Harris by having larger perithecia that are not immersed in the substratum (0.2 mm for *A. subatomarium* whereas the perithecia varied from 0.25 to 0.5 mm in the material examined). It differs from *A. biforme* (Borrer) R.C.Harris as its spores have a distinctly sub-median septum (Fig. 3). Spores are uniseriate to irregularly arranged in the ascus, with distinctly rounded ends, lacking the apical ‘complex dimple’ (Galloway, 2007) of *Acrocordia gemmata* (Ach.) A.Massal. *Anisomeridium anisolobum* also differs from *A. subbiforme* (C.Knight) R.C.Harris, as the spores are a different shape and are not biseriate in the ascus as suggested by Galloway (2007).

*Anisomeridium anislobum* is widely distributed in the tropics and subtropics (Aptroot et al., 1994, 2022; Harris, 1990), but has so far only been collected from the one location from Aotearoa / New Zealand. That specimen (UNITEC 10576) was found growing on nikau (*Rhopalostylis sapida* H.Wendl. & Drude) in Dingle Dell Reserve, Auckland an urban indigenous forest enhanced by deliberate plantings (Esson, 1960; Wilcox et al., 2013). Other lichen species present on the same host species are diverse, but the most commonly encountered include *Mazosia phyllosema* (Nyl.) Zahlbr., *Opegrapha agelaeoides* Nyl. and *Arthonia peraffinis* Nyl. Considering the vegetation history of Dingle Dell, a habitat derived from regenerating coastal forest and deliberate plantings, it is intriguing that, aside from the *Anisomeridium*, the same location had three species of *Pyrenula* new to Aotearoa / New Zealand (Marshall et al., 2019). This is not what one would expect for lichen diversity, as typically only natural indigenous vegetation would support unusual lichen taxa (Galloway, 2008). Dingle Dell should be studied further to understand the occurrence of this unexpected diversity. Being surrounded by urban development it is uncertain whether some of the species occurrences are as a result of recent introductions, or, more likely, whether they indicate a level of forest continuity in the area overlooked by Wilcox et al. (2013), who documented the vegetation history of Dingle Dell. We further assume that the lack of previous records probably also reflects that the crustose lichens of Aotearoa / New Zealand are still very poorly collected and studied by lichenologists (de Lange et al., 2012).

*Fissurina dumastii* Fée, *Essai Crypt. Écorc.* 45. 1825 (≡ *Graphis dumastii* (Fée) Spreng., = *Graphis glauca* Müll.Arg., = *Fissurina glauca* (Müll.Arg.) Staiger.)

**Description (Fig. 4).** Thallus green, thin, smooth, glossy. Ascomata inconspicuous, rare to abundant, immersed, indicated by a thin line between the two thin lips, sometimes slightly open, somewhat raised and paler than the thallus, straight, curved or sinuous, often branched, 1–3 mm long, 0.05–0.15 mm wide. Proper exciple absent. Hymenium 100–125 µm thick. Ascospores overlapping-uniseriate, ellipsoid to clavate, 4-locular, 16–20 × 8–10 µm, I–.

**Chemistry:** Thallus K–, C–, KC–, PD–, UV–, TLC, no lichen products detected.

**Specimens seen:** Aotearoa / New Zealand, Te Ika a Māui / North Island, Tāmaki Makarau / Auckland. Manurewa, Walpole Avenue Reserve, *A. J. Marshall*

38AB & *D.J. Blanchon*, 2 Oct 2017, UNITEC 12873; Manurewa, Walpole Avenue Reserve, *A.J. Marshall & P.J. de Lange*, 8 Apr 2022, UNITEC 13369; Manurewa, Orford Park, *A.J. Marshall & P.J. de Lange*, 8 Apr 2022, UNITEC 13368.

**General geographical distribution:** Pantropical (Archer, 2009; Joshi et al., 2013).

**Notes:** Within the New Zealand lichenised mycobiota, *Fissurina dumastii* resembles *F. insidiosa* C.Knight & Mitt. in having no demonstrable chemistry and pale lirellae. However, *Fissurina dumastii* lacks the black prothallus of *F. insidiosa*, has less conspicuous and shorter lirellae (thickened in *F. insidiosa*) that are more often branched, and a mainly continuous thallus (less fissured and lacking the shallow verrucae characteristic of *F. insidiosa*) (Fig. 4). Within the material examined the abundance and density of lirellae varied (Fig. 4) and the small, inconspicuous nature of the lirellae, combined with low light, made it difficult to distinguish this species in the field from other lichens, notably *Porina exocha* (Nyl.) P.M. McCarthy on the same tree without a 10× hand lens. The taxonomy of *F. dumastii* is not settled; the type has weakly amyloid ascospores and apically spinulose paraphyses, but most other records show inamyloid ascospores and smooth paraphyses.

*Fissurina dumastii* is pantropical in distribution, and has previously been recorded from Australia, Indonesia, India, Thailand, Vietnam, the Solomon Islands, Brazil, Bolivia, Colombia, and the southeastern United States of America, among other countries (Archer 2009; Joshi et al., 2013). In New Zealand, the species was first collected by us in 2017, growing on the bark of kahikatea (*Dacrydium dacrydioides* (A.Rich) de Laub.) at Walpole Avenue Reserve in Manurewa, Auckland. A return to the site found more material on this host, and also a small population growing on rewarewa (*Knightia excelsa* R.Br.), another hard-barked tree, and a search of another nearby reserve (Orford Park) found another population on kahikatea. Both reserves are characterised by tall totara (*Podocarpus totara* var. *totara*) and kahikatea, with *Fissurina dumastii* growing close to the base of these phorophytes, and on their exposed roots in low-light conditions. Lichen diversity at these sites was not high, probably due to the low light levels, sparse understorey (caused by human traffic), their small size and the fact that they are surrounded by residential houses. Associated lichens also suggest that these forest remnants are heavily disturbed, as they are species typical of urban vegetation, and exotic planted trees e.g., *Graphis anfractuosa*, (Eschw.) Eschw., *Opegrapha*

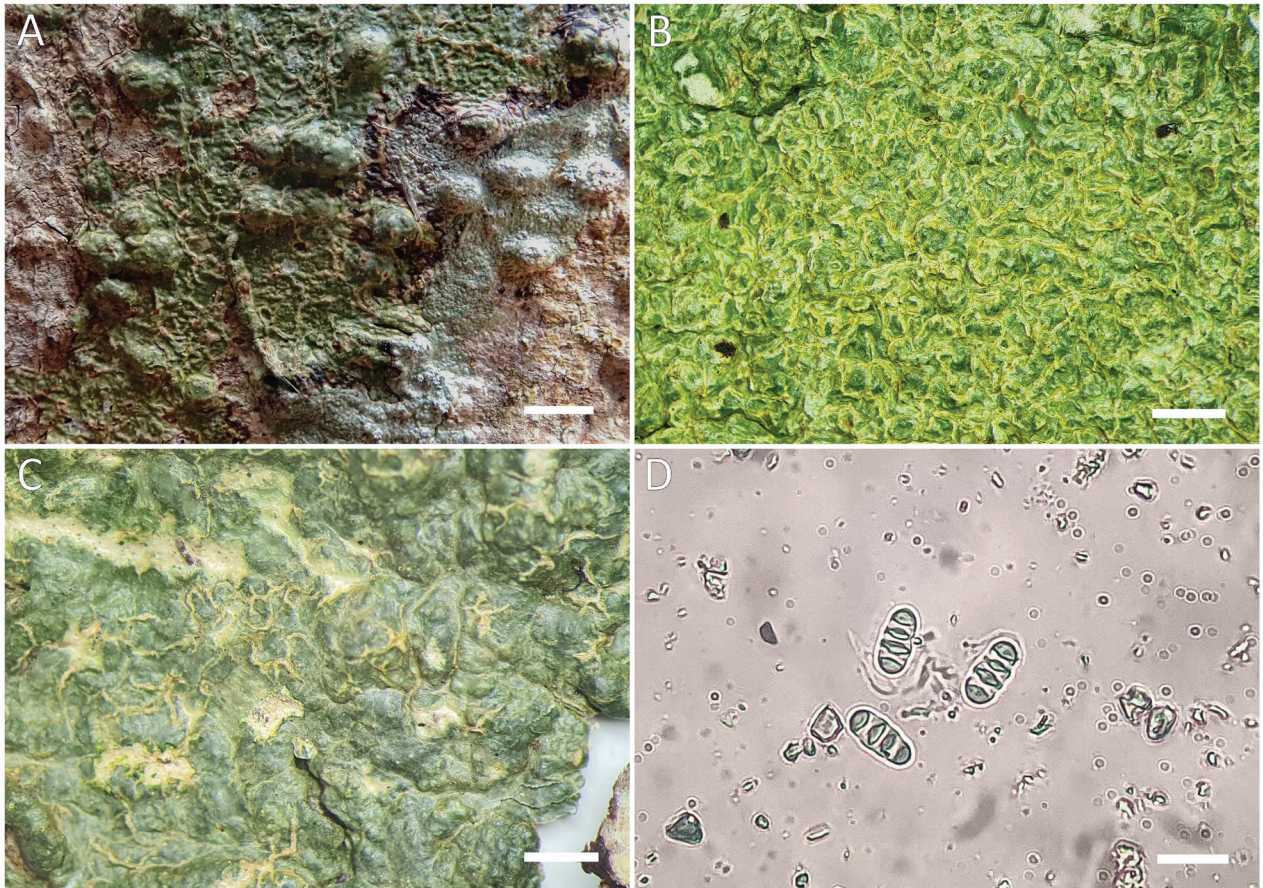


Fig. 4. *Fissurina dumastii*. A: habitus of *Fissurina dumastii* on kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*) at Walpole Reserve, Manurewa, scale = 1.5 mm (image: P.J. de Lange); B: specimen of *Fissurina dumastii* on kahikatea, lirellae extremely crowded, scale = 1.5 mm; C: specimen of *Fissurina dumastii* from rewarewa (*Knightsia excelsa*), the lirellae more sparse on the thallus, scale = 1.5 mm; D: ascospores, scale = 20  $\mu$ m (images from UNITEC 12870, 12873: A.J. Marshall B–D)

*agelaeoides* Nyl., *Porina exocha*, *Dirinaria applanata* (Fée) D.D.Awasthi, *Parmotrema reticulatum* (Taylor) M.Choisy and *Chrysothrix xanthina*.

***Porina americana*** Fée. *Essai Crypt. Exot. (Paris)* 1: 83. 1825.

( $\equiv$  *Pertusaria americana* (Fée) Mont.,  $\equiv$  *Porophora americana* (Fée) Spreng.)

**Description (Fig. 5).** Thallus epiphloeodal, continuous to richly rimose, pale grey-brown, pale yellow-brown or pale greyish green, matt to slightly glossy, smooth to verruculose, (20–)40–60(–100)  $\mu$ m thick, corticate, occasionally with simple or branched isidioid outgrowths; prothallus not apparent. Algae *Trentepohlia*; cells 7–14  $\times$  7–12  $\mu$ m. Perithecial verrucae hemispherical to subglobose, 0.50–0.75 mm diam.; wall containing a layer of colourless crystals; apex concolorous with the thallus to medium brown; ostiole inconspicuous or in a shallow depression. Involucrellum

apical to dimidiate or extending to exciple base level, yellow-brown to orange-brown, becoming more visible when wet. Centrum 0.25–0.45 mm wide. Exciple 15–25  $\mu$ m thick, pale yellow-brown. Asci elongate-cylindrical, 200–220  $\times$  45–55  $\mu$ m. Ascospores mostly straight or occasionally slightly curved, fusiform to broadly fusiform, (9–)11–12 septate, (85–)100–120  $\times$  20–25(–28)  $\mu$ m including perispore. perispore distinct, 4–6  $\mu$ m thick. Pycnidia not seen.

**Chemistry:** No lichen products detected.

**Specimens seen:** Aotearoa / New Zealand, Te Ika a Māui / North Island, Tāmaki Makarau / Auckland. Swanson, Swanson Scenic Reserve, A.J. Marshall 34BV & J. Anderson, 13 Oct 2016, UNITEC 12871; Swanson, Swanson Scenic Reserve, A.J. Marshall 34G & J. Anderson, 13 Oct 2016, UNITEC 12870; Pukekohe, Roosevelt Reserve, A.J. Marshall 35J & J. Anderson, 17 Oct 2016, UNITEC 12872.



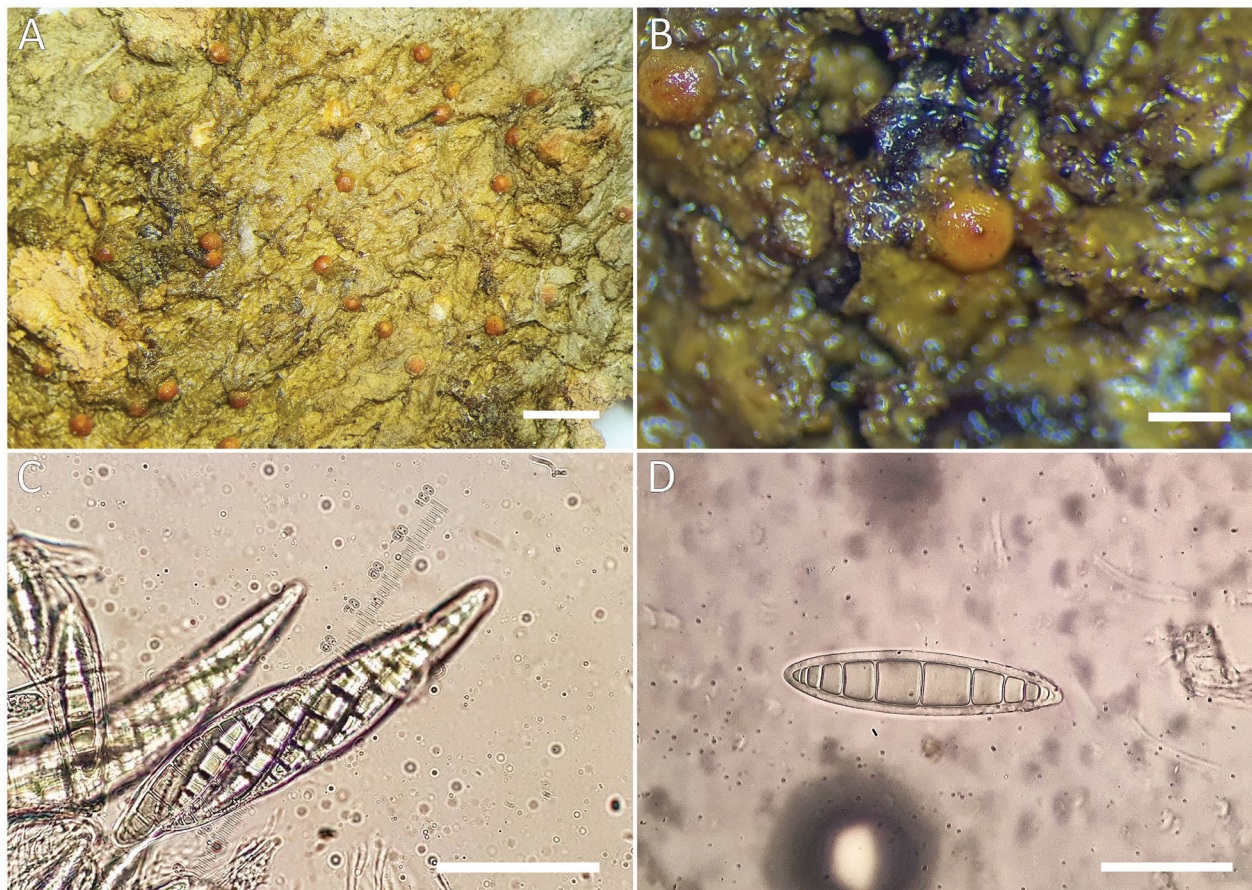


Fig. 5. *Porina americana*. A: thallus of *Porina americana* in wet state with perithecia very noticeable. When dry they are often inconspicuous, scale = 3 mm; B: close-up of perithecium, scale = 1 mm; C: spores in ascus, scale = 100  $\mu$ m; D: ascospore, scale = 35  $\mu$ m (images from UNITEC 12871: A.J. Marshall)

**General geographical distribution:** Pantropical (Rincón-Espita, 2013; Vinayaka et al., 2011).

**Notes:** The species is also known from Colombia, India, Sri Lanka and Thailand (Rincón-Espita, 2013; Vinayaka et al., 2011).

*Porina americana* superficially fits the description of *P. nucula* Ach. (Galloway, 2007) in thallus morphology, but differs in having larger ascospores with a greater number of septae. Spores are strongly halonate as with *P. nucula*, the walls of the perispore being up to 6 microns (Fig. 5).

Future molecular work would ascertain whether this is the same species described by Fée or if there is something different in New Zealand, given that the ascospores appear to be larger than in the description of this species given by Upreti (1994), the ascospores of which were up to maximum of 100  $\mu$ m.

Within New Zealand, this species was found at two sites, c. 90 km apart. The plot at Swanson Scenic Reserve is dominated by large titoki (*Alectryon excelsus* Gaertn. subsp. *excelsus*) and rewarewa (*Knightia excelsa*), and the collections themselves came from rewarewa and mahoe (*Melicytus ramiflorus* J.R.Forst. & G.Forst. subsp. *ramiflorus*). At Roosevill Reserve the plot was dominated by large kohekohe (*Didymocheton spectabilis* (G.Forst.) Mabb, & Holzmeyer) and the collection was corticolous on pukatea (*Laurelia novae-zelandiae* A.Cunn.). At both plots there is a dense canopy causing heavy shade in the understorey where the specimens were collected. Other species occurring in the vicinity include *Mazosia phyllosema* (Nyl.) Zahlbr., *Phyllopsora furfuracea* (Pers.) Zahlbr., and *Coenogonium implexum* Nyl.

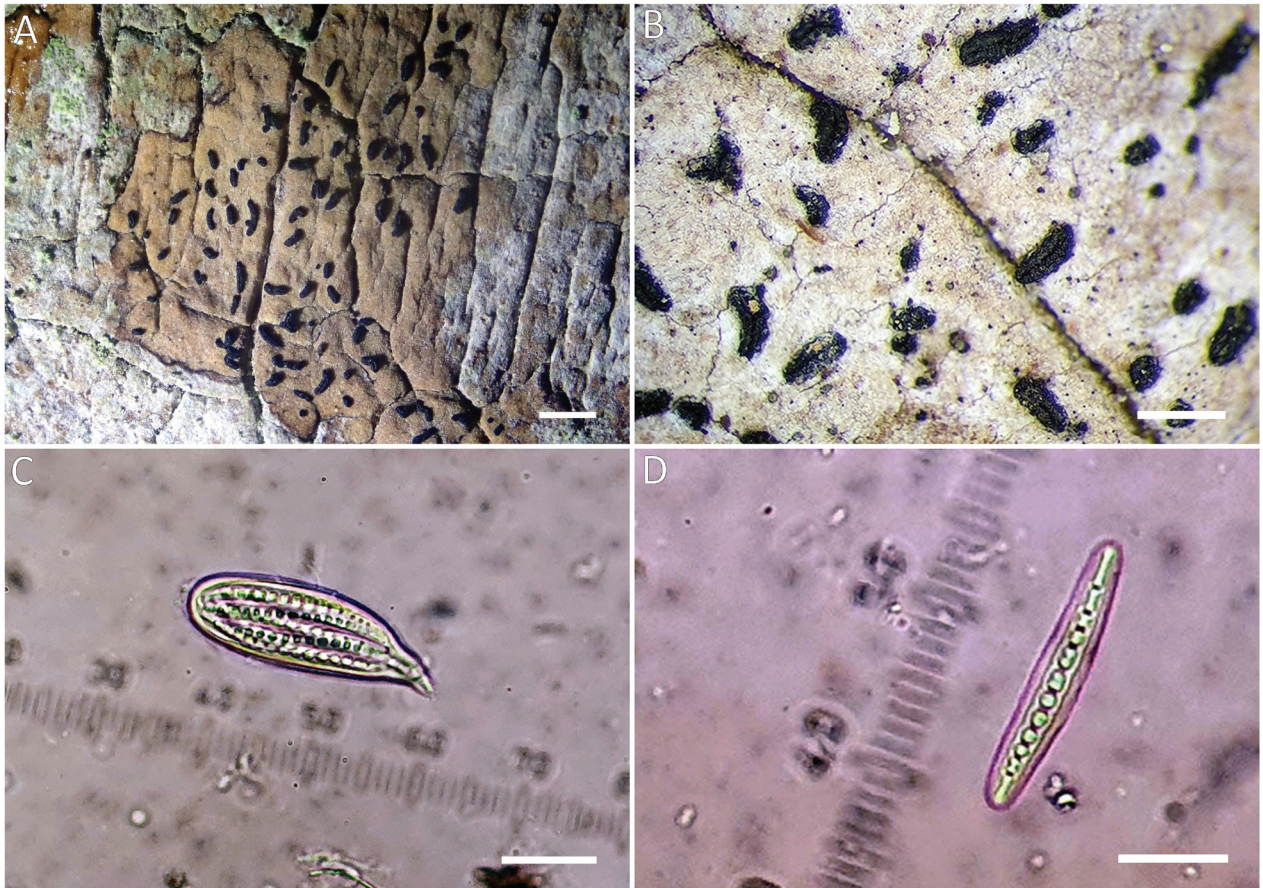


Fig. 6. *Zwackhia viridis*. A: thallus of *Zwackhia viridis* on nikau (*Rhopalostylis sapida*) at Nikau Bush Conservation Area, Rēkohu / Chatham Island, scale = 5 mm; B: close-up of lirellae, scale = 2 mm; C: 8-spored ascus, scale = 35 µm; D: ascospore, terminal cells usually longer than others, scale = 15 µm (images from UNITEC 12163: P.J. de Lange (A–B), A.J. Marshall (C–D))

***Zwackhia viridis*** (Pers. ex Ach.) Poetsch and Schied.  
(≡ *Graphis viridis* (Ach.) Branth, & Rostr., ≡ *Graphis involuta* Wallr., ≡ *Opegrapha viridis* (Ach.) Nyl.)

**Description (Fig. 6).** Thallus inconspicuous to thin, continuous to finely cracked, smooth, pale brown, pale grey, greenish grey, brownish grey or green, matt. Prothallus occasionally present, dark brown, 0.1–0.2 mm wide. Ascomata scattered more or less evenly over the thallus, rarely grouped by 2–4, lirelliform, simple or rarely with 1–2 short to long branches, sessile, black, straight or curved, rarely slightly flexuose, 0.2–1.2 × 0.15–0.3 mm; hymenial disk a slit, not pruinose. Excipulum dark brown, K+ olivaceous (Atra-brown), continuous below the hymenium, 25–50 µm wide laterally, 15–80 µm wide at base. Hypothecium pale brown, 5–20 µm tall, K+ olivaceous, I+ red. Hymenium hyaline, not interspersed with oil droplets, I+ red, 75–120 µm tall; hymenial gel K/I+ blue. Paraphysoids

branched, anastomising, 1.0–1.5 µm wide, not distinctly enlarged at the apex. Epiphytenium pale brown, I+ red. Asci clavate to ellipsoid, 8-spored, 55–70 × 16–22 µm, with a distinct K/I+ apical blue ring. Ascospores fusiform, hyaline, straight or rarely slightly curved, 10–15(–17)-septate, not constricted at the septa, median cells ± as long as wide in the mature ascospores, terminal locules elongated, 30.0–42.5 × 4.5–7.5 µm, perispore 1.5–2.5 µm wide, hyaline, becoming evenly brown when over-matured. Pycnidia and conidia so far not observed in NZ material.

**Chemistry:** Thallus K–, C–, KC–, PD–, UV–; TLC: no lichen products detected.

**Specimens seen:** Aotearoa / New Zealand, Rēkohu / Chatham Island, Nikau Bush Conservation Area, P.J. de Lange CH3071, 21 Sep 2021, UNITEC 12163; P.J. de Lange CH4119, 27 Jun 2021, UNITEC 12890.

**General geographical distribution:** Cosmopolitan (Ertz, 2008).

**Notes:** Cosmopolitan in distribution (Ertz, 2008), the species has been recorded in Europe, the Americas, Asia, Africa and Oceania.

The thallus of *Zwackia viridis* when fresh often has a greenish tinge – see <https://inaturalist.nz/observations/87944115>. In dry specimens the thallus is whitish, chartaceous and furnished with small, black, almost consistently solitary lirellae (Fig. 6). As with most opegraphoid species, *Zwackia viridis* is best recognised by the spores which are unlike other species currently recognised in the Aotearoa / New Zealand Lichen Flora where they were all treated as *Opegrapha* by Galloway (2007). From these, *Zwackia viridis* is readily distinguished by the spores which have a greater number of septae and longer length (Fig. 6).

As described by Marshall & de Lange (2020) *Zwackia viridis* has so far only been recorded from the trunks of nikau (*Rhopalostylis sapida*), where it co-habits with *Megalania maculosa* (Stirt.) D.J.Galloway, *Pyrenula nitidula* (Bres.) R.C.Harris and *Usnea* cf. *oncodes* Stirt. Opportunistic surveys elsewhere on the Chatham Islands group has thus far not located further specimens, and it is absent from other lichen collections held in New Zealand herbaria from those islands. Nevertheless, considering its global distribution, as suggested by Marshall & de Lange (2020) it is unlikely that *Zwackia viridis* is not present in the main islands of Aotearoa / New Zealand. They suggested that it is more likely that it has been collected and remains as yet unrecognised in herbaria holdings from those islands, or it has yet to be found there. Lirellate crustose lichens, including *Graphidales* and *Arthoniales*, are as a rule poorly represented in the herbaria of Aotearoa / New Zealand (UNITEC is a notable exception).

## Acknowledgements

We would like to thank Dr Martin Grube for his help with identifying the *Alyxoria*. The funding for the initial research undertaken by the senior author was awarded by the Australia Pacific Science Foundation. We thank the Auckland Council for the permit to collect lichens on land held under their care. For assistance in the field in Tāmaki Makaurau / Auckland we acknowledge James Anderson, Sharen Graham, and on Rēkohu / Chatham Island Tom Hitchon and Erin Patterson (Department of Conservation, Chatham Islands). The authors thank Dr

Damien Ertz, National Botanic Garden of Belgium and an anonymous reviewer for their thoughtful comments during the review process for this paper.

This paper was written in support of the staff at the M.G. Kholodny Institute of Botany, Department of the Institute at National Academy of Sciences of Ukraine in Kyiv, notably Dr Vera Hayova and Professor Sergei Mosyakin who despite the ongoing invasion of the Ukraine have maintained a thoroughly professional, staunch and positive view toward their research and production of the *Ukrainian Botanical Journal* under what are extremely trying circumstances. As scientists we can think of no other way to express our feelings of outrage over this unjustified war other than to continue to support this journal, its editorial team, and by extension the Ukrainian people as they strive to weather the horrors to which that nation has been subjected. Kia kaha Ukraine! Arohanui.

## Ethics Declaration

The authors declare no conflict of interest.

## ORCID

A.J. Marshall: <https://orcid.org/0000-0002-8603-9461>  
D.J. Blanchon: <https://orcid.org/0000-0002-7931-5499>  
A. Aptroot: <https://orcid.org/0000-0001-7949-2594>  
R. Lücking: <https://orcid.org/0000-0002-3431-4636>  
P.J. de Lange: <https://orcid.org/0000-0001-6699-7083>

## References

- Aptroot A., Diederich P., Sérusiaux E., Sipman H.J.M. 1994. Lichens and lichenicolous fungi of Laing Island (Papua New Guinea). *Bibliotheca Lichenologica*, 57: 19–48.
- Aptroot A., de Souza M.F., da Silva Cáceres M.E., dos Santos L.A., Spielmann A.A. 2022. New lichen records from Brazil. *Archive for Lichenology*, 31: 1–51. [http://www.fschumm.de/Archive/Vol%2031\\_Aptroot\\_new%20records.pdf](http://www.fschumm.de/Archive/Vol%2031_Aptroot_new%20records.pdf)
- Archer A.W. 2009. *Graphidaceae*. In: *Flora of Australia*. Eds. P.M. McCarthy, B. Kuchlmayr. Vol. 57 (Lichens 5). Canberra, Melbourne: ABR/CSIRO Publishing, pp. 84–194.
- Cannon P., Coppins B., Ertz D., Pentecost A., Sanderson N., Simkin J., Wolseley P. 2021. Arthoniales: Lecanographaceae, including the genera *Alyxoria*, *Lecanographa*, *Phacographa*, *Plectocarpon* and

- Zwackhia*. *Revisions of British and Irish Lichens*, 14: 1–15. <https://www.britishlichensociety.org.uk/sites/www.britishlichensociety.org.uk/files/Lecanographaceae.pdf>
- Culberson C.F. 1972. Improved conditions and new data for identification of lichen products by standardized thin-layer chromatographic method. *Journal of Chromatography A*, 72: 113–125. [https://doi.org/10.1016/0021-9673\(72\)80013-X](https://doi.org/10.1016/0021-9673(72)80013-X)
- de Lange P.J., Blanchon D.J. 2011. Lichen notes from the Kermadec Islands. II. *Ramalina*. *Bulletin of the Auckland Museum*, 20: 171–181. <https://www.aucklandmuseum.com/discover/research/publications/bulletin/volume-20/lichen-notes-from-the-kerma-dec-islands-ii>
- de Lange P.J., Blanchon D.J., Knight A., Elix J., Lücking R., Frogley K., Harris A., Cooper J., Rolfe J. 2018. Conservation status of New Zealand indigenous lichens and lichenicolous fungi, 2018. New Zealand Threat Classification Series 27. Wellington: Department of Conservation, 64 pp. <https://www.doc.govt.nz/globalassets/documents/science-and-technical/nztcs27entire.pdf>
- de Lange P.J., Galloway D.J. 2011. Lichen notes from the Kermadec Islands. I. Lobariaceae. *Bulletin of the Auckland Museum*, 20: 141–170. <https://www.aucklandmuseum.com/discover/research/publications/bulletin/volume-20/lichen-notes-from-the-kerma-dec-islands-i>
- de Lange P.J., Galloway D.J., Blanchon D.J., Knight A., Rolfe J.R., Crowcroft G.M., Hitchmough R. 2012. Conservation status of New Zealand lichens. *New Zealand Journal of Botany*, 50(3): 303–363. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2012.691426>
- Department of Conservation. 2017. Field protocols for DOC Tier 1 Inventory & Monitoring and LUCAS plots. Version 11. Department of Conservation, Wellington. <https://www.doc.govt.nz/globalassets/documents/our-work/monitoring/field-protocols-tier-1-monitoring-recce-surveys.pdf>
- Esson M.M. 1960. A description of the vegetation of Dingle Dell Reserve, St Heliers Bay, Auckland. *Tane*, 8: 55–64. Available at: <http://www.thebookshelf.auckland.ac.nz/docs/Tane/Tane-8/8%20A%20description%20of%20the%20vegetation%20of%20Dingle%20Dell%20reserve.%20St%20Heliers%20Bay.%20Auckland.pdf>
- Elix J.A. 2018. Three new species and five new records of corticolous and lichenicolous buellioid lichens (*Caliciaceae*, *Ascomycota*) from New Zealand's subantarctic islands. *Australasian Lichenology*, 82: 60–67. <https://www.anbg.gov.au/abrs/lichenlist/AL82.pdf>
- Elix J.A., de Lange P.J. 2017. A new species and new records of buellioid lichens (*Physciaceae*, *Ascomycota*) from the Kermadec Islands. *Australasian Lichenology*, 80: 41–45. <https://www.researchbank.ac.nz/bitstream/handle/10652/3786/AL80.pdf?sequence=3&isAllowed=y>
- Elix J.A., Knight A. 2017. Three new species of buellioid lichens (*Caliciaceae*, *Ascomycota*) from Otago, South Island, New Zealand. *Australasian Lichenology*, 81: 86–92. <https://www.anbg.gov.au/abrs/lichenlist/AL81.pdf>
- Ertz D. 2008. Revision of the corticolous *Opegrapha* species from the Palaeotropics. *Bibliotheca Lichenologica*, 102: 1–176.
- Ertz D., Tehler A. 2011. The phylogeny of Arthoniales (Pezizomycotina) inferred from nuLSU and RPB2 sequences. *Fungal Diversity*, 49(1): 47–71.
- Galloway D.J. 1985. *Flora of New Zealand lichens*. Wellington: Government Printer, 662 pp.
- Galloway D.J. 2007a. *Flora of New Zealand lichens*. Revised 2<sup>nd</sup> edition. Vol. 1. Lincoln: Manaaki Whenua Press, 1006 pp.
- Galloway D.J. 2007b. *Flora of New Zealand lichens*. Revised 2<sup>nd</sup> edition. Vol. 2. Lincoln: Manaaki Whenua Press, 2261 pp.
- Galloway D.J. 2008. Austral lichenology: 1690–2008. *New Zealand Journal of Botany*, 46(4): 433–521. <https://doi.org/10.1080/00288250809509781>
- Harris R.C. 1990. *Some Florida Lichens*. New York: R.C. Harris, Bronx, 109 pp.
- Joshi S., Jayalal U., Oh S.O., Nguyen T.T., Dzung N.A., Hur J.S. 2013. The lichen genus *Graphis* from Vietnam. *Mycotaxon*, 125: 69–80.
- Khin J. 2013. *Environmental monitoring methodology for regional status and trends – terrestrial biodiversity program – forest*. Version 4. Auckland: Auckland Council, 110 pp.
- Marshall A.J., Blanchon D.J. 2017. Additional lichen records from New Zealand 50. *Australasian Lichenology*, 80: 58–61.
- Marshall A.J., Blanchon D.J., Lücking R., de Lange T.J. P., de Lange P.J. 2019a. A new *Ocellularia* (lichenized Ascomycota: Graphidaceae) from New Zealand indicates small-scale differentiation of an Australasian species complex. *New Zealand Journal of Botany*, 58: 223–235. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2019.1701504>
- Marshall A.J., Blanchon D.J., Aptroot A., de Lange P.J. 2019b. Five new records of *Pyrenula* (Pyrenulaceae) for New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 58: 48–61. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2019.1662816>
- Marshall A.J., de Lange P.J. 2020. First record of *Zwackhia viridis* (Lecanographaceae) from the Chatham Islands. *Trilepidea*, 201: 6–8. [https://www.nzpcn.org.nz/site/assets/files/0/58/581/trilepidea\\_august\\_2020\\_final.pdf](https://www.nzpcn.org.nz/site/assets/files/0/58/581/trilepidea_august_2020_final.pdf)
- McCarthy P.M. 2001. *Trichotheliaceae*. In: *Flora of Australia*. Eds. P.M. McCarthy, B. Kuchlmayr. Vol. 58A (Lichens 3). Canberra, Melbourne: ABRS/CSIRO Publishing. Pp. 106–152.
- Nash T.H., Ryan B.D., Gries C., Bungartz F. 2007. *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region*. Vol 3. Tempe: Arizona State University, 567 pp.
- Nylander W. 1865. Novitatieae quaedam lichenum europaeorum variarum tribuum. *Flora (Regensburg)*, 48: 209–213.
- Porada P., Weber B., Elbert W., Pöschl U., Kleidon A. 2013. Estimating global carbon uptake by lichens and bryophytes with a process-based model. *Biogeosciences*, 10: 6989–7033. <https://doi.org/10.5194/bg-10-6989-2013>
- Printzen C., Blanchon D.J., Fryday A.M., de Lange P.J., Houston D.M., Rolfe J.R. 2017. *Lecanora kohu*, a new species of *Lecanora* (lichenised Ascomycota):

- Lecanoraceae) from the Chatham Islands, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 55: 1–13. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2017.1364274>
- Ranft H., Moncado B., de Lange P.J., Lumbsch T., Lücking R. 2018. The *Sticta filix* morphodeme (Ascomycota: Lobariaceae) in New Zealand, with the newly recognized species *S. dendroides* and *S. menziesii*: indicators of forest health in a threatened island biota? *The Lichenologist*, 50: 185–210. <https://doi.org/10.1017/S0024282917000706>
- Rincón-Espitia A. 2013. Caracterización morfológica de las ascosporas de microlíquenes corticícolas del caribe colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 37: 483–498.
- Rose F. 1974. The epiphytes of oak. In: *The British Oak: Its History and Natural history*. Eds. M.G. Morris, F.H. Perring. Oxfordshire: Claxsey, pp. 250–273.
- Rose F. 1976. Lichenological indicators of age and ecological continuity in Woodlands. In: *Lichenology: progress and problems*. Eds. D.H. Brown, D.L. Hawksworth, R.H. Bailey. London: Academic Press, pp. 279–307.
- Rose F. 1992. Temperate forest management: its effects on bryophyte and lichen floras and habitats. In: *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Eds. J.W. Bates, A.M. Farmer. Oxford: Oxford Scientific, pp. 211–233.
- Ryan P. 2002. *Overview of non-vascular plants, lichens, fungi and algae in the Goulburn broken catchment: their status, threats and management*. Ecolines Environmental Services, Canberra (Accessed 17 July 2019). [www.gbcma.vic.gov.au/downloads/BISforGBC/3\\_Non-vascularPlants.pdf](http://www.gbcma.vic.gov.au/downloads/BISforGBC/3_Non-vascularPlants.pdf)
- Scott G.A.M, Entwistle T.J., May T.W., Stevens G.N. 1997. *A conservation overview of Australian non-marine lichens, bryophytes, algae and fungi*. Canberra: Environment Australia, 121 pp.
- Selva S.B. 1994. Lichen diversity and stand continuity in the northern hardwoods and spruce-fir forests of northern New England and western New Brunswick. *The Bryologist*, 97: 424–429. <https://doi.org/10.2307/324391>
- Upreti D.K. 1994. Notes on corticolous and saxicolous species of *Porina* from India, with *Porina subhibernica* sp. nov. *The Bryologist*, 97(1): 73–79.
- Vinayaka K.S., Shravanakumar S., Udupa S.K., Krishnamurthy Y.L. 2011. Diversity of Epiphytic Lichens and Evaluation of Important Host Species Exploited by Them in Tropical Semi-Evergreen and Deciduous Forests of Koppa, Central Western Ghats, India. *The Asian and Australasian Journal of Plant Science and Biotechnology*, 5: 62–66.
- White F.J., James P.W. 1985. A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. *British Lichen Society Bulletin*, 57(suppl.): 1–40.
- Zedda L. 2002. The epiphytic lichens on *Quercus* in Sardinia (Italy) and their value as ecological indicators. *Englera*, 24: 1–468.
- Recommended for publication by O.Y. Khodosovtsev

Маршалл А. Дж., Бланчон Д. Дж., Аптрот А., Люкінг Р., де Ланге П. Дж., 2022. П'ять нових видів для ліхенізованої мікобіоти архіпелагу Нова Зеландія. *Український ботанічний журнал*, 79(3): 130–141 [In English].

Технічний університет УніТек, Окленд, Нова Зеландія: А. Дж. Маршалл, П. Дж. де Ланге. Інститут біологічних наук Університету Байро, Мато Гроссо до Суль, Бразилія: А. Аптрот. Ботанічний сад, Вільний університет Берліна, Німеччина: Р. Люкінг.

**Реферат.** Під час досліджень ліхенізованої мікобіоти архіпелагу Нова Зеландія виявлено види *Alyxoria ochrocheila*, *Anisomeridium anisolobum*, *Fissurina dumastii*, *Porina americana* та *Zwackhia viridis*. Внаслідок аналізу відповідних публікацій ці види запропоновані як нові доповнення до ліхенізованої мікобіоти цього регіону.

**Ключові слова:** *Alyxoria ochrocheila*, *Anisomeridium anisolobum*, *Fissurina dumastii*, *Porina americana*, *Zwackhia viridis*, ліхенізована мікобіота, Нова Зеландія, нові знахідки



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.142>

RESEARCH ARTICLE

## Синтаксономія відновлюваної рослинності кар'єрів Центрального Полісся

Іван В. ХОМ'ЯК 

Житомирський державний університет імені Івана Франка, вул. Велика Бердичівська 40, Житомир 10005, Україна

**Abstract.** Syntaxonomy of restoration vegetation in quarry sites in Central Polissya of Ukraine, including 25 classes, 36 orders, 62 alliances, 116 associations, and two unranked communities, is presented. Based on the frequency of occurrence of vegetation plots, we have identified typical and atypical environments in existing and abandoned quarries. The classes *Molinio-Arrhenatheretea*, *Artemisietea vulgaris*, *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Plantagenetea majoris*, and *Epilobietea angustifolii* were found to be the most common. A Predominance of the grassland stage in vegetation restoration under significant or moderate anthropogenic impact is demonstrated. The environmental factors and features of seed dispersal affect the mode and tempo of vegetation restoration in disturbed habitats of open pit mining. Meadow vegetation is predominant on the plateau around the zone of active production; herbaceous and woody plants penetrate the slopes simultaneously. Steep vertical outcrops of crystalline rocks for a long time remain uninhabited by higher vascular plants. Plants grow exclusively in the crevices of crystal blocks filled with loose rocks, soil, and small organic residues. On the slopes of loose sedimentary rocks, the meadow stage is not gradually transformed into the phanerophyte stage. The rate of vegetation restoration depends on the slope angle. Such successions form large ecotone areas due to numerous unfilled ecological niches in the quarry ecosystems. These areas are most vulnerable to the penetration of invasive plant species.

**Keywords:** disturbed habitats, ecosystem dynamics, phytocenotic diversity, primary successions

**Article history.** Submitted 29 November 2021. Revised 09 June 2022. Published 29 June 2022

**Citation.** Khomiak I.V. 2022. Syntaxonomy of restoration vegetation in quarries in Central Polissya. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(3): 142–153. [In Ukrainian.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.142>

**Affiliation.** Zhytomyr Ivan Franko State University, 40 Velyka Berdychivska Str., Zhytomyr 10008, Ukraine: I.V. Khomiak.

\*Corresponding author (e-mail: [ecosystem\\_lab@ukr.net](mailto:ecosystem_lab@ukr.net))

### Вступ

Вивчення динаміки рослинності на порушених екоотопах має велике теоретичне та прикладне значення. З одного боку, ми отримуємо можливість краще прогнозувати відновлення природного рослинного покриву, що дозволяє обирати ефективніші методи рекультивациі (Khomiak, 2011; Vaasc et al., 2012). З іншого, такі об'єкти є чудовими полігонами для вивчення динаміки рослинності за різних едафічних умов (Hobbs, 2004). Тут ми можемо спостерігати за первинними сукцесіями безпосередньо в районі гірничих робіт, або за вторинними на деяких елементах відвалів чи перелогах поруч із виробкою (Zhang et al., 2018).

З другої половини ХХ століття такі об'єкти привертати увагу дослідників. Так, Р.Г. Білик та Я.П. Дідух провели дослідження відвалів Товтровоного кряжу (Bilyk, Didukh, 1999). Вони встановили напрямки та стадії сукцесії, які відбуваються на дослідженій території, та синтаксономічний склад рослинності. Було визначено, що на динаміку рослинного покриву впливають випадковість опанування видами екологічних ніш, умови середовища та його трансформація, в тому числі за дії антропогенного фактора. Подібні висновки зроблені багатьма дослідниками щодо інших об'єктів та регіонів (Bashutska, 2006; Parpan, Nespliak, 2011; Povkh, Zhukov, 1995; Zhukov, 2011, 2012).

© 2022 I.V. Khomiak. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

Центральне Полісся за своєю геологічною будовою – дуже неоднорідний регіон. Протягом тривалого часу тут проводиться видобування мінеральної сировини, що відрізняється за фізичними та хімічними параметрами. Тут у промисловий спосіб отримують кристалічні породи (магматичні – граніти, лабрадорити, габро та ін.; метаморфічні – кварцити, пірофіліти тощо) та рихлі осадові породи (піски, глинисті породи, каолін тощо). Після розпаду СРСР велика частина цих промислових об'єктів припинила свою діяльність, внаслідок чого спостерігається відновлення природної рослинності протягом різного часу – від 1 до 30 років. Це робить Центральне Полісся хорошим полігоном для дослідження динаміки рослинності (Khomiak et al., 2019).

Оскільки сукцесії поєднують в собі ендоекогенез і сингенез, то вивчення процесів, що відбуваються на порушених оселищах, потребує дослідження динаміки фітоценозів. Особливості розподілу синтаксонів рослинних угруповань на різних однотипних елементах гірничих виробок дає багато інформації для моделювання та прогнозування динаміки рослинності в таких умовах.

Метою нашого дослідження було визначити загальне фітоценотичне різноманіття районів гірничих виробок і встановити залежність між характеристиками екотопів і локальним різноманіттям. Відповідно до мети було поставлено такі завдання: (1) класифікувати рослинні угруповання районів гірничих виробок за принципами еколого-флористичної класифікації Браун-Бланке; (2) визначити рівень фітоценотичного різноманіття для окремих класів рослинних угруповань; (3) встановити найбільш загальні залежності між характеристиками оселищ та присутністю в них угруповань певних синтаксонів.

## Матеріали та методи

Польові дослідження проводилися з використанням маршрутно-експедиційних і напівстаціонарних методів. Матеріалами були геоботанічні описи, зібрані в районі діючих і покинутих гірничих виробок на території Центрального Полісся в період 2004–2021 рр. Легенда опису містила характеристику місцезнаходження з географічними координатами, екологічних умов, положення в рельєфі, особливостей ґрунтового покриву, експозиції та крутизни схилу, розмірів та обрису

*Український ботанічний журнал*, 2022, 79(3)

досліджуваної ділянки. До відомостей про склад і структуру рослинного покриву входила інформація про ярусність, висоту окремих груп рослин, наявність мортмаси, опаду та підстилки. Основою опису був перелік видів рослин та їхнього проективного покриття. Виконання геоботанічних описів здійснювалося із застосуванням еколого-флористичних підходів до опису рослинних угруповань школи Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Під час досліджень територія розбивалася на приблизно рівні за площею квадрати. Для опису обиралися відносно гомогенні ділянки за ознаками мікрорельєфу, едафічних умов, структури та видового складу біоти. Розміри ділянок співвідносилися із висотою домінантів верхніх ярусів. Для лучної, водної та наскельної рослинності вони дорівнювали приблизно  $2 \times 2$  м, для прибережно-водної  $5 \times 5$  м, для чагарникової та для молодих похідних лісів  $10 \times 10$  м, для іншої лісової рослинності  $25 \times 25$  м. При цьому, робили поправку на конфігурації ділянки, обраної для опису. Якщо угруповання розміщувалося у вигляді смужки, то опис займав усю її ширину, а довжина обиралася з огляду на вищевказані площі ділянок (Yunatov, 1972). Під час рекогносціювання, розбивки території на ділянки та безпосереднього створення опису використовувалися матеріали, отримані з карт місцевості та ґрунтів за допомогою GPS-навігатора. Крутизна схилу та експозиція визначалися з використанням мобільних додатків "GPSTest" та "Clinometr". Проективне покриття визначали відповідно до семибальної шкали Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928). Для обробки описів в програмі Simagrl 1.12 було здійснене перетворення шкали із семибальної в п'ятибальну. У цій шкалі для проективного покриття виду вище 75% присвоювалися 5 балів; від 50 до 75% – 4 бали; від 25 до 50% – 3 бали; від 5 до 25% – 2 бали і менше 5% – 1 бал. Описи заносили в базу даних із використанням програми Turboveg for Windows 2.0. (Hennekens, Schaminee, 2001; Hennekens, 2009). Антропогенний вплив та показники факторів середовища визначалися з використанням методів синфітоіндикації у програмі Simagrl 1.12 (Didukh, 2012; Khomiak et al., 2020). Інтегрований показник антропогенної трансформації було обраховано за 18-бальною шкалою Дідуха–Хом'яка (Khomiak et al., 2020). Усі описи були об'єднані в програмі Turboveg for Windows й експортовані в програму JUICE 7.1.29 у вигляді файлів таблиць XML. Відкриті фітоценотичні таблиці збережено в форматі

WCT (Table format WCT– JUICE). Було проведено перевірку на можливість дублювання видів, схожі між собою описи об'єднано за допомогою кольорового кодування. Після цього було використано інтегровану в JUICE програму TWINSPAN, яка згрупувала описи у кластери на основі аналізу та сортування видів у синоптичній таблиці відповідно до їхньої вірності. У синоптичних таблицях було проведено процедуру виділення діагностичних, константних і доміантних видів. Отримані фітоценони ідентифікували за допомогою порівняння блоків діагностичних видів із наведеними в "Продромусі рослинності України" (Dubyna et al., 2019). Назви видів вищих судинних рослин подано переважно за "Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist" (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Для визначення часу й темпу відновлення угруповань деревної рослинності використовували віковий спектр локальних популяцій *Pinus sylvestris* L. Під час стаціонарних та напівстаціонарних досліджень пошкодження рослин або їхнє видалення впливає на майбутні результати спостережень, що неприпустимо. Отже, необхідно обирати організми, які дозволяють визначати їхній вік без ушкоджень для них та, які часто трапляються на досліджуваній території. Особливості формування крони у *P. sylvestris* та поширення виду в районі кар'єрів Центрального Полісся дозволяють використовувати його як модельний.

## Результати

За результатами класифікації було виділено 118 фітоценонів. У подальшому вони були віднесені до 116 асоціацій і двох безрангових угруповань, які об'єднано у 25 класів, 36 порядків, 62 союзів. Синтаксономічна схема має такий вигляд:

**Lemnetea de Bolós et Masclans 1955:** *Lemnetalia minoris* de Bolós et Masclans 1955: *Lemnion minoris* de Bolós et Masclans 1955: 1974, *Lemnetum minoris* Soó 1927.

**Potamogetea Klika in Klika et Novak 1941:** *Callitricho hamulatae-Ranunculetalia aquatilis* Passarge ex Theurillat in Theurillat et al. 2015: *Ranunculion aquatilis* Passarge ex Theurillat in Theurillat, Mucina & Hájek 2015: *Hottonietum palustris* R.Tuxen 1937. *Potamogetalia* Koch 1926: *Potamogion* Libberd 1931: *Potametum natantis* Hild 1959; *Ceratophyllion demersi*

Den Hartog et Segal ex Passarge 1996: *Ceratophylletum demersi* Corillion 1957, *Ceratophylletum submersi* Soó 1928.

**Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941:** *Nasturcio-Glycerietalia* Pignatti 1953: *Glycerio-Sparganion fluitans* Br.-Bl. et Siss in Boer 1942: *Glycerietum fluitantis* Nowiński 1930; *Phalaridion arundinaceae* Kopecký 1961: *Phalaroidetum arundinaceae* Libb. 1931; *Oenathetalia aquatica* Hejny ex Balátová-Tuláčková et al. 1993: *Eleocharito palustris-Sagittarion sagittifoliae* Passarge 1964: *Oenanthetum aquatica* Soó ex Neuhausl 1959; *Glycerio fluitantis-Oenanthetum aquatica* Egger 1933; *Eleocharitetum palustris* Savič 1926, *Alopecuro-Alismatetum plantaginis-aquaticae* Slavniæ Bolbrinker 1984; *Phragmitetalia* Koch 1926: *Phragmition* Koch 1926: *Phragmitetum australis* Savič 1926, *Glycerietum maximae* Nowiński 1930 corr. Šumberová, Chytrý et Danihelka in Chytrý 2011, *Typhetum angustifoliae* Pignatti 1953, *Typhetum latifoliae* Nowiński 1930, *Iridetum pseudacori* Egger 1933, *Equisetetum fluviatilis* Nowiński 1930. *Magnocaricion gracilis* Géhu 1961: *Caricetum vesicariae* Chouard 1924, *Caricetum acutiformis* Egger 1933, *Caricetum gracilis* Savič 1926, *Carici acutae-Glycerietum maximae* Jilek et Valisek 1964, *Magnocaricion elatae* Koch 1926: *Caricetum elatae* Koch 1926, *Caricetum buxbaumii* Issler 1932, *Carici elatae-Calamagrostietum canescentis* Jilek 1958.

**Molinio-Arrhenatheretea R.Tx 1937:** *Galiotalia veri* Mirk. et Naum. 1986: *Agrostion vinealis* Sipaylova, Mirk., Shelyag et V.Sl. 1985: *Agrostio vinealis-Calamagrostietum epigeioris* (Shelyag et al. 1981) Shelyag, V.Sl. et Sipaylova 1985, *Agrostietum vinealis-tenuis* Shelyag et al. 1985, *Poo angustifoliae-Arrhenatheretum elatiori* Shevchyk et V.Sl. in Shevchyk et al., 1996, *Potentillo argenteae-Poetum angustifoliae* Solomakha 1996, *Achillea submiefolium-Dactyletium glomeratae* Smetana, Derpoluk, Krasova 1997, *Carici praecoci-Alopecuretum pratensis* Mirkin in Denisova et al. 1986, *Koelerio-Agrostietum vinealis* (Sipaylova et al. 1985) Shelyag et al. 1987; *Bromopsidetum inermis* Shvergunova et al. 1984; *Arrhenatheretalia elatioris* Tüxen 1931: *Arrhenatherion elatioris* Luquet 1926: *Trifolio-Festucetum rubrae* Oberdorfer 1957, *Anthoxantho odorati-Agrostietum tenuis* Sillinger 1933, *Festucetum pratensis* Soó 1938, *Poëtum pratensis* Ravarut, Cazac et Turenschi 1956, *Festucetum pratensis* Soó 1938, *Festuco pratensis-Deschampsietum caespitosae* Turubanova 1986; *Cynosurion cristati* Tx.



1947: *Lolietum perennis* Gams 1927; *Molinetalia* Koch. 1926: *Mentho longifoliae-Juncion inflexi* T.Müller et Görö ex de Foucault 2009: *Juncetum effusi* (Pauca 1941) Soó 1947; *Calthion palustris* R.Tx 1937: *Scirpetum sylvatici* Ralski 1931; *Deschampsion caespitosae* Horvatic 1930: *Poo palustris-Alopecuretum pratensis* Shel.-Sos. et al. 1987, *Agrostio caninae-Alopecuretum pratensis* Kuzemko 2012; *Filipendion ulmariae* Segal in Westhoff & den Held 1969: *Lysimachio-Filipenduletum* Balátová-Tuláčková 1978.

**Calluno-Ulicetea Br.-Bl. et Tüxen ex Klika et Hadač 1944:** *Vaccinio myrtilli-Genistetalia pilosae* Schubert ex Passarge 1964: *Calluno-Genistion pilosae* P. Duvigneaud 1945: *Calluno-Genistetum* R.Tx 1937, com. *Calluna vulgaris*.

**Nardetea strictae Rivas Goday et Borja Carbonell in Rivas Goday et Mayor López. 1966:** *Nardetalia* Preis. 1950: *Violion caninae* Schwekerath 1944: *Polygalo vulgaris-Nardetum strictae* Oberd. 1957, *Calluno-Nardetum* Hrync 1959.

**Trifolio-Geranietea Th.Müll. 1962:** *Origanetalia* Th.Müll. 1962: *Trifolion medii* Th.Müll. 1962: *Agrimonio eupatoriae-Trifolietum medii* (T.Müller 1962) Dengler et al. 2003. *Trifolio-Melampyretum nemorosi* Dierschke 1973, *Vicio cassubicae-Trifolietum* Passarge 1979, *Artemisio-Peucedanum oreosolini* Passarge 1979.

**Sedo-Scleranthetea Br.-Bl. 1955:** *Alyssio alyssoidis-Sedetalia albi* Moravec 1967: *Alyssio alyssoidis-Sedion* Oberdorfer et Müller in Müller 1961: *Sedo acridianthetum hypanicii nova*, *Sedo-Scleranthetalia* Br.-Bl. 1955: *Hyperico perforati-Scleranthion perennis* Moravec 1967: *Thymo pulegioidis-Sedetum sexangularis* Didukh et Kontar 1998.

**Epilobieteae angustifolii Tx. et Preising ex von Rochow 1951:** *Galeopsio-Senecionetalia sylvatici* Passarge 1981: *Fragarion vescae* Tüxen ex von Rochow 1951: *Rubo idaei-Sambucetum ebuli* Jarolímek et al. 1997; *Epilobion angustifolii* Oberd. 1957: *Rubo-Chamaenerietum angustifolii* Hadač et al. 1969, *Rubetum idaei* Gams 1927, *Calamagrostietum epigii* Juraszek 1928.

**Robinietea Jurco ex Hadač et Sofron 1980:** *Chelidonio-Robinietalia* Jurco ex Hadač et Sofron 1980: *Balloto nigrae-Robinion pseudoacaciae* Hadač et Sofron 1980: *Cheledonio-Pinetum sylvestris* (Gorelov 1997) Davydov, *Chelidonio-Acerion*

*negundo* L.Ishbirdin et A.Ishbirdin 1991: *Cheledonio-Aceratum negundi* L.Ishbirdin et A.Ishbirdin 1991, *Poo nemoralis-Carpinetum* Kramarets et V.Sl. 1995; *Cheledonio-Robinion* Hadač et Sofron in Chytrý 2013: *Cheledonio-Robinietum* Jurco 1963, *Geo-Acerion platanoidis* L.Ishbirdina et A.Ishbirdin. 1991: *Geo-Aceretum platanoidis* L.Ishbirdina et A.Ishbirdin 1991; *Sambucetalia racemosae* Oberd. ex Doing 1962: *Sambuco-Salicion capreae* Tx. et Neum et Oberd. 1957: *Sambucetum racemosae* Noirfalise in Lebr. et al. ex Oberd. 1973, *Salicetum capreae* Schreier 1955.

**Rhamno-Prunetea Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tüxen 1962:** *Prunetalia spinosae* R.Tx 1952: *Berberidion vulgaris* Br.-Bl. ex Tx. 1952: *Sambuco-Prunetum spinosae* Doing 1962; *Pruno spinosae-Rubion radulae* Weber 1974: *Rubo fruticosi-Prunetum spinosae* Web 1974 n. inv. Witting 1974; *Prunion spinosae* Soó (1931) 1940: *Prunetum spinosae* R.Tx. 1952.

**Lonicero-Rubetea plicati Haveman, Schaminée et Stortelder in Stortelder et al. 1993:** *Rubetalia plicati* Weber in Pott 1995: *Lonicero-Rubion sylvatici* Tx. et Neumann ex Wittig 1977: *Frangulo-Rubetum plicati* Neum. in R.Tx. 1952, *Rubetum sylvatici* H.E.Weber in Ri.Pott 1995.

**Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939.** *Pinetalia sylvestris* Oberdorfer 1957: *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962: *Cladonio-Pinetum* Juraszek 1927, *Dicrano-Pinetum* Preising et Knapp ex Oberdorfer 1957, *Peucedano-Pinetum* W.Mat (1962) 1973, *Veronico incanae-Pinetum* Bulokhov et Solomeshch 2003.

**Carpino-Fagetea sylvaticae Jakucs ex Passarge 1968:** *Aceretalia pseudoplatani* Moor 1976: *Alnion incanae* Pawłowski et al. 1928: *Ficario-Ulmetum minoris* Knapp 1942, *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae* Lohm 1957, com. *Carici brizoidi-Alnus glutinosa*; *Carpinetalia betuli* Fukarek 1968: *Carpinion betuli* Issl. 1931: *Galeobdoloni luteae-Carpinetum* Shevchyk Bakalya et V.Sl 1996, *Tilio cordatae-Carpinetum* Tracz 1962, *Stellario holosteeae-Carpinetum betuli* Oberdorfer 1957; *Tilio platyphylli-Acerion pseudoplatani* Klika 1955: *Poo nemoralis-Tilietum cordatae* Yakushenko 2004.

**Quercetea pubescentis Doing Kraft ex Scamoni et Passarge 1959:** *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933: *Quercion petraeae* Issler 1931: *Potentillo albae-Quercetum* Imchenetzky 1926 n. inv. Heinis 1933.

**Quercetea robori-petraeae Br.-Bl. et Tüxen ex Oberdorfer 1957:** *Quercetalia roboris* R.Tx. 1931: *Pino-Quercion* Medw.-Korn. 1959: *Quercu roboris-Pinetum* (W.Mat. 1981) J.Mat. 1988, *Quercion robori-petraeae* Malcuit 1929: *Calamagrostio arundinacea-Quercetum petraeae* (Hartmann 1934) Scan et. Pass. 1959.

**Salicetea purpurea Moor 1958:** *Salicetalia purpureae* Moor 1958: *Salicion albae* de Soó 1951: *Salici-Populetum* Meijer Drees 1936, *Populetum nigro-albae* Slavnić 1952; *Salicion triandrae* Müller et Görs 1958: *Salicetum triandrae* Malcuit ex Noirfalise in Lebrun et al. 1955,

**Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff, Dijk et al. 1946:** *Alnetalia glutinosae* R.Tx 1937: *Alnion glutinosae* Malcuit 1929: *Ribeso nigri-Alnetum* Sol.-Gorn (1975) 1987, *Calamagrostio canescenti-Alnetum glutinosae* Mikoška 1956.

**Franguletea Doing ex Westhoff in Westhoff et Den Held 1969:** *Salicetalia auritae* Doing 1962: *Salicion cinereae* Th.Müll. et Görs ex Pass. 1961: *Salicetum pentandro-cinereae* Pass. 1961, *Betulo-Salicetum repentis* Oberd. 1964.

**Stellarietea mediae R.Tx., Lohmaer et Preisling 1950:** *Aperetalia spicae-venti* J. Tx. & Tx. in Malato-Beliz et al. 1960: *Scleranthion annui* (Kruseman et Vlieger 1939) Sissingh in Westhoff et al. 1946: *Centaureo-Aperetum spicae-venti* Solomakha 1989, *Violo arvensis-Centaureetum cyani* Solomakha 1989, *Aphano-Matricarietum* R.Tx 1937; *Galeopsis bifidae* Abramova in Mirkin et al. 1985: *Apero spicae-venti-Papateretum rhoeadis* Solomakha 1987; *Atriplici-Chenopodietalia albi* (Tx. 1937). Nordhagen 1940: *Panico-Setarion* Sissingh in Westhoff et al. 1946: *Echinochloo-Setarion* Felföldy corr. 1942 Mucina in Mucina et al. 1993.

**Artemisieteae vulgaris Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951:** *Agropyretalia intermedio-repentis* Th.Müll et Görs 1969: *Convolvulo-Agropyron repentis* Görs 1966: *Agropyretum repentis* Felföldy 1942, *Poo compressae-Tussilaginetum farfarae* R.Tx. 1931; *Onopordetalia acanthii* Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944: *Arction lappae* R.Tx 1937: *Arctietum lappae* Felföldy 1942, *Arctio-Artemisietum vulgaris* Oberd. Ex Seybold. et Th. Mull. 1972, *Echio-Verbascetum* Sissingh 1950, *Dauco-Melilotenion* Görs ex Rostański et Gutte 1971: *Berteroetum incanae* Sissingh et Tideman ex Sissingh 1950, *Dauco-Picridetum hieracioidis*

Görs 1966, *Pastinaco sativae-Daucetum carotae* Kost. in V.Solomakha et al. 1992, *Artemisio-Tanacetetum vulgaris* Br.-Bl. 1931; *Onopordion acanthii* Br.-Bl. et al. 1926: *Potentilo-Artemisietum absintii* Faliński 1965,

**Polygono arenastri-Poëtea annuae Rivas-Martínez 1975:** *Polygono arenastri-Poëetalia annuae* Tx. in Géhu et al. 1972 corr. Rivas Martínez et al. 1991: *Saginion procumbentis* Tüxen et Ohba in Géhu et al. 1972: *Herniarietum glabrae* (Hohenester 1960) Hejny et Jehlík 1975, *Poetum annuae* Gams 1927; *Polygono-Coronopion* Sissingh 1969: *Polygonetum arenastri* Gams 1927 corr. Láníková in Chytrý 2009.

**Plantagenetea majoris Tx. et Preisling ex von Rochow 1951:** *Potentillo-Polygonetalia avicularis* R.Tx. 1947: *Plantagini-Prunellion* Eliáš 1980: *Agrostio tenuis-Poetum annuae* Gutte et Hilbig 1975; *Potentillion anserinae* Tüxen 1947: *Rumici crispi-Agrostietum stoloniferae* Moor 1958, *Potentilletum anserinae* Rapaics 1927, *Potentilletum reptantis* Eliáš 1974, *Ranunculo-Alopecuretum geniculati* R.Tx 1937, *Juncetum tenuis* Schwick. 1944, *Festuco pratensis-Plantaginetum* Balserc et Pawlak 2000, *Prunello-Plantaginetum* Faliński 1963.

**Galio-Urticetea Passrge et Kopecký 1969:** *Convolvuletalia sepium* Tx. ex Moor 1958: *Senecionion fluviatilis* Tüxen ex Moor 1958: *Calystegio-Angelicetum archangelicae* Pass 1959, com. *Rubus caesius*, *Rudbeckio laciniatae-Solidaginetum canadensis* Tx. et Raabe ex Fijałkowski 1978; *Galio aparines-Alliarietalia petiolatae* Oberdorfer ex Görs et. T.Müller 1969: *Aegopodion podagrariae* R.Tx. 1967: *Elytrigio repentis-Aegopodietum podagrariae* Tüxen 1967.

**Bidentetea tripartiti Tx. et al. ex von Rochow 1951:** *Bidentetalia tripartiti* Br.-Bl. et R.Tx. ex Klika et Hadač 1944: *Bidention tripartiti* Nordhagen ex Klika et Hadač 1944: *Polygonetum hydropiperis* Passarge 1965, *Bidentetum tripartitae* Miljan 1933.

## Обговорення

За фітоценотичною різноманітністю, що визначалася за кількістю асоціацій рослинності, виявлені класи рослинних угруповань можна розділити на три групи (табл. 1). До першої групи входять класи із найвищою фітоценотичною різноманітністю: прибережно-водної рослинності *Phragmiti-Magnocaricetea* та лучної – *Molinio-Arrhenatheretea*. Оскільки при

Таблиця 1. Фітоценотична різноманітність відновлюваної рослинності кар'єрів Центрального Полісся

Table 1. Phytocoenotic diversity of restoration vegetation in quarries in Central Polissya

Клас рослинного угруповання	Кількість		
	порядків	союзів	асоціацій та безрангових угруповань
<i>Phragmiti-Magnocaricetea</i>	3	6	19
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	3	7	19
<i>Artemisietea vulgaris</i>	2	4	9
<i>Robinietea</i>	2	5	7
<i>Carpino-Fagetea sylvaticae</i>	2	3	6
<i>Stellarietea mediae</i>	2	3	5
<i>Plantagenetea majoris</i>	1	2	5
<i>Potamogetea</i>	2	4	4
<i>Epilobietea angustifolii</i>	1	2	4
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	1	1	4
<i>Rhamno-Prunetea</i>	1	3	3
<i>Salicetea purpurea</i>	1	2	3
<i>Polygono arenastri-Poëtea annuae</i>	1	2	3
<i>Galio-Urticetea</i>	1	2	3
<i>Nardetea strictae</i>	1	1	2
<i>Trifolio-geranietea</i>	1	1	2
<i>Sedo-Scleranthetetea</i>	2	2	2
<i>Lonicero-Rubetea</i>	1	1	2
<i>Quercetea robori-petraeae</i>	1	2	2
<i>Alnetea glutinosae</i>	1	1	2
<i>Bidenetea tripartiti</i>	1	1	2
<i>Lemnetea</i>	1	1	1
<i>Calluno-Ulicetea</i>	1	1	1
<i>Quercetea pubescentis</i>	1	1	1
<i>Franguletea</i>	1	1	1

створенні кар'єру практично завжди на його дні утворюються водойми, то присутність прибережно-водної рослинності проявляється досить рано. В окремих випадках ці угруповання існують навіть під час активної розробки родовища. Здебільшого це рослинність асоціації *Phragmitetum australis*. Лучна рослинність переважає на плакорі навколо зони активного видобутку. Вона може траплятися як у найменш порушених місцях в районі діючих кар'єрів, так і на перелогах навколо покинутих. В останньому випадку площі лучної рослинності переважають над площами похідних лісів та чагарників, через те що активна експлуатація цих об'єктів відбувалася не більше ніж 20–30 років тому і угруповання фанерофітів ще не встигли стати домінуючими.

До другої групи за різноманітністю входять класи із помірними значеннями фітоценотичного різноманіття – 7–9 асоціацій. До них належать *Artemisietea vulgaris* та *Robinietea*. Представники

першої трапляються на найбільш порушених субстратах та на ранніх стадіях заростання перелогів. Це, насамперед, стосується порядку *Agropyretalia intermedio-repentis* (асоціації *Agropyretum repentis* та *Poo compressae-Tussilaginetum farfarae*). Другий клас – це найбільш типові угруповання стадії формування похідних лісів, які належать до асоціації *Salicetum capreae*, союзу *Sambuco-Salicion capreae*, порядку *Sambucetalia racemosae*. Решта класів рослинності в районі гірничих виробок представлені невеликим числом асоціацій.

Фітоценотична різноманітність не завжди відповідає різноманітності умов середовища чи стадії та напрямку сукцесії. Часто це викликано апріорною різницею між кількістю синтаксонів в окремих класах для досліджуваного регіону. Тому, більш важливим показником є частота трапляння описів угруповань асоціацій певного класу на території досліджуваних об'єктів (табл. 2). Цей підхід також має слабкі місця через свою відносну суб'єктивність, коли в межах одного об'єкту створюється кілька описів для однієї асоціації. Тому, під час підрахунків трапляння ми брали за одиницю усі описи однієї асоціації в межах одного досліджуваного об'єкту.

Найчастіше в районі гірничих виробок трапляються описи асоціацій класу *Molinio-Arrhenatheretea*. Переважно це представники порядку *Galiotalia veri*. Наприклад, асоціація *Agrostio vinealis-Calamagrostietum epigeioris* описана на кожному обстеженому об'єкті, де присутня лучна рослинність (Baasc et al., 2012). На другому місці за частотою трапляння знаходяться описи класу *Artemisietea vulgaris*. Найчастіше, це асоціація *Agropyretum repentis*, яка – відмічена в 86,7% випадків, де присутні описи угруповань цього класу. Досить часто трапляються описи рослинних угруповань класів *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Plantagenetea majoris*, *Epilobietea angustifolii* та *Robinietea*. Найменші показники трапляння мають описи класів *Calluno-Ulicetea*, *Quercetea robori-petraeae*, *Lemnetea* та *Quercetea pubescentis*.

За частотою асоціацій угруповань окремих класів на території кар'єрів і по відношенню до тих, які зафіксовані на території Українського Полісся, можемо зробити висновки щодо різноманітності умов середовища в певних типах оселищ (табл. 3). Найменший відсоток мають класи водної рослинності *Lemnetea* (7%) та *Potamogetea* (14%), що свідчить про низьку різноманітність водних оселищ, сформованих під час активних гірничих робіт. Угруповання *Calluno-Ulicetea*

Таблиця 2. Кількість описів асоціацій, що належать до класу відновлюваної рослинності кар'єрів на території Центрального Полісся за класами рослинних угруповань

Table 2. Number of descriptions of associations belonging to the class of restoration vegetation in quarries in Central Polissya by classes of plant communities

Клас рослинного угруповання	Кількість описів асоціацій	Асоціація, описи якої трапляються найчастіше
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	107	<i>Agrostio vinealis-Calamagrostietum epigeioris</i>
<i>Artemisietea vulgaris</i>	57	<i>Agropyretum repentis</i>
<i>Phragmiti-Magnocaricetea</i>	48	<i>Phragmitetum australis</i>
<i>Plantagenetea majoris</i>	32	<i>Agrostio tenuis-Poetum annuae</i>
<i>Epilobietea angustifolii</i>	31	<i>Calamagrostietum epigii</i>
<i>Robinietea</i>	27	<i>Salicetum capreae</i>
<i>Polygono arenastri-Poëtea annuae</i>	19	<i>Poetum annuae</i>
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	14	<i>Dicrano-Pinetum</i>
<i>Nardetea strictae</i>	11	<i>Calluno-Nardetum</i>
<i>Salicetea purpurea</i>	11	<i>Salici-Populetum</i>
<i>Stellarietea mediae</i>	11	<i>Echinochloo-Setarietum</i>
<i>Franguletea</i>	9	<i>Salicetum pentandro-cinereae</i>
<i>Carpino-Fagetea sylvaticae</i>	7	<i>Tilio cordatae-Carpinetum</i>
<i>Alnetea glutinosae</i>	6	<i>Ribeso nigri-Alnetum</i>
<i>Galio-Urticetea</i>	6	<i>Elytrigio repentis-Aegopodietum podagrariae</i>
<i>Bidentetea tripartiti</i>	4	<i>Bidentetum tripartitae</i>
<i>Potamogetea</i>	4	<i>Ceratophylletum submersi</i>
<i>Trifolio-geranietea</i>	4	<i>Agrimonio eupatoriae-Trifolietum medii</i>
<i>Lonicero-Rubetea</i>	3	<i>Rubetum sylvatici</i>
<i>Rhamno-Prunetea</i>	3	<i>Rubo fruticosi-Prunetum spinosae</i>
<i>Sedo-Scleranthetetea</i>	3	<i>Thymo pulegioidis-Sedetum sexangularis</i>
<i>Calluno-Ulicetea</i>	2	<i>Calluno-Genistetum</i>
<i>Quercetea robori-petraeae</i>	2	<i>Quercu roboris-Pinetum</i>
<i>Lemnetea</i>	1	<i>Lemnetum minoris</i>
<i>Quercetea pubescentis</i>	1	<i>Potentillo albae-Quercetum</i>

(9%) та *Trifolio-Geranietea* (15%) частіше за все є узліссями з невисоким рівнем антропогенної трансформації. В умовах активного переміщення людей та синантропізації флори вони не витримують конкуренції з класичними рудеральними ценозами класу *Artemisietea vulgaris*. Рослинність класу *Bidentetea tripartiti* в районі кар'єрів складає лише 20% всієї різноманітності Українського Полісся. Це обумовлено відносно низьким рівнем накопичення сполук нітрогену в прибережній зоні водойм кар'єрів. Також серед сегетальних угруповань (клас *Stellarietea mediae*) трапляється лише 23% асоціацій вищеназваного регіону.

Найвищий відсоток асоціацій регіону мають класи *Epilobietea angustifolii*, *Galio-Urticetea*, *Franguletea*, *Quercetea pubescentis*. Однак це не свідчить про високу різноманітність умов та видів в межах їхніх оселищ. Рослинність згаданих класів характеризується низьким фітоценотичним різноманіттям на території усього Українського Полісся і входить до 1–4 асоціацій. Спостерігається

статистична закономірність, коли класи, що містять менше число асоціацій, мають вищий відсоток співвідношення між рослинністю кар'єрів та регіону в цілому. Отже дані, щодо співвідношення місцевого та регіонального фітоценотичного різноманіття у межах цих класів, є ненадійними.

За частотою трапляння певних угруповань та їхньою часткою від загального регіонального фітоценотичного різноманіття ми можемо розділити умови середовища в районі розробок на типові та нетипові. Йдеться про показники едафічних, мікрокліматичних, орографічних та антропогенних факторів, а також природної динаміки (Khomiak et al., 2019). Часто їх можна об'єднувати в комплекси за мікрорельєфом, сформованим людською діяльністю (Bell et al., 1997). У виробку відкритим способом ми можемо виділити такі компоненти: плакорну частину, борти (майданчики), схили (уступи), дно кар'єру та відвали.

Плакорна ділянка частіше за все має не порушені або слабко порушені ґрунти. Це території, де

Таблиця 3. Співвідношення кількості асоціацій в районі кар'єрів та їхньої загальної кількості на території Українського Полісся

Table 3. Correlation between the number of associations in the quarry sites and their total number in Ukrainian Polissya

Клас рослинного угруповання	Кількість асоціацій, зафіксованих на території кар'єрів	Кількість асоціацій, зафіксованих на території Українського Полісся*	Частка асоціацій рослинності кар'єрів від числа асоціацій Українського Полісся (%)
<i>Lemnetea</i>	1	14	7
<i>Calluno-Ulicetea</i>	1	11	9
<i>Potamogetea</i>	4	29	14
<i>Trifolio-geranietea</i>	2	13	15
<i>Bidentetea tripartiti</i>	2	10	20
<i>Stellarietea mediae</i>	5	22	23
<i>Salicetea purpurea</i>	3	9	33
<i>Quercetea robori-petraeae</i>	2	6	33
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	4	10	40
<i>Alnetea glutinosae</i>	2	5	40
<i>Sedo-Scleranthetetea</i>	2	5	40
<i>Artemisietea vulgaris</i>	9	20	45
<i>Plantagenetea majoris</i>	5	11	45
<i>Phragmiti-Magnocaricetea</i>	19	41	46
<i>Nardetea strictae</i>	3	6	50
<i>Polygono arenastri-Poëtea annuae</i>	3	6	50
<i>Rhamno-Prunetea</i>	3	6	50
<i>Carpino-Fagetea sylvaticae</i>	6	10	60
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	19	31	61
<i>Lonicero-Rubetea</i>	2	3	67
<i>Robinietea</i>	6	8	75
<i>Epilobietea angustifolii</i>	4	4	100
<i>Galio-Urticetea</i>	3	3	100
<i>Franguletea</i>	1	1	100
<i>Quercetea pubescentis</i>	1	1	100

\* за даними фітоценотеки лабораторії теорії екосистем Житомирського державного університету імені Івана Франка

ще не проводився видобуток або ті, які раніше використовувалися в сільськогосподарському виробництві. Рослинність знаходиться на перших стадіях відновлення із значними ознаками синантропізації. Її рівень антропогенної трансформації коливається від 8,8 до 11,3 балів за шкалою Дідуха–Хом'яка. На найбільш ранніх етапах формування рослинного покриву переважають угруповання асоціації *Agropyretum repentis* (клас *Artemisietea vulgaris*). В окремих місцях спостерігаються ділянки інших угруповань цього класу. Найчастіше це *Potentilo-Artemisietum absintii* та *Echio-Verbascetum*. Тут показники антропогенного фактору дещо нижчі – від 8,2 до 11,2 балів. В їхній флорі присутня значна частка характерних видів порядку *Galietales veri*, що вказує

на екотонний характер цих угруповань (Khomiak, 2011). Угруповання із домінуванням однорічників переважають лише в перші роки після припинення рільництва на околицях новостворених кар'єрів. Завдяки ряду економічних та правових обставин розширення зон видобування чи утворення нових гірничих об'єктів відбувається рідко. Через це новостворених зон виробітку було обстежено небагато. На покинутих полях після вирощування злаків на перший-другий рік трапляються угруповання союзу *Scleranthion annui* (асоціації *Centaureo-Aperetum spicae-venti*, *Viola arvensis-Centaureetum cyani*). На другий-третій рік після припинення обробітку ґрунту, за умови випасу домашніх копитних формується рослинність асоціації *Aphano-Matricarietum*. Рослинність

порядку *Atriplici-Chenopodietalia albi* описана нами у випадках, коли рільнича діяльність не припинялася. Перелоги на дещо пізніших стадіях заростають за описаним вище сценарієм.

За умови нижчого рівня порушень (рівень антропогенної трансформації від 8,3 до 9,8 балів) або дещо пізніших стадій відновлення рослинності на плакорних ділянках найчастіше трапляються та займають максимальні площі ценози вищезазначеного порядку. Це переважно угруповання асоціацій *Agrostio vinealis-Calamagrostietum epigeioris*, *Agrostietum vinealis-tenuis* і *Potentillo argenteae-Poetum angustifoliae*. У місцях, де виникли невеликі локальні порушення поверхні, частіше викликані діяльністю людини (до 9,1 балів), спостерігаються зміни в лучній рослинності. За умови наявності або формування водонепроникного горизонту тут формуються вологі луки порядку *Molinietalia*. Переважно, це угруповання асоціації *Juncetum effusi*. Вони існують виключно в місці порушення та займають невеликі площі. Часто замість них утворюються невеликі синузії з домінуванням *Juncus effusus* L.

Більш пізні стадії сукцесії представлені угрупованнями асоціації *Calamagrostietum epigii* (клас *Epilobietea angustifolii*), де вкраплені окремі представники фанерофітів *Betula pendula* Roth., *Salix caprea* L., *Populus tremula* L., *Pinus sylvestris* L. тощо. Спочатку проективне покриття чагарниково-деревного ярусу незначне через те, що тут домінує типова трав'яна рослинність. На пізніших етапах саморозвитку формуються угруповання асоціації *Salicetum capreae* (клас *Robinietae*). В районі невеликих порушень (канави, ями, міжвалові депресії) утворюються конуси відновлення із варіантом асоціації *Salicetum capreae* var. *Populus tremula*. Рівень таких порушень коливається від 6,3 до 8,8 балів. Лісові ценози корінних лісів на плакорах трапляються рідше. Частіше це периферійні ділянки, поруч із якими розташовані вже сформовані лісові екосистеми. На плакорі такими лісовими угрупованнями є рослинність асоціацій *Cladonio-Pinetum* і *Dicrano-Pinetum* класу *Vaccinio-Piceetea*.

Борти (майданчики) кар'єру мають високу мозаїчність угруповань, пов'язану із їхнім екотонним статусом – межею між мало порушеним ґрунтом плакору та повністю знищеним на схилах (Khomiak, 2011). За таких умов перевагу отримують різноманітні ценози класу *Artemisietea vulgaris*.

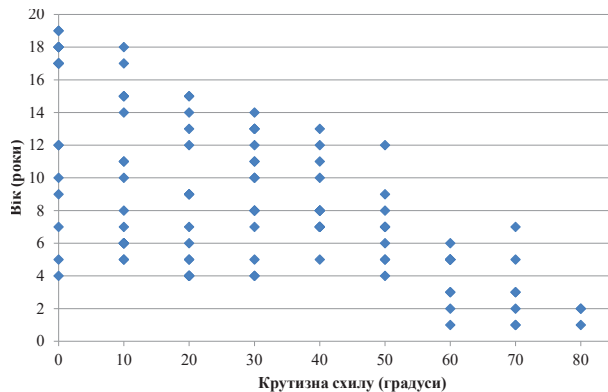


Рис. 1. Розподіл особин *Pinus sylvestris* за віковими групами на схилах різної крутизни

Fig. 1. Distribution of *Pinus sylvestris* by age groups on steep slopes of different angles

Угруповання класу *Stellarietea mediae* в таких місцях трапляються рідко. Нами вони зафіксовані двічі: на забрудненому побутовим сміттям борту південної експозиції піщаного кар'єру в с. Старі Велідники (Коростенський р-н) та жерстяні ділянки борту південно-західної експозиції гранітного кар'єру в м. Житомир. Ці території зайняті рослинністю асоціації *Apero spicae-venti-Papateretum rhoeadis*.

Також на бортах і верхніх частинах схилу першою починає формуватися фанерофітна рослинність класів *Robinietea*, *Salicetea purpurea* та *Vaccinio-Piceetea*. В південній частині Центрального Полісся серед деревних порід цих угруповань значну частку займає *Populus nigra* L. Це обумовлено двома факторами. По-перше, тривалою традицією насаджувати рослини цього виду в районі гірничих підприємств, а по-друге – меншою концентрацією лісових насаджень із інших аборигенних видів. Ценози бортів кар'єрів є найбільш вразливими для проникнення інвазійних видів. Це відбувається через незаповнені еконіші сформованих тут екосистем. Частіше за все сюди проникають *Solidago canadensis* L., *Robinia pseudoacacia* L. та *Ambrosia artemisiifolia* L. (Protopopova et al., 2015).

Заростання схилів (уступів) кар'єру залежить від їхньої крутизни та порід, із яких вони складаються (рис. 1). Вертикальні виходи кристалічних порід протягом тривалого часу залишаються незаселені вищими судинними рослинами. Мікроугруповання рослин з'являються виключно в розщелинах кристалічних блоків, заповнених рихлими породами, ґрунтом та дрібними органічними рештками. Схили, утворені рихлими осадовими породами,

вкриваються більш рівномірно. Спостерігається одночасне проникнення фанерофітів і трав'яної рослинності. На відміну від перелогів, тут не відбувається поступового переходу від угруповань злаковників до чагарників чи похідних лісів. Поміж десятирічними деревами із проективним покриттям 30–50% відсутній зімкнутий трав'яний ярус. На схилах із кутом нахилу менше 45° темпи відновлення прискорюються в рази.

Наприклад, в районі Левківського родовища пісків круті схили покинутого кар'єру зайняті особинами *P. sylvestris* віком до 7 років, а пологі – приблизно 14 років. Повністю сформовані лісові угруповання тут з'являються лише на 15–20-й рік після початку відновлення рослинності. Трав'яна рослинність схилів представлена несформованими ценозами, які складаються з елементів флори класу *Artemisietea vulgaris* і меншою мірою *Molinio-Arrhenatheretea* та *Epilobietea angustifolii*. На більш пологих схилах проективне покриття останніх зростає.

На тип відновлюваної рослинності дна кар'єру впливає показник багаторічного режиму зволоження, рівень порушеності субстрату та час, протягом якого відбувається її відновлення. В умовах постійної присутності води утворюються угруповання водної рослинності. Це переважно фітоценози класу *Potamogetea* (асоціації *Potametum natantis* і *Ceratophylletum demersi*). Спостерігаються відмінності в появі водних вищих судинних рослин залежно від глибини. На більш глибоких місцях (глибше 2 м) вони практично відсутні, а на мілководді (глибина менше 0,2 м) витісняються прибережно-водною рослинністю, яка представлена угрупованнями класу *Phragmiti-Magnocaricetea*. Найчастіше трапляються та займають найбільші площі ценози асоціації *Phragmitetum australis*. Рідше трапляються *Typhetum angustifoliae*, *Typhetum latifoliae*, *Glycerietum fluitantis* і *Glycerietum maximae*. У зв'язку із динамічними процесами, характерними для піонерних сукцесій, на дні кар'єрів спостерігаються широкі екотонні смуги між певними типами угруповань (Khomiak, 2011). Наприклад, найпоширеніший вид прибережно-водних угруповань *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. часто виходить за їхні межі та проникає в трав'яні та чагарникові ценози дна та нижньої частини схилів кар'єрів.

Незаповнені водою ділянки дна кар'єрів вкриті рослинністю, яка знаходиться на різних стадіях

сукцесії. Ранні стадії представлені рослинністю класу *Artemisietea vulgaris* (асоціації *Agropyretum repentis* і *Poo compressae-Tussilaginatum farfarae*). Дещо пізніше з'являються угруповання *Epilobietea angustifolii* та *Franguletea*. Найбільш пізні стадії, зафіксовані нами, представлені рослинними угрупованнями класів *Salicetea purpurea*, *Alnetea glutinosae* та *Robinietea*.

Формування рослинності відвалів найкраще ілюструє процеси динаміки екосистем. Відвали, сформовані покривними породами, досить однотипні. Вони представляють собою суміш часточок субстрату із великим діапазоном розмірів. Таким чином, тут присутні крупно уламкові породи, які не сприяють швидкому формуванню ґрунту і дрібні часточки силікатів, здатні до злипання та формування водонепроникного субстрату. Через це на ранніх етапах відновлення рослинності на відвалах часто спостерігається угруповання асоціації *Poo compressae-Tussilaginatum farfarae* класу *Artemisietea vulgaris*. Воно відбувається на схилах різної експозиції з кутом нахилу 15–60°. В окремих випадках, за умови виносу разом із пустою породою органічної речовини, в таких місцях можуть формуватися угруповання асоціації *Bidentetum tripartitae* класу *Bidentetea tripartiti*. Якщо деякі частини відвалу мають малі кути нахилу та значне сповільнення вертикального руху води, то в таких місцях можуть утворюватися монодомінантні скупчення *Phragmites australis*, які відповідають асоціації прибережно-водної рослинності асоціації *Phragmitetum australis*. З моменту проникнення перших фанерофітів заростання відвалів мало чим відрізняється від формування природної рослинності на схилах кар'єрів. Спочатку це угруповання асоціації *Salicetum capreae* із різними варіантами, що визначаються особливостями проникнення насіння дерев на незаселену територію (Ghorbani et al., 2007). Найчастіше це такі угруповання *Salicetum capreae* var. *Populus tremula*, *Salicetum capreae* var. *Pinus sylvestris* і *Salicetum capreae* var. *typicum*. В подальшому тут переважають похідні ліси класів *Robinietea* та *Salicetea purpurea*, або корінні ліси класу *Vaccinio-Piceetea* за умови домінування *Pinus sylvestris* на ранніх етапах формування заростей фанерофітів. Нижні частини відвалів нерідко зайняті рослинністю класу *Alnetea glutinosae* (переважно асоціація *Ribeso nigri-Alnetum*), що обумовлено частим порушенням водного режиму в районі розміщення таких об'єктів.

## Висновки

Відновлювана рослинність в районі кар'єрів на території Центрального Полісся належить до 25 класів, 36 порядків, 62 союзів, 116 асоціацій та двох безрангових угруповань.

Напрямок і темп відновлення рослинності на порушених оселищах в районі відкритого видобутку корисних копалин на території Центрального Полісся залежать від комплексу факторів середовища та особливостей занесення насіння на порушені субстрати.

Первинні сукцесії призводять до формування значних площ екотонних ділянок. Це обумовлено існуванням великого числа незаповнених еконіш. Такі ділянки є найбільш вразливими для проникнення інвазійних видів, які постійно трапляються у флорі класів *Stellarietea mediae* та *Artemisietea vulgaris*.

Частота трапляння описів різних класів угруповань дозволяє виділити типові умови середовища в районі діючих і покинутих кар'єрів. Найчастіше тут трапляються класи *Molinio-Arrhenatheretea*, *Artemisietea vulgaris*, *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Plantagenetea majoris* і *Epilobietea angustifolia*, що вказує на переважання злакової стадії відновлення рослинності за значних або помірних антропогенних впливів.

Послідовна зміна рослинних угруповань у різних умовах середовища на порушених гірничою діяльністю територіях дозволяє простежити та змоделювати відновлення природної рослинності. Більшість елементів цієї території мають сприятливі умови для формування типових у досліджуваному регіоні екосистем. Врахування цих особливостей допоможе уникнути надмірних витрат на вартісну та часто малоефективну рекультивацию. Наразі уваги і втручання потребує поширення в межах таких об'єктів інвазійних видів. Найефективним методом для зупинки їхнього поширення є диференційовані за умовами середовища насадження з метою заповнення незайнятих екологічних ніш. Ці насадження повинні відповідати напрямку та стадії екологічних сукцесій конкретної ділянки.

## Подяки

Автор висловлює подяку компаніям "ТОВ Еко-МБ" та "ТОВ Лідер Еко" за сприяння у зборі польового матеріалу.

## ORCID

I.B. Хом'як:  <https://orcid.org/0000-0003-0080-0019>

## Список посилань

- Baasc A., Kirmer A., Tischer S. 2012. Nine years of vegetation development in a postmining site: Effects of spontaneous and spontaneous and assisted site recovery. *Journal of Applied Ecology*, 49: 251–260. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664-2011.0286x>
- Bashutska U.B. 2006. *Naukovyi visnyk NLTU Ukrainy*, 4: 174–178. [Башуцька У.Б. 2006. Рослинність породних відвалів шахт Червоноградського гірничопромислового району. *Науковий вісник НЛТУ України*, 4: 174–178].
- Bell S.S., Fonseca M.S., Motten L.B. 1997. Linking restoration and landscape ecology. *Restoration Ecology*, 15: 318–323. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.00545.x>
- Bilyk R.G., Didukh Ya.P. 1999. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(2): 144–149. [Білик Р.Г., Дідух Я.П. 1999. Стадії та напрямки розвитку рослинності відвалів Товтровоного кряжу. *Український ботанічний журнал*, 56(2): 144–149].
- Braun-Blanquet J. 1928 (1964). Grundzüge der Vegetationskunde. In: *Pflanzensoziologie*. Ed. J. Braun-Blanquet. Berlin: Verlag von Julius Springer, 865 pp.
- Didukh Ya.P. 2012. *Osnovy bioindykatsii*. Kyiv: Naukova Dumka, 342 pp. [Дідух Я.П. 2012. *Основи біоіндикації*. Київ: Наукова думка, 342 с.].
- Dubyna D.V., Dzyuba T.P., Yemelyanova S.M., Bahrikova N.O., Borysova O.V., Borsukevych L.M., Vynokurov D.S., Hapon S.V., Hapon 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., Fitsaylo T.V., Chorna H.A., Chorney I.I., Shelyah-Sosonko Yu.R., Yakushenko D.M. 2019. *Prodrome of the Vegetation of Ukraine*. Eds. D.V. Dubyna T.P. Dzyuba. Kyiv: Naukova Dumka, 782 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Ємельянова С.М., Багрікова 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., Конішук 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.].
- Ghorbani J., Le Duc M.G., McAllister H.A., Pakeman R.J., Marrs R.H. 2007. Temporal responses of propagule banks during ecological restoration in the United Kingdom. *Restoration Ecology*, 15: 103–117. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00195.x>
- Hennekens S.M. 2009. *TURBOVEG for Windows. Version 2*. Ed. S.M. Hennekens. Wageningen: Inst. voor Bos en Natur, 96 pp.



- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. TURBOVEG. A comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 12(4): 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>
- Hobbs R.J. 2004. Setting effective and realistic restoration goals: Key directions for research. *Restoration Ecology*, 15: 354–357. <https://doi.org/abs/10.1111/j.1526-100X.2007.00225.x>
- Khomiak I.V. 2011. *Scientific Notes of NaUKMA*, 119: 70–72 [Хом'як І.В. 2011. Проблема екотону в класифікації екосистем. *Наукові записки НаУКМА*. 119: 70–72].
- Khomiak I., Harbar O., Demchuk N., Kotsiuba I., Onyshchuk I. 2019. Above-ground phytomas dynamics in autogenic succession of an ecosystem. *Forestry Ideas*, 57: 136–146.
- Khomiak I.V., Vasylenko O.M., Harbar D.A., Andriichuk T.V., Kostyuk V.S., Vlasenko R.P., Shpakovska L.V., Demchuk N.S., Harbar O.V., Onyshchuk I.P., Kotsiuba I.Iu. 2020. *Ecological Sciences*, 32: 136–141. [Хом'як І.В., Василенко О.М., Гарбар Д.А., Андрійчук Т.В., Костюк В.С., Власенко Р.П., Шпаковська Л.В., Демчук Н.С., Гарбар О.В., Онишчук І.П., Коцюба І.Ю. 2020. Методологічні підходи до створення інтегрованого синфітоіндикаційного показника антропогенної трансформації. *Екологічні науки*, 32: 136–141].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv, 345 pp. <https://doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Parpan V.I., Nespliak O.S. 2011. *Naukovyi visnyk NLTU Ukrainy*, 21: 82–87. [Парпан В.І., Неспляк О.С. 2011. Класифікація рослинності попилівідвалів Бурштинської теплової електростанції. *Науковий вісник НЛТУ України*, 21: 82–87.]
- Povkh V.N., Zhukov S.P. 1995. *Introduktsiya i akklimatizatsiya rastenyi*, 22: 89–91. [Повх В.Н., Жуков С.П. 1995. О формировании сообществ высших растений на отвалах угольных шахт. *Интродукция и акклиматизация растений*, 22: 89–91].
- Protopopova V.V., Shevera M.V., Orlov O.O., Panchenko S.M. 2015. The transformer species of the Ukrainian Polissya. *Biodiversity Research and Conservation*, 39: 7–18. <https://doi.org/1515/biorc-2015-0020>
- Yunatov A.A. 1972. Typy i sodержanie geobotanicheskikh issledovaniy. Probnye ploshchadi i ekologicheskie profili. In: *Polevaya geobotanika*, vol. 3. Moscow, Leningrad: Izd-vo AN SSSR, pp. 7–38. [Юнатов А.А. 1972. Типы и содержание геоботанических исследований. Пробные площади и экологические профили. В кн.: *Полевая геоботаника*, т. 3. Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 7–38].
- Zhang Q., Zhang T., Li X. 2018. Index system to evaluate the quarries ecological restoration. *Sustainability*, 10: 3–11. <https://doi.org/10.3390/su10030619>
- Zhukov S.P. 2011. *Industrial Botany*, 11: 36–41. [Жуков С.П. 2011. Диференціація екологічних ніш видів та формування фітоценозів на техногенно порушених землях. *Промышленная ботаника*, 11: 36–41].
- Zhukov S.P. 2012. *Industrial Botany*, 12: 19–24. [Жуков С.П. 2012. К методике определения организации и устойчивости фитоценозов в ходе их развития развития на отвалах угольных шахт. *Промышленная ботаника*, 12: 19–24].

Рекомендує до друку Я.П. Дідух

Хом'як І.В. 2022. Синтаксономія відновлюваної рослинності кар'єрів Центрального Полісся. *Український ботанічний журнал*, 79(3): 142–153.

Житомирський державний університет імені Івана Франка, вул. Велика Бердичівська 40, Житомир 10005, Україна

**Реферат.** У статті подано результати класифікації відновлювальної рослинності кар'єрів на території Центрального Полісся, що включає 25 класів, 36 порядків, 62 союзи, 116 асоціацій та два безрангових угруповання. За частотою трапляння описів певних синтаксонів було визначено типові умови середовища існування в районі діючих та покинутих гірничих виробок. Найбільш поширеними є угруповання класів *Molinio-Arrhenatheretea*, *Artemisietea vulgaris*, *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Plantagenetea majoris* та *Epilobietea angustifolii*. Останні вказують на часткову спорідненість відновлення природної рослинності в районі кар'єрів із заростанням перелогів під антропогенним тиском різного ступеню. Плакорні ділянки зайняті переважно угрупованнями злаковників, тоді як на схили кар'єрів одночасно заселяються трав'яні та деревні рослини. Вертикальні виходи кристалічних порід залишаються без представників вищих судинних рослин протягом тривалого часу. Тут рослини знаходяться виключно в щілинах кристалічних блоків, заповнених дрібними мінеральними частками, ґрунтом і дрібними органічними залишками. На схилах, сформованих рихлими осадовими породами, не спостерігається поступового переходу від стадії злаковників до чагарниково-деревної рослинності. На швидкість відновлення природної рослинності в кар'єрах впливає кут нахилу поверхні. Відновлювані сукцесії на місці гірничих виробок призводять до формування великих екотонних ділянок, що обумовлено значним числом незаповнених еконіш; ці території вважаються одними з найбільш вразливих для проникнення інвазійних видів.

**Ключові слова:** динаміка екосистем, первинні сукцесії, порушені оселища, фітоценотична різноманітність



До 120-річчя з дня народження  
відомого українського міколога  
професора Марії Яківни Зерової

<https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.154>

RESEARCH ARTICLE

## Деякі зміни до списку видів грибів, включених до Червоної книги України

Василь П. ГЕЛЮТА , Марія О. ЗИКОВА\* , Віра П. ГАЙОВА , Микола П. ПРИДЮК ,  
Марія В. ШЕВЧЕНКО 

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

**Abstract.** The *Red Data Book of Ukraine* is an official national Red List of threatened species of plants, animals and fungi that are protected by law in Ukraine. This state document contains information about the current status of these species, threats and measures for their conservation and reproduction. According to the Law of Ukraine *On the Red Book Data of Ukraine*, the Cabinet of Ministers of Ukraine provides official publication of the printed version of the *Red Data Book of Ukraine* at least once a decade. In 2021, based on the results of the studies carried out over the past decade, the list of fungi in the *Red Data Book of Ukraine* was extended to include twenty more species (*Amylocystis lapponica*, *Battarrea phalloides*, *Butyriboletus appendiculatus*, *B. fechtneri*, *B. fuscoroseus*, *B. subappendiculatus*, *Chalciporus rubinus*, *Hemileccinum depilatum*, *Hericium erinaceum*, *Kavinia alboviridis*, *Montagnea radiosa*, *Mythicomycetes corneipes*, *Phellinidium ferrugineofusum*, *Plectania melastoma*, *Poronia punctata*, *Rubroboletus lupinus*, *R. rhodoxanthus*, *R. rubrosanguineus*, *R. satanas*, and *Suillus plorans*), while nine species of fungi were excluded for various reasons (*Anthurus archeri*, *Clathrus ruber*, *Entoloma nidorosum*, *Gyromitra slonevskii*, *Laricifomes officinalis*, *Morchella steppicola*, *Mutinus ravenelii*, *Phallus duplicatus*, and *Pseudocolus fusiformis*). The article provides brief information and original photographs of the added twenty species of fungi of national conservation concern.

**Keywords:** *Ascomycota*, *Basidiomycota*, conservation, rare fungi, Red List, threatened species

**Article history.** Submitted 02 May 2022. Revised 26 May 2022. Published 29 June 2022

**Citation.** Heluta V.P., Zykova M.O., Hayova V.P., Prydiuk M.P., Shevchenko M.V. 2022. An update to the species list of fungi in the *Red Data Book of Ukraine*. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(3): 154–168. [In Ukrainian.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.154>

**Affiliation.** M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine: V.P. Heluta, M.O. Zykova, V.P. Hayova, M.P. Prydiuk, M.V. Shevchenko

\*Corresponding author (e-mail: [zykova.masha@gmail.com](mailto:zykova.masha@gmail.com))

Відповідно до українського законодавства, Червона книга України є офіційним державним документом, який містить перелік рідкісних і таких, що перебувають під загрозою зникнення видів тваринного і рослинного світу в межах України, а також узагальнені відомості про сучасний стан цих видів і заходи щодо їхнього збереження та відтворення. Рішення про включення видів до

Червоної книги України приймається центральним органом виконавчої влади, що реалізує державну політику у сфері охорони навколишнього природного середовища. Кабінет Міністрів України забезпечує офіційне видання та розповсюдження Червоної книги України принаймні раз на 10 років (Закон України про Червону книгу України, <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/3055-14#Text>). Зазначимо,

© 2022 V.P. Heluta, M.O. Zykova, V.P. Hayova, M.P. Prydiuk, M.V. Shevchenko. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

що переліки видів різних груп організмів, які перебувають під загрозою і включені до Червоної книги України, не є догмою, у разі необхідності вони можуть коригуватися. Однак існує традиція вносити зміни до переліків напередодні створення нового видання.

Гриби є невід'ємною і важливою частиною біоти. До них належать як поширені, так і дуже рідкісні види, що реєструвалися в Україні обмежену кількість разів, а деякі навіть відомі лише з одного чи кількох локалітетів. Звичайно, всі рідкісні види, яких виявилось доволі багато, неможливо включити до Червоної книги. Однак мікологами України здійснюється пошук нових локалітетів таких видів та проводиться оцінка стану їхніх популяцій. Значна частина рідкісних видів грибів трапляється виключно чи переважно в межах природних біотопів, які перебувають під загрозою через скорочення їхніх площ. Для таких видів грибів, що також потребують охорони, мікологи проводять збір інформації та аналіз змін чисельності їхніх популяцій в Україні. Багато представників грибного царства належать до цінних їстівних видів, плодове тіла яких традиційно збираються з метою вживання в їжу. При цьому для рідкісних з них виникає загроза повного знищення. Тому вони також стають об'єктом спостереження українських мікологів, і при встановленні такої загрози чи значного погіршення стану популяцій ці види пропонуються для загальнодержавної чи регіональної охорони.

У третьому виданні "Червоної книги України" (Chervona..., 2009) гриби були представлені 57 видами. Однак після виходу її у світ минуло понад десятиліття. За цей час була накопичена значна нова інформація про рідкісні види та здійснена переоцінка стану їхніх популяцій. З різних причин було запропоновано виключити з Червоної книги 9 видів. Це *Anthurus archeri* (Berk.) Fisher, *Clathrus ruber* Pers., *Entoloma nidorosum* (Fr.) Qué., *Gyromitra slonevskii* V.P. Heluta, *Laricifomes officinalis* (Vill.: Fr.) Kotl. & Pouzar, *Morchella steppicola* Zerova, *Mutinus ravenelii* (Berk. & M.A. Curtis) E. Fisch., *Phallus duplicatus* Bosc та *Pseudocolus fusiformis* (E. Fischer) Lloyd. Зазначимо, що для чотирьох з них (*A. archeri*, *C. ruber*, *M. ravenelii* та *Ps. fusiformis*) встановлено заносний характер (Dudka et al., 2018; Heluta, Zykova, 2018, 2019), причому *A. archeri* та *M. ravenelii* дуже добре пристосувалися до умов України і зараз інтенсивно розширюють свій ареал, як це часто трапляється з чужорідними видами. *Entoloma*

*nidorosum*, *G. slonevskii* і *M. steppicola* виявилися доволі поширеними в Україні видами, яким не загрожує небезпека знищення (Heluta, 2017; Dudka et al., 2018). *Laricifomes officinalis* і *Ph. duplicatus* включені в Червону книгу помилково: для першого з них не було виявлено жодного достовірного джерела про його реєстрацію в Україні (Hayova et al., 2019), а другий був визначений неправильно і є формою звичайного *Ph. impudicus* L.

У той же час мікологами, також із залученням тисяч громадян України через соціальні мережі, насамперед учасників групи "Гриби України" у фейсбуці (<https://www.facebook.com/groups/Hryby.Ukrayiny>), зібрана достовірна інформація про загрози низці видів грибів, які не були включені до Червоної книги (Frankivskyi, 1963; Heluta, 2012; Makarenko, 2013; Biketova, Heluta, 2015; Prydiuk, 2015; Akulov et al., 2017; Shevchenko, 2017; Zykova, 2018; Heluta et al., 2019). Після аналізу цих відомостей на розгляд Національній комісії з питань Червоної книги України було запропоновано 20 видів. Усі вони були рекомендовані Міністерством захисту довкілля та природних ресурсів України (далі – Міндовкілля) для включення до Червоної книги. Дана пропозиція реалізована наказом цього державного органу від 15 лютого 2021 року № 111 "Про затвердження переліків видів рослин та грибів, що заносяться до Червоної книги України (рослинний світ), та видів рослин та грибів, що виключені з Червоної книги України (рослинний світ)" (<https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#Text>). Отже, до Червоної книги України були включені такі види: *Amylocystis lapponica* (Romell) Bondartsev & Singer, *Battarrea phalloides* (Dicks.) Pers., *Butyriboletus appendiculatus* (Schaeff.) D. Arora & J.L. Frank, *B. fechtneri* (Velen.) Arora & J.L. Frank, *B. fuscoroseus* (Smotl.) Vizzini & Gelardi, *B. subappendiculatus* (Dermek, Lazebn. & J. Veselský) Arora & J.L. Frank, *Chalciporus rubinus* (W.G. Sm.) Singer, *Hemileccinum depilatum* (Redeuilh) Šutara, *Hericium erinaceum* (Fr.) Pers., *Kavinia alboboviridis* (Morgan) Gilb. & Budington, *Montagnea radiosa* (Pall.) Šebek, *Mythicomycetes corneipes* (Fr.) Redhead & A.H. Sm., *Phellinidium ferrugineofuscum* (P. Karst.) Fiasson & Niemelä, *Plectania melastoma* (Sowerby) Fuckel, *Poronia punctata* (L.) Fr., *Rubroboletus lupinus* (Fr.) Costanzo, Gelardi, Simonini & Vizzini, *R. rhodoxanthus* (Krombh.) Kuan Zhao & Zhu L. Yang, *R. rubrosanguineus* (Cheype) Kuan Zhao & Zhu L. Yang, *R. satanas* (Lenz) Kuan Zhao & Zhu L. Yang та *Suillus plorans* (Rolland) Kuntze. Оскільки

наказ міністерства – це документ, який не може містити багато інформації про включені до нього об'єкти, у цій статті ми поставили завдання зробити доступними для широкого загалу докладніші відомості про згадані 20 рідкісних видів грибів. Такі наші дії цілком відповідають вимогам Закону України про Червону книгу України, зокрема її Статті 12.

***Anylocystis lapponica* (Romell) Bondartsev & Singer in Singer, Mycologia 36(1): 67. 1944 – амилоцистіс лапландський (рис. 1, А)**

Належить до родини *Dacryobolaceae* (*Polyporales*, *Basidiomycota*). Дереворуйнівний сапротроф, трапляється у хвойних пралісах на крупномірних повалених стовбурах ялини. В Україні цей гриб збирав чеський міколог А. Пілат ще у 1936–1937 рр. у Карпатах (Закарпатська обл.) у двох місцезнаходженнях (Pílát, 1940). Зібрані ним 19 зразків зберігаються в гербарії Національного музею в Празі (PR) (як *Leptoporus lapponicus* (Romell) Pílát). Вид рідкісний в Європі, є індикатором старовікових ялинових лісів. Внесений до червоних списків грибів Болгарії, Естонії, Норвегії, Польщі, Росії, Словаччини, Фінляндії, Хорватії, Чехії та Швеції (Distribution..., 2015). Як вид, що перебуває під загрозою зникнення в Європі, наводиться у списку 33 видів грибів, запропонованих для включення в Додаток I до Бернської конвенції (Dahlberg, Croneborg, 2003). Проте *A. lapponica* – циркумбореальний вид, значно більше поширений у Північній Америці, тому на глобальному рівні оцінений як такий, що перебуває під найменшою загрозою – LC (Least Concern) (Dahlberg, Ainsworth, 2019). Оскільки після зазначених вище зборів А. Пілата в першій половині ХХ ст. упродовж наступних понад 80 років цей вид в Україні не було знайдено, його включено до Червоної книги України як зниклий. Проте в 2021 р. вдалося виявити нове місцезнаходження цього гриба на території Українських Карпат (усне повідомлення О.М. Богославця). Отже, надалі вид потребуватиме подальших спостережень для уточнення його природоохоронного статусу.

***Battarrea phalloides* (Dicks.) Pers., Syn. meth. fung. (Göttingen) 1: xiv, 129. 1801 – баттаррея веселкоподібна (рис. 1, В)**

Належить до родини *Agaricaceae* (*Agaricales*, *Basidiomycota*). Нагрунтовий сапротроф, ксеротермофільний вид. Трапляється поодиноким на степових ділянках, остепнених луках, піщаних

дюнах, а також у лісосмугах, на освітлених галявинах лісових насаджень тощо. В Україні відомий з Криму (Південний берег і Кримський Лісостеп), а також із степової та лісостепової зон, загалом із близько 12 місцезнаходжень, причому половина з його знахідок припадає на період із кінця ХІХ ст. до 1970 р. (Valz, Rishavi, 1871; Sredinskiy, 1872–1873; Frankivskiy, 1963; Wasser, 1971; Zerova et al., 1979; Akulov et al., 2017). Вид рідкісний в Європі, включений до червоних списків грибів Австрії, Болгарії, Великої Британії, Іспанії, Німеччини, Північної Македонії, Польщі, Росії, Румунії, Сербії, Словаччини, Туреччини, Угорщини, Франції, Чехії, а також запропонований для оцінки на глобальному рівні ([http://iucn.ekoo.se/iucn/species\\_view/159853/](http://iucn.ekoo.se/iucn/species_view/159853/)). Вважається індикатором аридних і семіаридних біотопів (Distribution..., 2015). *Battarrea phalloides* має широке загальне поширення (наводиться для 64 країн світу), однак для цього гриба характерна дуже обмежена кількість локалітетів і здебільшого поодинокі плоди тіла. Категорія виду – вразливий.

***Butyriboletus appendiculatus* (Schaeff.) D. Arora & J.L. Frank, Mycologia 106(3): 466. 2014 – яєшник укорінений (рис. 1, С)**

Належить до родини *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Приурочений переважно до світлих теплих рівнинних або передгірних листяних, рідше мішаних з сосною лісів, зростає під кленом, липою, в'язом, грабом, буком, іноді під дубом, на лужних ґрунтах. Трапляється поодиноким, рідше невеликими групами, зрідка. В Україні відомо лише 19 його місцезнаходжень (Автономна Республіка Крим, Закарпатська, Івано-Франківська, Львівська, Тернопільська, Харківська, Хмельницька та Чернівецька обл.). Охороняється в Карпатському біосферному заповіднику, Карадазькому і Ялтинському гірсько-лісовому природних заповідниках, Природному заповіднику "Мис Март'ян", національних природних парках "Вижницький", "Гомільшанські ліси" та "Гуцульщина". Відомий в Європі та Північній Африці. Включений до червоних списків грибів Бельгії, Данії, Норвегії, Румунії, Сербії, Словаччини, Угорщини, Франції, Чехії та Швеції, є кандидатом на включення до Європейського червоного списку грибів (Šutara et al., 2009; European..., 2010). Цінний їстівний гриб, через що знищується населенням. Категорія виду – вразливий.



Рис. 1. Види грибів, включені до Червоної книги України в 2021 р. А: *Amylocystis lapponica*; В: *Battarrea phalloides*; С: *Butyriboletus appendiculatus*; D: *B. fechtneri*; E: *B. fuscroseus*; F: *B. subappendiculatus*; G: *Chalciporus rubinus*; H: *Hemileccinum depilatum*; I: *Hericium erinaceus*; J: *Kavinia alboviridis* (фото: А, О. Богославець; В, В. Ісіков; С, С. Козлан; D, Н. Холод; E, Р. Рязанцев; F, С. Козлан; G, В. Дуфинець; H, Н. Марисик; I, О. Капошкін; J, М. Шевченко)

Fig. 1. Species of fungi added to the Red Data Book of Ukraine in 2021. A: *Amylocystis lapponica*; B: *Battarrea phalloides*; C: *Butyriboletus appendiculatus*; D: *B. fechtneri*; E: *B. fuscroseus*; F: *B. subappendiculatus*; G: *Chalciporus rubinus*; H: *Hemileccinum depilatum*; I: *Hericium erinaceus*; J: *Kavinia alboviridis* (photo by: A, O. Bohoslavets; B, V. Isikov; C, S. Kozlan; D, N. Kholod; E, R. Ryazantsev; F, S. Kozlan; G, V. Dufynets; H, N. Marysyk; I, O. Kaposhkin; J, M. Shevchenko)

***Butyriboletus fechtneri* (Velen.) Arora & J.L. Frank, Mycologia 106(3): 466. 2014 – яєшник Фехтнера** (рис. 1, D)

Належить до родини *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Трапляється в дубово-букових та рідше чистих букових лісах, під дубом і буком, поодинокі, зрідка. В Україні відомо лише вісім достовірних його місцезнаходжень (Автономна Республіка Крим, Закарпатська, Івано-Франківська, Львівська та Чернівецька обл.). Охороняється в Природному заповіднику "Розточчя", Галицькому національному природному парку та Національному природному парку "Гуцульщина". Відомий в Європі, на Кавказі, Далекому Сході. Скрізь вважається рідкісним видом, включений у червоні списки грибів Австрії, Бельгії, Болгарії, Великої Британії, Данії, Естонії, Іспанії, Литви, Македонії, Нідерландів, Німеччини, Сербії, Словаччини, Угорщини, Франції, Хорватії, Чехії, Швейцарії та Швеції, є кандидатом на включення до Європейського червоного списку грибів (Karadelev, 2000; Lukić, 2009; Šutara et al., 2009; Assyov et al., 2010; European..., 2010). Цінний їстівний гриб, через що знищується населенням. Категорія виду – зникаючий.

***Butyriboletus fuscoroseus* (Smotl.) Vizzini & Gelardi in Vizzini, Index Fungorum 162: 1. 2014 – яєшник темно-рожевий** (рис. 1, E)

Належить до родини *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Дуже рідкісний термофільний вид, приурочений до світлих широколистяних лісів. Трапляється під дубом, буком або каштаном, поодинокі, дуже рідко, плодоносить спорадично. В Україні відомо лише десять його місцезнаходжень (Вінницька, Закарпатська, Хмельницька та Чернівецька обл.). Охороняється в Карпатському біосферному заповіднику. Відомий переважно з країн Південної та Центральної Європи, у північних її регіонах, очевидно, не трапляється. Включений у червоні списки грибів Великої Британії, Франції, Чехії та Швейцарії, є кандидатом на включення до Європейського червоного списку грибів (Holec, Beran, 2006; Šutara et al., 2009; European..., 2010). Добрий їстівний гриб, через що знищується населенням. Категорія виду – зникаючий.

***Butyriboletus subappendiculatus* (Dermek, Lazebn. & J. Veselský) Arora & J.L. Frank, Mycologia 106(3): 470. 2014 – яєшник гірський** (рис. 1, F)

Належить до родини *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Трапляється переважно в гірських

хвойних, дуже рідко мішаних лісах, під ялиною або ялицею, на некарбонатних ґрунтах, поодинокі, зрідка. В Україні відомо 13 його місцезнаходжень (Закарпатська, Івано-Франківська, Львівська та Чернівецька обл.). Охороняється лише в Природному заповіднику "Горгани" (Горганське відділення). Відомий тільки в деяких країнах Європи. Включений до червоних списків грибів Австрії, Норвегії, Словаччини, Франції та Чехії, є кандидатом на включення до Європейського червоного списку грибів (Šutara et al., 2009; European..., 2010). Добрий їстівний гриб, через що знищується населенням. Категорія виду – зникаючий.

***Chalciporus rubinus* (W.G. Sm.) Singer, Persoonia 7(2): 319. 1973 – решетняк карміново-червоний** (рис. 1, G)<sup>1</sup>

Належить до родини *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Приурочений до мішаних лісів (березово-соснових), трапляється також у старих парках, садах, по берегах річок, переважно під дубом та липою, але його можна знайти і під березою, глором, буком, каштаном, падубом, бузом, ясенем та сосною, на ґрунті, іноді на сильно розкладених дубових пенях (Kochunova, 2009; Halama, Szyruła, 2010; Biketova, Heluta, 2015). Плодові тіла розвиваються поодинокі, рідше невеликими групами по 2–3 екземпляри. В Україні відомо лише чотири місцезнаходження (Вінницька, Дніпропетровська, Львівська та Харківська обл.). Виявлений переважно поза межами території природно-заповідного фонду, однак є одна знахідка з Національного природного парку "Сколівські Бескиди". Належить до видів з широким євразійським ареалом, але дуже незначною частотою трапляння. Включений у червоні списки грибів ряду європейських країн Бельгії, Болгарії, Великої Британії, Іспанії, Латвії, Нідерландів, Німеччини, Угорщини, Хорватії та Чехії, є кандидатом на включення до Європейського червоного списку грибів (European..., 2010). Їстівність гриба не відома, але він збирається чи пошкоджується населенням просто з інтересу, як надзвичайно красивий гриб. Категорія виду – зникаючий.

***Hemileccinum depilatum* (Redeuilh) Šutara, Czech Mycol. 60(1): 55. 2008 – напівборовик ямчастий** (рис. 1, H)

<sup>1</sup> У наказі Міндовкілля вид подано як *Rubinoboletus rubinus* (W.G. Sm.) Pilát & Dermek (рубіномоховик карміново-червоний), однак зараз ця назва визнається синонімом до *Chalciporus rubinus* (W.G. Sm.) Singer.

Належить до родини *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Трапляється переважно в листяних лісах, головним чином під грабом, на лужних ґрунтах, поодинокі, дуже рідко. В Україні відомо лише 18 його місцезнаходжень (Автономна Республіка Крим, Закарпатська, Івано-Франківська, Київська, Львівська, Тернопільська, Хмельницька та Черкаська обл.). Охороняється в Карпатському біосферному заповіднику, Природному заповіднику "Мис Мартьян" та Національному природному парку "Подільські Товтри". Відомий у Західній і Центральній Європі та Азії (лише Азербайджан і Туреччина). Включений до червоних списків грибів Бельгії, Болгарії, Великої Британії, Польщі, Франції, Хорватії та Чехії, є кандидатом на включення до Європейського червоного списку грибів (Holec, Beran, 2006; Šutara et al., 2009; Gyosheva et al., 2006; Ainsworth et al., 2013; Assyov, Denchev, 2015; European..., 2010; [https://www.grzyby.pl/gatunki/Boletus\\_depilatus.htm#GREJ](https://www.grzyby.pl/gatunki/Boletus_depilatus.htm#GREJ)). Їстівний гриб низької якості через його неприємний запах, однак збирається населенням разом з іншими болетовими грибами. Категорія виду – вразливий.

***Hericium erinaceus* (Bull.) Pers., Comm. fung. clav. (Lipsiae): 27. 1797 – герицій їжаківий** (рис. 1, I)

Належить до родини *Hericiaceae* (*Russulales*, *Basidiomycota*). Розвивається на стовбурах мертвих, іноді живих листяних дерев (факультативний паразит). Віддає перевагу дубу та буку, проте часом трапляється і на інших листяних породах (вільсі, грабі, кінському каштані, осіці, платані тощо). Приурочений переважно до листяних лісів (як рівнинних, так і гірських), проте його знаходять і в мішаних лісах, часом у містах та селищах (алеї, парки). Плодові тіла розвиваються поодинокі або невеликими зростками, гриб трапляється рідко. В Україні відомо всього 17 його місцезнаходжень (Автономна республіка Крим, Закарпатська, Київська, Львівська, Миколаївська, Одеська, Тернопільська і Хмельницька обл.). Охороняється в Карпатському біосферному та Кримському природному заповідниках, а також у національних природних парках "Синевир" та "Сколівські Бескиди". Відомий в Європі, Азії, Північній та Південній Америці, а також Австралії. Включений до червоних списків грибів Австрії, Бельгії, Болгарії, Великої Британії, Люксембурга, Нідерландів, Німеччини, Північної Македонії, Польщі, Росії, Сербії, Словаччини,

Угорщини, Франції, Чехії, Швейцарії та Швеції. Охороняється законом у Великій Британії, Польщі, Сербії, Словенії, Угорщині, Хорватії та Швеції (Arnolds, 1989; Lista roślin..., 1992; Gyosheva et al., 2006; [http://iucn.ekoo.se/iucn/species\\_view/356812/](http://iucn.ekoo.se/iucn/species_view/356812/)). Крім того, він входить до списку з 33 видів грибів, які були запропоновані до внесення в Бернську конвенцію з захисту європейських природних угруповань. Цінний їстівний гриб, має лікувальні властивості, через що знищується населенням. Категорія виду – зникаючий.

***Kavinia alboviridis* (Morgan) Gilb. & Budington, J. Ariz. Acad. Sci. 6(2): 95. 1970 – кавінія біло-зелена** (рис. 1, J)

Належить до родини *Lentariaceae* (*Gomphales*, *Basidiomycota*). Рoste на опалій деревині листяних і хвойних порід у листяних, мішаних та хвойних лісах. Трапляється вкрай рідко, формує поодинокі базидіоми на одиничному субстраті. В Україні виявлений лише в 2016 р. у двох локалітетах (Чернігівська обл.). Охороняється в Ічнянському національному природному парку (Shevchenko, 2017). Відомий в Європі, Азії, Африці, Північній та Південній Америці (Gilbertson, Budington, 1970; Hjørtstam, Larsson, 1994; Maekawa, 2002; Bernicchia, Gorjón, 2010; Bitew, Ryvarde, 2011; Ezhov, Zmitrovich, 2015; Kout, Hajšmanová, 2015). По всьому ареалу трапляється доволі рідко, тому охороняється в багатьох країнах Європи. У Червоному списку Чехії віднесений до видів із созологічним статусом EX (Extinct) (довгий час на території Чехії вважався зниклим, однак починаючи з 2009 р. з'являються повідомлення про нові знахідки цього виду; очевидно, що його природоохоронний статус у цій країні буде переглянуто) (Kout, Hajšmanová, 2015), у Македонії та Естонії має статус EN (Endangered) (Kout, Hajšmanová, 2015; Saar et al., 2019), у Норвегії, Фінляндії та Швеції – NT (Near Threatened) (Brandrud et al., 2006; Rassi et al., 2010; Westling, 2015), а також внесений до регіональних червоних книг Росії в республіках Карелія (належить до 4 категорії з невизначеним статусом) та Комі (3 категорія, рідкісний) (Ezhov, Zmitrovich, 2015). Руйнівник деревини, спричинює білу гниль, неїстівний. Категорія виду – вразливий.

***Montagnea radiosa* (Pall.) Šebek, Česká Mykol. 8(3): 144. 1954 – монтанея промениста (піщана)** (рис. 2, A)

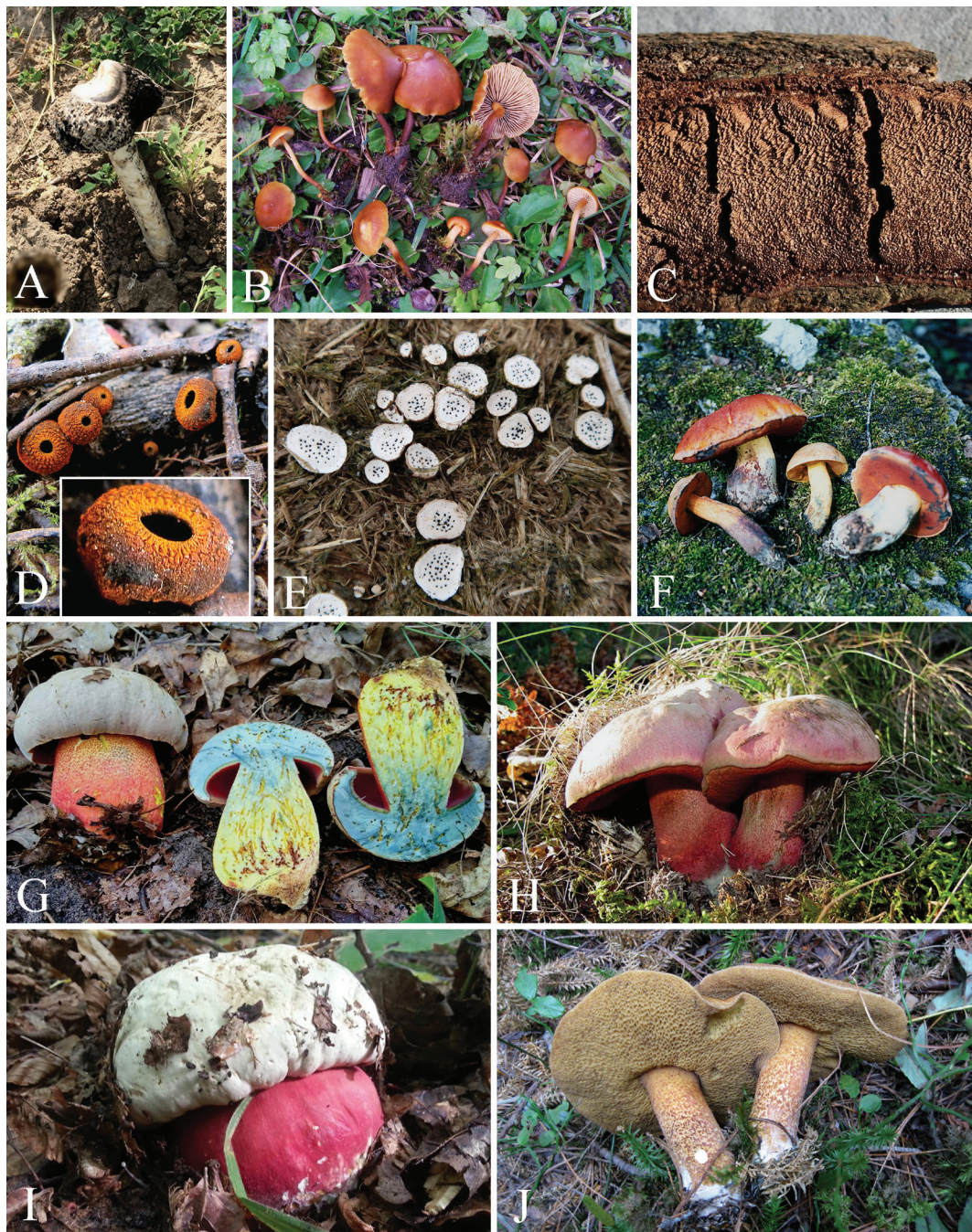


Рис. 2. Види грибів, включені до Червоної книги України в 2021 р. А: *Montagnea radiosa*; В: *Mythicomycetes corneipes*; С: *Phellinidium ferrugineofuscum*; D: *Plectania melastoma*; E: *Poronia punctata*; F: *Rubroboletus lupinus* (більші плодові тіла, два менші належать до *Suillellus luridus*); G: *R. rhodoxanthus*; H: *R. rubrosanguineus*; I: *R. satanas*; J: *Suillus plorans* (фото: А, В. Панчук; В, М. Придюк; С, М. Шевченко; D, С. Козлан; Е, Н. Сичак; F, В. Гелюта; G, Л. Прокопова; H, С. Козлан; I, О. Недокушев; J, В. Гелюта)

Fig. 2. Species of fungi added to the Red Data Book of Ukraine in 2021. A: *Montagnea radiosa*; B: *Mythicomycetes corneipes*; C: *Phellinidium ferrugineofuscum*; D: *Plectania melastoma*; E: *Poronia punctata*; F: *Rubroboletus lupinus* (larger fruiting bodies, two smaller ones belong to *Suillellus luridus*); G: *Rubroboletus rhodoxanthus*; H: *Rubroboletus rubrosanguineus*; I: *Rubroboletus satanas*; J: *Suillus plorans* (photo by: A, V. Panchuk; B, M. Prydiuk; C, M. Shevchenko; D, S. Kozlan; E, N. Sychak; F, V. Heluta; G, L. Prokopova; H, S. Kozlan; I, O. Nedokushev; J, V. Heluta)



Належить до родини *Agaricaceae* (*Agaricales*, *Basidiomycota*). Ксеротермофільний вид. Трапляється переважно на піщаних ґрунтах у степах, напівпустелях, на остепнених луках, пасовищах, піщаних дюнах тощо. В Україні відомий зі степового Криму, а також з окремих локалітетів у степовій та лісостеповій зонах материкової частини країни, загалом із близько 15 місцезнаходжень (Zerova, 1956; Wasser, 1971; Zerova et al., 1979; Karpenko, 2004; Korzhenevskiy et al., 2002; Sarkina, 2003, 2004; Prydiuk, 2005; Prudenko, Dzhahan, 2008; Babenko et al., 2013; Makarenko, 2013). В Європі цей вид є рідкісним, включеним до червоних списків грибів Австрії, Іспанії, Мальти, Німеччини, Польщі, Росії, Румунії, Словаччини, Угорщини, Чехії (Distribution..., 2015). Через широке загальне поширення він був оцінений на глобальному рівні як такий, що перебуває під найменшою загрозою – LC (Least Concern) (Kaľucka, 2019), однак для нього характерними є диз'юнктивний ареал, дуже обмежена кількість локалітетів і здебільшого поодинокі плодові тіла. Вид перебуває під загрозою руйнування його природних місцезростань. Категорія виду – вразливий.

***Mythicomycetes corneipes* (Fr.) Redhead & A.H. Sm. in Redhead, Ammirati, Norvell, Vizzini & Contu, Mycotaxon 118: 456. 2011 [2012] – мітікоміцес рогоніжковий** (рис. 2, В)

Належить до родини *Mythicomycetaceae* (*Agaricales*, *Basidiomycota*). Зростає на фрагментах гнилої деревини та інших рослинних залишках (здебільшого похованих у ґрунті), часто серед моху. Досить холодо- та вологолюбний вид, приурочений до обводнених, часто заплавлених, лісів, переважно листяних і мішаних, нерідко трапляється в заростях вільхи на берегах струмків. Зростає поодинокі або невеликими групами. В Україні відоме єдине його місцезнаходження (Івано-Франківська обл.) (Prydiuk, 2015). Охороняється в Національному природному парку "Верховинський". Відомий в Європі та Північній Америці, причому на Європейському континенті вкрай рідкісний (Castellano et al., 2003; Huntinen, Vauras, 1992; Palamarchuk, 2009; Strittmatter, Oberhauer, 2013). Основною загрозою для нього, очевидно, є знищення природних місцезростань. Категорія виду – вразливий.

***Phellinidium ferrugineofusum* (P. Karst.) Fiasson & Niemelä, Karstenia 24(1): 26. 1984 – феллінідіум іржаво-бурий** (рис. 2, С)

Належить до родини *Hymenochaetaceae* (*Hymenochaetales*, *Basidiomycota*). Ростає у хвойних лісах на відмерлій крупномірній деревині хвойних порід (найчастіше ялини та сосни). Трапляється рідко, формує поодинокі базидіоми. Є індикатором старих мало порушених хвойних лісів і розвивається виключно на деревині великого діаметру (Niemelä, 2005). В Україні відомий лише за кількома місцезростаннями (Чернігівська, Закарпатська та Херсонська обл.) (Pilát, 1940; Wasser, Soldatova, 1977; Shevchenko, 2018). Охороняється в Карпатському біосферному заповіднику (Dudka et al., 2019), Ічнянському національному природному парку (Shevchenko, 2018) та Національному природному парку "Синевир" (Dudka et al., 2019). У світі поширений в Європі, Азії та Північній Америці (Bondartseva, Parmasto, 1986). Включений до червоних списків грибів Словаччини зі статусом EN (Endangered) (Lizoň, 2001), Німеччини – EX (Extinct) та Швеції – NT (Near Threatened) (Westling, 2015). Руйнівник деревини, спричинює білу гниль, неістинний. Належить до категорії вразливих видів, що в Україні знаходяться на південній межі свого ареалу.

***Plectania melastoma* (Sowerby) Fuckel, Jb. nassau. Ver. Naturk. 23-24: 323. 1870 [1869-70] – плектанія чорніюча** (рис. 2, D)

Належить до родини *Sarcosomataceae* (*Pezizales*, *Ascomycota*). Зростає на фрагментах деревини, здебільшого похованих у ґрунті, розвивається у вологих місцях, часто неподалік потічків і річок (Glejdura et al., 2011). Трапляється невеликими групами, рідко. В Україні відомо три місцезнаходження (Київська та Івано-Франківська обл.) (Zykova, 2018). Відомий в Європі (Dennis, 1978; Spooner, 2002; Škubla, 2003; Lukács, Makai, 2004; Gierczyk et al., 2010; Glejdura et al., 2011; Friebes, Wendelin, 2015), Північній Америці (Miller, Miller, 1994; Medel, Chacón, 2000), Азії (Zhuang, Wang, 1998; Xu, 2000; Akata et al., 2012; Nagasawa, Nakanishi, 2017), Австралії та Новій Зеландії (Rifai, 1968; Discover Life, 2018). Включений до червоних списків грибів Данії, Нідерландів, Німеччини, Норвегії, Польщі, Словаччини, Фінляндії, Франції, Хорватії, Чехії, Швейцарії, Швеції (Winterhoff, Krieglsteiner, 1984; Schnittler, 1996; Bendiksen et al., 1998; Lizoň, 2001; Rassi et al., 2001; Holec, Beran, 2006; Wojewoda, Ławryniewicz, 2006; European ..., 2010). Основною

загрозою для нього є знищення природних місцезростань. Категорія виду – вразливий.

***Poronia punctata* (L.) Fr., Summa veg. Scand., Sectio Post. (Stockholm): 382. 1849 – поронія крапчаста** (рис. 2, E)

Належить до родини *Xylariaceae* (*Xylariales*, *Ascomycota*). Рідкісний термофільний вид копротрофних грибів. Трапляється на старих екскрементах копитних тварин, переважно коней, на степових ділянках, остепнених луках, пасовищах та в інших природних трав'яних біотопах, що знаходяться під випасом чи викосом. В Україні відомий з кінця XIX ст., насамперед з південної її частини, включаючи Крим. Переважна більшість його знахідок тут обмежена періодом до 1960 р. (Sredinskiy, 1872–1873; Krupa, 1886; Tranzschel, 1902; Potebnya, 1910; Gizhytska, 1929; Hrodzinska, 1929; Moskovets, 1933; Zerova, 1956; Hayova, 2005). Вид рідкісний в Європі, входить до червоних списків грибів Бельгії, Болгарії, Великої Британії, Данії, Естонії, Іспанії, Латвії, Нідерландів, Німеччини, Норвегії, Північної Македонії, Польщі, Румунії, Словаччини, Угорщини, Фінляндії, Франції, Хорватії, Чехії, Швейцарії та Швеції (Distribution..., 2015). Нещодавно було визнано, що на глобальному рівні *P. punctata* перебуває під найменшою загрозою і належить до категорії LC (Least Concern) (Persiani, Ainsworth, 2020). Проте на національному рівні в більшості країн Європи цей вид включений до червоних списків як такий, що знаходиться під загрозою зникнення через різке скорочення чисельності його популяцій упродовж минулого півстоліття аж до повної відсутності знахідок. Категорія виду – зникаючий.

***Rubroboletus lupinus* (Fr.) Costanzo, Gelardi, Simonini & Vizzini, in Vizzini, Index Fungorum 233: 1. 2015 – червоноборовик вовчий** (рис. 2, F)

Належить до родини *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Ксеротермофільний вид, трапляється поодиноким, переважно в теплих листяних лісах, під дубом, у Середземномор'ї – під каштаном. У Криму знайдений у групуваннях дуба пухнастого і сосни кримської за участю ялівцю високого та сунічника дрібноплодного (Sarkina, 2014). В Україні відомо лише 5 його місцезнаходжень (Автономна Республіка Крим, Сумська, Тернопільська та Харківська обл.). Охороняється в Карадазькому і Ялтинському гірсько-лісовому природних заповідниках, у Природному заповіднику "Мис Март'ян" та Національному

природному парку "Гомільшанські ліси". Частіше трапляється в південних регіонах Європи і відсутній у Північній Європі, зростає також в Ізраїлі. Включений до червоних списків грибів Болгарії, Іспанії, Німеччини, Нідерландів, Португалії, Словаччини та Франції, є кандидатом на включення до Європейського червоного списку грибів (Lizoň, 2001; European..., 2010). Слабо отруйний гриб, але збирається чи пошкоджується населенням просто з інтересу. Категорія виду – вразливий.

***Rubroboletus rhodoxanthus* (Krombh.) Kuan Zhao & Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 70. 2014 – червоноборовик рожево-золотистий** (рис. 2, G)<sup>1</sup>

Належить до родини *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Термофільний вид, трапляється переважно у світлих теплих листяних лісах, на карбонатних ґрунтах, найчастіше під дубом і буком, зрідка. Зростає поодиноким або в невеликих групах, іноді в Криму в окремих місцях масово, великими групами. В Україні відомо лише 16 його місцезнаходжень (Автономна Республіка Крим, Закарпатська, Київська і Харківська обл.). Охороняється в Карпатському біосферному заповіднику, Природному заповіднику "Мис Март'ян", Ялтинському гірсько-лісовому природному заповіднику та Національному природному парку "Синевир". Відомий головним чином у країнах Південної Європи. Включений до Червоних списків грибів Австрії, Болгарії, Данії, Нідерландів, Німеччини, Норвегії, Польщі, Сербії, Словаччини, Угорщини, Франції, Чехії та Швейцарії, є кандидатом на включення до Європейського червоного списку грибів (Šutara et al., 2009; European..., 2010). Сирий отруйний, викликає нудоту й блювоту, однак збирається чи пошкоджується населенням просто з інтересу. Категорія виду – зникаючий.

***Rubroboletus rubrosanguineus* (Cheype) Kuan Zhao & Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 70. 2014 – червоноборовик криваво-червоний** (рис. 2, H)<sup>2</sup>

<sup>1</sup> У наказі Міндовкілля вид подано як *Suillellus rhodoxanthus* (Krombh.) Blanco-Dios (піддубник рожево-золотистий), однак зараз ця назва визнається синонімом до *Rubroboletus rhodoxanthus* (Krombh.) Kuan Zhao & Zhu L. Yang.

<sup>2</sup> У наказі Міндовкілля вид подано як *Suillellus rubrosanguineus* (Cheype) Blanco-Dios (піддубник криваво-червоний), однак зараз ця назва визнається синонімом до *Rubroboletus rubrosanguineus* (Cheype) Kuan Zhao & Zhu L. Yang.

Належить до родини *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Термофільний вид, віддає перевагу світлим місцям, які прогріваються сонцем. Приурочений переважно до гірських хвойних або мішаних з буком лісів, сформованих на багатих кальцієм ґрунтах, утворює мікоризу з ялиною, ялицею та буком. Трапляється поодиноким або невеликими групами, зрідка. В Україні відомо лише п'ять його місцезнаходжень (Івано-Франківська, Львівська і Харківська обл.). Охороняється в Національному природному парку "Гуцульщина". Поширений головним чином у Східній Європі, аж до Кавказу. Скрізь є рідкісним видом, включений до червоних списків грибів Німеччини та Чехії, кандидат на включення до Європейського червоного списку грибів (Šutara et al., 2009; European..., 2010). Отруйний, викликає важкі розлади органів травлення, однак збирається чи пошкоджується населенням просто з інтересу. Категорія виду – зникаючий.

***Rubroboletus satanas* (Lenz) Kuan Zhao & Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 70. 2014 – червоноборовик чортів** (рис. 2, I)

Належить до родини *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Термоксерофільний вид. Приурочений переважно до світлих дубових лісів, менше – букових і мішаних, зростає під дубом, зрідка буком і липою, на карбонатних ґрунтах. Трапляється поодиноким, рідко, інколи по 2–3 екз., ще рідше в групах, при цьому 2–3 плоди тіла зростаються при основі. В Україні відомо лише 15 його місцезнаходжень (Автономна Республіка Крим, Вінницька, Донецька, Івано-Франківська, Львівська, Тернопільська, Харківська та Хмельницька обл.). Відомості про знахідки *R. satanas* у Київській та Черкаській обл. (Sosin, 1946; Solomakhina, 1976; Solomakhina, Prudenko, 1998) викликають значні сумніви, оскільки екологічні умови цих регіонів несприятливі для розвитку даного гриба. Очевидно, він наводився на підставі неправильного визначення червоних форм інших схожих видів, наприклад *Suillellus luridus* (Schaeff.) Murrill або *Neoboletus luridiformis* (Rostk.) Gelardi, Simonini & Vizzini, які там є більш чи менш поширеними. Охороняється в Природному заповіднику "Розточчя". Відомий у країнах помірної пояси Північної півкулі, насамперед південних її регіонах. Включений до червоних списків грибів Болгарії, Естонії, Словаччини, Чехії, Чорногорії, Швеції та інших

країн, є кандидатом на включення до Європейського червоного списку грибів (Lizoň, 2001; Gyosheva et al., 2006; Holec, Veran, 2006; Šutara et al., 2009; European..., 2010). Дуже отруйний гриб, однак збирається чи пошкоджується населенням просто з інтересу. Категорія виду – зникаючий.

***Suillus plorans* (Rolland) Kuntze, Revis. gen. pl. (Leipzig) 3(3): 535. 1898 – масляк плакучий** (рис. 2, J)

Належить до родини *Suillaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*). Віддає перевагу гірським місцевостям та вапняним ґрунтам, росте в альпійських хвойних лісах, інколи в парках, в Альпах – на висоті понад 2000 м н.р.м. В Україні трапляється в лісах з участю сосни європейської кедрової (*Pinus cembra* L.), утворює мікоризу переважно з цим видом, включений до Червоної книги України, інколи на високогір'ях з *P. mugo* Turra. Зростає поодиноким або невеликими групами, дуже рідко. В Україні відомо лише чотири його місцезнаходження (Закарпатська та Івано-Франківська обл.). Охороняється в Карпатському біосферному заповіднику та Природному заповіднику "Горгани". Поширений в основному в Євразії, зрідка його знаходять і в Північній Америці (Мексика). Включений до червоних списків грибів Австрії, Данії, Німеччини, Польщі, Румунії, Франції та Швейцарії, кандидат на включення до Європейського червоного списку грибів (Lista roślin..., 1992; European..., 2010). Їстівний гриб, інколи збирається населенням. Категорія виду – вразливий.

## Подяки

Автори щиро вдячні мікологам О. Богославцю та В. Ісікову, а також грибникам-аматорам з групи "Гриби України" у фейсбуці (їхні прізвища зазначені в підписах до рисунків), світліни яких використано для створення ілюстрацій до цієї статті.

## ORCID

В.П. Гелюта: <https://orcid.org/0000-0001-7849-2162>  
М.О. Зикова: <https://orcid.org/0000-0002-2925-7075>  
В.П. Гайова: <https://orcid.org/0000-0002-7038-1633>  
М.П. Придюк: <https://orcid.org/0000-0001-5083-014X>  
М.В. Шевченко: <https://orcid.org/0000-0001-9173-7662>

## Список посилань

- Ainsworth A.M., Smith J.H., Boddy L., Dentinger B.T.M., Jordan M., Parfitt D., Rogers H.J., Skeates S.J. 2013. Red List of Fungi for Great Britain: *Boletaceae*. A pilot conservation assessment based on national database records, fruit body morphology and DNA barcoding. *Joint Nature Conservation Committee, Species Status*, 14: 1–37.
- Akata I., Kaya A., Uzun Y. 2012. New Ascomycete records for Turkish macromycota. *Turkish Journal of Botany*, 36: 420–424. <https://doi.org/10.3906/bot-1108-7>
- Akulov O., Hromakova A., Zhezhera M., Tupikov A. 2017. *Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho universytetu imeni V.N. Karazina. Seriya Biolohiya*, 28: 96–100. [Акулов О., Громакова А., Жежера М., Тупиков А. 2017. Перші відомості про знахідки рідкісного гриба *Battarrea phalloides* (Dicks.) Pers. з Харківського Лісостепу. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія Біологія*, 28: 96–100].
- Assyov B., Denchev C.M. 2015. *Boletus depilatus* Redeuilh. In: *Red Data Book of the Republic of Bulgaria*, vol. 1. *Plants and Fungi*. Eds. D. Peev, A.S. Petrova, M. Anchev, D. Temniskova, C.M. Denchev, A. Ganeva, Ch. Gushev, V. Vladimirov. Sofia: IBER – BAS & MOEW, p. 776.
- Assyov B., Stoykov D., Nikolova S. 2010. New records of some rare and noteworthy larger fungi from Bulgaria. *Trakia Journal of Sciences*, 8(4): 1–6.
- Babenko O.A. 2013. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(5): 669–677. [Бабенко О.А. 2013. Епігеїні гастероміцети північно-західного Причорномор'я. *Український ботанічний журнал*, 70(5): 669–677].
- Bendiksen E., Høiland K., Brandrup T.E., Jordal J.B. 1998. *Red list of threatened fungi in Norway*. The Herbarium, The Natural History Museum and Botanical Garden, University of Oslo. Available at: [http://www.nhm.uio.no/botanisk/sopp/redintro\\_gammel.htm](http://www.nhm.uio.no/botanisk/sopp/redintro_gammel.htm) (Accessed 30 April 2018).
- Bernicchia A., Gorjón S.P. 2010. *Corticaceae* s. l. *Fungi Europaei*, 12: 1–1008.
- Biketova A.Yu., Heluta V.P. 2015. *Mikologiya i fitopatologiya*, 49(1): 3–6. [Бикетова А.Ю., Гелюта В.П. 2015. Первая находка *Rubinoletus rubinus* (Boletales) на территории Украины. *Микология и фитопатология*, 49(1): 3–6].
- Bitew A., Ryvarden L. 2011. Preliminary check-list of wood inhabiting basidiomycetes of Ethiopia. *Synopsis Fungorum*, 29: 11–21.
- Bondartsev A.S. 1953. *Trutovye griby evropeyskoy chasti SSSR i Kavkaza*. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1106 pp. [Бондарцев А.С. 1953. *Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа*. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1106 с.].
- Bondartseva M.A., Parmasto E.Kh. 1986. *Afilloforovye griby (semeystva gimenokhetovye, lakhnokladiyevye, konioforovye, shchelelistnikovye). Opredelitel gribov SSSR*, vol. 1. Leningrad: Nauka, 192 pp. [Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х. 1986. *Афиллофоровые грибы (семейства гименохетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые). Определитель грибов СССР*, вып. 1. Ленинград: Наука, 192 с.].
- Castellano M.A., Cazares E., Fondrick B., Dreisbach T. 2003. *Mythicomyces corneipes* (Fries) Redhead & Smith. In: *Handbook to Additional Fungal Species of Special Concern in the Northwest Forest Plan*, part 7: *Species Gyromitra montana to Phaeocollybia fallax* (Report). Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, p. S3–81. Available at: <https://www.fs.fed.us/pnw/pubs/gtr572/partb6.pdf>
- Chervona knyha Ukrayiny. Roslynni svit*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.].
- Dahlberg A., Croneborg H. (Eds.) 2003. *33 threatened fungi in Europe. Complementary and revised information on candidates for listing in Appendix I of the Bern Convention*. Uppsala: Swedish Species Information Centre, 14 pp.
- Dahlberg A., Ainsworth A.M. 2019. *Amylocystis lapponica*. In: *The IUCN Red List of Threatened Species 2019*: e.T58521132A58521155. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T58521132A58521155.en> (Accessed 14 April 2022).
- Dennis R.W.G. 1978. *British Ascomycetes*. 2<sup>nd</sup> ed. Vaduz: J. Cramer, 486 pp.
- Discover Life*. 2018. Available at: <http://www.discoverlife.org/> (Accessed 30 April 2018).
- Distribution, ecology and status of 51 macromycetes in Europe: results of the ECCF Mapping Programme*. 2015. Eds A. Fraiture, P. Otto. *Scripta Botanica Belgica*, 53: 1–247.
- Dudka I.O., Heluta V.P., Prydiuk M.P. 2018. In: *Roslynni svit u Chervoniy knyzi Ukrainy: vprovadzheniya Hlobalnoi stratehii zberzhennya roslyn*. Kherson, pp. 115–117. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Придюк М.П. 2018. Деякі види грибів, які слід виключити з Червоної книги України. В зб.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: матеріали V Міжнародної конференції (25–28 червня 2018 р., Херсон)*. Херсон: ФОП Вишемирський, с. 115–117].
- Dudka I.O., Heluta V.P., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya., Akulov O.Yu., Hayova V.P., Zykova M.O., Andrianova T.V., Dzhan V.V., Scherbakova Yu.V. 2019. *Fungi of Reserves and National Nature Parks of the Ukrainian Carpathians*. Ed. V.P. Heluta. 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., Щербаківа, Ю. В. 2019. *Гриби заповідників і національних природних парків Українських Карпат*. За ред. В.П. Гелюти. Київ: Наукова думка, 215 с.].
- European Council for the Conservation of Fungi*. 2010. Available at: <http://www.eccf.eu/redlists-en.html> (Accessed 14 February 2022)
- Ezhov O.N., Zmitrovich I.V. 2015. Checklist of aphylloroid fungi (*Agaricomycetes, Basidiomycota*) in boreal forests of Pinega Reserve, north-east European Russia. *Check List*, 11(1): 1–11. <https://doi.org/10.15560/11.1.1495>

- Frankivskiy V.Ya. 1963. *Ukrainian Botanical Journal*, 20(1): 103. [Франківський В.Я. 1963. Про знаходження гриба *Battarrea stevenii* (Lib.) Fr. на Україні. *Український ботанічний журнал*, 20(1): 103].
- Friebes G., Wendelin I. 2015. Wer suchet, der findet: seltene und interessante *Ascomycota*. vom Jägerberg (Steiermark, Österreich). *Joannea Botanik*, 12: 5–38.
- Gierczyk B., Kujawa A., Wójtowski M. 2010. *Plectania melastoma* – nowe stanowisko w Polsce. *Chrońmy Przyrodę Ojczyznę*, 66(1): 61–64.
- Glejdura S., Kunca V., Kučera V. 2011. *Plectania melastoma* (*Sarcosomataceae*, *Pezizales*) in Slovakia. *Catathelasma*, 13: 19–24.
- Gilbertson R.L., Budington A.B. 1970. New records of Arizona wood-rotting fungi. *Journal of the Arizona Academy of Science*, 6(2): 91–97.
- Gizhytska Z.K. 1929. *Visnyk Kyivskoho botanichnoho sadu*, 10: 4–41 [Гіжицька З.К. 1929. Матеріяли до мікофлори України. *Вісник Київського ботанічного саду*, 10: 4–41].
- Gyosheva M.M., Denchev C.M., Dimitrova E.G., Assyov B., Petrova R.D., Stoichev G.T. 2006. Red List of fungi in Bulgaria. *Mycologia Balcanica*, 3: 81–87.
- Halama M., Szypuła J. 2010. The first locality of *Chalciporus rubinus* (*Boletales*, *Basidiomycota*) in Poland. *Acta Mycologica*, 45(1): 57–65. <https://doi.org/10.5586/am.2010.008>
- Hayova V.P. 2005. *Zbirnyk naukovykh prats Luhanskoho natsionalnoho ahrarnoho universytetu. Series Biologichni nauky*. Special issue "Bioriznomanitnist Luhanskoho pryrodnoho zapovidnyka NAN Ukrainy", 56(79): 117–129. [Гайова В.П. 2005. Аскоміцети Луганського природного заповідника (крім порядку *Erysiphales*). *Збірник наукових праць Луганського національного аграрного університету. Серія Біологічні науки*. Спец. випуск "Біорізнманітність Луганського природного заповідника НАН України", 56(79): 117–129].
- Hayova V.P., Heluta V.P., Shevchenko M.V. 2019. *Fomitopsis officinalis* (*Polyporales*): are there any records of the fungus known from Ukraine? *Ukrainian Botanical Journal*, 77(1): 40–43. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.01.040>
- Heluta V.P. 2012. In: *Roslynniy svit u Chervoniy knyzi Ukrainy: vprovadzhennya Hlobalnoi stratehii zberezhennya roslyn*. Kyiv: Palyvoda, pp. 201–204. [Гелюта В.П. 2012. Огляд представників роду *Boletus* L. як претендентів на включення до "Червоної книги України". В зб.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин. Матеріали II Міжнародної наукової конференції (9–12 жовтня 2012 р., м. Умань, Черкаська область)*. Київ: Паливода А.В., с. 201–204].
- Heluta V.P. 2017. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(5): 469–474. [Гелюта В.П. 2017. Поширення в Україні *Morchella steppicola* (*Pezizales*, *Ascomycota*) – гриба, внесенного до Червоної книги України. *Український ботанічний журнал*, 74(5): 469–474]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.05.469>
- Heluta V.P., Assyov B., Hayova V.P. 2019. Distribution and preliminary assessment of a rare fungus *Hemileccinum depilatum* (*Boletales*, *Basidiomycota*) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 427–433. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.05.427>
- Heluta V.P., Zyкова M.O. 2018. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(2): 137–142. [Гелюта В.П., Зикова М.О. 2018. Поширення в Україні *Clathrus archeri* (*Phallales*, *Basidiomycota*) – гриба, що має бути виключеним з Червоної книги України. *Український ботанічний журнал*, 75(2): 137–142]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.02.137>
- Heluta V.P., Zyкова M.O. 2019. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(2): 152–161 [Гелюта В.П., Зикова М.О. 2019. Поширення в Україні деяких видів *Phallales* (*Basidiomycota*), включених у Червону книгу України. *Український ботанічний журнал*, 76(2): 152–161]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.02.152>
- Hjortstam K., Larsson K.-H. 1994. Annotated check-list to genera and species of corticioid fungi (*Aphyllorphorales*, *Basidiomycotina*) with special regards to tropical and subtropical areas. *Windhalia*, 21: 1–75.
- Holec J., Beran M. (Eds). 2006. Červený seznam hub (makromycetů) České republiky. *Praha Příroda*, 24: 1–282.
- Hrodzinska V.P. 1929. *Zapysky Bilotserkivskoho silskohospodarskoho politehnikumu*, 1(1): 193–200. [Гродзінська В.П. 1929. Матеріяли до грибної флори Білоцерківщини (із робіт катедри сільськогосподарської ботаніки). *Записки Білоцерківського сільськогосподарського політехнікуму*, 1(1): 193–200].
- Huntinen S., Vauras J. 1992. *Mythicomyces corneipes*, a rare agaric in Fennoscandia. *Karstenia*, 32(1): 7–12.
- Kalucka I.L. 2019. *Montagnea radiosa*. In: *The IUCN Red List of Threatened Species 2019*: e.T125433585A125435470. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T125433585A125435470.en> (Accessed 14 April 2022).
- Karadelev M., Rusevska K., Spasikova S. 2006. Ecology and distribution of the genus *Boletus* (*Boletaceae*) in the Republic of Macedonia. *Mycologia Montenegrina*, 9: 7–23.
- Karpenko K.K. 2004. *Ukrainian Botanical Journal*, 61(2): 34–35. [Карпенко К.К. 2004. Нові та рідкісні для України види макроміцетів із північно-східної частини Лівобережного Лісостепу. *Український ботанічний журнал*, 61(2): 34–35].
- Kochunova N.A. 2009. Maslenok rubinovy, rubinoboletus – *Rubinoboletus rubinus* (W.G. Sm.) Pilát et Demek. In: *Krasnaya kniga Amurskoy oblasti: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoeniya vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov*. Ed. O.N. Kozhemyako et al. Blagoveshchensk: Izd-vo BGPU, pp. 399–400. [Кочунова Н.А. 2009. Масленок рубиновий, рубиноболетус – *Rubinoboletus rubinus* (W.G. Sm.) Pilát et Demek. В кн.: *Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов*. Ред. О.Н. Кожемяко и др. Благовещенск: Изд-во БГПУ, с. 399–400].

- Korzhenevskiy V.V., Belich T.V., Sadogurskiy S.E., Bagrikova N.A., Sadogurskaya S.A., Maslov I.I., Sarkina I.S., Maksimenko V.A. 2002. In: *Zapovedniki Kryma. Bioraznoobrazie na prioritetnykh territoriyakh: 5 let posle Gurzufa*. Simferopol, pp. 221–224. [Корженевский В.В., Белич Т.В., Садогурский С.Е., Багрикова Н.А., Садогурская С.А., Маслов И.И., Саркина И.С., Максименко В.А. 2002. Инвентаризация флоры Казантипского природного заповедника. В сб.: *Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях: 5 лет после Гурзуфа: Материалы II научной конференции (25–26 апреля 2002 г., Симферополь, Крым)*. Симферополь, с. 221–224].
- Kout J., Hajšmanová P. 2015. *Kavinia alboviridis* in the Czech Republic. *Czech Mycology*, 67(1): 59–67.
- Krupa J. 1866. Zapiski mykologiczne przeważnie z okolic Lwowa i z Tatr. *Kosmos*, 11: 270–399.
- Lista roślin zagrożonych w Polsce*. 1992. Eds. K. Zarzycki, W. Wojewoda, Z. Heinrich. Kraków: Instytut Botaniki im. W. Szafera, 98 pp.
- Lizoň P. 2001. Červený zoznam húb Slovenska. 3. Verzia (December 2001). In: *Červený zoznam rastlín a živočíchov Slovenska*. Eds. D. Baláž, K. Marhold, P. Urban. *Ochrana Prírody*, 20(Suppl.): 6–13.
- Lukács Z., Makai A.A. 2004. *Plectania melastoma* (Sarcosomataceae, Pezizales) újabb magyarországi előfordulása. *Mikológiai Közlemények, Clusiana*, 43(1-3): 3–7.
- Lukić N. 2009. The distribution and diversity of *Boletus* genus in central Serbia. *Kragujevac Journal of Science, Republic of Serbia*, 31: 59–68.
- Maekawa N. 2002. Corticioid fungi (*Basidiomycetes*) collected in Sichuan province, China. *Mycotaxon*, 83: 81–95.
- Makarenko Ya.M. 2013. In: *Aktualni problemy doslidzhennya dovkillya. Zbirnyk naukovykh prats (za materialamy V Mizhnarodnoi naukovoi konferentsii, 23–25 travnya 2013 r., m. Sumy)*, vol. 1. Sumy, pp. 294–296. [Макаренко Я.М. 2013. *Montagnea arenaria* (DC.) Zelle – рідкісний вид з території Полтавської області. В зб.: *Актуальні проблеми дослідження довкілля. Збірник наукових праць (за матеріалами V Міжнародної наукової конференції, 23–25 травня 2013 р., м. Суми)*, т. 1. Суми: СумДПУ ім. А.С.Макаренка, с. 294–296].
- Medel R., Chacón S. 2000. Contribución al conocimiento del género *Plectania* (Pezizales, Sarcosomataceae) en México. *Acta Botanica Mexicana*, 50: 11–19.
- Miller O.K., Miller H.H. 1994. Checklist of Columbia Basin Fungi. *Interior Columbia Basin, Ecosystem Management Project*. Available at: <http://www.icbemp.gov/science/miller2.pdf> (Accessed 30 April 2018).
- Moskovets S.M. 1933. *Visnyk Kyivskoho botanichnoho sadu*, 16: 71–87. [Московець С.М. 1933. До мікофлори півдня України. *Вісник Київського ботанічного саду*, 16: 71–87].
- Nagasawa E., Nakanishi T. 2017. The occurrence of *Plectania melastoma* (Pezizales, Sarcosomataceae) in Japan. *Reports of the Tottori Mycological Institute*, 47: 1–6.
- Niemelä T. 2005. Käävat, puiden sienet. *Norrinia*, 13: 1–320.
- Palamarchuk M.A. 2009. *Khvoynye borealnoy zony*, 26(1): 67–71. [Паламарчук М.А. 2009. Ксилотрофные агарикоидные базидиомицеты Печоро-Ильичского заповедника (Северный Урал). *Хвойные boreальной зоны*, 26(1): 67–71].
- Persiani A.M., Ainsworth A.M. 2020. *Poria punctata* (amended version of 2020 assessment). In: *The IUCN Red List of Threatened Species 2020*: e.T58517228A185715679. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T58517228A185715679.en> (Accessed 26 April 2022).
- Pilát A. 1940. Hymenomycetes Carpatorum orientalis. *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B*, 2(3): 37–80.
- Potebnya A.A. 1910. *Trudy Obshchestva ispytateley prirody pri Imperatorskom Kharkovskom universitete*, 43: 203–241. [Потебня А.А. 1910. Материалы к микологической флоре Курской и Харьковской губерний. *Труды Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете*, 43: 203–241].
- Prydiuk M.P. 2005. *Zbirnyk naukovykh prats Luhanskoho natsionalnoho ahrarnoho universytetu. Special issue. Biologichni nauky*, 56(79):69–92. [Придюк М.П. 2005. Базидіомицети Луганського природного заповідника. *Збірник наукових праць Луганського національного аграрного університету. Спец. випуск. Біологічні науки*, 56(79): 69–92].
- Prydiuk M.P. 2015. *Ukrainian Botanical Journal*, 72(1): 55–60. [Придюк М.П. 2015. *Mythicomycetes (Psathyrellaceae)* – новий для України рід грибів. *Український ботанічний журнал*, 72(1): 55–60. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.01.055>
- Prudenko M.M., Dzhahan V.V. 2008. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 14(2): 11–14. [Пруденко М.М., Джаган В.В. 2008. Багаторічний моніторинг грибів у Канівському заповіднику. *Заповідна справа в Україні*, 14(2): 11–14].
- Rassi P., Alanen A., Kanerva T., Mannerkoski I. 2001. *The Red List of Finnish Species*. Ministry of the Environment & Finnish Environment Institute, Helsinki, 432 pp.
- Rassi P., Huvärinen E., Juslén A., Mannerkoski I. 2010. *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2010 (The 2010 Red List of Finnish Species)*. Helsinki, 685 pp.
- Rifai M.A. 1968. The Australasian Pezizales in the herbarium of the Royal Botanical Gardens Kew. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Tweede Sectie*, 57(1): 1–295.
- Saar I., Oja J., Pöldmaa K., Zettur I., Kõljalg U. 2019. Red List of Estonian. *Folia Cryptogamica Estonica*, (56): 117–126. <https://doi.org/10.12697/fce.2019.56.12>
- Sarkina I.S. 2003. *Nature Reserves in Ukraine*, 9(1): 28–30. [Саркина И.С. 2003. Находки макромицетов в Казантипском и Опуском природных заповедниках (Крым). *Заповідна справа в Україні*, 9(1): 28–30].

- Sarkina I.S. 2004. *Sbornik nauchnykh trudov Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*, 123: 50–58. [Саркіна І.С. 2004. Базидіальні макроміцети степного Крима: Керченський полуострів і Присивашьє. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*, 123: 50–58].
- Sarkina I.S. 2014. In: *Roslynniyi svit u Chervoniyi knyzi Ukrainy: vprovadzhennya Hlobalnoi stratehii zberezheniya roslin. Materialy III Mizhnarodnoi konferentsii*. Lviv, pp. 187–189. [Саркіна І.С. 2014. Доповнення до розповсюдження деяких включених до Червоної книги України грибів на Кримському півострові. В зб.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин. Матеріали III Міжнародної конференції (4–7 червня 2014 р., м. Львів)*. Львів, с. 187–189].
- Shevchenko M.V. 2017. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(3): 293–297. [Шевченко М.В. 2017. Нові та рідкісні для України види кортиціодних грибів. *Український ботанічний журнал*, 74(3): 293–297]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.03.293>
- Shevchenko M.V. 2018. In: *Roslynniyi svit u Chervoniyi knyzi Ukrainy: vprovadzhennya Hlobalnoi stratehii zberezheniya Roslyn*. Kherson FOP Vyshemyrskyi, pp. 136–137. [Шевченко М.В. 2018. Рідкісні види афілофородних грибів в Ічнянському національному природному парку (Чернігівська обл.). В зб.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: матеріали V Міжнародної конференції (25–28 червня 2018 р., Херсон)*. Херсон: ФОП Вишемирський, с. 136–137].
- Škubla P. 2003. *Mycoflora Slovaca*. Šaľa: Mycelium, 1103 pp.
- Solomakhina V.M. 1976. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology*, 18: 92–94. [Соломахіна В.М. 1976. Болетальні гриби (*Boletales*) Канівського заповідника. *Вісник Київського університету. Серія Біологія*, 18: 92–94].
- Solomakhina V.M., Prudenko M.M. 1998. In: *Rol okhoronyvanykh pryrodnykh terytoriy u zberezheni bioriznomanitya: Materialy konferentsii do 75-richchya Kanivskoho pryrodnoho zapovidnyka*. Kaniv, pp. 139–140. [Соломахіна В.М., Пруденко М.М. 1998. Особливості мікобіоти Канівського природного заповідника. В зб.: *Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття: Матеріали конференції до 75-річчя Канівського природного заповідника (м. Канів, 8–10 вересня 1998 р.)*. Канів, с. 139–140].
- Sosin P.Ye. 1946. *Naukovi zapysky Poltavskoho derzhavnoho pedahohichnoho institutu*, 6: 92–109. [Сосін П.Є. 1946. Матеріали до екології та географії губчастих грибів на Україні. *Наукові записки Полтавського державного педагогічного інституту*, 6: 92–109].
- Spooner B.M. 2002. The larger Cup Fungi in Britain, part 4: *Sarcoscyphaceae* and *Sarcosomataceae*. *Field Mycology*, 3: 9–14.
- Sredinskiy N.K. 1872–1873. *Zapiski Novorossiyskogo obshchestva estestvoispytateley*, 1: 1–292. [Срединский Н.К. 1872–1873. Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. *Записки Новороссийского общества естествоиспытателей*, 1: 1–292].
- Strittmatter E., Oberhauer H. 2013. Ein Fund der Hornstieligen Scheinschwefelkopfes *Mythicomycetes corneipes* (Fr.) Redhead & A.H. Sm. in Südwestdeutschland. *Zeitschrift für Mykologie*, 79(2): 337–349.
- Šutara J., Mikšik M., Janda V. 2009. *Hřibovité houby. Čeleď Boletaceae a rody Gyrodon, Gyroporus, Boletinus a Suillus*. Praha: Academia, 296 pp.
- Tranzschel V.G. 1902. *Trudy Botanicheskago Muzeya Imperatorskoy Akademii Nauk*, 1: 47–75. [Траншель В.Г. 1902. Матеріали для микологічної флори Росії. I. Списокъ грибівъ, собранныхъ въ Крыму въ 1901 г. *Труды Ботаническаго Музея Императорской Академіи Наукъ*, 1: 47–75].
- Valz Ya.Ya., Rishavi L. 1871. *Zapiski Kievskago obshchestva estestvoispytateley*, 2(2): 187–195. [Вальцъ Я.Я., Ришави Л. 1871. Списокъ коллекціи миксомицетовъ и грибівъ, собранныхъ А.С. Роговичемъ, Я.Я. Вальцемъ и Л. Ришави. *Записки Киевскаго общества естествоиспытателей*, 2(2): 187–195].
- Wasser S.P. 1971. In: *Materialy I konferentsii po sporovym rasteniyam Ukrainy*. Kiev: Naukova Dumka, pp. 136–138. [Вассер С.П. 1971. *Agaricales, Aphyllophorales, Gasteromycetes* целинной степи, полезных лесополос и дендропарка заповедника Аскания-Нова Херсонской области. В сб.: *Материалы I конференции по споровым растениям Украины*. Киев: Наукова думка, с. 136–138].
- Wasser S.P., Soldatova I.M. 1977. *Vysshye bazidiomitsety stepnoy zony Ukrainy (por. Boletales, Agaricales, Russulales i Aphyllophorales)*. Kiev: Naukova Dumka, 335 pp. [Вассер С.П., Солдатова И.М. 1977. *Высшие базидиомицеты степной зоны Украины (пор. Boletales, Agaricales, Russulales u Aphyllophorales)*. Киев: Наукова думка, 335 с.].
- Westling A. (Ed.) 2015. *Rödlistade arter i Sverige*. Uppsala: ArtDatabanken, 209 pp.
- Winterhoff W., Krieglsteiner G.J. 1984. *Gefährdete Pilze in Baden-Württemberg. Rote Liste der gefährdeten Großpilze in Baden-Württemberg*. 2 Fassung. Karlsruhe: Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, 40 pp.
- Wojewoda W., Ławrynówic M. 2006. Czerwona lista grzybów wielkoowocnikowych w Polsce. In: *Czerwona lista roślin i grzybów Polski*. Eds. Z. Mirek, K. Zarzycki, W. Wojewoda, Z. Szlag. Kraków: Inst. Bot. im. W. Szafera PAN, pp. 53–70.
- Xu A-S. 2000. Notes on *Plectania* in Xizang. *Mycosystema*, 19: 200–204.
- Zerova M.Ya. 1956. *Ukrainian Botanical Journal*, 13(2): 68–77. [Зерова М.Я. 1956. Наземні гриби цілнинних степів Української РСР. *Український ботанічний журнал*, 13(2): 68–77].
- Zerova M.Ya., Sosin P.Ye., Rozhenko H.L. 1979. *Izsnachnyk hrybiv Ukrainy. Bazydiomitsety*, vol. 5, book 2. Kyiv:

- Naukova Dumka, 493 pp. [Зерова М.Я., Сосін П.Є., Роженко Г.Л. 1979. *Визначник грибів України. Базидіоміцети*, т. 5, кн. 2. Київ: Наукова думка, 493 с.].
- Zhuang W.Y., Wang Z. 1998. Discomycetes of tropical China. I. Collections from Hainan Island. *Mycotaxon*, 67: 21–31.
- Zykova M.O. 2018. In: *Roslynnyisvitu Chervoniy knyzi Ukrainy: vprovadzhennya Hlobalnoi stratehii zberezhennya rosllyn*. Kherson: FOP Vyshemyrskyi, pp. 120–121. [Зикова М.О. 2018. Нова знахідка рідкісного дискоміцета *Plectania melastoma* (*Ascomycota, Pezizales*) на території України. В зб.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: матеріали V Міжнародної конференції (25–28 червня 2018 р., Херсон)*. Херсон: ФОП Вишемирський, с. 120–121].
- Рекомендує до друку М.М. Сухомлин

Гелюта В.П., Зикова М.О., Гайова В.П., Придюк М.П., Шевченко М.В. 2022. **Деякі зміни до списку видів грибів, включених до Червоної книги України.** *Український ботанічний журнал*, 79(3): 154–168. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.154>

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна: В.П. Гелюта, М.О. Зикова, В.П. Гайова, М.П. Придюк, М.В. Шевченко.

**Реферат.** Червона книга України є офіційним державним документом, який містить перелік рідкісних і таких, що перебувають під загрозою зникнення видів тваринного, рослинного світу та грибів у межах України, а також узагальнені відомості про сучасний стан цих видів і заходи щодо їхнього збереження та відтворення. Відповідно до Закону України про Червону книгу України, Кабінет Міністрів України забезпечує офіційне видання та розповсюдження паперового варіанту "Червоної книги України" не рідше одного разу на 10 років. Як правило, зміни до переліків видів, що підлягають охороні на загальнодержавному рівні, вносяться напередодні підготовки такого нового видання. Саме тому на основі результатів десятирічного дослідження в 2021 р. з Червоної книги України виключено 9 та внесено до неї 20 видів грибів. З різних причин були виключені *Anthurus archeri*, *Clathrus ruber*, *Entoloma nidorosum*, *Gyromitra slonevskii*, *Laricifomes officinalis*, *Morchella steppicola*, *Mutinus ravenelii*, *Phallus duplicatus* та *Pseudocolus fusiformis*. Були внесені такі види, як *Amylocystis lapponica*, *Battarrea phalloides*, *Butyriboletus appendiculatus*, *B. fechtneri*, *B. fuscoroseus*, *B. subappendiculatus*, *Chalciporus rubinus*, *Hemileccinum depilatum*, *Hericium erinaceum*, *Kavinia alboviridis*, *Montagnea radiosa*, *Mythicomycetes corneipes*, *Phellinidium ferrugineofusum*, *Plectania melastoma*, *Poronia punctata*, *Rubroboletus lupinus*, *R. rhodoxanthus*, *R. rubrosanguineus*, *R. satanas* і *Suillus plorans*. У статті наведено причини виключення з Червоної книги зазначених 9 видів грибів та подано короткі відомості про 20 рідкісних видів, що включені до цього державного документа. Останні проілюстровано відповідними світлинами.

**Ключові слова:** базидієві гриби, загрожені види, рідкісні гриби, охорона, сумчасті гриби, червоний список





## Морфогенез плоду як предмет карпологічних досліджень

Анастасія В. ОДІНЦОВА 

Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Грушевського 4, Львів 79005, Україна

**Abstract.** In this review, the concept of fruit morphogenesis is treated in the context of implementation of the *evo-devo* approach in carpology. A new viewpoint on the fruit morphogenesis is proposed and justified, comprising the pre-anthetic, as well as post-anthetic periods of fruit development, *id est*, development of the gynoecium, and development of the fruit itself. It is proposed to recognize ontogenetical (individual) and evolutionary (historical) aspects of fruit morphogenesis, the first of them we can study directly, while the second aspect can be only hypothesized or treated as a theoretical model of fruit evolution in consequence of some presumed changes in the individual fruit morphogenesis. In this article these aspects are named as "ontomorphogenesis" and "phylomorphogenesis" of the fruit, correspondingly. Our concept of ontomorphogenesis of the fruit involves four components that could not be brought together, such as changes in the morphological structure of the gynoecium, abscission of the extragynecial floral parts and the style, histogenesis of the fruit wall and other fruit parts, and terminal stages of the fruit morphogenesis (dehiscence, splitting, or abscission). The current state of studies of these components in the individual and evolutionary contexts is discussed. By examining the patterns of fruit evolution, we should consider factors acting at both the post-anthetic and pre-anthetic periods of fruit ontomorphogenesis.

**Keywords:** flower, fruit dehiscence, fruit wall, gynoecium, histogenesis

**Article history.** Submitted 02 April 2022. Revised 20 June 2022. Published 29 June 2022

**Citation.** Odintsova A.V. 2022. Morphogenesis of fruit as a subject matter for the carpological studies. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(3): 169–183 [In Ukrainian].

**Affiliation.** Ivan Franko National University of Lviv, 4 Hrushevskiyi Str., Lviv 79005, Ukraine

Corresponding author (e-mail: [anastasiya.odintsova@lnu.edu.ua](mailto:anastasiya.odintsova@lnu.edu.ua))

### Вступ

Останніми роками теоретичного обґрунтування в роботах дослідників рослин набуває підхід, відомий як *evo-devo*, запропонований як синтез біології розвитку та еволюційної біології (Endress, 2003, 2011; Erbar, 2007; Delaux et al., 2019; Rutishauser, 2020; Kordyum, Kravets, 2021). Цей підхід є проявом актуальної тенденції розглядати структури рослини як стадії процесу розвитку, тобто переходу від "класичного", статичного погляду на досліджувані явища, до динамічного (Rutishauser et al., 2008; Rutishauser, 2020). У морфології рослин цей підхід проявляється в усвідомленні відмінностей між "простими" морфологічними характеристиками рослини,

придатними для безпосереднього використання у таксономії (зокрема, для описів, визначення рослин, морфологічної класифікації тощо), і "складними" морфологічними характеристиками, які отримано в галузях порівняльної, еволюційної та екологічної морфології, ембріології, досліджень молекулярних механізмів морфогенезу, палеоботаніки тощо (Erbar, 2007; Kordyum, 2010; Endress, 2011). Такий підхід було названо П. Ендрессом (Endress, 2011: 124) *омега*-морфологією, на противагу *альфа*-морфології або морфології, придатної для практичної таксономії. *Омега*-морфологія розглядається як спроба зрозуміти будову рослинного організму в еволюційному аспекті, як результат синтезу форми і функції, індивідуального розвитку та еволюції.

Від початку застосування такого підходу в морфології рослин вдалось виявити цінні для систематики та еволюційної морфології ознаки, наприклад, постгенітальне та конгенітальне зростання органів, центрипетальний та центрифугальний розвиток андроцею (Payson, 1857; Leins, 1964, 1975), "ранню" та "пізню" симпеталію (Erbar, Leins, 1996), а також численні характеристики репродуктивного циклу покритонасінних (типи мікроспорогенезу, типи розвитку стінки пиляка, зародкового мішка, ендосперму та інші) (Takhtajan, 1964; Novikov, Varabasz-Krasny, 2015; Kordyum, Kravets, 2021). Всі ці ознаки можна назвати "морфогенетичними" ознаками, оскільки вони відображають не кінцевий стан органу, а спосіб формування цього органу або структури в процесі індивідуального розвитку.

Морфогенез рослин розглядають як процес формоутворення, тобто ініціацію, ріст і розвиток у рослин структур різного рівня: органів (органогенез), тканин (гістогенез) або клітин (цитогенез або клітинна диференціація) (Zhmylev et al., 2005: 120). При цьому, коло питань може охоплювати й експериментальну морфологію і вплив різноманітних чинників на індивідуальний розвиток організму, тобто різні аспекти фізіології рослин (Sinnott, 1960). Походження терміну "морфогенез", за Sinnott (1960), точно невідоме, але імовірно він веде свій початок від терміну "морфогенія", який запровадив Е. Геккель у 1859 році (Sinnott, 1960: 16).

У ширшому розумінні, морфогенезом називають процес виникнення й розвитку морфологічних особливостей організмів, органів, систем і частин тіла організмів в їхньому онто- та філогенезі (Biologicheskii..., 1989; Varna, 2013). Таке визначення цього поняття охоплює як індивідуальний, так і еволюційний аспекти, тому морфогенез є предметом різних галузей та напрямів дослідження – генетики, біохімії, ембріології, морфології, біології розвитку, фізіології та еволюційної біології.

У карпології радянської доби морфогенетичний підхід (який раніше іноді позначали як "генетичний") розвивали М. Каден (Kaden, 1947, 1961, 1968) і Р. Левіна (Levina, 1951, 1974, 1987), а згодом – О. Мелікян та його послідовники (Bobrov et al., 2009, 2012; Bobrov, Romanov, 2019). Морфогенетичний підхід насамперед застосовували до класифікації плодів, базуючись на уявленнях про еволюцію структурних типів гінцею, виділених А. Тахтаджяном (Takhtajan, 1948, 1964, 1966, 2009). Тобто, водночас використовували онтогенетичний

та еволюційний аспекти морфогенезу. Незважаючи на це, карпологічні дослідження часто починали зі стадії пост-антетичного гінцею (від лат. anthesis – цвітіння), не враховуючи більш ранні етапи морфогенезу плоду від закладання квітки до цвітіння.

Упродовж останнього десятиріччя розвиток плоду у пост-антетичному періоді, з урахуванням анатомо-морфологічної структури та мікоморфології плоду, особливо інтенсивно вивчався на прикладах родин *Solanaceae* Juss. (Pabón-Mora, Litt, 2011), *Euphorbiaceae* Juss. та *Phyllanthaceae* Martinov (Gagliardi et al., 2014), *Cactaceae* Juss. (Almeida et al., 2018), *Anacardiaceae* R.Br. (Herrera et al., 2018), *Calycanthaceae* Lindl. (Romanov et al., 2018), *Velloziaceae* J.Agardh (Sousa-Baena, Menezes, 2019), багатьох родів (Guzicka et al., 2012; Santos-Silva et al., 2015; Luna et al., 2017; Deniz et al., 2018; Fan et al., 2019; Laczkó-Zöld et al., 2019; Sinnott-Armstrong et al., 2020; Paschoalini et al., 2022) або окремих видів (Oyama, Souza, 2011; Horbens et al., 2014; Mysyura, Zakorko, 2014; Polli et al., 2016; Arab et al., 2019; Andreychuk et al., 2020; Gao et al., 2020; Skrypets, Odintsova, 2020; Romanov et al., 2021). Більшість досліджень розвитку структури плоду проведені на представниках дводольних покритонасінних, але є приклади вивчення й таксонів однодольних рослин (Fagundes, Mariath, 2010; Santos-Silva et al., 2015; Thadeo et al., 2015; Sousa-Baena, Menezes, 2019; Skrypets, Odintsova, 2020). Дослідження змін анатомо-морфологічної будови плоду в процесі індивідуального розвитку в цитованих вище роботах позначають або характеризують як "fruit development", "developmental anatomy", "developmental analysis", "ontogeny of fruit", "structural development of the fruit", "anatomy of the developing fruit", "anatomy of the fruit during the development" тощо.

Також є чимало досліджень, в яких наводять дані про анатомо-морфологічну будову як квітки (гінцею або зав'язі), так і плоду (Doweld, 1998; Oyama et al., 2010; Rosa-Osman et al., 2011; Graham, Graham, 2014; Casoti et al., 2016; Odintsova, Klimovych, 2017; Andreychuk, Odintsova, 2021; Fishchuk, Odintsova, 2021), що по суті означає вивчення двох стадій морфогенезу плоду: пре-антетичної та пост-антетичної.

Подібні дослідження проводяться за допомогою методів світлової або електронної мікроскопії та тонких методів виготовлення препаратів зав'язі квітки і плоду на різних стадіях розвитку. Цінність

Таблиця 1. Прояви морфогенезу рослин на різних рівнях  
Table 1. Expression of plant morphogenesis at different levels

Рівні розвитку*	Структурні й таксономічні рівні			
	органно-тканинний	організмий	популяційно-видовий	надвидовий
Індивідуальний	формування органів та окремих структур в онтогенезі особини – <b>органогенез та гістогенез</b>	морфологічний розвиток (формування) особини – <b>онторморфогенез</b>	-	-
Історичний	перетворення органів й окремих структур у ході мікроеволюції – <b>філоморфогенез</b>	еволуція життєвих форм (біоморф) – <b>біоморфогенез</b>		морфологічна еволюція таксона – <b>морфогенія</b>

\*вміст таблиці (Levina, 1974: 90, перекл. з рос.)

цих досліджень полягає у виявленні закономірних змін структури квітки (в першу чергу, її зав'язі) та плоду і подальшому використанні цих даних для еволюційно-таксономічних та філогенетичних досліджень, а також для практичних цілей, зокрема, діагностики лікарської сировини у фармакогнозії.

Отже, в останні роки публікується велика кількість даних з розвитку квітки і плоду, які часто представлені у спільному дослідженні. Адже плід – це дефінітивна стадія розвитку квітки, як неодноразово підкреслювали раніше (Eames, 1961; Roth, 1977; Leins, Erbar, 2010; Bobrov, Romanov, 2019). Тому, на нашу думку, дослідження плоду завжди слід починати зі стадії пре-антетичного гінцею (перед цвітінням). Нашою метою було обґрунтувати новий погляд на предмет карпоботанічних досліджень, який охоплює не лише будову плоду, але й будову і розвиток гінцею (разом з прилеглими частинами квітки) як структурної основи плоду.

### Концепція морфогенезу плоду в процесі індивідуального розвитку

Спираючись на висловлені вище міркування, ми розглядаємо морфогенез плоду як продовження морфогенезу квітки. Для більш точного трактування морфогенезу ми пропонуємо розрізняти онтогенетичний (індивідуальний) та еволюційний (історичний) аспекти морфогенезу, оскільки вони мають і методичні відмінності: індивідуальний морфогенез плоду ми можемо вивчати, безпосередньо спостерігаючи за розвитком квітки і плоду в реальному часі або періодично, беручи зразки матеріалу. Морфогенез плоду в ході еволюції ми можемо розглядати тільки як робочу гіпотезу або теоретичну модель еволюції плоду в результаті певних допустимих змін індивідуального

морфогенезу плоду. Так, ми можемо однозначно класифікувати плоди за кількістю плодолистків у квітці, з якої вони утворюються, але ми не можемо бути абсолютно впевненими у правильності наших уявлень про вихідний тип плоду, який існував у предкового таксона, адже кількість плодолистків може еволюційно змінюватись в обох напрямках (як зменшення, так і збільшення).

Питання багатозначності поняття "морфогенез" у рослин піднімала ще Р. Левіна (Levina, 1974), яка виявила у працях попередників використання термінів "органогенез" та "гістогенез" для позначення індивідуального морфогенезу органів, а терміну "філоморфогенез" для історичних змін органів (табл. 1).

Таким чином, англійське поняття "fruit development" у працях сучасних дослідників можна співставити з термінами "органогенез та гістогенез плоду" за Левіною (Levina, 1974), оскільки морфологічний розвиток плоду, як правило, супроводжується змінами в його анатомічній структурі. Проте, Левіна (Levina, 1974) допускала використання також терміну "онторморфогенез" для характеристики індивідуального розвитку окремих органів і морфологічних структур.

Ми вважаємо, що терміни "онтогенез" і "філогенез" слід вживати тільки стосовно розвитку цілого організму і таксона (групи організмів) відповідно, а не частини тіла (Biologicheskii..., 1989). У випадку, коли розглядається розвиток частини тіла або органу, вживають поняття "морфогенез" або "еволуція". Але ці поняття мають ширше значення. Так, поняття "морфогенез" має індивідуальний та історичний аспект, а "еволуція" може стосуватися як органів, тканин, так і таксонів (Biologicheskii..., 1989).

Найкращими позначеннями індивідуального та історичного аспектів морфогенезу можуть бути



Рис. 1. Складові онтоморфогенезу плоду та особливості їхнього прояву згідно з авторською концепцією: ПСК – програмована смерть клітин

Fig. 1. Components of the fruit ontomorphogenesis and characteristics of their expressions according to the concept proposed here: ПСК – programmed cell death

англомовні корені "devo-" та "evo-", які містяться у поняттях "developmental morphology" та "evolutionary morphology". Проте, в українській термінології як складові двомовних термінів часто вживаються більш звичні корені грецького (давньогрецького) походження: "онто-" і "філо-". Тому ми пропонуємо використовувати для індивідуального морфогенезу плоду поняття "онтоморфогенез", а для морфологічної еволюції плоду – "філоморфогенез". Ці терміни можна розглядати як прагматичне вирішення термінологічного питання, зокрема, в українській науковій термінології.

Згідно з нашими уявленнями, необхідно виділити чотири компоненти індивідуального морфогенезу плоду, які неможливо звести один до одного, оскільки вони відбуваються за участі різних процесів, в різний час та проявляються на різних структурно-функціональних рівнях (рис. 1). Йдеться про: (1) морфологічні зміни структури гінецею, (2) опадання позаматочкових частин квітки, (3) гістогенез оплодня та інших частин плоду, (4) способи вивільнення насінин шляхом розкривання, розпадання або опадання плоду. Слід пам'ятати, що впродовж морфогенезу плоду відбувається також розвиток насінини і зародка, але це питання є предметом окремої дискусії. Нижче розглянемо аспекти онтоморфогенезу плоду детальніше.

### Зміна морфологічної структури гінецею та опадання позаматочкових частин квітки

Питання про особливості внутрішньої структури гінецею та закономірності його розвитку розглядається вченими вже більше ніж півтора століття (Rayer, 1857; van Tieghem, 1875). У середині ХХ ст. дослідження вчених були зосереджені переважно на визначенні структурного типу гінецею за характером зростання плодолистків, положенням зав'язі й типом плацентації (Eames, 1961; Takhtajan, 1948, 1964, 1966), а також на встановленні факторів, що впливають на ріст і розвиток плоду (Sinnott, 1960). На сьогодні морфологічну структуру та розвиток гінецею досліджують переважно з використанням концепції вертикальної зональності плодолистка і синкарпного гінецею В. Ляйнфельнера (Leinfellner, 1950; Leins, Erbar, 2010; Odintsova, 2012; Novikov, Barabasz-Krasny, 2015; Sokoloff et al., 2017; Shamrov, 2020).

Багато питань пре-антетичної стадії морфогенезу плоду розглядаються як питання розвитку та еволюції гінецею, а саме: досліджуються число плодолистків та їхній філотаксис, положення зав'язі, тип плацентації, число насінних зачатків, особливості зростання плодолистків, вертикальна зональність гінецею, аналізується наявність особливих структур, таких як апікальні септи, "несправжні" септи, стерильні гнізда та ін. (Leins,

Erbar, 2010). Більшість перелічених ознак можна охарактеризувати як мікроморфологію гінецея, і саме вони визначають внутрішню структуру та морфогенетичний тип плоду.

Морфологічні зміни гінецея в процесі його розвитку активно вивчаються за допомогою сканувальної електронної (Leins, Erbar, 2010) та світлової мікроскопії (Shamrov, 2020), проте ці дослідження часто обмежені тільки пре-антетичним періодом. Однак у пост-антетичний період відбуваються значні зміни пропорцій і розмірів зав'язі та її складових частин, як за рахунок збільшення розмірів клітин, так і за рахунок їхніх поділів (Roth, 1977). Ці зміни детально вивчаються переважно у рослин з їстівними плодами та у модельних видів (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. тощо) в дослідженнях генетичної регуляції морфогенезу (Eldridge et al., 2016; Herrera-Ubaldo, de Folter, 2022).

На відміну від морфологічних змін гінецею, процес опадання позаматочкових частин квітки при переході від цвітіння до плодоношення або їхнього збереження після цвітіння уваги дослідників практично не привертав. Члени оцвітини, гіпантій, тичинкові нитки можуть опадати або набувати функції захисту плоду, вторинної презентації насінин, приваблення агентів дисемінації та забезпечувати дисемінацію, як і приквіткові листки та частини суцвіття (Kaden, 1968; Roth, 1977; Kravtsova, 2009; Leins, Erbar, 2010). Особливості процесу опадання або збереження позаматочкових органів квітки є характерною ознакою деяких таксонів. Так, нами відмічено, що у видів родини *Campanulaceae* Juss. чашолистки зберігаються при плоді (Andreychuk et al., 2020; Andreychuk, Odintsova, 2021), проте у представників родини *Onagraceae* Juss. чашолистки разом з пелюстками, тичинками і стовпчиком опадають разом, об'єднані в основі з верхньою частиною даху нижньої зав'язі (Odintsova, 2016; Odintsova, Klimovych, 2017).

Перехід від цвітіння до плодоношення супроводжується опаданням або збереженням стовпчика та/або стилодіїв, які в останньому випадку можуть забезпечувати певні адаптації до дисемінації, наприклад у *Pulsatilla* Mill., *Geum* L., *Geranium* L. (Artyushenko, Fedorov, 1986; Levina, 1987). Адаптивне та еволюційне значення неопадних стовпчиків у сухих плодах (наприклад, у *Chelidonium* L., *Hypericum* L., багатьох представників *Brassicaceae* Burnett), як і опадання стовпчика у соковитих плодах (*Prunus* L., *Viburnum* L., *Citrus* L.), досі не оцінене.

Опадання частин квітки на початку плодоношення відбувається за участі механізмів, подібних до листопаду або опадання плодів, із формуванням "відокремлюваного шару" в основі органів, що опадають (Roth, 1977). Ці процеси відбуваються внаслідок програмованої смерті клітин – сукупності явищ, які часто трапляються в ході ембріогенезу, мегаспорогенезу, при старінні органів і апікальних меристем та забезпечують нормальний розвиток і функціонування цілого організму (див. Havel, Durzan, 1996; Rogers, 2006; Hautegeem et al., 2015; Locato, De Gara, 2018; Ebeed, El-helely, 2021).

## Гістогенез оплодня

Диференціація тканин зав'язі починається під час раннього пре-антетичного періоду. У цей період відбувається формування провідних тканин, які забезпечують живлення маточки та насінних зачатків, і секреторних тканин, які полегшують процеси запилення й росту пилкових трубок (нектарники, приймочка та провідниковий тракт). Більша частина тканин маточки – це паренхімні тканини, які більш-менш тривалий період здатні до фотосинтезу (Leins, Erbar, 2010). Найретельніше для цього періоду морфогенезу плоду вивчалась васкулярна анатомія квітки – напрямок досліджень, заснований, як і стелярна теорія, М.Ф. ван Тігемом (van Tieghem, 1875). Огляд цієї галузі досліджень представлений у М.С. Нуралієва та Д.Д. Соколова (Nuraliev, Sokoloff, 2014). Цікаво, що дані про розміщення провідних пучків у зав'язі дуже рідко використовувались у карпології (Roth, 1977), хоча це не тільки найважливіші елементи системи живлення гінецею та плоду, що розвивається, але й, водночас, складають його механічний каркас.

Анатомічна структура гінецею у пост-антетичний період найбільш детально проаналізована в монографії І. Рот (Roth, 1977), де авторка описала процеси росту й дозрівання плоду, анатомічну структуру оплодня, перегородок, плацент та позаматочкових частин плоду, характеристики і механізми розкривання плодів, структурні адаптації плодів до рознесення, а також особливості анатомічної структури плодів у багатьох таксонах.

Поглиблення карпологічних досліджень у подальшому призвело до створення концепції гістогенетичних зон оплодня, згідно з якою екзо-, мезо- та ендокарпій розглядають як похідні зовнішньої епідерми, мезофілу та внутрішньої епідерми плодолистка (Bobrov

et al., 2009, 2012; Bobrov, Romanov, 2019). Це дало змогу порівняти анатомічну структуру оплодня в різних таксонах та систематизувати типи плодів за розміщенням механічних (лігніфікованих) шарів клітин. Так, за диференціацією тканин оплодня виділено чотири типи листянкових і три типи кістянкових плодів, два типи горішкових плодів, ягодоподібні плоди, сім типів коробчастих плодів, чотири типи піренаріїв, два типи амфісарки (нерозкритий багатонасінний плід) та три типи горіхових плодів (Bobrov, Romanov, 2019). Зокрема, характеристики гістогенетичних типів коробочки є такими: у коробочці *Nerenthes*-типу лігніфікований тільки екзокарпій; у коробочці *Bombax*-типу склеренхімний шар локалізований в периферійній зоні мезокарпію, ізольований від екзокарпію шаром тонкостінних клітин гіподерми мезокарпію; у коробочці *Eriocelum*-типу склеренхімний шар розміщений в екзокарпії, в периферійній зоні мезокарпію, у внутрішній зоні мезокарпію та в ендокарпії, а нездерев'янілою лишається тільки середина зона мезокарпію; у коробочці *Hamamelis*-типу склеренхімний шар розміщений в ендокарпії та у внутрішній зоні мезокарпію; коробочка *Forsythia*-типу має склеренхімний шар у внутрішній зоні мезокарпію та нездерев'янілий ендокарпій; у коробочці *Lilium*-типу склеренхіматизований тільки ендокарпій; а коробочка *Galanthus*-типу не містить склеренхімної зони взагалі (Bobrov, Romanov, 2019). До цього переліку пізніше додали ще один тип коробочки – *Sampanula*-тип, у якого склеренхімної зони в оплодні немає, а здерев'яніла тканина розміщена у субепідермальній зоні перегородок зав'язі у вигляді поздовжнього або косо-горизонтального тяжа (Andreychuk, Odintsova, 2021). Також для представників родини *Iridaceae* Juss. *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. з однаковим морфологічним типом плоду було показано, що лігніфікація оплодня може здійснюватися з неоднаковою інтенсивністю і розпочинатися в різний час морфогенезу плоду (Skrypets, Odintsova, 2020).

Диференціація тканин оплодня, як і гістогенез інших органів рослини, часто пов'язана з програмованою смертю клітин, зокрема при утворенні епідермальних трихомів, лізигенних вмістилищ, висиханні або мацерації оплодня, лігніфікації клітинних оболонок у паренхімних клітин, диференціації ксилеми і флоєми (Kuriyama, Fukuda, 2003; Forlani et al., 2021).

## Термінальні етапи морфогенезу плоду

Дисемінація є кінцевим етапом онтоморфогенезу плоду. У різних типах плодів вона здійснюється через розкриття, розпадання або опадання плоду. Розкриття є термінальним етапом онтоморфогенезу для листянкових і коробчастих плодів, розпадання – для членистих і дробних (схізокарпіїв), а опадання – для всіх інших типів плодів. У карпологічних зведеннях використовуються найрізноманітніші підходи до аналізу способів розкриття плодів (Kaden, 1962, 1964b; Roth, 1977; Artyushenko, Fedorov, 1986; Levina, 1987; Leins, Erbar, 2010), тому це питання потребує ґрунтового аналізу в окремій роботі.

Розпадання дробного плоду здійснюється поздовжньо на мерикарпії або напівмерикарпії (ереми) (Kaden, 1964a), а розпадання членистого плоду – поперечно, на членики або поперечно-поздовжньо на напівчленики. Розпадання на членики зрідка трапляється у бобів і коробчастих плодів видовженої форми, наприклад у стручках. Дробні плоди формуються набагато частіше, ніж членисті, з квіток як з верхньою, так і нижньою зав'яззю (Artyushenko, Fedorov, 1986; Levina, 1987; Bobrov et al., 2009). Анатомічні засади розпадання плоду на членики детально вивчені в родинях *Fabaceae* Lindl. і *Brassicaceae*, а розпадання на мерикарпії або ереми – в родинях *Apiaceae* Lindl., *Boraginaceae* Juss. і *Lamiaceae* Martinov (Roth, 1977).

При розкритті або розпаданні плоду його цілісність втрачається повністю або частково, в результаті чого насінини (або частки плоду) опадають чи зберігаються на рослині та експонуються до дії агента дисемінації. Особливості дезінтеграції плоду і характер експозиції насінин є важливими адаптаціями до їхнього поширення, тому повинні вивчатись якомога детальніше. При розкритті або опаданні плодів іноді спостерігається розшарування оплодня на межі між різними тканинами (наприклад, в *Juglans regia* L.), що можна розглядати як адаптацію до дисемінації або специфічну стадію дезінтеграції плоду.

Опадання при досягненні зрілості характеризує плоди, які поширюються як цілісні діаспори: ягодоподібні, піренарієві, горіхоподібні плоди та збірні плоди з нерозкритими плодиками (кістянкові, горішкові, апокарпні ягоди) (Bobrov et al., 2009). Процеси опадання і розпадання плодів подібні до опадання листків або інших органів

рослин і здійснюються внаслідок необоротних фізіологічних змін тканин плоду, пов'язаних зі старінням та програмованою смертю клітин, а саме, формування відокремлювального шару та руйнування протопластів клітин або міжклітинної речовини. Подібні процеси забезпечують і "механізм розкривання" плоду, який може реалізовуватись за участі різних гістологічних структур (Roth, 1977; Bobrov et al., 2009). Питання генетичної регуляції морфогенезу плоду та забезпечення його розкривання добре вивчено лише на прикладі *Arabidopsis thaliana* та декількох інших модельних видів (Ferrándiz et al., 1999; Ferrándiz, 2002; Robles, Pelaz, 2005; Arnaud et al., 2010; Ferrándiz, Fourquin, 2014; Herrera-Ubaldo, de Folter, 2022).

Отже, термінальні етапи морфогенезу плоду дуже різноманітні, проте їхні особливості детально вивчені лише у невеликій кількості таксонів. Наприклад, для багатьох видів не з'ясовано розміщення всіх типів щілин в оплодні, механізм розкривання плоду (ксерокозія чи гігрокозія, тургорний чи гігроскопічний), гістологічні особливості формування отворів в оплодні, особливості змін тканинної організації в місцях відокремлення мерикарпіїв, члеників, цілих плодів і плодиків. Важливість цих етапів для рознесення насінин вимагає детальнішого вивчення.

## Основні напрямки еволюції плодів

Еволюція плодів зазвичай розглядається в двох аспектах – еволюції морфологічної структури гiнецею та анатомічної структури оплодня (Roth, 1977; Bobrov et al., 2009; Souza, 2021). Ми вважаємо за необхідне розглядати в еволюційному контексті й такі характеристики плоду, як стан позаматочкових частин квіткі і стовпчика при переході від цвітіння до плодоношення (опадання або збереження, зміна будови і функцій) та способи вивільнення насінин (розкривання, розпадання або опадання плоду). Ці ознаки є в першу чергу морфогенетичними, в той час, як морфологія гiнецею та анатомія оплодня можуть розглядатися в статичному аспекті як структурні ознаки, так і як морфогенетичні (зміна структури гiнецею від пре-антегічної стадії до пост-антегічної, особливості гістогенезу оплодня тощо).

Морфологічна еволюція плодів розглядається в численних роботах (Kaden, 1947, 1961, 1968; Levina, 1951, 1987; Takhtajan, 1964; Roth, 1977; Bobrov et al.,

2009, 2012; Bobrov, Romanov, 2019), в яких визнається багатонаправленість еволюції плодів та конвергентна еволюція, що утруднює застосування карпологічних даних у систематиці. Так, А. Тахтаджян (Takhtajan, 1966, 2009) визнавав беззаперечним тільки один напрямок еволюції плоду: від апокарпного до ценокарпного, а зміну положення зав'язі, мерність гiнецею, тип плацентації, тип плодолистка розглядав стосовно квіткі, а не плоду. При цьому, для еволюції насінини Тахтаджян (Takhtajan, 1966) виділяв шість ознак, на додаток до чотирьох ознак насінних зачатків.

Послідовники А. Тахтаджяна більш комплексно розуміли напрямки еволюції плоду. Так, М. Каден (Kaden 1947, 1961, 1968) і Р. Левіна (Levina, 1951, 1957) групували плоди за типами гiнецею на апокарпні, синкарпні, паракарпні та лізікарпні та, у свою чергу, за кількістю плодолистків і насінин, положенням зав'язі, способом вивільнення насінин. Пізніше дослідники обмежились тільки двома типами плодів: апокарпії з підтипами горішкові, листянкові та кістянкові, та синкарпії з підтипами коробчасті, ягідні, піренарієві та горіхові, при чому схізокарпії розглядались як похідний варіант коробчастих плодів (Artyushenko, Fedorov, 1986; Levina, 1987).

Сучасні карпологи, які в своїх уявленнях додержуються концепції структурних типів гiнецею Тахтаджяна (Takhtajan, 1948) і концепції гістогенетичних зон оплодня (Bobrov, Romanov, 2019), запропонували вже понад 30 рядів ознак плоду, які можна використовувати для еволюційно-морфологічного аналізу та картування ознак на філогенетичних деревах, а саме: апокарпні плоди – синкарпні плоди, розкривні плоди – нерозкривні плоди, вентральне розкривання плоду – дорзальне розкривання плоду – септицидне розкривання – поперечне розкривання – порицидне розкривання плоду, верхня зав'язь – нижня зав'язь, видовжене квітколоже – сплющене квітколоже – увігнуте квітколоже або плід занурений у квітколоже, полімерні апокарпні плоди – мономерні (апокарпні) плоди, олігомерний плід – псевдомонімерний (ценокарпний) плід, спіральне розміщення плодиків – циклічне розміщення плодиків, гомокарпія – гетерокарпія, багатонасінні плоди (з багатонасінними плодиками) – малонасінні або однонасінні плоди (з малонасінними або однонасінними плодиками), велике й невизначене число плодиків (і насінин) – детерміноване

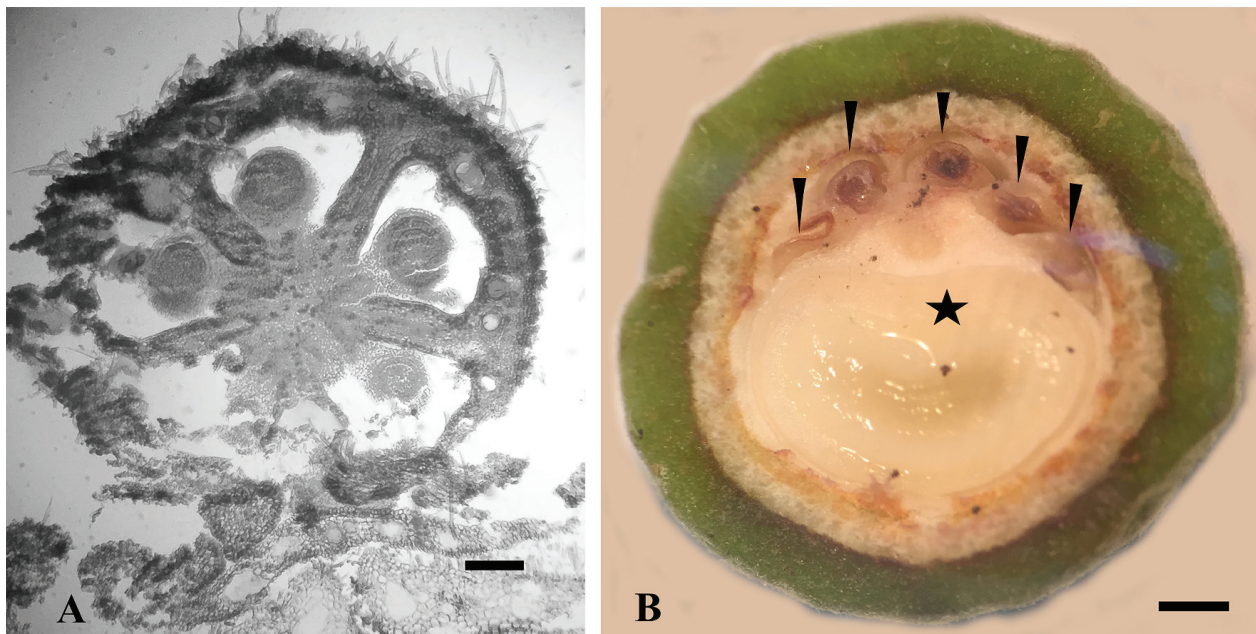


Рис. 2. Стадії онтоморфогенезу плоду *Tilia cordata* (поперечні перерізи). А: п'ятигніздна зав'яз з п'ятьма насінними зачатками; В: однонасінний плід; абортвані насінини позначені вістрям стрілки, фертильна насінина позначена зірочкою. Масштабні лінійки: 0,1 мм (А), 1,0 мм (В)

Fig. 2. Stages of ontomorphogenesis of the fruit of *Tilia cordata* (transverse sections). A: pentalocular pentaovulate ovary; B: one-seeded fruit; aborted seeds marked with arrow heads, fertile seed is asterisked. Scale bars: 0.1 mm (A), 1.0 mm (B)

число плодиків (і насінин), нерозпадний плід – схізкарпний плід, листянка – горішок, листянка – апокарпна ягода – горішок, листянка – кістянка – апокарпна ягода, листянка – коробочка, листянка – піренарій, кістянка – піренарій, коробочка – піренарій, коробочка – ценокарпна ягода – амфісарка або горіх, коробочка – амфісарка, коробочка – горіх, піренарій – горіх, піренарій – ценокарпна ягода, плід із суцільною склеренхімною зоною в оплодні – плід без склеренхіми в оплодні, плід із перерваним кільцем склереїд у мезокарпії – плід із цілісною склеренхімною зоною в мезокарпії, плід зі склеренхімною зоною в єдиній гістогенетичній зоні оплодня – плід зі склеренхімною зоною в декількох гістогенетичних зонах оплодня, плід зі склеренхімною зоною, локалізованою в ендокарпії та/або у внутрішній або середній зоні мезокарпії – плід зі склеренхімною зоною, локалізованою в екзокарпії (або епікарпії) та/або у зовнішній (і середній) зоні мезокарпії. Для більшості цих рядів допускається зворотній перебіг, тобто можливість еволюційної реверсії ознак. Крім того, на додачу до синкарпного, паракарпного та лізікарпного, був виділений ще один тип гінецею-плоду –

фрагмокарпний (похідний від паракарпного гінецея, з вторинно зрослими перегородками в зав'язі) (Bobrov et al., 2009).

Питання еволюції плоду в межах великих надродинних груп, родин і родів, механізми та рушії еволюції плодів розглядаються у численних сучасних дослідженнях, які спираються на ширші уявлення про еволюцію плодів, ніж це відображено у концепції Тахтаджяна (Takhtajan, 1948). Зокрема, такі дослідження проведені для групи порядків Campanulids (Beaulieu, Donoghue et al., 2013), представників порядку *Vitales* Juss. ex Bercht. & J. Presl (Ickert-Bond et al., 2014), родин *Melastomataceae* Juss. (Clausing et al., 2000; Bacci et al., 2019), *Rubiaceae* Juss. (Motley et al., 2005), *Urticaceae* Juss. (Kravtsova, 2009), *Menispermaceae* Juss. (Wefferling et al., 2013), *Malvaceae* Juss. (Areces-Berazain, Ackerman, 2017), *Rosaceae* Juss. (Xiang et al., 2017), *Hydrophyllaceae* R. Br. (Vasile et al., 2021), підродини *Lobelioideae* Burnett родини *Campanulaceae* (Lagomarsino et al., 2014), родів *Lepidium* L. (Muehlhausen et al., 2013), *Geranium* L. (Marcussen, Meseguer, 2017) та багатьох інших таксонів. У перелічених дослідженнях результати вивчення плоду широко впроваджуються



в еволюційно-таксономічному або філогенетичному контексті, як маркери окремих клад. Значних успіхів досягнуто у вивченні молекулярних механізмів еволюції сухих і соковитих плодів (Fleming, 1991; The Tomato..., 2012; Dardick, Callahan, 2014; Ferrándiz, Fourquin, 2014).

Давно відомо (Takhtajan, 1950, 1964), що еволюційні зміни органів рослини відбуваються через зміни її онтогенезу. Їх іноді можна прослідкувати на прикладі зміни структури гінецею від пре- до пост-антетичної стадії морфогенезу, наприклад у *Tilia cordata* Mill. (Artyushenko, Fedorov, 1986). Так, гінецей липи можна описати як синкарпний п'ятичленний, п'ятигніздний, з 1–2 насінними зачатками в кожному гнізді зав'язі, з центрально-кутовою плацентацією та верхньою зав'яззю. Натомість, плід липи це сухий нерозкривний одногніздний однонасінний псевдомонокарпій або верхній горіхоподібний плід (рис. 2). Цей факт дозволяє припустити походження плоду липи від п'ятичленного коробчастого або нерозкривного плоду, характерного для багатьох *Malvaceae*.

Тобто зміни онтоморфогенезу плоду на різних стадіях та структурно-функціональних рівнях (морфологія / анатомія / вивільнення насінин) можуть призвести до еволюційних змін. Найзначніші трансформації онтоморфогенезу плоду, які зумовлюють перехід до іншого типу плоду, це зменшення числа насінних зачатків до 1–2 (коробочка – піренарій або горіх) та числа плодолистків до одного (апокарпій – монокарпій, синкарпій – псевдомонокарпій), зростання плодолистків (листянка – коробочка), зменшення інтенсивності лігніфікації оплодня до повної її втрати (коробочка – ягода), відтермінування розкривання плоду та вивільнення насінин (коробочка – піренарій – схізокарпій).

Необхідність охопити морфогенез пре-антетичного гінецею в еволюційно-карпологічних дослідженнях пояснюється невизначеністю чинників еволюції плодів. Так, вважається, що основні напрямки еволюції плодів пов'язані із забезпеченням належної кількості та захисту насінин, а також з адаптаціями до ефективного рознесення насінин (Roth, 1977; Levina, 1987). Проте, численні особливості плодів є характеристиками гінецею квітки, тому повинні враховуватись також чинники еволюції гінецею і квітки в цілому. У спеціальному дослідженні (Whitney, 2009) було показано, що напрямки еволюції квітки різноманітніші, ніж

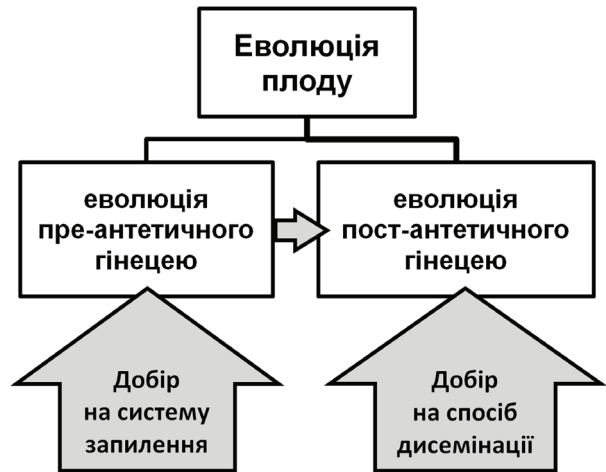


Рис. 3. Головні чинники еволюції плоду, які діють на двох стадіях його онтоморфогенезу

Fig. 3. Principal factors of the fruit evolution acting during two stages of fruit ontomorphogenesis

напрямки еволюції плоду, та мають велике значення в еволюційній диверсифікації покритонасінних. Це, на нашу думку, означає, що історичні зміни плоду, зумовлені зміною гінецею квітки у зв'язку із впливом природного добору на систему запилення, є більш імовірними, ніж зміни, що викликані тиском природного добору на плід як елемент системи дисемінації.

У більшості випадків нам невідомо, що є фактором еволюції плоду в досліджуваному таксоні – чи тиск природного добору на гінецей як елемент системи запилення, чи на плід як на структуру, яка забезпечує насінневе відтворення і розселення (рис. 3). Перехід від багато- до однонасінних плодів (наприклад, від коробчастого до горіхоподібного) у багатьох родинях можна пояснити переходом від ентомофілії до анемофілії (*Amaranthaceae* Juss., *Sapindaceae* Juss.) або до гідрофілії (*Hydrocharitaceae* Juss.) в результаті збільшення відношення кількості пилоквих зерен до насінних зачатків (P/O) (Cruden, 1977; Erbar, Langlotz, 2005). Серед анемофілів є багато рослин з однонасінними плодами (наприклад, родини *Fagaceae* Dumort., *Betulaceae* Gray, *Urticaceae* Juss., *Poaceae* Barnhart, *Cyperaceae* Juss.), тому що високий показник P/O забезпечується як збільшенням числа пилоквих зерен, так і зменшенням числа насінних зачатків у зав'язі. Тобто, спосіб запилення може бути основним рушієм еволюції в напрямку від багатонасінного до однонасінного плоду. Тоді адаптації до рознесення однонасінних плодів (чубок

волосків, крило, форма і розміри плоду) можуть бути вторинними кроками, здійсненими у зв'язку зі зміною типу діаспори.

Також виявлено велику частку видів з однонасініними плодами, плодиками та дробними плодами у водних і прибережно-водних рослин (більше 70% видів) (Odintsova, Honcharenko, 2020). Це пояснюється перевагою однонасініних діаспор, які, на відміну від голої насінини, мають додатковий захист і пристосування, які сприяють їхньому рознесенню як водою, так і вітром. Проте, для багатьох водних і прибережно-водних рослин характерний перехід до анемофілії, гідрофілії або до самозапилення, тобто явищ, які характеризуються низькими значеннями числа насінних зачатків у зав'язі (Leins, Erbar, 2010). Отже, еволюційна зміна типу плоду може бути пов'язана із пристосуванням до водного середовища як прямо, так і опосередковано. Це зумовлює необхідність враховувати антекологічні та біоморфологічні дані в еволюційно-карпологічних дослідженнях.

## Висновки

У нашій роботі ми обґрунтовуємо новий погляд на морфогенез плоду, який передбачає охоплення як пре-, так і пост-антетичного періодів його розвитку. Морфогенез плоду в індивідуальному аспекті ми пропонуємо позначати як "онторморфогенез", а в еволюційному аспекті – як "філоморфогенез" плоду. Наша концепція онтоморфогенезу плоду передбачає чотири компоненти, які неможливо звести один до одного, а саме: (1) зміни морфологічної структури гінецею, (2) опадання позаматочкових частин квітки і стовпчика, (3) гістогенез оплодня та інших частин плоду, (4) способи вивільнення насінин. У багатьох етапах онтоморфогенезу плоду зазначено участь процесів програмованої смерті клітин (опадання оцвітини, лігніфікація оплодня, дезінтеграція плоду та ін.). Уявлення про еволюцію плодів повинні спиратися на дані про закономірності вищезазначених чотирьох компонентів онтоморфогенезу плоду. Обґрунтовано залежність еволюції плоду від чинників, які діють у пре- і пост-антетичному періоді, й зумовлюють велику складність еволюційно-карпологічних досліджень.

## ORCID

А.В. Одінцева:  <https://orcid.org/0000-0001-7645-3311>

## Список посилань

- Almeida O.J.G., de Souza L.A., Paoli A.A.S., Davis A.R., Cota-Sanchez J.H. 2018. Pericarp development in fruit of epiphytic cacti: implications for fruit classification and macro-morphology in the *Cactaceae*. *Botany (Ottawa)*, 96(9): 621–635. <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0074>
- Andreychuk R., Odintsova A. 2021. Morpho-anatomy of the gynoeceum and fruit in three ornamental members of *Campanuloideae* (*Campanulaceae*). *Acta Agrobotanica*, 74(4): Article 7415. <https://doi.org/10.5586/aa.7415>
- Andreychuk R.R., Kolomiychuk V.P., Odintsova A.V. 2020. Morpho-anatomical structure and development of fruit in *Asyneuma canescens* (*Campanulaceae*). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 11(4): 513–519. <https://doi.org/10.15421/022078>
- Arab R., Majd A., Tajadod G., Rezanejad F., Mirzaei M. 2019. The morphological and anatomical studies of inflorescence, flower, embryo and fruit development in *Maclura pomifera* (*Moraceae*). *Cogent Biology*, 5: 1663698. <https://doi.org/10.1080/23312025.2019.1663698>
- Areces-Berazain F., Ackerman J. D. 2017. Diversification and fruit evolution in eumalvoids (*Malvaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 184: 401–417. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box035>
- Arnaud N., Girin T., Sorefan K., Fuentes S., Wood T. A., Lawrenson T., Sablowski R., Østergaard L. 2010. Gibberellins control fruit patterning in *Arabidopsis thaliana*. *Genes & Development*, 24: 2127–2132. <https://doi.org/10.1101/gad.593410>
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.I.A. 1986. *Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Plod*. Leningrad: Nauka, 392 pp. [Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. 1986. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод*. Ленинград: Наука, 392 с.]
- Bacci L.F., Michelangeli F.A., Goldenberg R. 2019. Revisiting the classification of *Melastomataceae*: implications for habit and fruit evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 190: 1–24. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz006>
- Barna M.M. 2013. *Botany. Terms. Concepts. Personalities*. 2<sup>nd</sup> ed. Ternopil: Terno-Graf, 360 pp. [Барна М.М. 2013. *Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії*. Навч. посібник. 2-е вид. Тернопіль: Терно-Граф, 360 с.]
- Beaulieu J.M., Donoghue M.J. 2013. Fruit evolution and diversification in campanulid angiosperms. *Evolution*, 67(11): 3132–3144. <https://doi.org/10.1111/evo.12180>
- Biologicheskij entsiklopedicheskij slovar*. 1989. Ed. M.S. Gilyarov. 2<sup>nd</sup> ed. Moscow: Sovetskaya entsiklopediya, 863 pp. [Биологический энциклопедический словарь. 1989. Ред. М.С. Гиляров. 2-е изд. Москва: Советская энциклопедия, 863 с.]

- Bobrov A.V., Romanov M.S. 2019. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. *Botany Letters*, 166(3): 366–399. <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1663448>
- Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S. 2009. *Morphogenesis of fruits of Magnoliophyta*. Moscow: Librokom, 400 pp. [Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. *Морфогенез плодов Magnoliophyta*. Москва: Либроком, 400 с.].
- Bobrov A.V., Romanov M.S., Melikian A.P. 2012. *Byulleten Glavnogo Botanicheskogo Sada*, 198(2): 46–60. [Бобров А.В., Романов М.С., Меликян А.П. 2012. Морфогенетические типы плодов и их взаимосвязи. *Бюллетень Главного ботанического сада*, 198(2): 46–60].
- Casoti R., Manfron M.P., Oliveira J.M.S. 2016. Ovary and fruit morphology and anatomy of *Amphilophium crucigerum*. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 26(1): 15–22. <https://doi.org/10.1016/j.bjp.2015.08.006>
- Clausing G., Meyer K., Renner S.S. 2000. Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within *Melastomataceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 133: 303–326. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb01548.x>
- Cruden R.W. 1977. Pollen-Ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31(1): 32–46. <https://doi.org/10.2307/2407542>
- Dardick C., Callahan A. M. 2014. Evolution of the fruit endocarp: molecular mechanisms underlying adaptations in seed protection and dispersal strategies. *Frontiers in Plant Science*, 5, Article 284: 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00284>
- Delaux P.-M., Hetherington A.J., Coudert Y., Delwiche C., Dunand C., Gould S., Kenrick P., Li F.-W., Philippe H., Rensing S.A., Rich M., Strullu-Derrien C., de Vries J. 2019. Reconstructing trait evolution in plant evo-devo studies. *Current Biology*, 29(21): R1110–R1118. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.09.044>
- Deniz İ., Yildiz K., Cirpici A. 2018. Taxonomical study of seeds and fruit micromorphology of the *Geranium* (*Geraniaceae*) species in the Thrace region of Turkey (Europe). *Phytologia Balcanica*, 24(1): 35–43.
- Doweld A.B. 1998. Carpology, seed anatomy and taxonomic relationships of *Tetracentron* (*Tetracentraceae*) and *Trochodendron* (*Trochodendraceae*). *Annals of Botany*, 82: 413–443.
- Eames A.J. 1961. *Morphology of the angiosperms*. New-York; Toronto: McGraw-Hill, 498 pp.
- Ebeed H., El-helely A.A. 2021. Programmed Cell Death in Plants: insights into developmental and stress-induced cell death. *Current Protein & Peptide Science*, 22(12): 873–889. <http://dx.doi.org/10.2174/1389203722666211109102209>
- Eldridge T., Łangowski Ł., Stacey N., Jantzen F., Moubayidin L., Sicard A., Southam P., Kennaway R., Lenhard M., Coen E. S., Østergaard L. 2016. Fruit shape diversity in the *Brassicaceae* is generated by varying patterns of anisotropy. *Development*, 143: 3394–3406. <https://doi.org/10.1242/dev.135327>
- Endress P.K. 2003. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era. *The Botanical Review*, 68(4): 545–570.
- Endress P.K. 2011. Changing views of flower evolution and new questions. In: *Flowers on the Tree of Life*. Eds. L. Wanntorp, L.P. Ronse De Craene. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 120–141. <https://doi.org/10.5167/uzh-5759>
- Erbar C. 2007. Current opinions in flower development and the evo-devo approach in plant phylogeny. *Plant Systematics and Evolution*, 269(1/2): 107–132. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0579-1>
- Erbar C., Langlotz M. 2005. Pollen to ovule ratios: standard or variation – a compilation. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 126(1): 71–132. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2005/0126-0071>
- Erbar C., Leins P. 1996. Distribution of the character states "early sympetaly" and "late sympetaly" within the "Sympetalae Tetracycliae" and presumably allied groups. *Botanica Acta: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Journal of the German Botanical Society*, 109(5): 427–440. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1996.tb00593.x>
- Fagundes N.F., de Mariath A.J.E. 2010. Morphoanatomy and ontogeny of fruit in *Bromeliaceae* species. *Acta Botanica Brasílica*, 24(3): 765–779. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300020>
- Fan K.-Y., Bain A., Tzeng H.-Y., Chiang Y.-P., Chou L.-S., Kuo-Huang L.-L. 2019. Comparative anatomy of the fig wall (*Ficus*, *Moraceae*). *Botany*, 97: 417–426. <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0192>
- Ferrándiz C. 2002. Regulation of fruit dehiscence in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 53(377): 2031–2038. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf082>
- Ferrándiz C., Fourquin C. 2014. Role of the FUL–SHP network in the evolution of fruit morphology and function. *Journal of Experimental Botany*, 65(16): 4505–4513. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert479>
- Ferrándiz C., Pelaz S., Yanofsky M.F. 1999. Control of carpel and fruit development in *Arabidopsis*. *Annual Review of Biochemistry*, 68: 321–354. <https://doi.org/10.1146/annurev.biochem.68.1.321>
- Fishchuk O., Odintsova A. 2021. Flower and fruit micromorphology and anatomy in *Hippeastrum vittatum* (L'Hér.) Herb. (*Amaryllidaceae*). *Wulfenia*, 28: 129–140.
- Fleming T.H. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. In: *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Eds. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, W.W. Benson. New York: Wiley, pp. 119–144.
- Forlani S., Mizzotti Ch., Masiero S. 2021. The NAC side of the fruit: tuning of fruit development and maturation. *BMC Plant Biology*, 21(238): 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03029-y>
- Gagliardi K.B., Souza L.A., Albiero A.L.M. 2014. Comparative fruit development in some *Euphorbiaceae* and *Phyllanthaceae*. *Plant Systematics and Evolution*, 300: 775–782. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0918-3>

- Gao H., Li J., Wang L., Zhang J., He C. 2020. Transcriptomic variation of the flower–fruit transition in *Physalis* and *Solanum*. *Planta*, 252: 1–28. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03434-x>
- Graham S.A., Graham A. 2014. Ovary, fruit, and seed morphology of the *Lythraceae*. *International Journal of Plant Sciences*, 175(2): 202–240.
- Guzicka M., Zieliński J., Tomaszewski D., Gawlak M. 2012. Anatomical study on the developing pericarp of selected *Rosa* species (*Rosaceae*). *Dendrobiology*, 68: 77–87.
- Hautegeim T.V., Waters A.J., Goodrich J., Nowack M.K. 2015. Only in dying, life: Programmed cell death during plant development. *Trends in Plant Science*, 20(2): 102–113. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.10.003>
- Havel L., Durzan D. 1996. Apoptosis in plants. *Botanica Acta*, 109: 268–277.
- Herrera F., Mitchell J.D., Pel S.K., Collinson M.E., Daly D.C., Manchester S.R. 2018. Fruit morphology and anatomy of the spondioid *Anacardiaceae*. *The Botanical Review*, 84(4): 315–393. <https://doi.org/10.1007/s12229-018-9201-1>
- Herrera-Ubaldo H., de Folter S. 2022. Gynoecium and fruit development in *Arabidopsis*. *Development*, 149(5): dev200120. <https://doi.org/10.1242/dev.200120>
- Horbens M., Gao J., Neinhuis C. 2014. Cell differentiation and tissue formation in the unique fruits of devil's claws (*Martyniaceae*). *American Journal of Botany*, 101(6): 914–924. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400006>
- Ickert-Bond S.M., Gerrath J., Wen J. 2014. Gynoecial structure of *Vitales* and implications for the evolution of placentation in the Rosids. *International Journal of Plant Sciences*, 175(9): 998–1032. <https://doi.org/10.1086/678086>
- Kaden N.N. 1947. *Vestnik Moskovskogo universiteta*, 12: 31–42. [Каден Н.Н. 1947. Генетическая классификация плодов. *Вестник Московского университета*, 12: 31–42].
- Kaden N.N. 1961. *Botanicheskii Zhurnal*, 46(4): 498–504. [Каден Н.Н. 1961. О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов. *Ботанический журнал*, 46(4): 496–504].
- Kaden N.N. 1962. *Botanicheskii Zhurnal*, 47(4): 495–504. [Каден Н.Н. 1962. Типы продольного вскрытия плодов. *Ботанический журнал*, 47(4): 495–504].
- Kaden N.N. 1964a. *Botanicheskii Zhurnal*, 49(7): 966–973. [Каден Н.Н. 1964а. К вопросу о дробных плодах. *Ботанический журнал*, 49(7): 966–973].
- Kaden N.N. 1964b. *Botanicheskii Zhurnal*, 49(12): 1776–1779. [Каден Н.Н. 1964б. Еще о способах вскрытия плодов. *Ботанический журнал*, 49(12): 1776–1779].
- Kaden N.N. 1968. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 73(2): 127–135. [Каден Н.Н. 1968. Эволюция плодов розоцветных. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*, 73(2): 127–135].
- Kordyum E.L. 2010. *Ukrainian Botanical Journal*, 67(6): 789–801. [Кордюм Є.Л. Оцінка таксономічного та філогенетичного значення мікроморфологічних ознак покритонасінних рослин на прикладі даних порівняльно-ембріологічного методу. *Український ботанічний журнал*, 67(6): 789–801].
- Kordyum E.L., Kravets H. A. 2021. Evolutionary patterns of the internal structures of generative organs in angiosperm plants. In: *Plant Reproductive Ecology – Recent Advances*. Eds. A. Rustagi, B. Chaudhry. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.100593>
- Kravtsova T.I. 2009. *Comparative carpology of the family Urticaceae Juss.* Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 400 pp. [Кравцов т.И. *Сравнительная карпология семейства Urticaceae Juss.* Москва: КМК, 400 с.].
- Kuriyama H., Fukuda H. 2003. Developmental programmed cell death in plants. *Current opinion in plant biology*, 5(6): 568–573. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00305-9](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00305-9)
- Laczkó-Zöld E., Komlósi A., Varga E., Papp N. 2019. Comparative histological evaluation of the fruit of *Ribes nigrum* and *Ribes rubrum*. *Acta Biologica Marisicensis*, 2(2): 5–14. <https://doi.org/10.2478/abmj-2019-0006>
- Lagamarsino L.P., Antonelli A., Muchhala N., Timmermann A., Mathews S., Davis C. C. 2014. Phylogeny, classification, and fruit evolution of the species-rich Neotropical bellflowers (*Campanulaceae: Lobelioideae*). *American Journal of Botany*, 101(12): 2097–2112. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400339>
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 97: 403–436. <https://doi.org/10.1007/BF01763317>
- Leins P. 1964. Das zentripetale und zentrifugale Androeceum. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 77: 22–26.
- Leins P. 1975. Die Beziehungen zwischen multistaminalen und einfachen Androceen. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 96: 231–237.
- Leins P., Erbar C. 2010. *Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Stuttgart: Schweizerbart, 439 pp.
- Levina R.E. 1951. *Botanicheskii Zhurnal*, 46(4): 488–495. [Левина Р.Е. 1951. О классификации и номенклатуре плодов. *Ботанический журнал*, 46(4): 488–495].
- Levina R.E. 1974. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 79(1): 89–99. [Левина Р.Е. 1974. О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*, 79(1): 89–99].
- Levina R.E. 1987. *Morphology and ecology of fruit*. Leningrad: Nauka, 160 pp. [Левина Р.Е. 1987. *Морфология и экология плодов*. Ленинград: Наука, 160 с.].
- Locato V., De Gara L. 2018. Programmed cell death in plants: an overview. *Methods in Molecular Biology*, 1743: 1–8. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7668-3\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7668-3_1)
- Luna M.L., Giudice G.E., Grossi M.A., Gutiérrez D.G. 2017. Development and morphology of the fruit and seed of the hemiparasite genus *Jodina* (*Cervantesiaceae*). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 74(1): e051. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2444>

- Marcussen Th., Meseguer A.S. 2017. Species-level phylogeny, fruit evolution and diversification history of *Geranium* (*Geraniaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 110: 134–149. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.03.012>
- Motley T.J., Wurdack K.J., Delprete P.G. 2005. Molecular systematics of the *Catesbaeeae-Chiococceae* complex (*Rubiaceae*): flower and fruit evolution and biogeographic implications. *American Journal of Botany*, 92(2): 316–329. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.2.316>
- Muehlhausen A., Lenser T., Mummenhoff K., Theissen G. 2013. Evidence that an evolutionary transition from dehiscent to indehiscent fruits in *Lepidium* (*Brassicaceae*) was caused by a change in the control of valve margin identity genes. *Plant Journal*, 73(5): 824–835. <https://doi.org/10.1111/tpj.12079>
- Mysyura V.P., Zakorko N.H. 2014. In: *Natural science*. Issue 11. Sumy: Sumy State Pedagogical University named after A.S. Makarenko, pp. 58–62. [Мисюра В.П., Загорко Н.Г. 2014. Особливості анатомо-морфологічної будови сухих плодів деяких дводольних рослин в онтогенезі. В зб.: *Природничі науки*. Вип. 11. Суми: Сумський державний педагогічний університет. 58–62]. Available at: <http://repository.sspu.sumy.ua/handle/123456789/3333> (Accessed 2 April 2022).
- Novikov A., Barabasz-Krasny B. 2015. *Modern plant systematics: General topics: hand-book*. Lviv: Liga-Pres, 686 pp. [Новіков А., Барабаш-Красні Б. 2015. *Сучасна систематика рослин. Загальні питання: навчальний посібник*. Львів: Ліґа-Прес, 686 с.]. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.1.4745.6164>
- Nuraliev M.S., Sokoloff D.D. 2014. *Botanicheskii Zhurnal*, 99(2): 129–158. [Нуралієв М.С., Соколов Д.Д. 2014. Васкулярная анатомия цветка как источник информации об эволюции покрытосеменных растений: история изучения и современные представления. *Ботанический журнал*, 99(2): 129–158].
- Odintsova A.V. 2012. *Modern Phytomorphology*, 1: 71–75. [Одінцова А.В. 2012. До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв. *Modern Phytomorphology*, 1: 71–75].
- Odintsova A.V. 2016. *Studia Biologica*, 10(3–4): 129–140. [Одінцова А.В. 2016. Локуліцидне розкривання верхніх і нижніх коробчастих плодів у порядку Myrtales. *Studia Biologica*. 10(3–4): 129–140]. <https://doi.org/10.30970/sbi.1003.504>
- Odintsova A., Honcharenko V. 2020. In: *Status and biodiversity of ecosystems of Shatskyi National Nature Park and other protected areas: proceedings of the International scientific conference* (Lviv, 10–13 September 2020). Lviv: SPOLOM, pp. 71–74. [Одінцова А., Гончаренко В. 2020. Карпологічні особливості рослин водних і прибережно-водних угруповань Шацького НПП. У зб.: *Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій: матеріали міжнародної наукової конференції* (Львів, 10–13 вересня 2020 р.). Львів: СПОЛОМ, с. 71–74].
- Odintsova A., Klimovych N. 2017. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(6): 582–593. [Одінцова А.В., Клімович Н.Б. Анатомо-морфологічна будова плоду *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* (*Onagraceae*). *Український ботанічний журнал*, 74(6): 582–593]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.582>
- Oyama S.O., Souza L.A. 2011. Morphology and anatomy of the developing fruit of *Maclura tinctoria*, *Moraceae*. *Revista Brasileira de Botanica*, 34(2): 187–195.
- Oyama S.O., Souza L.A., Muneratto J.C., Albiero A.L.M. 2010. Morphological and anatomical features of the flowers and fruits during the development of *Chamissoa altissima* (Jacq.) Kunth (*Amaranthaceae*). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 53(6): 1425–1432. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132010000600019>
- Pabón-Mora N., Litt A. 2011. Comparative anatomical and developmental analysis of dry fleshy fruits of *Solanaceae*. *American Journal of Botany*, 98(9): 1415–1436. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100097>
- Paschoalini G.O., Pirani J.R., Demarco D., El Ottra J.H.L. 2022. Revisiting pericarp structure, dehiscence and seed dispersal in *Galipeae* (*Zanthoxyloideae*, *Rutaceae*). *Brazilian Journal of Botany*, 45(1): 415–429. <https://doi.org/10.1007/s40415-021-00779-9>
- Payer J.-B. 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur. Texte et Atlas*. Paris: Victor Masson, viii + 749 pp. [https://archive.org/details/bub\\_gb\\_0bAMVvUSFkC](https://archive.org/details/bub_gb_0bAMVvUSFkC)
- Polli A., Souza L.A., Almeida O.J.G. 2016. Structural development of the fruits and seeds in three mistletoe species of *Phoradendron* (*Visceae: Santalaceae*). *Rodriguesia*, 67(3): 649–659. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667309>
- Robles P., Pelaz S. 2005. Flower and fruit development in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Developmental Biology*, 49: 633–643. <https://doi.org/10.1387/ijdb.052020pr>
- Rogers H. J. 2006. Programmed cell death in floral organs: how and why do flowers die? *Annals of Botany*, 97(3): 309–315. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj051>
- Romanov M.S., Bobrov A.V., Romanova E.S., Zdravchev N.S., Sorokin A.N. 2021. Fruit development, structure and histology in *Nelumbo* (*Nelumbonaceae: Proteales*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, boab067. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab067>
- Romanov M.S., Endress P.K., Bobrov A.V., Yurmanov A.A., Romanova E. 2018. Fruit structure of *Calycanthaceae* (*Laurales*): histology and development. *International Journal of Plant Sciences*, 179(8): 616–634. <https://doi.org/10.1086/699281>
- Rosa-Osman S.M., Rodrigues R., Mendonça M.S., Souza L.A., Piedade M.T.F. 2011. Morphology of flower, fruit and seedling of *Victoria amazonica* (Poepp.) J.C.Sowerby (*Nymphaeaceae*). *Acta Amazonica*, 41(1): 21–28. <http://dx.doi.org/10.1590/S0044-59672011000100003>
- Roth I. 1977. Fruits of Angiosperms. In: *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Vol. 10, part 1. Eds. W. Zimmermann, S. Carlquist, P. Ozenda, H.D. Wulff. Berlin: Borntraeger, XVI+675 pp.

- Rutishauser R. 2020. EvoDevo: Past and future of continuum and process plant morphology. *Philosophies*, 5: 41. <https://doi.org/10.3390/philosophies5040041>
- Rutishauser R., Grob V., Pfeifer E. 2008. Plants are used to having identity crises. In: *Evolving pathways: key themes in evolutionary developmental biology*. Eds. A. Minelli, G. Fusco. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 194–213. <https://doi.org/10.5167/uzh-11243>
- Santos-Silva F., Mastroberti A.A., Mariath J.E.A. 2015. Capsule structure in three species of *Dyckia* (Bromeliaceae): ontogenetic and taxonomic issues. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 142(3): 249–257. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00002.1>
- Shamrov I.I. 2020. Structure and development of the coenocarpous gynoecium in angiosperms. *Wulfenia*, 27: 145–182.
- Sinnott E.W. 1960. *Plant morphogenesis*. New-York; Toronto; London: McGraw Hill, 550 pp.
- Sinnott-Armstrong M.A., Lee Ch., Clement W.L., Donoghue M.J. 2020. Fruit syndromes in *Viburnum*: correlated evolution of color, nutritional content, and morphology in bird-dispersed fleshy fruits. *BMC Evolutionary Biology*, 20(7): 1–19. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1546-5>
- Skrypets K., Odintsova A. 2020. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 210–224. [Скрипец Х. І. Одінцова А.В Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae). *Український ботанічний журнал*, 77(3): 210–224]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.210>
- Sokoloff D.D., Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Remizowa M.V. 2017. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16. Biologiya*, 72(3): 115–127. [Соколов Д.Д., Нураліев М.С., Оскольський А.А., Ремізова М.В. 2017. Еволюція гинецея покритосемених рослин: мономерія, псевдомономерія і миксомерія. *Вестник Московського університету. Серія 16. Біологія*, 72(3): 115–127].
- Sousa-Baena M.S., Menezes N.L. 2019. Comparative developmental anatomy of ovary and fruit in Brazilian *Velloziaceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 191(2): 236–260. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz040>
- Souza L.A. 2021. Structural diversity of fruits: conceptual reflexions and taxonomic implications. *Brazilian Journal of Development, Curitiba*, 7(7): 69342–69354. <https://doi.org/10.34117/bjdv7n7-218>
- Takhtajan A.L. 1948. *Morfologicheskaya evolyutsiya pokrytosemennyykh*. Moscow: Izd-vo MOIP, 301 pp. [Тахтаджян А.Л. 1948. *Морфологическая эволюция покрытосеменных*. Москва: Изд-во МОИП, 301 с.]
- Takhtajan A. 1950. Teoriya filembriogeneza A.N. Severtsova i evolyutsionnaya morfologiya rasteniy. In: *Problemy botaniki*. Issue 1. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, pp. 222–231. [Тахтаджян А.Л. 1950. Теория филэмбриогенеза А.Н. Северцова и эволюционная морфология растений. В кн.: *Проблемы ботаники*. Вып. 1. Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 222–231].
- Takhtajan A.L. 1964. *Osnovy evolyutsionnoy morfologii pokrytosemennyykh*. Moscow; Leningrad: Nauka, 236 pp. [Тахтаджян А.Л. 1964. *Основы эволюционной морфологии покрытосеменных*. Москва, Ленинград: Наука, 236 с.]
- Takhtajan A.L. 1966. *Sistema i filogeniya tsvetkovykh rasteniy*. Moscow; Leningrad: Nauka, 611 pp. [Тахтаджян А.Л. 1966. *Система и филогения цветковых растений*. Москва; Ленинград: Наука, 611 с.]
- Takhtajan A. 2009. *Flowering Plants*. Springer Science+Business Media. 2<sup>nd</sup> ed., 870 pp. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>
- Thadeo M., Hampilos K.E., Stevenson D.W. 2015. Anatomy of fleshy fruits in the Monocots. *American Journal of Botany*, 102(11): 1–23. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500204>
- The Tomato Genome Consortium. 2012. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature*, 485: 635–641. <https://doi.org/10.1038/nature11119>
- Tieghem van M.Ph. 1875. *Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur*. In: *Mémoires Présentés par Divers Savants à l'Académie des Sciences. Série. 2*. Vol. 21. Paris: Inst. Impérial France, 261 pp.
- Vasile M.-A., Luebert F. Jeiter J., Weigend M. 2021. Fruit evolution in *Hydrophyllaceae*. *American Journal of Botany*, 108(6): 1–21. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1691>
- Wefferling K.M., Hoot S.B., Neves S.S. 2013. Phylogeny and fruit evolution in *Menispermaceae*. *American Journal of Botany*, 100(5): 883–905. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200556>
- Whitney K.D. 2009. Comparative evolution of flower and fruit morphology. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 2941–2947. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0483>
- Xiang Y., Huang Ch.-H., Hu Y., Wen J., Li Sh., Yi T., Chen H., Xiang J., Ma H. 2017. Evolution of *Rosaceae* fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. *Molecular Biology and Evolution*, 34(2): 262–281. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw242>
- Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. 2005. *Biomorfologiya rasteniy: illyustrirovannyi slovar*. 2<sup>nd</sup> ed. Moscow: MGU, 256 pp. [Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. 2005. *Биоморфология растений: иллюстрированный словарь*; учеб. пособие. 2-е изд. Москва: МГУ, 256 с.]

Рекомендує до друку Г.В. Бойко

Одінцова А.В. 2022. **Морфогенез плоду як предмет карпологічних досліджень.** *Український ботанічний журнал*, 79(3): 169–183. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.169>

Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Грушевського 4, Львів 79005, Україна:  
А.В. Одінцова

**Реферат.** У статті наведено огляд концепції морфогенезу плоду, яка розглядається як реалізація evo-devo-підходу у карпології. Обґрунтовано новий погляд на морфогенез плоду, який охоплює пре-антетичний та пост-антетичний періоди його розвитку, тобто розвиток гінецею квітки і власне плоду. Запропоновано розрізняти онтогенетичний (індивідуальний) та еволюційний (історичний) аспекти морфогенезу плоду; перший можна вивчати безпосередньо, спостерігаючи за розвитком квітки і плоду, а останній можна розглядати тільки як робочу гіпотезу або теоретичну модель еволюції плоду в результаті певних допустимих змін індивідуального морфогенезу плоду. У роботі позначасмо ці аспекти "онторморфогенез" та "філоморфогенез" плоду відповідно. Запропонована концепція онторморфогенезу плоду передбачає чотири компоненти, які неможливо звести один до одного: зміна морфологічної структури гінецею, опадання позаматочкових частин квітки і стовпчика, гістогенез оплодня та інших частин плоду та термінальні етапи морфогенезу плоду (розкривання, розпадання або опадання плоду). Розглядається стан вивчення цих компонентів морфогенезу плоду в індивідуальному та еволюційному контексті. При з'ясуванні шляхів еволюції плоду визначена необхідність брати до уваги чинники, які діють як в пост-, так і в пре-антетичному періоді онторморфогенезу плоду.

**Ключові слова:** гінецей, гістогенез, квітка, оплодень, розкривання плоду



## Effect of low-temperature stress on the growth of plants of *Secale cereale* (*Poaceae*) and endogenous cytokinin content in roots and shoots

Nina VEDENICHEVA\* , Mykola SHCHERBATYUK , Iryna KOSAKIVSKA 

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

**Abstract.** Phytohormones play a key role in the regulation of plant acclimation to low temperature. To elucidate the role of cytokinins in rye plant response to chilling, we studied the dynamics of these hormones in shoots and roots under short-term and prolonged cold stress. The 7-day-old plants were exposed to cold stress (2 °C) for 2 h (alarm phase of response) or for 6 h for two days (acclimation phase of response). Endogenous content of cytokinins was analyzed by HPLC-MS method. Low temperature had a differential effect on the content of individual cytokinins and their localization in rye plants. During the short-term stress, a decrease in the content of active cytokinins (*trans*-zeatin and *trans*-zeatin riboside) in the roots and an increase in the shoots were shown. Prolonged low-temperature stress declined the amount of cytokinins except *trans*-zeatin riboside, which was detected in both roots and shoots. Significant rise in *trans*-zeatin riboside content in roots and shoots in this period evidenced an important role of this cytokinin during cold acclimation of rye plants.

**Keywords:** adaptation, cytokinins, growth, low temperature, *Secale cereale*, stress

**Article history.** Submitted 28 March 2022. Revised 6 June 2022. Published 29 June 2022

**Citation.** Vedenicheva N., Shcherbatyuk M., Kosakivska I. 2022. Effect of low-temperature stress on the growth of plants of *Secale cereale* (*Poaceae*) and endogenous cytokinin content in roots and shoots. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(3): 184–192. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.184>

\*Corresponding author (e-mail: [vedenicheva@ukr.net](mailto:vedenicheva@ukr.net))

### Introduction

Plants are highly vulnerable to fluctuations in ambient temperature. One of the signs of global climate change on the planet is general warming accompanied by a short-term cold snaps, which negatively affect the growth and productivity of crops and cause significant losses of agricultural yield (Kolupaev et al., 2018). Low-temperature stress induces both plant growth retardation and a wide range of damages at the biochemical and ultrastructural levels, including inhibition of photosynthesis and alteration of membrane integrity (Ritonga, Chen, 2020). Plants differ in their sensitivity to low temperature. Some crops, such as winter cereals, are cold tolerant; they even need a prolonged exposure to chilling (vernalization) for their transition to the reproductive period (Deng et al., 2015). Nevertheless, cold stress is very dangerous at the early stages of

seedling development through the cascade of negative changes, such as decrease in membranes fluidity and ion leakage, disruption of photosynthetic activity and respiration rate, reduction in enzymatic activity, disrupted water relations, nutrient uptake, carbohydrate metabolism, translocation of assimilates, oxidative stress, etc. (Hassan et al., 2021). Phytohormones play a key role in regulation of plant response to low temperature and further acclimation (Eremina et al., 2016; Zhao et al., 2021). In particular, one of the major groups of phytohormones are cytokinins, which are involved in the control of all vital processes, including adaptation to abiotic stresses (Cortleven et al., 2019). The primary cold sensor in plant cell is thought to be the membrane, since the altered composition and ratio of lipids to proteins trigger the autophosphorylation of the membrane histidine kinases (Shi et al., 2015), some

© 2022 N. Vedenicheva, M. Shcherbatyuk, I. Kosakivska. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited



of which are known to be cytokinin receptors (Romanov et al., 2018). *Arabidopsis* Heynh. (*Brassicaceae*) mutants with repressed genes encoding the cytokinin receptors *ahk2*, *ahk3*, *ahk4* demonstrate enhanced freezing resistance. Cold stress did not influence the expression of these genes, but induces the activity of genes encoding *Arabidopsis* response regulators (*ARRs*), which are part of the two-component system of the cytokinin signaling pathway (Jeon et al., 2010; Jeon, Kim, 2013). Effect of cold stress on cytokinin signaling has been reported in cereals as well. Thus, cytokinin biosynthesis and signaling is inhibited in rice under chilling (Maruyama et al., 2014). Moreover, this study showed the difference between regulatory mechanisms of rice and *Arabidopsis* responses to low temperature. Cold stress provokes rapid down-regulation of active cytokinins in leaves of winter wheat, but the level of these hormones increases after 21 d of acclimation (Vanková et al., 2014). Rapid decline in bioactive cytokinin content in the leaves of winter wheat has been established in the alarm phase of cold stress (1 d), whereas in spring wheat, this response is weaker and slower (Kosová et al., 2012). Comparison of wheat genotypes with different frost resistance shows that the decrease in the level of active cytokinins in the leaves and roots after cold stress is observed only in frost-resistant plants. However, the expression of the *ARR6* gene, which encodes a negative regulator of the cytokinin response, increases in the leaves and roots of both varieties under chilling stress (Kalapos et al., 2017). Cytokinin levels could be reduced at low temperatures due to conjugation, as it has been demonstrated in maize (Li et al., 2000). Nevertheless, the involvement of active cytokinin (zeatin) in plant response to cold stress could not be identified in experiments with rice (Maruyama et al., 2014) and sweet corn (Xiang et al., 2021). Moreover, in rice, the chilling results in an increase of isopentenyladenine level (Maruyama et al., 2014). Unexpected is the up-regulation of *IPT8* gene, encoding the key cytokinin biosynthetic enzyme isopentenyl transferase, in wheat after cold stress (Kalapos et al., 2017). The above contradictory results indicate the complexity of the regulatory mechanism of plant adaptation to low temperatures and involvement of cytokinins in this process.

Little is known about the phytohormonal control of cold acclimation of cereals, such as rye. Rye plants are more stress-tolerant and less demanding of soil nutrition compared to other crops. Winter rye grows and goes through the tillering stage at low temperatures. The seedlings are able to emerge at 5 °C, but the optimum

temperature for growth is 16–22 °C (White et al., 1990). Even the short treatment with low temperatures is very harmful for development of nonhardened rye seedlings (Kolupaev et al., 2019). Recently, we have shown that hyperthermia has a differential effect on the content of individual cytokinins and their localization in the shoots and roots of rye plants, which depend on stress duration (Vedenicheva et al., 2021). We were not able to find reports of such results on the response of the hormonal system of rye plants to cold stress. At the same time, investigation of 96 rye genotypes reveals that winter survival of plants is associated with the number of leaf initials produced at shoot apical meristem during cold acclimation, which is regulated by phytohormone levels (Bahrani et al., 2021).

Considering the above, in the current study, we investigated the effect of short-term and prolonged cold stress on the growth of *Secale cereale* L. plants, dynamics and localization of cytokinins in shoots and roots at the early stages of plant development.

## Materials and Methods

### Plant material and chilling conditions

Rye seeds (*Secale cereale* ‘Boguslavka’) were sterilized with 80% ethanol, then washed with purified water and soaked in water for 3 h. After imbibition, water-soaked seeds were germinated on wet filter paper in Petri dishes in a climate chamber Vötsch (Balingen, Germany) at a temperature of 16 °C, a photoperiod of 16/8 h, day/night (light intensity 190  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ) and humidity of 60%. Then the seeds were transplanted in plastic pots filled with 1.5 L of sterile river sand and grown under the same conditions. Sowing density was 100 seeds per pot. Watering was carried out daily with 50 mL of Knop solution, which contained in 1 L of purified water  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  1 g,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  0.25 g,  $\text{MgSO}_4$  0.125 g,  $\text{KNO}_3$  0.25 g, and  $\text{FeCl}_3$  traces. When seedlings reached the age of seven days, pots were divided into four divisions. In the first phase of experiment, the first part of pots was placed into a refrigerator at the temperature 2 °C, humidity of 60%, in the darkness for 2 h. The second part of pots remained in climate chamber at a temperature of 16 °C for 2 h in darkness (control). In 2 h, seedlings from the first and second part of pots were rinsed from sand with purified water, the roots were separated from the shoots, samples (10 g) were fixed in liquid nitrogen and stored at –20 °C. In the second phase of experiment, the third part of pots with the seven-day-old seedlings

were placed into refrigerator at a temperature 2 °C, humidity of 60%, in the darkness for 6 h. Then they were returned into the climate chamber for 2 h in the darkness and 16 h in the light. Next day, these pots were placed into a refrigerator at the temperature 2 °C for 6 h in the darkness and after that experiment was completed. Overall, in the second phase of the experiment, the seedlings were stressed twice for 6 h during two days. The fourth part of pots remained in the climate chamber in control conditions all this time (9 d). The samples from the third and fourth parts of pots were taken in the same way as in the first phase of the experiment. All stress manipulations were carried out in the dark time of photoperiod. All experiments were carried out in three biological and five to seven technical replicates.

### Cytokinin analysis

Cytokinins were extracted from homogenized samples with 80% methanol solution. Crude extracts were purified by centrifugation (pH 2.5, 15000 g, 4 °C) for 30 min in the K 24 centrifuge (Janetzky, Germany). Supernatant was adjusted with water to volume 50 ml and fractionated with the same volume of n-butanol at pH 8. The butanolic fraction was evaporated *in vacuo* to dryness. Dry residue was dissolved in 0.1 M HCl and passed through the column of ion-exchange resin Dowex 50Wx8 (Serva, Germany) in H<sup>+</sup> form. After washing with H<sub>2</sub>O, the column was eluted with 0.1 N ammonia. Obtained fraction was dried and further purified by thin layer chromatography on Silicagel 60 F<sub>254</sub> plates (Merck, Darmstadt, Germany), run in isopropanol : ammonia : water (10 : 1 : 1 by volume) solvent. Methods of purification are described in more details by Vedenicheva et al. (2016).

Detection and quantification of cytokinins were performed using the high-performance liquid chromatography–mass spectrometry (HPLC-MS) system (Agilent 1200, Santa Clara, CA, USA). The purified extracts were dissolved in 200 µL of mobile phase and a 5 µL aliquot was injected into Agilent Zorbax Eclipse XDB-C18 column (4.6 × 250 mm, 5 µm). Elution was performed in a stepwise gradient system of solvents methanol: water: acetic acid according to the following scheme: 0 min – CH<sub>3</sub>OH/0.5% solution of CH<sub>3</sub>COOH in deionized water (37/63) → 25 min: CH<sub>3</sub>OH/0.5% solution of CH<sub>3</sub>COOH (70/30) → 35 min: CH<sub>3</sub>OH/0.5% solution of CH<sub>3</sub>COOH (100/0) with a constant flow rate of 0.5 mL/min at a column temperature of 30 °C.

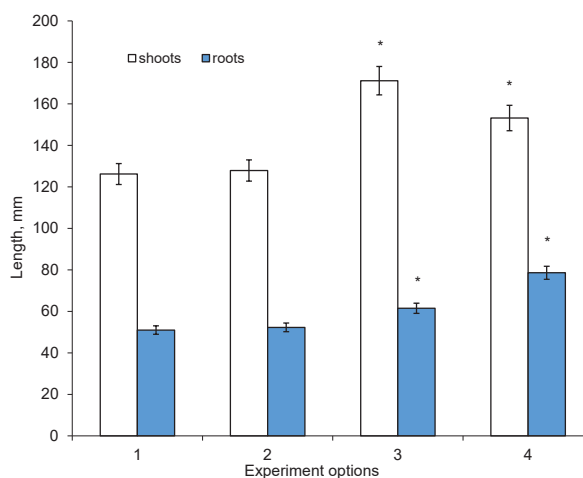


Fig. 1. Changes in morphological parameters of *Secale cereale* plants exposed to cold stress:

1 – control 7-day-old plants; 2 – plants after 2 h of cold stress (2 °C); 3 – control 9-day-old plants; 4 – 9-day-old plants after double exposure to cold stress (2 d for 6 h at 2 °C).

Data are the mean ± SEM. \* p < 0.05 as compared to the control plants

The effluent was passed through an ultraviolet-diode array detector (wave length 269 nm, bandwidth 16 nm, spectrum scanning range 207–400 nm) and the mass spectrometer (Agilent 6120 Quadrupole LC/MS) in a combined regime ‘multi mode’ (electrospray and chemical ionization at atmosphere pressure) of positive ionization. Data were analyzed and processed using the Agilent ChemStation software version B.03.01 online. Standard solutions of *trans*-zeatin, *trans*-zeatin riboside, isopentenyladenine, isopentenyladenosine, and *trans*-zeatin-*O*-glucoside (Sigma-Aldrich, USA) were used as markers during all chromatographic procedures.

### Statistical analysis

The results are expressed as the mean ± SEM of three independent experiments. Experimental data were analysed using program Statistix 10.0 (Analytical Software, Tallahassee, FL, USA). The accepted level of significance was set at P < 0.05.

### Results

The first section of our experiment focused on elucidation of the short-term cold stress influence on the growth and cytokinin levels in young rye plants. No visually

noticeable changes in the morphological parameters were detected in both control and experimental 7-day-old seedlings after 2 h of exposure to 2 °C (Fig. 1). Simultaneously, the differences in cytokinin status in shoots and roots was essential. In shoots, the content of *trans*-zeatin and *trans*-zeatin riboside increased seven-fold and three-fold, respectively, after stress (Fig. 2). The ratio between these phytohormones also changed. The level of isopentenyl-type cytokinins and zeatin-*O*-glucoside decreased but the ratio between them remained the same (Fig. 2). In contrast, under short cold stress *trans*-zeatin and *trans*-zeatin riboside disappeared in roots, while isopentenyladenosine and isopentenyladenine levels declined about three times (Fig. 3). Amount of zeatin-*O*-glucoside was twice reduced (Fig. 3).

The second section of current investigation was to explore the effect of prolonged cold stress on rye plants. In the 48 h experiment, the shoots of control rye plants grew by 34% and roots – by 17%. At the same time, the morphological parameters of experimental plants changed differentially: the shoots grew by 20% and roots – by 50%. Thus, after chilling, the proportion between the plant shoot and root size significantly changed. In the control plants, the ratio between the shoot and root length was 2.8, then after the cold stress – 1.9 (Fig. 1). Hence, low temperature had a negative impact on the shoot growth, but the elongation of the root was stimulated.

In 9-day-old rye plants, the constitutive level of free cytokinins changed in comparison with 7-day-old plants. In particular, significant accumulation of *trans*-zeatin riboside and two-fold decrease in the isopentenyl-type cytokinin level was detected in shoots (Fig. 4). Changes in cytokinin status of roots were similar, but more pronounced. Sharp rise in the *trans*-zeatin riboside content was found, whereas the concentration of isopentenyladenosine, isopenteniladenine and zeatin-*O*-glucoside declined about three times (Fig. 5). As a result of the prolonged cold stress, the level of *trans*-zeatin, isopentenyladenosine and isopenteniladenine in shoots dropped to minimal values, the content of *trans*-zeatin riboside increased by 87%, and the level of zeatin-*O*-glucoside declined by 47% (Fig. 4). Similar alterations in cytokinin homeostasis were detected in roots under low temperature: *trans*-zeatin disappeared and isopentenyladenosine content was close to minimum, *trans*-zeatin riboside amount enhanced about 60%,

zeatin-*O*-glucoside amount reduced twice, but the isopentenyladenine level remained the same (Fig. 5).

Thus, the hormonal response of young rye plants to low temperature depended on the stress duration and part of the plant studied. On the other hand, different changes in separate cytokinin isoforms indicated organ-specificity of cytokinin metabolism under cold stress.

## Discussion

Plant response to short-term stress, which is considered as the alarm phase, includes the activation of signaling systems and changes in the expression of proteins (Kosová et al., 2015). We did not record changes in the growth activity of rye plants during this period, but essential alterations in cytokinin balance were noted after 2 h of low temperature exposure. Rise in the content of *trans*-zeatin and *trans*-zeatin riboside in the shoots, and its synchronous decline in the roots should be emphasized. Zeatin-type cytokinins are known to be among the main regulators of plant growth processes. In shoots, they promote cell division and apical meristem development, whereas in roots, they act as growth inhibitors by stimulating cell differentiation in the root apical meristem (Kieber, Schaller, 2018). Thus, *trans*-zeatin and *trans*-zeatin riboside dynamics in rye seedlings at the alarm phase of cold stress response is obviously directed to the maintaining of intensive growth under short exposure to unfavourable conditions. Similar changes in the active cytokinin content in the leaves and roots have been observed in adult *Arabidopsis* plants during the first 30 min at a temperature of 40 °C, but after 2 h of stress, a reduced cytokinin level was detected (Dobrá et al., 2015). A small decrease in bioactive cytokinins after 2 h of heat shock is found in tobacco leaves (Macková et al., 2013). There are a few reports about phytohormone changes at the alarm phase of plant response to cold stress. Root cooling (6 °C) of 7-day-old wheat seedlings for 15 min has been associated with a sharp decline in the cytokinin level in leaves due to the increased activity of cytokinin oxidase (Veselova et al., 2005). Xiang et al. (2021) did not find changes in zeatin amount in 4-day-old maize seedlings after 15 and 30 h at 10 °C. In the leaves of winter wheat, 24 h cold stress leads to a decrease in *trans*-zeatin, isopentenyladenine and dihydrozeatin concentration, while spring wheat exhibits strong increase in *cis*-zeatin and dihydrozeatin content (Kalapos et al., 2016, 2017). Sharp decline in the active cytokinin pool after 1 d of cold stress

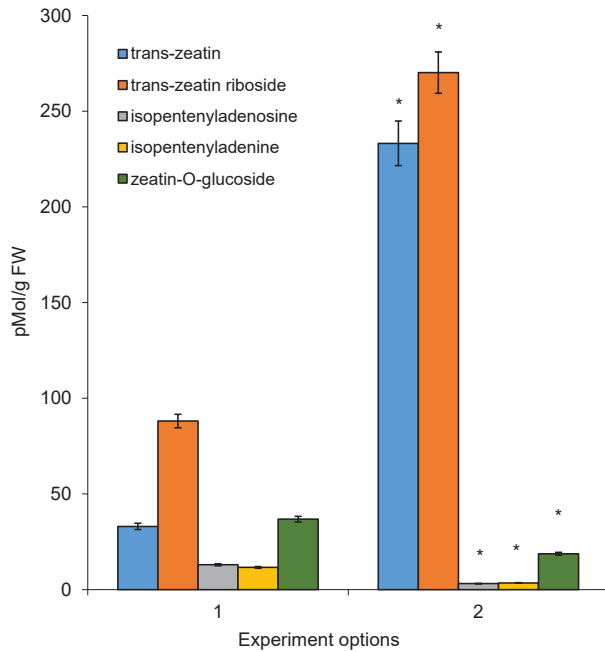


Fig. 2. Cytokinin content in the shoots of 7-day-old *Secale cereale* plants after 2 h of cold stress:

1 – control plants; 2 – plants after 2 h of cold stress (2 °C). Data are the mean ± SEM. \*  $p < 0.05$  as compared to the control plants

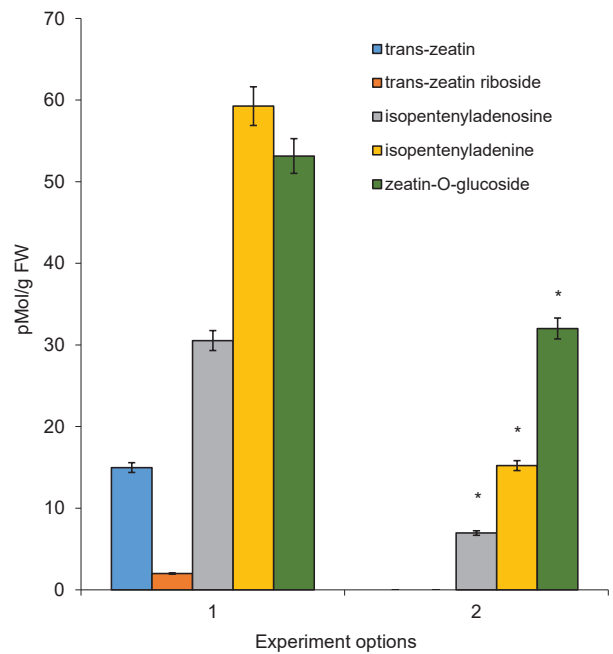


Fig. 3. Cytokinin content in the roots of 7-day-old *Secale cereale* plants after 2 h of cold stress:

1 – control plants; 2 – plants after 2 h of cold stress (2 °C). Data are the mean ± SEM. \*,  $p < 0.05$  as compared to the control plants

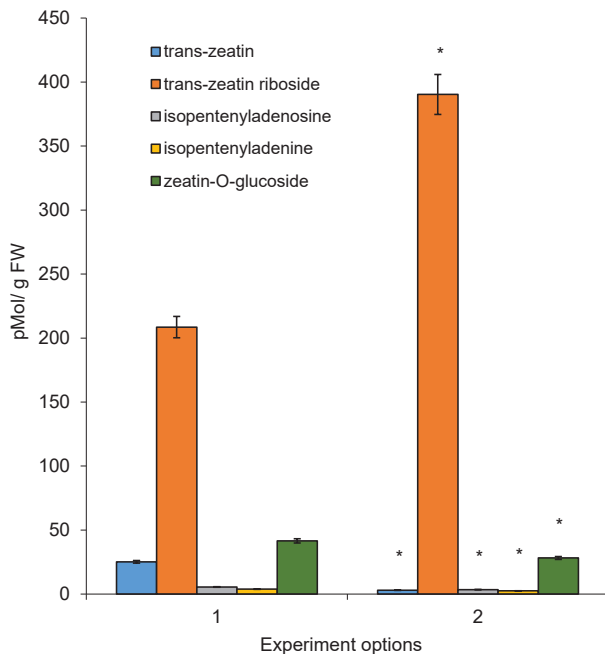


Fig. 4. Cytokinin content in the shoots of 9-day-old *Secale cereale* plants after 2 h of cold stress:

1 – control plants; 2 – plants after double exposure to cold stress (2 d for 6 h at 2 °C). Data are the mean ± SEM. \*  $p < 0.05$  as compared to the control plants

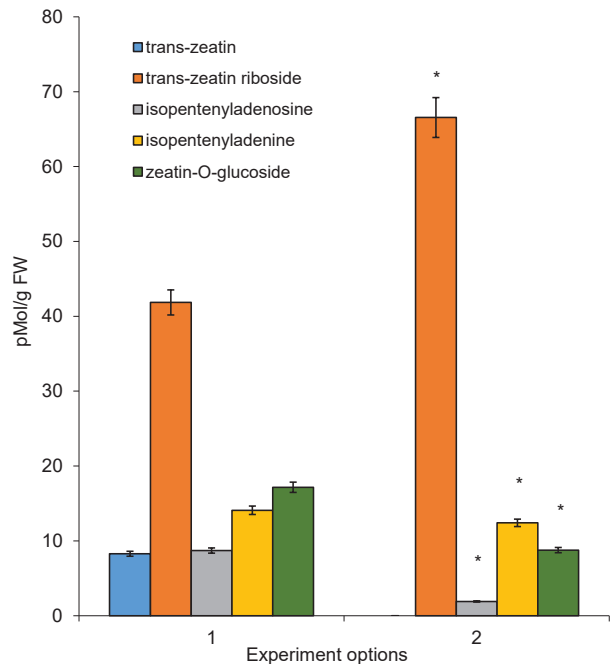


Fig. 5. Cytokinin content in the roots of 9-day-old *Secale cereale* plants after 2 h of cold stress:

1 – control plants; 2 – plants after double exposure to cold stress (2 d for 6 h at 2 °C). Data are the mean ± SEM. \*  $p < 0.05$  as compared to the control plants

(4 °C) has been observed in the leaves of winter wheat, but not in the roots (Vanková et al., 2014). Moreover, significant enhancement in zeatin-*O*-glucoside level was observed in similar experiment (Kosová et al., 2012). Cold stress (4 °C) during 1<sup>st</sup> d results in a decrease of the *trans*-zeatin and isopentenyladenine level in the aerial parts of *Arabidopsis* plants; nevertheless, in the aerial parts of rice, it causes decline in the *trans*-zeatin riboside-5'-phosphate content, while the isopentenyladenine level is significantly higher (Maruyama et al., 2014). These authors also revealed down-regulation of *CYP735A3* and *CYP735A4* genes, encoding cytokinin transhydroxylases, which control active cytokinin biosynthesis. In our experiment, we detected a decrease in the content of isopentenyl-type cytokinins that are the primary products of cytokinin biosynthesis. It can be assumed that cytokinin biosynthesis in rye plants under chilling was suppressed, and an increase in the zeatin-type cytokinin level in the shoots occurred due to zeatin-*O*-glucoside degradation. Cytokinin-*O*-glucosides are usually considered as storage forms that can be easily cleaved by  $\beta$ -glucosidase with the release of free active hormones (Frébort et al., 2011).

Prolonged treatment with low temperature resulted in changed growth of young rye plants. This period of plant stress response (acclimation phase) is accompanied by the synthesis of new proteins, changes in plasma membrane density and plant energy metabolism (Kosová et al., 2015). The alteration in proportion between the length of the shoots and roots in favor of the latter, which we observed at this stage, was probably a result of the hormonal balance established earlier. Cytokinins act as negative regulators of root growth and development (Dello Ioio et al., 2012), therefore, disappearance of active cytokinins (zeatin-type isoforms) under cold shock (2 h) could be the reason for further root elongation in rye plants. We observed a decrease in the cytokinin level, except for *trans*-zeatin riboside, in shoots and roots after 2 d of low temperature treatment. Previously, ambiguous results about cytokinin levels at the acclimation phase of cold stress have been obtained. In tomato leaves, exposed for 3 d at 10 °C, zeatin-type cytokinin content decreases by 3.11 times in the susceptible species, while it increases by 2.39 times in the tolerant species (Heidari et al., 2021). A decline in the *trans*-zeatin and *trans*-zeatin riboside level in *Arabidopsis* apices and leaves after 7 d at 5 °C has been associated with a strong up-regulation of cytokinin oxidase activity, indicating a high rate of hormone degradation; wherein in the roots, cytokinin content increases slightly (Prerostova et al.,

2021). Prolonged acclimation (21 d) of *Carpobrotus edulis* plants at 5 °C results in the increase of endogenous contents of *trans*-zeatin and *trans*-zeatin riboside (Fenollosa et al., 2018). Acclimation of barley plants at 5 °C during 7 d is accompanied by a decrease in the *trans*-zeatin content and an increase in *cis*-zeatin (Ahres et al., 2021). In winter wheat, elevation in active cytokinins content has been found during 7–31 d of acclimation at 4 °C after its transient drop at the alarm phase of stress response (Vanková et al., 2014). It should be noted that cytokinin response to low temperature shows a strong variety dependent effect in cereals (Kosová et al., 2012, Kalapos et al., 2017). In the present study, the observed decrease in the content of active cytokinins (*trans*-zeatin and isopentenyladenine) in the shoots and roots of rye plants at the acclimation phase was probably directed to the inhibition of growth processes in order to use the energy resources of an organism to overcome the negative effect of stress (protective proteins synthesis, antioxidative system activation etc.) (Khan et al., 2017). At the same time, the increase in the *trans*-zeatin riboside level was found in both shoots and roots of rye at the acclimation phase. Zeatin riboside is considered as a transport form of the hormones without their own biological activity (Romanov, Schmülling, 2021). Nevertheless, our data support the point of view that it can play an important role in the plant development and responses to environmental stress (Nguyen et al., 2021).

Cytokinin metabolism and endogenous hormone levels are directly related to cold-tolerance of plants. Treatment with exogenous cytokinins or enhancement of their endogenous content by gene modification improve resistance to low temperature. Thus, benzyladenine application on wheat leaves improves cold tolerance through the increase of endogenous cytokinin concentrations (Veselova et al., 2005). Seed priming and foliar treatment of *Zea mays* L. with kinetin improve the germination, increases the leaf area index, hydration, photosynthesis efficiency, phenol content and yield under chilling conditions (Bakhtavar et al., 2015). *Arabidopsis* mutants with higher cytokinin level or wild-type plants treated with zeatin demonstrate better growth rates due to increase in the cell number when exposed at 4 °C (Xia et al., 2009). Induced overexpression of isopentenyl transferase gene (*IPT*) also enhances cold tolerance of non-acclimated sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) plants (Belintani et al., 2011). All these results together with our current findings point out to the significant role of cytokinin pool in the regulation of plants acclimation to low temperatures.

It should be noted that in our experiments, the exposure of rye plants to low temperature was carried out during the dark phase of photoperiod since the cold snap usually occurs at night in the field conditions. Light is very important environmental signal for plants, which is known to affect the cold stress response (Janda et al., 2014). Recently, it has been shown that the combination of dark and cold arrests the growth of *Arabidopsis* plants and leads to a strong decrease of cytokinin levels (Prerostova et al., 2021). Treatment of young barley plants with far-red light stimulates better cold acclimation and is associated with significant changes in phytohormone balance, in particular, an increased *cis*-zeatin concentration (Ahres et al., 2021). Unfortunately, in most studies of plant adaptation to cold stress, the role of light is often not taken into account. Therefore, to obtain more unified data, in future investigations all details of the experimental setup should be considered, including the extent of plant tolerance, stress duration and temperature range, light, etc.

## Conclusion

Despite the fact that *Secale cereale* plants are quite resistant to extreme environmental conditions, unhardened young plants are sensitive to low temperature exhibiting changes in the ratio between the shoot and root length. Response to cold is associated with significant alterations in cytokinin pool depending on the part of plant and duration of stress. During the short-term effect of stress (alarm phase of response), a decrease in the content of active cytokinins (*trans*-zeatin and *trans*-zeatin riboside) in the roots and an increase in the shoots were shown. After prolonged influence of chilling (acclimation phase of response) decline in the amount of cytokinins except for *trans*-zeatin riboside was detected in both roots and shoots. Significant rise in *trans*-zeatin riboside content in roots and shoots in this period evidenced an important role of this cytokinin during the acclimation of rye plants to cold. It appears that cytokinins are a key regulator of rye plant response and adaptation to low temperature. Endogenous levels of cytokinins must be taken into account when treating plants with growth regulators in order to increase their cold tolerance.

## ORCID

N.P. Vedenicheva: <https://orcid.org/0000-0002-0579-0342>

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

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

## References

- Ahres M., Pálmai T., Gierczik K., Dobrev P., Vanková R., Galiba G. 2021. The impact of far-red light supplementation on hormonal responses to cold acclimation in barley. *Biomolecules*, 11(3): 450. <https://doi.org/10.3390/biom11030450>
- Bahrani H., Båga M., Larsen J., Graf R.J., Laroche A., Chibbar R.N. 2021. The relationships between plant developmental traits and winter field survival in rye (*Secale cereale* L.). *Plants (Basel)*, 10(11): 2455. <https://doi.org/10.3390/plants10112455>
- Bakhtavar M.A., Afzal I., Basra S.M.A., Ahmad A.H., Noor M.A. 2015. Physiological strategies to improve the performance of spring maize (*Zea mays* L.) planted under early and optimum sowing conditions. *PLoS ONE*, 10(4): e0124441. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124441>
- Belintani N.G., Guertzoni J.T., Moreira R.M., Vieira L.G. 2011. Improving low-temperature tolerance in sugarcane by expressing the *ipt* gene under a cold inducible promoter. *Biologia Plantarum*, 56: 71–77. <https://doi.org/10.1007/s10535-012-0018-1>
- Cortleven A., Leuendorf J.E., Frank M., Pezzetta D., Bolt S., Schmölling T. 2019. Cytokinin action in response to abiotic and biotic stress in plants. *Plant, Cell & Environment*, 42: 998–1018. <https://doi.org/10.1111/pce.13494>
- Dello Ioio R., Galinha C., Fletcher A.G., Grigg S.P., Molnar A., Willemsen V., Scheres B., Sabatini S., Baulcombe D., Maini P.K., Tsiantis M. 2012. A PHABULOSA/cytokinin feedback loop controls root growth in Arabidopsis. *Current Biology*, 22: 1699–1704. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.07.005>
- Deng W., Casao M., Wang P., Sato K., Hayes P.M., Finnegan E.J., Trevaskis B. 2015. Direct links between the vernalization response and other key traits of cereal crops. *Nature Communications*, 6: 5882. <https://doi.org/10.1038/ncomms6882>
- Dobrá J., Černý M., Štorchová H., Dobrev P., Skalák J., Jedelský P.L., Lukšanová H., Gaudinová A., Pešek B., Malbeck J., Vanek T., Brzobohatý B., Vanková R. 2015. The impact of heat stress targeting on the hormonal and transcriptomic response in Arabidopsis. *Plant Science*, 231: 52–61. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.11.005f>
- Eremina M., Rozhon W., Poppenberger B. 2016. Hormonal control of cold stress responses in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 73(4): 797–810. <https://doi.org/10.1007/s00018-015-2089-6>
- Fenollosa E., Gámez A., Munné-Bosch S. 2018. Plasticity in the hormonal response to cold stress in the invasive plant

- Carpobrotus edulis*. *Journal of Plant Physiology*, 231: 202–209. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.09.009>
- Frébert I., Kowalska M., Hluska T., Frébertová J., Galuszka P. 2011. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *Journal of Experimental Botany*, 62: 2431–2452. <https://doi.org/10.1093/jxb/err004>
- Hassan M.A., Xiang C., Farooq M., Muhammad N., Yan Z., Hui X., Yuanyuan K., Bruno A.K., Lele Z., Jincai L. 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>
- Heidari P., Reza Amerian M., Barcaccia G. 2021. Hormone profiles and antioxidant activity of cultivated and wild tomato seedlings under low-temperature stress. *Agronomy*, 11(6): 1146. <https://doi.org/10.3390/agronomy11061146>
- Janda T., Majlath I., Szalai G. 2014. Interaction of temperature and light in the development of freezing tolerance in plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 33: 460–469. <https://doi.org/10.1007/S00344-013-9381-1>
- Jeon J., Kim N.Y., Kim S., Kang N.Y., Novák O., Ku S.J., Cho C., Lee D.J., Lee E.J., Strnad M., Kim J. 2010. A subset of cytokinin two-component signaling system plays a role in cold temperature stress response in Arabidopsis. *The Journal of Biological Chemistry*, 285(30): 23371–23386. <https://doi.org/10.1074/jbc.M109.096644>
- Jeon J., Kim J. 2013. Arabidopsis response Regulator1 and Arabidopsis histidine phosphotransfer Protein2 (AHP2), AHP3, and AHP5 function in cold signaling. *Plant Physiology*, 161(1): 408–424. <https://doi.org/10.1104/pp.112.207621>
- Kalapos B., Dobrev P., Nagy T., Vitémvas P., Györgyey J., Kocsy G., Marincs F., Galiba G. 2016. Transcript and hormone analyses reveal the involvement of ABA-signalling, hormone crosstalk and genotype-specific biological processes in cold-shock response in wheat. *Plant Science*, 253: 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.09.017>
- Kalapos B., Novak A., Dobrev P., Nagy T., Vitémvas P., Marincs F., Galiba G., Vankova R. 2017. Effects of the winter wheat Cheyenne 5A substitute chromosome on dynamics of abscisic acid and cytokinins in freezing-sensitive Chinese Spring genetic background. *Frontiers in Plant Science*, 8: 2033. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02033>
- Khan T.A., Fariduddin Q., Yusuf M. 2017. Low-temperature stress: is phytohormones application a remedy? *Environmental Science and Pollution Research International*, 24(27): 21574–21590. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-9948-7>
- Kieber J.J., Schaller G.E. 2018. Cytokinin signaling in plant development. *Development*, 145: dev149344. <https://doi.org/10.1242/dev.149344>
- Kolupaev Yu.E., Gorelova E.I., Yastreb T.O. 2018. Mechanisms of plant adaptation to hypothermia: role of antioxidant system. *Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology*, 1(43): 6–33. [http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnau\\_biol\\_2018\\_1\\_3](http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnau_biol_2018_1_3). [Колупаев Ю.Е., Горелова Е.И., Ястрєб Т.О. 2018. Механізми адаптації рослин к гіпотермії: роль антиоксидантної системи. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*, 1(43): 6–33].
- Kolupaev Y.E., Horielova E.I., Yastreb T.O., Ryabchun N.I., Kirichenko V.V. 2019. Stress-protective responses of wheat and rye seedlings whose chilling resistance was induced with a donor of hydrogen sulfide. *Russian Journal of Plant Physiology*, 66: 540–547. <https://doi.org/10.1134/S1021443719040058>
- Kosová K., Prášil I.T., Vitémvas P., Dobrev P., Motyka V., Floková K., Novák O., Turečková V., Rolčík 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: 567–576. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.12.013>
- Kosová K., Vitémvas P., Urban M.O., Klíma M., Roy A., Prášil I.T. 2015. Biological networks underlying abiotic stress tolerance in temperate crops – a proteomic perspective. *International Journal of Molecular Sciences*, 16: 20913–20942. <https://doi.org/10.3390/ijms160920913>
- Li R., Sosa J.L., Zavala M.E. 2000. Accumulation of zeatin O-glycosyltransferase in *Phaseolus vulgaris* and *Zea mays* following cold stress. *Plant Growth Regulation*, 32: 295–305. <https://doi.org/10.1023/A:1010755901072>
- Macková H., Hronková M., Dobrá J., Turečková V., Novák O., Lubovská Z., Motyka V., Haisel D., Hájek T., Prášil I.T., Gaudinová A., Štorchová H., Ge E., Werner T., Schmölling T., Vanková R. 2013. Enhanced drought and heat stress tolerance of tobacco plants with ectopically enhanced cytokinin oxidase/dehydrogenase gene expression. *Journal of Experimental Botany*, 64: 2805–2815. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert131>
- Maruyama K., Urano K., Yoshiwara K., Morishita Y., Sakurai N., Suzuki H., Kojima M., Sakakibara H., Shibata D., Saito K., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. 2014. Integrated analysis of the effects of cold and dehydration on rice metabolites, phytohormones, and gene transcripts. *Plant Physiology*, 164(4): 1759–1771. <https://doi.org/10.1104/pp.113.231720>
- Nguyen H.N., Nguyen T.Q., Kisiala A.B., Emery R.J.N. 2021. Beyond transport: cytokinin ribosides are translocated and active in regulating the development and environmental responses of plants. *Planta*, 254: 45. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03693-2>
- Prerostova S., Černý M., Dobrev P.I., Motyka V., Hluskova L., Zupkova B., Gaudinova A., Knirsch V., Janda T., Brzobohatý B., Vankova R. 2021. Light regulates the cytokinin-dependent cold stress responses in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*, 11:608711. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.608711>
- Ritonga F.N., Chen S. 2020. Physiological and molecular mechanism involved in cold stress tolerance in plants. *Plants*, 9(5): 560. <https://doi.org/10.3390/plants9050560>
- Romanov G.A., Lomin S.N., Schmölling T. 2018. Cytokinin signaling: from the ER or from the PM? That is the question! *New Phytologist*, 218: 41–53. <https://doi.org/10.1111/nph.14991>

- Romanov G.A., Schmülling T. 2021. On the biological activity of cytokinin free bases and their ribosides. *Planta*, 255(1): 27. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03810-1>
- 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>
- Vanková R., Kosová K., Dobrev P., Vitámvás P., Trávníčková A., Cvikrová M., Pešek B., Gaudinová A., Prerostová S., Musilová J., Galiba G., Prásil 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>
- Vedenicheva N.P., Al-Maali G.A., Mytropolska N.Yu., Mykhaylova O.B., Bisko N.A., Kosakivska I.V. 2016. Endogenous cytokinins in medicinal basidiomycetes mycelial biomass. *Biotechnologia Acta*, 9: 55–63. <https://doi.org/10.15407/biotech9.01.055>
- Vedenicheva N., Futorna O., Shcherbatyuk M., Kosakivska I. 2021. Effect of seed priming with zeatin on *Secale cereale* L. growth and cytokinins homeostasis under hyperthermia. *Journal of Crop Improvement*. (Published online) <https://doi.org/10.1080/15427528.2021.2000909>
- Veselova S.V., Farhutdinov R.G., Veselov S.Y., Kudoyarova G.R., Veselov D.S., Hartung W. 2005. The effect of root cooling on hormone content, leaf conductance and root hydraulic conductivity of durum wheat seedlings (*Triticum durum* L.). *Journal of Plant Physiology*, 162(1): 21–26. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.06.001>
- White P., Cooper H., Earnshaw M., Clarkson D. 1990. Effects of low temperature on the development and morphology of rye (*Secale cereale*) and wheat (*Triticum aestivum*). *Annals of Botany*, 66: 559–566. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088065>
- Xia J.C., Zhao H., Liu W.Z., Li L.G., He Y.K. 2009. Role of cytokinin and salicylic acid in plant growth at low temperatures. *Plant Growth Regulation*, 57(3): 11–221. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9338-8>
- Xiang N., Hu J., Yan S., Guo X. 2021. Plant hormones and volatiles response to temperature stress in sweet corn (*Zea mays* L.) seedlings. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 69(24): 6779–6790. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c02275>
- Zhao B., Liu Q., Wang B., Yuan F. 2021. Roles of phytohormones and their signaling pathways in leaf development and stress responses. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 69(12): 3566–3584. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c07908>

Recommended for publication by O.K. Zolotareva

Веденичова Н.П., Щербатюк М.М., Косаківська І.В. 2022. Вплив низької температури на ріст рослин *Secale cereale* (*Poaceae*) та вміст ендогенних цитокінінів у коренях і пагонах. *Український ботанічний журнал*, 79(3): 184–192 [In English].

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна:  
Н.П. Веденичова, М.М. Щербатюк, І.В. Косаківська.

**Реферат.** Фітогормони відіграють ключову роль у регуляції пристосування рослин до низьких температур. Для з'ясування ролі цитокінінів у реакції молодих рослин жита на гіпотермію досліджували динаміку цих гормонів у пагонах і коренях при короткочасному та тривалому впливі охолодження. 7-денні рослини піддавалися холодовому стресу (2 °C) упродовж 2 год (фаза тривоги) або 6 год упродовж двох днів (фаза аклімації). Вміст ендогенних цитокінінів аналізували методом ВЕРХ-МС. Холодовий стрес по-різному впливав на вміст окремих цитокінінів та їхню локалізацію в рослинах жита. Під час короткочасного впливу стресу виявлено зниження вмісту активних цитокінінів (*транс*-зеатину і *транс*-зеатин рибозиду) у коренях та їхнє збільшення у пагонах. Після тривалого впливу холоду як у коренях, так і в пагонах виявлено зниження кількості цитокінінів за винятком *транс*-зеатин рибозиду. Значне підвищення вмісту *транс*-зеатину рибозиду в коренях і пагонах у цей період свідчить про важливу роль цього цитокініну під час пристосування рослин жита до низьких температур.

**Ключові слова:** адаптація, цитокініни, ріст, *Secale cereale*, холодний стрес





**Марія Яківна Зерова**  
(до 120-річчя з дня народження)

**Mariya Ya. Zerova**  
(on the 120th anniversary of the birth)



У квітні цього року виповнилося 120 років від дня народження відомого українського міколога професора Марії Яківни Зерової (Дудник).

Вона народилася 7 квітня 1902 р. в місті Козятин (тепер Хмельницького р-ну Вінницької обл.). Середню освіту отримала в Київській Подільській гімназії, яку закінчила зі срібною медаллю. Вищу освіту здобула в Київському інституті народної освіти (нині Київський національний університет імені Тараса Шевченка) на факультеті профосвіти (1920–1924 рр.), де отримала кваліфікацію викладача агро-біологічних наук. Протягом наступних чотирьох років вчителювала в м. Києві, зокрема викладала біологію в трудовій школі та на трирічних торфово-гірських курсах.

Наукову роботу М.Я. Зерова розпочала в 1929 р. з посади практиканта лабораторії мікології Українського науково-дослідного інституту цукрової промисловості, а протягом 1930–1932 рр. вона пройшла шлях від асистента до наукового співробітника та завідувачки відділу фітопатології Українського науково-дослідного інституту каучуку та каучуконосів АН УРСР. З серпня 1934 р. Марія Яківна пов'язала свою долю з Інститутом ботаніки ВУАН, де починала асистенткою, потім працювала старшим науковим співробітником. У 1964 р. вона стала завідувачкою лабораторії мікології. Вагомим її внеском в українську мікологію на цій посаді стало завершення з колективом авторів розпочатої професором С.Ф. Морочковським великої роботи з підготовки і видання "Визначника грибів України", для якого вона опрацювала *Agaricales* s. l., *Gasteromycetes*, низку великих таксонів ооспорових грибоподібних організмів, а також сумчастих грибів та їхніх анаморф. Згодом М.Я. Зерова значно розширила коло наукових досліджень відділу, в якому розпочалося вивчення різних груп шапінкових грибів, явища плеоморфізму сумчастих грибів, біології й екології ектотрофної мікоризи тощо. Загалом, М.Я. Зерова сильно вплинула на подальше формування основних мікологічних напрямків в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР: вивчення видового складу грибів, їхньої систематики і філогенезу; інвентаризація в різних ботаніко-географічних районах; підготовка визначників грибів. Вчена також надала поштовх розвитку досліджень біологічних особливостей грибів у культурі, онтогенетичному й еволюційному вивченню видів. Її дослідження й понині значною мірою зумовлюють актуальні напрями наукової діяльності відділу мікології.

У 1942 р. Марія Яківна захистила кандидатську дисертацію під назвою "Плеоморфізм деяких аскоміцетів", отримавши звання старшого наукового співробітника, а в 1966 р. рішенням ВАК СРСР їй було присуджено ступінь доктора біологічних наук за сукупністю наукових праць за темою "Дослідження мікофлори УРСР і мікориза степової зони України".



Сім'я Зерових: Дмитро Костянтинович і Марія Яківна з дочкою Мариною. 1937 р.

М.Я. Зерова належить до яскравої плеяди українських мікологів. Коло її наукових інтересів охоплювали як теоретичні проблеми мікології, так і практичні питання народного господарства. Перші мікологічні дослідження Марії Яківни були присвячені фітопатогенам каучуконосів та різноманітності грибів зелених насаджень. Згодом вивчення мікроскопічних грибів отримало і експериментальну спрямованість. До цього часу залишаються актуальними і визнаються широким загалом мікологів її здобутки з вивчення циклів розвитку і морфогенезу деяких сумчастих грибів, що мають у природі різні морфологічні і каріотичні стадії. У повоєнні роки вона приділяла багато уваги вивченню ектотрофної мікоризи деревних порід у степу та лісостепу, що дозволило надати рекомендації для лісорозведення у південних районах України. Вчена довела, що у степових ґрунтах присутній міцелій грибів, який може утворювати мікоризу з деревними породами і вартісна



Марія Яківна Зерова з колегами в день її 85-річчя. 1987 р.

штучна мікоризація є зайвою. Пізніше М.Я. Зерова започаткувала дослідження видового складу, еколого-ценотичних особливостей та біології шапінкових грибів України, що знайшло продовження й розвиток у роботах її учнів та співробітників відділу мікології. Вчену також цікавили питання наявності біоактивних речовин (білків, вітамінів та антибіотиків) у плодкових тілах деяких їстівних грибів. Вона застосовувала найсучасніші на той час наукові методи (спостереження в чистій культурі, штучне зараження живильних рослин, електронної сканувальної мікроскопії тощо). Її численні збори складають істотну частину мікологічної колекції Національного гербарію України (KW-M), а результати досліджень стали основою багатьох монографій та визначників. Нею описано десятки нових для науки родів і видів, запропоновано біля сотні номенклатурних комбінацій.

Вчена опублікувала понад 160 наукових праць. Вона створила першу підсумкову роботу "Їстівні та отруйні гриби України" (1963), опублікувала перший "Атлас грибів України" (1974), видала кілька науково-популярних книг (деякі в співавторстві з колегами): "Їстівні та отруйні гриби Карпатських

лісів" (1972), "Їстівні та отруйні гриби" (1976, 1979), "Гриби" (1979, 1984).

Марія Яківна вела педагогічну роботу, вона підготувала багатьох видатних українських мікологів. Серед її учнів – член-кореспондент НАН України, д.б.н. С.П. Вассер, д.б.н. Л.Ф. Горовий, к.б.н. К.К. Карпенко, к.б.н. Т.О. Мережко, к.б.н. Л.В. Смик, к.б.н. І.М. Солдатова та інші. За її керівництва захищались і член-кореспондент НАН України, д.б.н. І.О. Дудка, учениця С.Ф. Морочковського.

М.Я. Зерова була почесним членом Українського ботанічного товариства, активно просувала всебічні та комплексні дослідження грибів, неодноразово доповідала про свої наукові здобутки на міжнародних конференціях і з'їздах, була учасником і одним із віце-президентів Конгресу європейських мікологів (1960, 1966, 1978).

У 1983 р. Марія Яківна Зерова в складі колективу авторів стала лауреатом Державної премії УРСР за підготовку "Визначника грибів України". Вона – заслужений діяч науки і техніки УРСР, нагороджена Орденом Трудового Червоного Прапора (1954 р.) та медалями, зокрема "За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг." (1945 р.).

Т.В. АНДРІАНОВА, М.П. ПРИДЮК



---

**Український ботанічний журнал. 2022 • 79 • 3.** Національна академія наук України. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного. Науковий журнал. Заснований у 1921 р. Виходить один раз на два місяці (українською та англійською мовами). Головний редактор С.Л. Мосякін

Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
(протокол №. 6 від 08 червня 2022)

Реєстраційне свідоцтво серії КВ № 12179-1063ПР від 11.01.2007 р.

Редактор *О.В. Пилипенко*  
Технічний редактор *О.Є. Бондаренко*  
Комп'ютерна верстка *Д.С. Решетников*

---

Формат 84×108/16. Ум.-друк. арк. 9,0. Обл.-вид. арк. 11,5. Тираж 176 прим. Зам. №

---

---

Віддруковано ВД "Академперіодика" НАН України  
вул. Терещенківська, 4, Київ 01004  
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 544 від 27.07.2001

