

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



# UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

*An international journal for botany & mycology*

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

2020 • 77 • 6



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, огляди та дискусії, 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, Клітинна та молекулярна біологія, Гербарна справа, Історія науки, Хроніка, 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, Reviews and Discussions, 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 EDITORIAL BOARD

Головний редактор – Сергій Л. МОСЯКІН	Editor-in-Chief – Sergei L. MOSYAKIN
Заступники головного редактора – Ганна В. БОЙКО, Віра П. ГАЙОВА	Associate Editors – Ganna V. BOIKO Vera P. HAYOVA
Соломон П. ВАСЦЕР, Філіп ВЕРЛООВ (Бельгія), Василь П. ГЕЛЮТА, Зігматас ГУДЖИНСКАС (Литва), Яків П. ДІДУХ, Дмитро В. ДУБИНА, Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА, Сергій Я. КОНДРАТЮК, Слізавета Л. КОРДЮМ, Ірина А. КОРОТЧЕНКО, Ірина В. КОСАКІВСЬКА, Кароль МАРГОЛЬД (Словаччина), Евіатар НЕВО (Ізраїль), Віктор І. ПАРФЬОНОВ (Білорусь), Пітер РЕЙВЕН (США), Марина М. СУХОМЛИН, 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	Ilyia I. CHORNEY, 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), Victor I. PARFENOV (Belarus), 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: Українські Карпати, межа лісу і полонини.

Фото © М.О. Зикова

Front page: Alpine treeline in the Ukrainian Carpathians

Photo by © М.О. Zyкова

---

✉ 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 2020 • 77 • 6

## БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

### UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

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

#### З М І С Т

##### *Систематика, флористика, географія рослин*

- Мосякін С.Л., Мандак Б. Номенклатурні і таксономічні коментарі щодо деяких представників *Chenopodiaceae* флори Гімалаїв та Тибету (Сіцзану) .....413
- Мікеладзе І.Ш., Шарабадзе А.Ш. Флора сміттєзвалища міста Батумі (Аджарія, Грузія) .....428

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

- Буджак В.В., Дідух Я.П. Синфітоіндикаційна оцінка оселищ рослин Червоної книги України та ризиків їхніх втрат під впливом кліматогенних змін .....434

##### *Червона книга України*

- Неграш Ю.М., Воробійов Є.О. Еколого-ценологічна характеристика *Scopolia carniolica* (*Solanaceae*) в Україні. II. Фітоценоотаксономія лісів з участю *Scopolia carniolica* .....454
- Лукаш О.В., Попруга В.М., Купчик О.Ю., Стрілець С.І. Фітоценотичні та гідрохімічні умови нових локалітетів *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) на Чернігівському Поліссі .....466

##### *Біотехнологія, фізіологія, біохімія*

- Решетник К.С., Приседський Ю.Г. Ріст та культурально-морфологічні особливості штамів *Laetiporus sulphureus* (*Polyporales, Basidiomycota*) за дії лазерного опромінення .....472

##### *Клітинна та молекулярна біологія*

- Романчук С.М. Білкові тільця ендоплазматичного ретикулуму у *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*): походження, структурно-біохімічні особливості та функціональне значення .....480

##### *Ювілейні дати*

- Шпаківська І.М., Кагало О.О., Марискевич О.О., Данилик І.М. Михайло Андрійович Голубець (до 90-річчя від дня народження) .....495

##### *Втрати науки*

- Кагало О.О., Ященко П.Т., Жижин М.П., Тасенкевич Л.О., Третяк П.Р., Андреева О.О. Пам'яті Степана Михайловича Стойка – легендарної Людини, Особистості, Вченого, Учителя, Природоохоронця .....498
- Стойко С.М. Ценотичне різноманіття букових пралісів Карпат, їхнє поліфункціональне значення та збереження .....502

- Правила для авторів .....512

- Показчик статей, опублікованих в "Українському ботанічному журналі" у 2020 році .....518



# CONTENTS

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

- Mosyakin S.L., Mandák B. Nomenclatural and taxonomic comments on some taxa of *Chenopodiaceae* of the Himalayas and Tibet/Xizang . . . . . 413
- Mikeladze I.Sh., Sharabidze A.Sh. The flora of the Batumi landfill (Adjara, Georgia) . . . . . 428

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

- Budzhak V.V., Didukh Ya.P. Synphytoindication evaluation of habitats of plant species listed in the *Red Data Book of Ukraine* and habitat risk assessment under the impact of climate change . . . . . 434

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

- Negrash J.M., Vorobyov Y.O. Ecological and cenological characteristics of *Scopolia carniolica* (*Solanaceae*) in Ukraine II. Phytocenotaxonomy of forests with *Scopolia carniolica* . . . . . 454
- Lukash O.V., Popruha V.M., Kupchuk O.Yu., Strilets S.I. Phytocenotic and hydrochemical conditions of the new localities of *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) in Chernihiv Polissya . . . . . 466

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

- Reshetnyk K.S., Prysedsky Yu.G. Growth, cultural and morphological characteristics of the strains of *Laetiporus sulphureus* (*Polyporales, Basidiomycota*) under the influence of laser irradiation . . . . . 472

## ***Cell Biology and Molecular Biology***

- Romanchuk S.M. Protein bodies of the endoplasmic reticulum in *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*): origin, structural and biochemical features, functional significance . . . . . 480

## ***Anniversary Dates***

- Spakivska I.M., Kagalo A.A., Maryshevych O.G., Danylyk I.M. Mykhailo A. Holubets (on the 90<sup>th</sup> anniversary of birth) . . . . . 495

## ***In Memoriam***

- Kagalo A.A., Yashchenko P.T., Zhyzhyn N.P., Tassenkevich L.O., Tretiak P.R., Andrieieva O.O. In memory of Stepan M. Stojko – a Legendary Personality, Scientist, Teacher, Environmentalist . . . . . 498
- Stojko S.M. Coenotic heterogeneity of primeval beech forests in the Carpathians: polyfunctional significance and conservation . . . 502

- Author guidelines** . . . . . 512

- Index of articles published in the *Ukrainian Botanical Journal* in 2020** . . . . . 518





<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.413>

## Nomenclatural and taxonomic comments on some taxa of *Chenopodiaceae* of the Himalayas and Tibet/Xizang

Sergei L. MOSYAKIN<sup>1</sup>, Bohumil MANDÁK<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine

2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

[s\\_mosyakin@hotmail.com](mailto:s_mosyakin@hotmail.com)

<sup>2</sup> Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague

129 Kamýčká, Praha 6 – Suchbátka 165 21, Czech Republic

[mandak@fzp.czu.cz](mailto:mandak@fzp.czu.cz)

<sup>3</sup> Institute of Botany, Czech Academy of Sciences

1 Zámek, Průhonice 252 43, Czech Republic

[bohupil.mandak@ibot.cas.cz](mailto:bohupil.mandak@ibot.cas.cz)

---

Mosyakin S.L., Mandák B. 2020. **Nomenclatural and taxonomic comments on some taxa of *Chenopodiaceae* of the Himalayas and Tibet/Xizang.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(6): 413–427.

**Abstract.** Nomenclatural corrections and comments are provided on several taxa of *Chenopodiaceae* occurring in the Himalayas and Xizang/Tibet and adjacent areas, following the recent monographic revision of the family in that region and earlier publications. In particular, the original identity of the name *Atriplex bengalensis* (*Chenopodium bengalense*) is discussed and it is confirmed, based on additional evidence, that the name was originally (before its epitypification in 2014) applicable to a robust diploid of the *Chenopodium ficifolium* aggregate, not to the robust hexaploid currently known as *C. giganteum*. It is thus also concluded that the recent proposal by Mosyakin and Mandák (2018) to conserve the name *C. giganteum* with a conserved type corresponding to the current understanding and application of that name will best serve nomenclatural stability. A nomenclatural solution alternative to the proposal to reject the name *A. bengalensis* might be the following: (1) to conserve the name *Atriplex bengalensis* with a conserved type (in fact, to reject the current epitype that taxonomically differs from the lectotype) and (2) to conserve simultaneously the name *C. ficifolium* against *C. bengalense*. The nomenclaturally paradoxical situation with the names *Chenopodium pallidum*, *C. harae*, and *Atriplex pallida* (all now considered homotypic, as justified by Mosyakin and McNeill in 2018), which emerged from the conflicting lectotypification and epitypification of the name *C. pallidum*, is revisited and reconsidered. Possible options for dealing with that nomenclatural problem are outlined: (1) keeping the *status quo*, (2) proposing to conserve the name *C. pallidum* with a conserved type other than the standing lectotype, and (3) proposing to reject the name *C. pallidum*. The last option is considered preferable. Additional considerations are presented on a possible taxonomic identity of *Chenopodium strictum* as originally described by Roth; it is confirmed that that name was misapplied to a widespread Eurasian tetraploid species now properly known as *C. betaceum*. The identity of the name *Bassia fiedleri* is discussed; being a replacement name for *Echinopsilon divaricatum*, it is homotypic with *Bassia divaricata* (Kar. & Kir.) Kuntze (*nom. illeg.*, non F. Muell.) and is a taxonomic synonym of *Grubovia dasiphylla* (as correctly stated by Kadereit and Freitag in 2011), but not a synonym of *Bassia scoparia*. Several comments on type designations of selected taxa of *Chenopodiaceae* from the Sino-Himalayan region are provided as well; e.g., for *Acroglochin persicarioides* and associated names, *Chenopodium karoii*, and *Salsola monopectera*.

**Keywords:** *Atriplex*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Chenopodiaceae*, *Salsola*, China, India, Nepal, nomenclature, taxonomy, typification

Submitted 24 September 2020. Published 24 December 2020

Мосякін С.Л.<sup>1</sup>, Мандак Б.<sup>2,3</sup> 2020. Номенклатурні і таксономічні коментарі щодо деяких представників *Chenopodiaceae* флори Гімалаїв та Тибету (Сіцзану). *Український ботанічний журнал*, 77(6): 413–427.

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

<sup>2</sup> Факультет наук про довкілля, Чеський сільськогосподарський університет  
вул. Камицка 129, Прага 6 – Сухдол 165 21, Чеська Республіка

<sup>3</sup> Інститут ботаніки Чеської академії наук  
Пругоніце 252 43, Чеська Республіка

**Реферат.** Наведено номенклатурні коментарі та уточнення щодо декількох таксонів родини *Chenopodiaceae*, які представлені у флорі Гімалаїв і Тибету (Сіцзану) та деяких прилеглих територій і які були нещодавно розглянуті у монографічному опрацюванні родини у цьому регіоні, а також у деяких інших публікаціях. Зокрема, розглянуто ймовірне оригінальне застосування назви *Atriplex bengalensis* (*Chenopodium bengalense*). На основі додаткових даних підтверджено, що ця назва (з моменту її публікації і аж до її епітипіфікації у 2014 р.) стосувалася велетенського диплоїда з групи *Chenopodium ficifolium*, але не гігантського гексаплоїда, здебільшого відомого дотепер як *C. giganteum*. Тому прийняття нещодавньої номенклатурної пропозиції (Mosyakin, Mandák, 2018) щодо консервації назви *C. giganteum* із законсервованим типом, який відповідає сучасному розумінню та застосуванню цієї назви, було б найкращим для збереження номенклатурної стабільності. Можливе й номенклатурне рішення, альтернативне до пропозиції відхилити назву *A. bengalensis*, а саме: (1) законсервувати назву *A. bengalensis* із законсервованим типом (по суті, відхилити нинішній епітип, який таксономічно відрізняється від лектотипу) і (2) одночасно законсервувати назву *C. ficifolium* проти *C. bengalense*. Переглянута і обговорена номенклатурно парадоксальна ситуація з назвами *Chenopodium pallidum*, *C. harae* та *Atriplex pallida* (які усі зараз мають розглядатися як гомотипні, як це обґрунтовано у статті Mosyakin, McNeill, 2018), що виникла внаслідок суперечливих лектотипіфікацій та епітипіфікацій назви *C. pallidum*. Окреслені можливі варіанти вирішення цієї номенклатурної проблеми, а саме: (1) підтримання *status quo*, або (2) пропозиція законсервувати назву *C. pallidum* із законсервованим типом іншим, ніж нинішній лектотип, або (3) пропозиція відхилити назву *C. pallidum*. Останній варіант визнано найкращим. Представлені додаткові міркування щодо ймовірної таксономічної приналежності *Chenopodium strictum* в оригінальному розумінні автора виду; підтверджено, що ця назва невірно застосовувалася до розповсюдженого євразійського тетраплоїдного виду, який зараз відомий як *C. betaceum*. Обговорена таксономічна приналежність назви *Bassia fiedleri*; оскільки це замінювальна назва для *Echinopsilon divaricatum*, вона є гомотипною з *Bassia divaricata* (Kar. & Kir.) Kuntze (*nom. illeg.*, non F.Muell.) і таксономічним (гетеротипним) синонімом назви *Grubovia dasiphylla* (як це і було вірно вказано раніше), але не є синонімом назви *Bassia scoparia*. Також представлено декілька коментарів і уточнень щодо типіфікації декількох назв таксонів *Chenopodiaceae* з Китайсько-Гімалайського регіону; наприклад *Acroglochin persicarioides* та таксономічно пов'язаних назв, а також *Chenopodium karoii*, *Salsola monopectera*.

**Ключові слова:** *Atriplex*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Chenopodiaceae*, *Salsola*, Індія, Китай, Непал, номенклатура, систематика, типіфікація

## Introduction

The recently published monograph of *Chenopodiaceae* in the Himalayas (Bhutan, Nepal, and northern India: Himachal Pradesh, Jammu and Kashmir, Sikkim, and Uttarakhand) and Tibet (Xizang, China) (Sukhorukov et al., 2019) is an important contribution to world knowledge of the family, both in that region and in other geographic areas. Nevertheless, now that this publication is available, we consider it necessary to provide here several comments and corrections as an amendment for that treatment, mainly concerning the nomenclature and type designations for several taxa of *Chenopodiaceae*, as treated in Sukhorukov et al. (2019) and in some earlier publications. Acronyms of herbaria are given below following *Index Herbariorum* (Thiers, 2008–onward).

## Further comments on the identity of Lamarck's specimens of *Atriplex bengalensis* ≡ *Chenopodium bengalense*

Sukhorukov (in Sukhorukov, Kushunina, 2014) proposed to apply the name *Chenopodium bengalense* (Lam.) Spielm. ex Steud. (≡ *Atriplex bengalensis* Lam.) to the hexaploid species commonly known before as *C. giganteum* D. Don (see further details in: Mosyakin, Mandák, 2018b). In our formal nomenclatural proposal (Mosyakin, Mandák, 2018a) to reject the name *Atriplex bengalensis* we have already commented that the two original specimens (syntypes) of *A. bengalensis* in the Lamarck Herbarium [P, barcodes P00381128 (Fig. 1A) and P00381127 (Fig. 1B), the specimen P00381128 was designated as the lectotype: Sukhorukov, Kushunina, 2014: 18] almost certainly represent a diploid taxon related

to *C. ficifolium* Sm. s. str. or belonging to the *C. ficifolium* aggregate. The nomenclatural confusion that resulted from the conflicting simultaneous lectotypification and epitypification of the name *A. bengalensis* was also briefly discussed in our proposals (see also a similar case of *Chenopodium pallidum* Moq. and associated names: Mosyakin, McNeill, 2018, and further details below). In Sukhorukov et al. (2019) the name *C. bengalense* is still applied, without any expression of doubt, to the taxon commonly accepted before under the name *C. giganteum*. As we mentioned, plants of Indian origin morphologically similar to the lectotype and isotype of *A. bengalensis* were cultivated by Bohumil Mandák and his research team in the Experimental Garden of the Botanical Institute CAS in Průhonice near Prague (Mosyakin, Mandák, 2018a), and those plants were uniformly diploid ( $2n = 2x = 18$ ) with the genome size (2C DNA content 1.8 pg) similar to that of *C. ficifolium* s. str. (see Mandák et al., 2016).

An additional historical specimen of *Chenopodium bengalense* ( $\equiv$  *Atriplex bengalensis*) that definitely originated from plants cultivated in the Paris Botanical Garden (from where the two original specimens from the Lamarck Herbarium also originated) is available at the James Edward Smith Herbarium at LINN (LINN-HS 1584.23, image available from <http://linnean-online.org/49133/> and <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.linn-hs1584-23>). It is annotated as "*Atriplex benghalensis* [sic!] L. [here "L." probably means Lamarck, not Linnaeus]", with an abbreviation on the label "h. R. P." that almost certainly indicates the Royal Botanical Garden of Paris ("Hortus Regius Parisiensis"). As we can judge from digital images, the LINN-HS specimen is conspecific with the two original specimens from the Lamarck Herbarium.

A careful review of earlier literature on Indian taxa of *Chenopodium* provided further compelling evidence supporting our conclusion on the true taxonomic identity of the two original specimens of *A. bengalense* from the Lamarck Herbarium at P.

Indian authors working in the field of genetics and cytogenetics of *Chenopodium* quite often recognized several "cytotypes" within groups of Indian plants identified as *C. album* sensu lato (see, e.g. Mehra, Malik, 1963; Partap, Kapoor, 1985a, b, 1987; Mukherjee, 1986; Bera, Mukherjee, 1987; Kumar, Subramaniam, 1987; Partap, Upadbya, 1987; Bera, 1991; Bera et al., 1993; Gangopadhyay et al., 2002; Bhargava et al., 2005, 2006, 2007; Emmerling-Skala, 2005; Rana et al., 2010; etc.). In fact, *C. album* s. str. is represented only by hexaploids

( $2n = 6x = 64$ ), while diploids and tetraploids belong, in the strict sense, to other species; see Mandák et al. (2018) for a general scheme of polyploid evolution in *Chenopodium* s. str. Thus, the name *C. album* was (and still is) in fact misapplied to plants with  $2n = 2x = 18$  (diploids) and  $2n = 4x = 36$  (tetraploids).

It seems that the *C. ficifolium* group is morphologically very diverse in India and adjacent regions of southern Asia (see Aellen, 1961; Pandeya et al., 1998; Pandeya, Pandeya, 2003; Mosyakin, 2016, and references therein), but morphological, geographical and evolutionary patterns of that diversity still remain poorly understood. Judging from the cited publications, most of Indian diploids (or even almost all of them?) of *Chenopodium* s. str. either belong to *C. ficifolium* s.l. or are at least closely related to it. In most cases, however, it is difficult to figure out which morphotypes are considered in the cited Indian publications.

Fortunately, Mukherjee (1986) provided brief morphological descriptions of plants and rather diagnostic photographs of leaves of his "*C. album* diploid" and "*C. album* polyploid". His Fig. 1 (upper part of the plant) and Fig. 2a (cauline leaf) labeled as "*C. album* diploid" (Mukherjee, 1986: 755; here reproduced as Fig. 2) evidently represent the morphotype morphologically most closely matching the original specimens (lectotype and syntype) of *A. bengalensis* from the Lamarck Herbarium (Fig. 1A and 1B); that morphotype, in our opinion, is closely related to *C. ficifolium* s. str., or, alternatively (depending on a species concept applied), can be even placed in *C. ficifolium* sensu lato as one of its infraspecific entities.

Moreover, Indian authors (e.g., Gangopadhyay et al., 2002; Rana et al., 2010) recognize at least two morphotypes within "diploid *C. album*", i.e. narrow-leaved and broad-leaved ones. Both these morphologically closely approach *C. ficifolium* s. str., but clearly represent different species, or at least subspecies, in cultivation (B. Mandák, personal observation). They markedly resemble what Sukhorukov and Kushunina (2014) and Sukhorukov et al. (2019) accepted as *C. bengalense*, i.e. tall robust annuals having more or less trilobate leaf blades with a markedly elongated terminal lobe and shorter lateral lobes located closer to the leaf base. In addition, seeds with small crater-like micro-depressions in these *C. bengalense*-like plants assign this species rather to the diploid *C. ficifolium* s.l. than to any hexaploid species.

Some Indian plants evidently related to *C. ficifolium* are exceptionally robust or even gigantic; for example,





Fig. 1. The lectotype (P00381128, A) and syntype (P00381127, B) of *Atriplex bengalensis* Lam. = *Chenopodium bengalense* (Lam.) Spielm. ex Steud. (images from the Lamarck Herbarium, <http://www.lamarck.cnrs.fr>; accessed September 2018)

the plants initially provisionally labeled as belonging to the "CS population" (Singhal, 1994; see Fig. 3) that were later described as *C. santoshii* Pandeya, G.Singhal & A.K.Bhatn. (Pandeya et al., 1998: 484; originally published as "*santoshei*", correctable under Art. 60.8, Note 4 of the ICN: Turland et al., 2018). According to Singhal (1994) and Pandeya et al. (1998), *C. santoshii* can grow up to 3.5 m tall. Probably those plants or other similar local robust diploids of India were progenitors of robust allohexaploid plants usually referred to as *C. giganteum*.

In addition to various cultivated hexaploids commonly identified as *C. giganteum* or *C. album* a.l., robust forms of the *C. ficifolium* species aggregate are also definitely cultivated in India as leaf vegetables locally and collectively known as *bathua* (Singh, 2015a, b; Singh

et al., 2018). For example, the new leaf vegetable cultivar of "*C. album*" Kashi Bathua-2 recently developed at the ICAR – Indian Institute of Vegetable Research, Varanasi, Uttar Pradesh (Singh et al., 2018; additional plant images are available from <https://www.researchgate.net/publication/332780339>), in fact also belongs to the *C. ficifolium* group and by its morphological characters closely approaches the plants that Lamarck described as *Atriplex bengalensis*. The same is true for another recently established cultivar, Kashi Bathua-4; its digital images (habitus, leaves, fruits/seeds) kindly provided to the first author by Dr. B.K. Singh (ICAR – Indian Institute of Vegetable Research) leave no doubt that it is also related to *C. ficifolium* and at least very similar to (if not conspecific with) *C. bengalense* (as defined by its lectotype, not by its standing epitype).



Fig. 2. "*Chenopodium album* diploid cytotype" sensu Mukherjee (1986: 755, Fig. 1, Fig. 2a); compare to Fig. 1.

A special taxonomic study of the underutilized crops (see Partap, Kapoor, 1987; Arora, 2014, etc.) and wild and weedy representatives of the *Chenopodium album* aggregate in the Indian subcontinent and other parts of southern and southeastern Asia is needed.

Thus, we think that, judging from morphological evidence, it is almost certain that Lamarck described under his name *A. bengalensis* the **diploid** plants belonging to the *C. ficifolium* aggregate (or to *C. ficifolium* s.l.); these plants were cultivated in Paris from seeds obtained from India. That conclusion provides further support to our proposals to reject the name *A. bengalensis* and to conserve the name *C. giganteum* with a conserved type to ensure the current application of the widely accepted names *C. ficifolium* and *C. giganteum*.

However, there might be an alternative nomenclatural solution. Now, when we have virtually no doubt that *C. bengalense* (according to its lectotype) represents a robust Indian taxon of the *C. ficifolium* group, it would be a pity to reject that name just because of its epitypification (Sukhorukov, Kushunina, 2014) with a morphologically poor specimen (MW0595516) almost certainly representing another species, and the resulting disruption of the nomenclature of *C. giganteum*. However, it would be also reasonable to safeguard the generally accepted and widely used name *C. ficifolium* against the earlier name *C. bengalense*. The latter will be the priority name

at the species rank if these two taxa are considered as subspecies or some other infraspecific entities of one species. Thus, a two-step proposal would satisfy that need: (1) to conserve the name *Atriplex bengalensis* with a conserved type, thus allowing to get rid of the current epitype, and (2) to conserve simultaneously the name *C. ficifolium* against *C. bengalense*. Now we are considering that nomenclatural alternative. However, future amendments of the *Code* may change the nomenclatural situation (see below).

#### The problem of *Chenopodium pallidum*: additional comments and nomenclatural options

Probably the monograph of Himalayan and Tibetan *Chenopodiaceae* had been finalized before the article by Mosyakin and McNeill (2018) became available and therefore this nomenclatural note is not cited in Sukhorukov et al. (2019). However, the nomenclatural conclusions reached in our article are unchallengeable from the viewpoint of the current *Shenzhen Code* (ICN: Turland et al., 2018), even if they look somewhat paradoxical: *Chenopodium pallidum* Moq., by its epitypification (but not lectotypification!), is the correct name for a Himalayan species of *Chenopodium*, despite the fact that its lectotype in P belongs to *Atriplex* (!), while *Chenopodium harae* Sukhor. (originally published as "*harai*"; the orthographic error correctable under Art. 60.8 of the ICN) and *Atriplex pallida* (Moq.) Sukhor. are thus homotypic synonyms of *C. pallidum*. Despite that, the names *Chenopodium harae* and *Atriplex pallida* are listed as accepted in Sukhorukov et al. (2019), which is probably taxonomically logical but nomenclaturally incorrect.

Interesting enough, Sukhorukov et al. (2019: 44) cited the lectotype of the name *C. pallidum* that was designated in Sukhorukov and Kushunina (2014: 14) but did not cite the epitype that was designated in the same article on the same page. As we noted (Mosyakin, McNeill, 2018) and as follows from the relevant provisions of the ICN (Turland et al., 2018; see also Lendemer, 2020), it is the epitype, not a lectotype, that ultimately defines the application of a name.

In our opinion, there are three main options for dealing with the confusing nomenclatural situation created by conflicting lectotypification and epitypification of the name *Chenopodium pallidum* (Sukhorukov, Kushunina, 2014, 2015).

The first option is just to retain the *status quo*. In that case the names *Chenopodium harae* and *Atriplex pallida* will remain nomenclatural synonyms of *Chenopodium*





Fig. 3. "A mature plant of CS population" (Singhal, 1994, Plate 1.2G; reproduced from <http://hdl.handle.net/10603/205080>), a robust (up to 3.5 m tall) Indian taxon later described as *Chenopodium santoshii* (Pandeya et al., 1998); evidently related to diploid *C. ficifolium* s. str.

*pallidum* (according to its epitypification). No nomenclatural and taxonomic changes will be needed in that case; however, the genus-level identity conflict of the lectotype (an *Atriplex*) and the epitype (a *Chenopodium*) of the name *C. pallidum* will not be resolved.

On the other hand, if it is considered useful to restore the application of the name *C. pallidum* in accordance with the taxonomic identity of its lectotype (belonging to *Atriplex*), then the simplest way to do that would be to propose the name *C. pallidum* for conservation with a conserved type other than the standing lectotype (preferably another original specimen from the single gathering cited in the protologue). In that case, if that hypothetical conservation proposal is accepted, the current epitype of *Chenopodium pallidum* (belonging to *Chenopodium*) will have no standing because an epitype supports only the type to which it is linked

by the typifying author (Art. 9.20, Note 8 of the ICN: Turland et al., 2018), the name *Atriplex pallida* will be the correct name for the species of *Atriplex* currently known as *A. schugnanica* Iljin (1936a: 123), and the name *C. harae* will become available for the species of *Chenopodium* now properly called *C. pallidum* due to its epitypification. However, in our opinion, the usefulness of such a conservation proposal is doubtful. It will submerge into synonymy the name *Atriplex schugnanica* that was and still is accepted in several publications and databases; e.g., Iljin (1936b: 97), Ikonnikov (1963: 99; 1979: 139), Grubov (1966: 32), Sidorenko (1968: 338), Pratov (1972: 50), Czerepanov (1995a: 181; 1995b: 347), Hedge, Jafri and Omer (in Freitag et al., 2001: 67), Sukhorukov (2006: 384), Zhu (in Zhu, Sanderson, 2017: 166, as *Obione schugnanica* (Iljin) G.L.Chu), POWO (2020–onward: <http://www.plantsoftheworldonline.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:164138-1>), etc.

The third option would be to propose the name *Chenopodium pallidum* for rejection. Anyway, that name remained forgotten for a long time and was taxonomically restored (in conflict with the generic identity of its original specimens) only in 2014 (Sukhorukov, Kushunina, 2014). If that rejection proposal is accepted, the name *Atriplex schugnanica* will be preserved for a species of *Atriplex*, the name *Chenopodium harae* will become available for a species of *Chenopodium*, and the generic identity conflict (the *Atriplex* lectotype versus the *Chenopodium* epitype) will be successfully resolved by nomenclatural rejection of the problematic name itself. At present we consider this nomenclatural option as preferable, and the relevant nomenclatural proposal has been prepared (Mosyakin, Mandák, submitted to *Taxon*, expected in 2021).

It should be noted that possible future changes in the *International Code of Nomenclature...* may open other options for cases such as epitypifications of *Chenopodium pallidum* and *Atriplex bengalensis* ( $\equiv$  *Chenopodium bengalense*, see above). For example, the recent proposal to amend the *Code* (Mazumdar et al., 2020: 631) advocated the following amended wording of the first sentence of Art. 9.20 (proposed amended text **in bold**): "The author who first designates (Art. 7.10, 7.11, and F.5.4) an epitype must be followed, **but that choice is superseded if it is in serious conflict with the protologue, in which case an element that is not in conflict with the protologue is to be chosen**". If that (or similarly worded) proposal is accepted, rejection or supersession of an erroneously designated epitype will become possible, and it will be much easier than the current procedure involving nomenclatural conservation or rejection.



### On a possible taxonomic identity of *Chenopodium strictum* as originally described by Roth: additional considerations

Sukhorukov et al. (2019: 32–33) commented on *Chenopodium strictum* Roth as follows: "Sukhorukov (2014) discovered that the plants growing in North Himalaya and in Europe differ in their morphological characters and *C. betaceum* Andr. may be the correct name for the European plants. Furthermore, *C. strictum* material from Himalaya, from where the species was described, is scarce (Jammu and Kashmir, India). Further investigations are needed to discover which plants belong under this name". We agree that further investigations are needed and for those investigations to be productive and free from misunderstanding, some comments are needed as well.

From the wording cited above a reader may assume (even if that was not an original intention of the authors) that the taxonomic acceptance of the name *C. betaceum* for European tetraploids (they were also known before as *C. striatum* (Krašán) Murr, or under the misapplied name *C. strictum* auct. non Roth) was restored by Sukhorukov (2014). However, that is not the case.

In fact, Modest M. Iljin in his treatment of *Chenopodiaceae* in the fourth volume of the *Flora of the Ukrainian SSR* (Iljin, 1952: 306–308) explicitly restored the usage of the name *C. betaceum* for the species treated in the *Flora of the USSR* (Iljin, Aellen, 1936) as *C. strictum*. In the same volume, Iljin (1952) also taxonomically and nomenclaturally restored another species described by Antoni L. Andrzejowski (1862), *C. acerifolium* Andr., and demonstrated that that name is of priority for the mainly East European or/and Euro-Siberian species earlier known as *C. klinggraeffii* Aellen, which was, in turn, the replacement name for the illegitimate combination *C. hastatum* (C. Klinggr.) Murr, non Phil. (see Uotila, Lomonosova, 2016; Mosyakin, 2017).

But even before Iljin (1952), Vladimir G. Chrshanovski [also transliterated as Khrzhanovskiy, Хржановський in Ukrainian, Хржановский in Russian; see a biographic note by Rubtsova (2004)] accepted the names *C. acerifolium* and *C. betaceum* in his treatment of *Chenopodiaceae* in the identification manual of vascular plants of Ukraine (Chrshanovski, 1950: 666); however, he provided no explanation for his taxonomic and nomenclatural decisions. Thus, Iljin (1952) was effectively the first author who not only returned from oblivion, but explicitly accepted the names *C. acerifolium* and *C. betaceum*, and also properly justified his

*Український ботанічний журнал*, 2020, 77(6)

restoration of these names for the two now generally recognized species occurring in East Europe and beyond. Already in their treatment of *Chenopodium* in the *Flora of the USSR*, Iljin and Aellen (1936: 35) commented that Indian plants are morphologically somewhat different from the European ones, and because of that they coined the combination *C. strictum* subsp. *striatum* (Krašán) Aellen & Iljin. A comment suggesting that *C. betaceum* is probably the correct name for the European species was also made by Mosyakin (1996: 41–42), and later also by Sukhorukov (2014: 229). Further details and quotations (with translations) from Iljin (1952) and other sources were provided in Mosyakin (2017: 145–146; not cited in Sukhorukov et al., 2019).

However, until recently there was an obstacle to proper restoration of the name *C. betaceum*: no original Andrzejowski's specimens of that species were located in the 1990s – mid-2010s in the KW herbarium (where most of specimens of that researcher are deposited, mainly in the Besser historical collection – KW-BESS). It was documented that at least one original specimen of *C. betaceum* was on loan in BRNU (see Dvořák, 1992: 68, footnote) but, if returned to KW, it was probably misplaced and is still not yet located. In 2016 Pertti Uotila (H herbarium) kindly informed Sergei Mosyakin (KW) about the long-forgotten loan of two original specimens of *C. acerifolium* and one original specimen of *C. betaceum*. Upon the return of these specimens from H to KW the real identity of *C. betaceum* has now been confirmed beyond any reasonable doubt (Mosyakin, 2017). That author then designated as lectotype the specimen KW001002779 and explicitly accepted *C. betaceum* for the European and partly Asian tetraploid species to which the name *C. strictum* had been commonly misapplied in the 20<sup>th</sup> century, following the problematic nomenclatural resurrection of *C. strictum* by Aellen (1929).

The geographic origin of the type of *C. strictum* was indicated very broadly in the protologue (Roth in Schultes, 1820: 264) and in the book by Roth (1821: 180), as "*in India orientali*", meaning in that case not the eastern part of India proper, but "East India" as opposed to the West Indies in the Western Hemisphere (see Mosyakin, 2017: 146). Despite this, Sukhorukov et al. (2019: 33) assumed that *C. strictum* was described "from Himalaya". In fact, Benjamin Heyne, who was the collector of the original specimen(s) of *C. strictum*, never visited the Himalayan region but did most of his collecting in the southern part of India, within the territories of the present-day states of Tamil Nadu, Karnataka, and Andhra Pradesh [Heyne

(1814), Burkill (1953), Stewart (1982); for a summary, see Mosyakin (2017: 146) and references therein].

Heyne (1814: 54, 133) mentioned a species of *Chenopodium* (as "*Chenopodium viride*", most probably meaning a *Chenopodium* with lax inflorescences) twice in his book, of which the only original mention (not translated from an Indian source) was on page 54 in Table V entitled the *List of Vegetables, the Leaves of which are used by the Natives in their Curries or Stews*. This part of his book is included in "Tract II. Statistical fragments of the Mysore", in which Heyne described his observations during the Mysore Survey, for which he was appointed in 1800 as a surgeon and assistant to Colonel Colin Mackenzie, the superintendant of that survey who led it from 1799 until 1810 (Edney, 1997: 175–176). Mysore (now Mysuru, Karnataka) in the early 19<sup>th</sup> century was the center of the princely state of Mysore in Southern India. Heyne also participated in a general agricultural survey of the Mysore and Malabar territories (Roy, 1986: 26), and his other scientific activities were also confined to Southern India (see Bor, 1954; Stewart, 1982; Desmond, 1992; Watson, Noltie, 2016; etc.).

Consequently, the original material of *C. strictum* was most probably collected somewhere in the southern part of India. Thus, the claim that "the plants growing in North Himalaya and in Europe differ in their morphological characters" (Sukhorukov et al., 2019: 32–33) is probably valuable from a biogeographic viewpoint because it improves our knowledge of the actual range of the Eurasian plants now properly called *C. betaceum*; however, it tells us nothing about possible differences between the type of *C. strictum* (most probably a southern Indian plant) and the European plants to which the latter name was misapplied.

It is usually assumed that the original specimen or specimens of *C. strictum* has/have been destroyed during World War II with many other historical collections in Berlin–Dahlem (B) (see e.g., Merrill, 1943; Sleumer, 1949; Pilger, 1953; Hiepko, 1987) and only one fragment of an original specimen is still extant in the Paul Aellen herbarium at G (for further details and additional relevant references, see Mosyakin, 2017). That fragment in G is the standing lectotype of *C. strictum* designated by Dvořák (1989: 198, 201, Fig. 3).

But is it possible that some other specimen or specimens of the original collection(s) of Heyne still exists/exist?

During the preparation of our nomenclatural proposal to conserve *C. giganteum* (Mosyakin, Mandák, 2018) the first author studied the digital images of *Chenopodium*

specimens now deposited in the Wallich herbarium at K. It is known that this important collection (see Anonymous, 1913; Candolle, Radcliffe-Smith, 1981; Stafleu, Cowan, 1988; Prakash, 2016; etc.) contains numerous specimens collected in India by Heyne; these specimens were transferred to the Wallich collection as part of the so-called "Madras herbarium" (Anonymous, 1913; Watson, 2013a–onward, 2013b–onward). As explained by Watson (2013b–onward), "In 1829 the East India Company permitted Wallich to add several other collections of dried plants, also kept in the India museum, into his distribution scheme, 'principally with a view to the distribution of their duplicates.' On page 61, Wallich details these additional collections (herbaria), and recounts how they will be indicated in his listing". In particular, it was noted that 'Herb. Madras' "is the large herbarium, with many duplicates, formed by Tranquebar Missionaries Johan Godfried (or Gottfried) Klein (1766–1821), Benjamin Heyne (1770–1819) & Johan Peter Röttler (1749–1836). There are also entries under their separate names, e.g. 'Herb. Heyn.', etc.". Heyne not only left some of his specimens in London during his leave in 1813–1816 but also in 1816, before returning to India, gave most of his collection to A.W. Roth (Anonymous, 1913; Bor, 1954, etc.).

It is noteworthy that plant fragments on at least one sheet from the Wallich herbarium closely match the extant type fragment from G, and the two specimens mounted on that sheet are marked one as originated from Heyne (Wallich Catalogue No. 6952.[E], K barcode K001126338, <http://specimens.kew.org/herbarium/K001126338>) and another as part of the "Madras herbarium" (Wallich Catalogue No. 6952.[A], K barcode K001126337, <http://specimens.kew.org/herbarium/K001126337>) (Wallich, 1832: page 233, entry 6952).

It is possible thus that the two morphotypes mounted on the sheet K001126337/K001126338 may represent Heyne's duplicates of the specimens used by Roth that were deposited in B, or at least were associated with these collections, representing the same or closely related species because they originated from the same collector and most probably from the same region/source. In our opinion, the plant fragment mounted in the left-side bottom corner of the sheet and tentatively associated with the Madras Herbarium and Wallich Catalogue No. 6952.[E] is most similar to the type fragment in G, having a very similar lax partial inflorescences and almost lanceolate upper leaves. The specimen associated with Heyne and Wallich Catalogue No. 6952.[A] is probably represented by two branches and a separate leaf

mounted at the right-side of the sheet. That specimen also shows some similarity to the G lectotype of *C. strictum*, especially if lanceolate upper leaves are considered; however, inflorescences in that specimen seem to be more condensed than in the G lectotype. Also, the letter E written in pencil near the separate leaf is followed by a question mark, so the actual association of the plant fragments mounted on that sheet may be questionable. In any case, judging from morphological characters observable on scanned digital images, both plants belong to the *C. album* aggregate, they were probably hexaploids, and both are not the same as the European specimens of *C. betaceum*.

Of course, at present it is impossible to prove beyond doubt that any of the discussed specimens from the Wallich herbarium at K is indeed associated with one or both names in *Chenopodium* coined by Roth (in Schultes, 1820; also Roth, 1821). However, we may accept the similarity of these plant fragments at K with the standing lectotype at G as circumstantial evidence in favor of the current interpretation of *C. strictum* as some yet obscure morphotype (hexaploid?) of the *C. album* aggregate but not as the priority name for any of Eurasian tetraploids. Thus, one rather widespread species of that tetraploid complex (also represented by *C. striatiforme* Murr, *C. novopokrovskyanum* (Aellen) Uotila, and some other "narrow" species) should be now properly accepted as *C. betaceum* (= *C. striatum*), as it was, first after Andrzejowski (1862), accepted by Chrshanovski (1950) and then confirmed and convincingly justified by Iljin (1952).

#### **The nomenclatural identity of the name *Bassia fiedleri***

Sukhorukov et al. (2019: 106) listed the name *Bassia fiedleri* Aellen (1961: 713) as a new synonym ("syn. nov.") of the accepted name *Bassia scoparia* (L.) A.J.Scott (= *Kochia scoparia* (L.) Schrad.) and provided the following comment: "Aellen (in Hegi 1961) stated a new name instead of *Bassia divaricata* (Kar. & Kir.) Kuntze (1891) [now *Grubovia dasyphylla* (Fisch. & C.A.Mey.) Freitag & Kadereit], non *Bassia divaricata* F. Muell. (1882). The name *Bassia fiedleri* was accepted as a synonym of *Grubovia dasyphylla* (Kadereit, Freitag, 2011). However, the analysis of the material in G collected by O. Fiedler in Germany (as an alien plant) and treated by P. Aellen clearly shows that *Bassia fiedleri* is conspecific with *Bassia scoparia*".

The same conclusion is also stated in the Abstract (Sukhorukov et al., 2019: 1): "*Bassia fiedleri*, previously considered as conspecific with *Grubovia dasyphylla*, is added to the synonymy of *Bassia scoparia*".

However, these statements are incorrect. It is evident (and is correctly mentioned by Sukhorukov et al., 2019) that Aellen coined *Bassia fiedleri* as a replacement name for *Echinopsilon divaricatum* Kar. & Kir. Aellen thought that it was necessary to transfer the species name *E. divaricatum* to *Bassia*. However, it was impossible to use for that species-rank taxon the epithet "*divaricata*" because of the existence of the earlier name *Bassia divaricata* (R.Br.) F.Muell. (Mueller, 1882: 30) [= *Anisacantha divaricata* R.Brown (1810: 410)] referable to an Australian species now accepted as *Sclerolaena divaricata* (R.Br.) Sm. (see Scott, 1978: 112, Wilson, 1984: 259, etc.), which pre-dates the combination *Bassia divaricata* made by Kuntze (1891: 546) for the Asian species. In his treatment Aellen (1961: 713) clearly stated that his name is "nom. nov." and further specified in the footnote: "*Echinopsilon divaricatum* muß als *Bassia* – wegen der älteren *Bassia divaricata* F. v. Muell., Cens. Austr. Pl. 30 (1882) – einen anderen Namen erhalten" ["*Echinopsilon divaricatum* as *Bassia* got another name – because of the earlier [name] *Bassia divaricata* F. v. Muell., Cens. Austr. Pl. 30 (1882)"].

According to Art. 7.4 of the ICN (Turland et al., 2018), a replacement name (in our case, *Bassia fiedleri*) is typified by the type of its replaced name (here, *Echinopsilon divaricatum*), even though it may have been applied erroneously to a taxon now considered not to include that type.

Indeed, Aellen (1961: 714) also indicated that plants of his *Bassia fiedleri* were collected in Central Europe only once, in 1955 by O. Fiedler, as an alien species introduced with imported wool in Leipzig: "Im Gebiet nur einmal mit Wolle eingeschleppt bei der Leipziger Wollkammerei an einer Schutthalde zahlreich aufgetreten (1955, O. Fiedler)". However, even if these alien plants collected in Germany were misidentified and actually represented *B. scoparia*, as revealed by Sukhorukov et al. (2019), that fact does not give any reason for synonymization of Aellen's replacement name with the latter species.

Consequently, *Bassia fiedleri* (as well as its replacement name *Echinopsilon divaricatum*) is the name homotypic with *Bassia divaricata* (Kar. & Kir.) Kuntze (*nom. illeg.*, non F. Muell. 1882) and a taxonomic synonym of *Grubovia dasyphylla* (Fisch. & C.A.Mey.) Freitag & Kadereit, as it was correctly stated by Kadereit and Freitag (2011). If deemed necessary, "*Bassia fiedleri* auct. non Aellen" can be mentioned under *B. scoparia*, but only as a misapplied name, not as a true synonym.



## Comments on typification statements

### *Acroglochin persicarioides* (Poir.) Moq.

The type of the name *Amaranthus persicarioides* Poir. (the basionym of *Acroglochin persicarioides* (Poir.) Moq.) was cited by Sukhorukov et al. (2019: 84) as "not designated, P?". That name and other names associated with *Acroglochin* were discussed by Iamonico (2018), who provided typification information (including newly made lecto- and neotypifications) for all names concerned. However, the article by Iamonico (2018) was published on 14 December 2018, while the article by Sukhorukov et al. (2019) is dated by 31 January 2019. Naturally, it was probably too late to include the article by Iamonico in the list of references in Sukhorukov et al. (2019).

In particular, Iamonico (2018: 199) lectotypified *Acroglochin chenopodioides* Schrad. (cited by Sukhorukov et al. (2019) as "existence [of the type] not certain") on the specimen LE00018195 from Schrader's herbarium and neotypified the name *Amaranthus persicarioides* on the same specimen, thus making these two names homotypic by their lecto- and neotypification.

For the name *Amaranthus diandrus* Spreng., Sukhorukov et al. (2019: 84) reported its type as "Lectotype (Sukhorukov, designated here): NEPAL, Sep 1791, Spreng.[el] (L1677349!)". Iamonico (2018: 199) earlier designated a neotype for that name. A neotype serves as a nomenclatural type only if no original material is extant or as long as it is missing (Art. 9.8 of the ICN: Turland et al. 2018). According to Art. 9.19(a) of the ICN, the choice of a neotype is superseded if any of the original material is found to exist. Thus, the lectotypification made by Sukhorukov, if it is based on an element representing extant original material, supersedes the neotype designation by Iamonico (2018).

### *Chenopodium karoii* (Murr) Aellen

The lectotype of the basionym of that species name, *C. album* subsp. *karoii* Murr (1923: 97), was reported as "Lectotype (designated here by Sukhorukov): [RUSSIA] Nerczynsk [Nerchinsk], dump places, 1892, Karo 169 (G00405813!)" (Sukhorukov et al., 2019: 24). Earlier Uotila and Lomonosova (2016: 226) cited that specimen as the holotype. They admitted that there was no citation of any particular specimen in the protologue (Murr, 1923: 97) but anyway concluded that "Clearly this [i.e. G00405813 – S.M.] is the only sheet that was in Murr's possession and it was used for describing the new subspecies". However, in the context of the current

*Shenzhen Code* (Turland et al., 2018) and the earlier versions of the *Code* (see further details, comments and recommendations in McNeill, 2014; also Turland et al., 2020) the holotype status of that specimen is not evident. Because of that the formal lectotype designation by Sukhorukov et al. (2019) is justified; nevertheless the reference to the type statement by Uotila and Lomonosova (2016) was desirable.

A proposal to amend the *Code* (Art. 9.10) should be probably considered for cases of original elements erroneously indicated on or after 1 January 2001 as holotypes to be corrected to lectotypes, in addition to the proposal by Turland et al. (2020).

### *Halogeton glomeratus* (M.Bieb.) C.A. Mey. (= *Anabasis glomerata* M.Bieb.)

Sukhorukov et al. (2019: 126) reported the type of *Anabasis glomerata* as "Lectotype (designated here by Sukhorukov): Ex Sibiria [From Siberia], Salesow [Zalesov] (LE!)". However, Grubov (1966: 116) provided exactly the same type information: "Описан из «Сибири», тип в Ленинграде" ("Described from «Siberia», type in Leningrad") and further commented that the species was described as based on collections of Zalesov "from Siberia", with no exact location and date given. Grubov also provided brief historical information about travels of Zalesov and suggested that the type specimen in LE originated either from the Lake Zaisan area (eastern Kazakhstan) or from the Chuya Steppe (Altai Republic, Russia). As we see, no new information on the type was provided in Sukhorukov et al. (2019) as compared to the type statement of Grubov (1966; see also Hedge et al. in Freitag et al., 2001: 202), and thus the effective type designation, correctable to lectotype under Art. 9.10 of the ICN (Turland et al., 2018), in that case should be credited to Grubov.

### *Salsola monopectera* Bunge

While discussing *Salsola monopectera*, Sukhorukov et al. (2019: 125) provided the following type statement: "Lectotype (Sukhorukov, designated here): Mongolia chinensis in itineris ad Chinam, [year] 1840 [Tatarinow s.n.] (LE!)". The explanation for the lectotype designation was provided in a note (Sukhorukov et al., 2019: 125): "Note. Bunge (1879) did not state a herbarium for the type specimen. Rilke (1999) and Grubov (2000) indicated that the holotype is in LE, but the Bunge herbarium is also deposited in some other herbaria, especially in G and P. Choosing a lectotype, we follow the suggestion of McNeill (2014) since no collection number and herbarium are indicated in the protologue".

The statement is based on the misunderstanding or misinterpretation of the recommendations provided by McNeill (2014). In fact, Art. 9.10 of the ICN (Turland et al., 2018) is directly applicable in this case: "The use of a term defined in the Code (Art. 9.1, 9.3 and 9.5–9.9) as denoting a type, in a sense other than that in which it is so defined, is treated as an error to be corrected...". Already in 1936, Iljin (1936b: 216) indicated that the type of *S. monoptera* is in LE ("Тип в Ленинграде") and Grubov (1966: 83) confirmed that and provided more details relevant to the type (in Russian: "Описан из Монголии (на пути между городами Калганом и Улан-Батором), тип в Ленинграде", meaning "Described from Mongolia (on the way between Kalgan and Ulan-Bator [Ulaanbaatar] towns), the type is in Leningrad"), but without citing the actual specimen more precisely. Rilke (1999), in turn, referred to these two publications, but also cited the LE specimen (as "holotype"). Thus, the lectotypification of the name *S. monoptera* proposed by Sukhorukov (in Sukhorukov et al., 2019: 125) was unnecessary because the "holotype" (or **the** holotype) from LE indicated by Rilke (1999: 103) and later by Novoselova (2000: 91) in Grubov (2000) (but not directly by Grubov, 2000) is correctable to the lectotype, and that lectotypification should be thus credited to Rilke.

Even if there are two or more original specimens available in LE, Rilke's statement in her monograph of 1999 should be accepted as the first-step lectotypification; however, currently there is no information on the existence of any additional original specimens in LE. Since that type indication/designation has been made by Rilke before 1 January 2001 (Art. 7.11 of the ICN), the phrase "designated here" (*hic designatus*) or an equivalent was not necessary.

## Concluding remarks

An earlier version of this article (which was, however, quite close to the present version) was submitted in August 2020 to a journal but was promptly (in just five days after the submission date) rejected following a recommendation in an open review by one of the authors whose opinions and some taxonomic and/or nomenclatural decisions are discussed or corrected here. We assume that such reviewing practice is not the best model to be followed, but anyway, we respect and accept the editorial decision. We emphasize that our intention was to provide to the users of botanical information the nomenclaturally correct solutions for selected taxa in strict accordance

with the current rules of nomenclature (*Shenzhen Code*, Turland et al., 2018) and to express, freely and openly, our opinions on several taxonomically problematic cases. The reviewer complained that some nomenclatural opinions on several taxa have been already expressed, at least in part, in earlier publications by Mosyakin and co-authors (e.g., Mosyakin, 2017; Mosyakin, McNeill, 2018; Mosyakin, Mandák, 2018a, b). In fact, here we provide additional (both direct and indirect) evidence for several noteworthy cases, as compared to arguments presented in our earlier articles, but since our earlier arguments were ignored (at least partly) or probably went unnoticed, we considered it useful to emphasize and further strengthen those arguments here. Nothing personal, just science.

## Acknowledgements

The authors are grateful to the reviewers for their useful comments and suggestions, in particular, to Peter J. de Lange (Environment and Animal Sciences, Unitec Institute of Technology, Auckland, New Zealand) for his editorial recommendations. We are grateful to Binod Kumar Singh (ICAR-Indian Institute of Vegetable Research, Varanasi, Uttar Pradesh, India) for providing additional photographs of plants belonging to two Kashi Bathua cultivars from India. Ganna V. Boiko and Vera P. Hayova (M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine) skilfully guided the present submission through the editorial process and made several improvements to the text and images. The taxonomic and nomenclatural work of Sergei Mosyakin was in part supported by the National Academy of Sciences of Ukraine (project 0117U004024) and research of Bohumil Mandák was supported by the Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic (LTAUSA18004), the Czech Science Foundation (20-20286S), and is part of the long-term research development project RVO 67985939.

## References

- Aellen P. 1929. *Chenopodium strictum* Roth (1821), ein älterer Name für *Chenopodium striatum* (Kraš.) Murr (1896). *Magyar Botanikai Lapok*, 26: 105–107.
- Aellen P. 1960–1961. *Chenopodiaceae*. In: Hegi G. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, 2<sup>nd</sup> ed., vol. 3, part 2, Lief. 2–4. München: Lehmann Verlag [Reprinted: Berlin & Hamburg: Paul Parey Verlag, 1979], pp. 533–762.
- Andrzejowski A. 1862. Continuatio Enumerationis Plantarum sponte in Gubernio Podolico et locis adjacentibus crescentium. *Universitetskie Izvestiya (Kiev)*, [volume

- of 1862], 7: 94–142. [Alternative Russian title: Андржиевский А. 1862. Продолжение исчисления растений Подольской губернии и смежных с нею мест. *Университетские известия (Киев)*, [т. 1862 г.] 7: 94–142].
- Anonymous. 1913. The Wallichian Herbarium. *Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Botanic Gardens, Kew)*, [vol. of 1913], 7: 255–263. Available at: <http://www.jstor.org/stable/4115049>; <https://doi.org/10.2307/4115049>
- Arora R.K. 2014. *Diversity in underutilized plant species – An Asia Pacific perspective*. New Delhi, India: Bioversity International, 203 pp. Available at: [https://www.bioversityinternational.org/fileadmin/user\\_upload/online\\_library/publications/pdfs/Diversity\\_in\\_Underutilized\\_Plant\\_Species\\_An\\_Asia-Pacific\\_Perspective\\_1938.pdf](https://www.bioversityinternational.org/fileadmin/user_upload/online_library/publications/pdfs/Diversity_in_Underutilized_Plant_Species_An_Asia-Pacific_Perspective_1938.pdf)
- Bera B. 1991. *Cytomorphological and biochemical investigations on three cytotypes of Chenopodium album L.*: PhD Thesis. Calcutta [Kolkata]: University of Calcutta (Department of Botany), vii + 192 pp. Available at: <http://hdl.handle.net/10603/161830>
- Bera B., Mukherjee K.K. 1987. Phenotypic variability in *Chenopodium album*. *The Nucleus*, 30: 50–53.
- Bera B., Das S., Mukherjee K.K. 1993. Morphological studies on three cytotypes of *Chenopodium album* L. of lower Gangetic plains, West Bengal, India. *Phytomorphology*, 43: 93–103.
- Bhargava A., Rana T.S., Shukla S., Ohri D. 2005. Seed protein electrophoresis of some cultivated and wild species of *Chenopodium*. *Biologia Plantarum*, 49(4): 505–511. <https://doi.org/10.1007/s10535-005-0042-5>
- Bhargava A., Shukla S., Ohri D. 2006. Karyotypic studies on some cultivated and wild species of *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 53: 1309–1320. <https://doi.org/10.1007/s10722-005-3879-8>
- Bhargava A., Shukla S., Ohri D. 2007. Genome size variation in some cultivated and wild species of *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*). *Caryologia* 60(3): 245–250. <https://doi.org/10.1080/00087114.2007.10797943>
- Bor N.L. 1954. Notes on Asiatic grasses: XX. Indian grasses in Roth's Herbarium. *Kew Bulletin*, 9(4): 545–548. <https://doi.org/10.2307/4114547>
- Brown R. 1810. *Prodromus florae Novae Hollandiae et Insulae Van-Diemen*. Londini [London]: Typis Richardi Taylor et socii, viii + pp. 145–590. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.52309>
- Burkill I.H. 1953. Chapters on the history of botany in India. 1. From the beginning to the middle of Wallich's service. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 51(4): 846–878.
- Candolle R. de, Radcliffe-Smith A. 1981. Nathaniel Wallich, MD, PhD, FRS, FLS, FRGS, (1786–1854) and the Herbarium of the Honourable East India Company, and their relation to the de Candolles of Geneva and the Great Prodromus. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 83(4): 325–348. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1981.tb00355.x>
- Chrshanovski V.G. 1950. *Chenopodiaceae*. In: Klokov M.V. (Ed.). *Identification manual of plants of the Ukr. SSR*. Kyiv: State Publisher of Agricultural Literature of the Ukr. SSR, pp. 662–680. [Хржановський В.Г. 1950. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Визначник рослин УРСР*. Ред. М.В. Клоков. Київ: Державне видавництво сільськогосподарської літератури УРСР, с. 662–680].
- Czerepanov S.K. 1995a. *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*. Cambridge; New York: Cambridge University Press, x + 516 pp.
- Czerepanov S.K. 1995b. *Plantae Vasculares Rossicae et civitatum collimitanearum (in limicis URSS olim)*. St. Petersburg: Mir i Semya–95, 992 pp. [Черепанов С.К. 1995b. *Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)*. Санкт-Петербург: Мир и семья–95, 992 с.].
- Desmond R. 1992. *The European discovery of the Indian flora*. Oxford: Oxford University Press & Royal Botanic Gardens, Kew, viii + 355 pp.
- Dvořák F. 1989. Study on *Chenopodium strictum* agg. *Feddes Repertorium*, 100(5–6): 197–234.
- Dvořák F. 1992. Study of *Chenopodium subopulifolium* J. Murr emend D. *Feddes Repertorium*, 103(1–2): 49–69. <https://doi.org/10.1002/fedr.19921030109>
- Dvořák F. 1993. Relationships and diagnostic characters of *Chenopodium striatiforme* J. Murr, *C. striatum* (Krašan) J. Murr and *C. strictum* Roth. *Feddes Repertorium*, 104(7–8): 439–449. <https://doi.org/10.1002/fedr.19931040704>
- Edney M.H. 1997. *Mapping an Empire: the geographical construction of British India, 1765–1843*. [Vol. 10 of the *Mapping an Empire* series]. Chicago & London: The University of Chicago Press, 458 pp.
- Emmerling-Skala A. 2005. "Sultan der Gemüsegärten"? – der Weiße Gänsefuß (*Chenopodium album* L.) als Nahrungspflanze. *Schriften des Vereins zur Erhaltung der Nutzpflanzenvielfalt*, 3: 1–143.
- Freitag H., Hedge I.C., Jafri S.M.H., Kothe-Heinrich G., Omer S., Uotila P. 2001. *Chenopodiaceae*. In: Ali S.I., Qaiser M. (eds.). *Flora of Pakistan*, No. 204. Karachi: University of Karachi; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 217 pp.
- Gangopadhyay G., Das S., Mukherjee K.K. 2002. Speciation in *Chenopodium* in West Bengal, India. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 49: 503–510. <https://doi.org/10.1023/A:1020909128003>
- Grubov V.I. 1966. *Plantae Asiae Centralis. Vol. 2: Chenopodiaceae*. Leningrad: Nauka, 134 pp. [Грубов В.И. 1966. *Растения Центральной Азии. Вып. 2: Chenopodiaceae*. Ленинград: Наука, 134 pp.]
- Grubov V.I. (ed.) 2000. *Catalogue of the type specimens of Central Asian vascular plants in the herbarium of the V.L. Komarov Botanical Institute (LE)*. St. Petersburg: St. Petersburg University Press, 236 pp. [Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института имени В.Л. Комарова (LE). Ред. В.И. Грубов. Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета, 236 с.].



- Heyne B. 1814. *Tracts, historical and statistical, on India: with journals of several tours through various parts of the peninsula: also, an account of Sumatra, in a series of letters*. London: Printed for Robert Baldwin; and Black, Parry and Co., Booksellers for the Hon. East India Company, xii + 462 pp.
- Hejko P. 1987. The collections of the Botanical Museum Berlin Dahlem (B) and their history. In: Scholtz H. (ed.). *Botany in Berlin* [special issue]. *Englera*, 7: 219–252.
- Iamonico D. 2018. Nomenclatural and taxonomic notes on *Acroglouchin* and its position in *Chenopodiaceae* s. str. *Phytotaxa*, 383(2): 197–205. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.383.2.6>
- Ikonnikov S.S. 1963. *Identification manual of plants of the Pamir*. Dushanbe: Academy of Sciences of the Tajik SSR, 282 pp. [Иконников С.С. 1963. *Определитель растений Памира* (Труды Памирской биологической станции Ботанического института АН Таджикской ССР, т. 20). Душанбе: Изд-во АН Таджикской ССР, 282 с.].
- Ikonnikov S.S. 1979. *Identification manual of higher plants of Badakhshan*. Leningrad: Nauka, 400 pp. [Иконников С.С. 1963. *Определитель высших растений Бадахшана*. Ленинград: Наука, 400 с.].
- Илjin M.M. 1936a. New species of the family *Chenopodiaceae* of the flora of the USSR. *Acta Instituti Botanici Academiae Scientiarum URSS, Ser. 1: Flora et Systematica Plantae Vasculares*, 2: 123–132. [Ильин М.М. 1936a. Новые виды сем. *Chenopodiaceae* флоры СССР. *Труды Ботанического института Академии наук СССР, сер. 1: Флора и систематика высших растений*, 2: 123–132].
- Илjin M.M. 1936b. *Chenopodiaceae*. In: Komarov V.L. (ed.). *Flora URSS, Ser. 6*. Moscow; Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS, pp. 2–354. [Ильин М.М. 1936b. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Флора СССР*, т. 6. Ред. В.Л. Комаров. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 2–354].
- Илjin M.M. 1952. *Chenopodiaceae*. In: Kotov M.I. (ed.). *Flora URSS*, vol. 4. Kyiv: Academy of Sciences of the Ukrainian SSR Publ., pp. 267–313, 650. [Ильин М.М. 1952. *Флора Української РСР*, т. 4. Ред. М.І. Котов. Київ: Видавництво АН УРСР, с. 267–313, 650].
- Илjin M.M., Aellen P. 1936. *Chenopodium*. In: Komarov V.L. (ed.). *Flora URSS*, vol. 6. Moscow; Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS, pp. 41–73, 873. [Ильин М.М., Эллен П. 1936. *Флора СССР*, т. 6. Ред. В.Л. Комаров. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 41–73, 873].
- Kadereit G., Freitag H. 2011. Molecular phylogeny of *Camphorosmeae* (*Camphorosmoideae*, *Chenopodiaceae*): Implications for biogeography, evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis and taxonomy. *Taxon*, 60(1): 51–78. <https://doi.org/10.1002/tax.601006>
- Kumar V., Subramaniam B. 1987. *Chromosome atlas of flowering plants of the Indian Subcontinent*, 2 vols (vol. 1: Dicotyledons). Calcutta [Kolkata]: Botanical Survey of India, xxvi + 1095 pp.
- Kuntze O. 1892. *Revisio generum plantarum...*, vol. [pars] 2. Leipzig: A. Felix [etc.], pp. 377–1011. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.327>
- Lendemer J.C. 2020. Epitypes are forever: Best practices for an increasingly misused nomenclatural action. *Taxon*, 69(5): 849–850. <https://doi.org/10.1002/tax.12289>
- Mandák B., Krak K., Vít P., Pavlíková Z., Lomonosova M.N., Habibi F., Lei W., Jellen E.N., Douđa J. 2016. How genome size variation is linked with evolution within *Chenopodium sensu lato*. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 23: 18–32. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.09.004>
- Mandák B., Krak K., Vít P., Lomonosova M.N., Belyayev A., Habibi F., Wang L., Douđa J., Štorchová H. 2018. Hybridization and polyploidization within the *Chenopodium album* aggregate analysed by means of cytological and molecular markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 129: 189–201. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.08.016>
- Mazumdar J., Bandyopadhyay S., Bhattacharjee A. 2020. (013) Proposal to amend Article 9.20. *Taxon*, 69(3): 631. <https://doi.org/10.1002/tax.12253>
- Mehra P.N., Malik C.P. 1963. Cytology of some Indian *Chenopodiaceae*. *Caryologia*, 16(1): 67–84. <https://doi.org/10.1080/00087114.1963.10796085>
- Merrill E.D. 1943. Destruction of the Berlin Herbarium. *Science*, 98(2553): 490–491. <https://doi.org/10.1126/science.98.2553.490>
- Mosyakin S.L. 1996. *Chenopodium*. In: Tzvelev N.N. (ed.). *Flora Europae Orientalis*, vol. 9. St. Petersburg: Mir i Sem'ya-95, pp. 27–44. [Мосякин С.Л. 1996. *Chenopodium*. В кн.: *Флора Восточной Европы*, т. 9. Ред. Н.Н. Цвелев. Санкт-Петербург: Мир и семья-95, с. 27–44].
- Mosyakin S.L. 2016. First record of *Chenopodium ficifolium* subsp. *blomianum* (*Chenopodiaceae*) in North America. *Phytoneuron*, 2016-33: 1–6. Available at: <http://www.phytoneuron.net/2016Phytoneuron/33PhytoN-Chenopodiumblomianum.pdf>
- Mosyakin S.L. 2017. Notes on taxonomy and nomenclature of *Chenopodium acerifolium* and *C. betaceum* (*C. strictum* auct.) (*Chenopodiaceae*). *Phytotaxa*, 324(2): 139–154. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.324.2.3>
- Mosyakin S.L., Mandák B. 2018a. (2658) Proposal to reject the name *Atriplex bengalensis* (*Chenopodium bengalense*) (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* sensu APG). *Taxon*, 67(6): 1218–1219. <https://doi.org/10.12705/676.27>
- Mosyakin S.L., Mandák B. 2018b. (2659) Proposal to conserve the name *Chenopodium giganteum* (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* sensu APG) with a conserved type. *Taxon*, 67(6): 1220–1221. <https://doi.org/10.12705/676.28>
- Mosyakin S.L., Mandák B. (submitted, expected in 2021). Proposal to reject the name *Chenopodium pallidum* (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* sensu APG). *Taxon*, 70(1).
- Mosyakin S.L., McNeill J. 2018. On the nomenclature of *Chenopodium pallidum* and *Atriplex schugnanica* (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* sensu APG) and the

- perils of epitypification. *Phytotaxa*, 376(3): 133–137. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.376.3.2>
- Mueller F. von. 1882. *Systematic census of Australian plants, with chronologic, literary and geographic annotations*. Part I. Vasculares. Melbourne: Printed for the Victorian Government by M'Carron, Bird & Co., 152 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.54034>
- Mukherjee K.K. 1986. A comparative study of two cytotypes of *Chenopodium album* in West Bengal, India. *Canadian Journal of Botany*, 64(4): 754–759. <https://doi.org/10.1139/b86-097>
- Murr J. 1923. *Neue Übersicht über die Farn- und Blütenpflanzen von Vorarlberg und Liechtenstein*, vol. 1. Feldkirch: Kommissionsverlag, Buchhandlung F. Unterberger, xxiv + 144 pp.
- Novoselova M.S. 2000. *Chenopodiaceae*. In: Grubov V.I. (ed.). *Catalogue of the type specimens of Central Asian vascular plants in the herbarium of the V.L. Komarov Botanical Institute (LE)*. St. Petersburg University Press, St. Petersburg, pp. 83–93. [Новоселова М.С. 2000. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института имени В.Л. Комарова (LE)*. Ред. В.И. Грубов. Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета, с. 83–93].
- Pandeya C.S., Pandeya A. 2003. Further contribution to biosystematics of *Chenopodium*, reporting three new species from north Indian plains. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 100(1): 87–92.
- Pandeya C.S., Singhal G., Bhatnagar A.K. 1998. Biosystematic study of two new species of *Chenopodium* from the north Indian plains. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 95(3): 477–487.
- Partap T., Kapoor P. 1985a. The Himalayan grain chenopods. I. Distribution and ethnobotany. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 14: 185–199.
- Partap T., Kapoor P. 1985b. The Himalayan grain chenopods. II. Comparative morphology. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 14: 201–220.
- Partap T., Kapoor P. 1987. The Himalayan grain chenopods. III. An under-exploited food plant with promising potential. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 19: 71–79.
- Partap T., Upadhyaya M.D. 1987. The Himalayan grain chenopods: floral variations and their role in seed formation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 18: 205–210.
- Pilger R. 1953. Bericht über den Botanischen Garten und das Botanische Museum Berlin-Dahlem vom 1. März 1943 bis 31. März 1947. *Mitteilungen aus dem Botanischen Garten und Museum Berlin-Dahlem*, 1(1): 1–21. Available at: <https://www.jstor.org/stable/3995179>
- POWO. 2020–onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org> (Accessed 17 June 2020 and 20 August 2020).
- Prakash R.O. 2016. Wallich and his contribution to the Indian natural history. *Rheedea*, 26(1): 13–20.
- Pratov U. 1972. *Chenopodiaceae*. In: Vvedensky A.I. (series ed.), Bondarenko O.N., Nabiev M.M. (volume eds.). *Identification manual of plants of Central Asia. Critical checklist of the flora* [Alternative Latin title: *Conspectus Florae Asiae Mediae*], vol. 3. Tashkent [Toshkent]: Fan [Editio Academiae Scientiarum UzSSR], pp. 29–137. [Пратов У. 1972. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры*, т. 3. Ред. А.И. Введенский; ред. тома О.Н. Бондаренко, Набиев М.М. Ташкент: ФАН, с. 29–137].
- Rana T.S., Narzary D., Ohri D. 2010. Genetic diversity and relationships among some wild and cultivated species of *Chenopodium* L. (*Amaranthaceae*) using RAPD and DAMD methods. *Current Science*, 98(6): 840–846.
- Rilke S. 1999. Revision der Sektion *Salsola* s.l. der Gattung *Salsola* (*Chenopodiaceae*). *Bibliotheca Botanica*, 149: 1–190.
- Roy R.D. 1986. The Great Trigonometrical Survey of India in a historical perspective. *Indian Journal of History of Science*, 21(1): 22–32.
- Rubtsova O.L. 2004. *Ukrainian Botanical Journal*, 61(5): 102–108. [Рубцова О.Л. 2004. Володимир Геннадійович Хржановський. Наукова спадщина (до 90-річчя від дня народження). *Український ботанічний журнал*, 61(5): 102–108].
- Scott A.J. 1978. A revision of *Camphorosmioideae* (*Chenopodiaceae*). *Feddes Repertorium*, 89(2–3): 101–119. <https://doi.org/10.1002/fedr.19780890202>
- Sidorenko G.T. 1968. *Atriplex*. In: Ovchinnikov P.N. (ed.). *Flora of the Tajik SSR*, vol. 3. Leningrad: Nauka, pp. 330–342. [Сидоренко Г.Т. 1968. *Atriplex*. В кн.: *Флора Таджикской ССР*, т. 3. Ред. П.Н. Овчинников. Ленинград: Наука, с. 330–342].
- Singh B.K. 2015a. VRCHE-4: a bathua (*Chenopodium album*) germplasm for high yield and multi-cutting. *Vegetable Newsletter: ICAR – Indian Institute of Vegetable Research*, 2(1): 8–9.
- Singh B.K. 2015b. VRCHE-2 (IC0619019): High yielding genotype of bathua. *Vegetable Newsletter: ICAR – Indian Institute of Vegetable Research*, 2(2): 3.
- Singh B.K., Pragma, Chaurasia S.N.S., Singh B., Singh P.M. 2018. Kashi Bathua-2: A bathua variety for higher nutrient and yield. *Vegetable Science*, 45(2): 291–293.
- Singhal G. 1994. *Ecological studies on Chenopodium album complex*: PhD Thesis in Botany. Dayalbagh, Agra, India: Dayalbagh Educational Institute (Department of Botany), viii + 95 pp. Available at: <http://hdl.handle.net/10603/205080>
- Sleumer H. 1949. The Botanical Gardens and Museum at Berlin-Dahlem. *Kew Bulletin*, 4(2): 172–175. <https://doi.org/10.2307/4113675>
- Stafleu F.A., Cowan S.R. 1988. *Taxonomic literature. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*, 2<sup>nd</sup> ed., vol. 7. W–Z. Utrecht/Antwerpen: Bohn, Scheltema & Holkema; The Hague/Boston: Dr. W. Junk b.v., Publishers, lvi + 653 pp.

- Stewart R.R. 1982. Missionaries and clergymen as botanists in India and Pakistan. *Taxon*, 31(1): 57–64. <https://doi.org/10.2307/1220590>
- Sukhorukov A.P. 2006. Zur Systematik und Chorologie der in Russland und benachbarten Staaten (in den Grenzen der ehemaligen UdSSR) vorkommenden *Atriplex*-Arten (*Chenopodiaceae*). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Series B*, 108: 307–420.
- Sukhorukov A.P. 2014. *The carpology of the family Chenopodiaceae in relations to problems of phylogeny, systematics and diagnostics of its representatives*. Tula: Grif i K, 400 pp. [Сухоруков А.П. 2014. *Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей*. Тула: Гриф и К., 400 с.].
- Sukhorukov A.P., Kushunina M. 2014. Taxonomic revision of *Chenopodiaceae* in Nepal. *Phytotaxa*, 191(1): 10–44. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.191.1.2>
- Sukhorukov A.P., Kushunina M. 2015. Corrigenda to "Taxonomic revision of *Chenopodiaceae* in Nepal" [Phytotaxa 191: 10–44. 2014]. *Phytotaxa*, 226(3): 288–291. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.226.3.10>
- Sukhorukov A.P., Liu P.L., Kushunina M. 2019. Taxonomic revision of *Chenopodiaceae* in Himalaya and Tibet. *PhytoKeys*, 116(5–6): 1–141. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.116.27301>
- Thiers B. 2008–onward. *Index Herbariorum. A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 04 May 2020 and 20 August 2020).
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017* [Regnum Vegetabile, vol. 159]. Glashütten: Koeltz Botanical Books, xxxviii + 254 pp. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Turland N.J., Wiersema J.H., McNeill J. 2020. (007–008) Proposals to make clearer the circumstances under which a holotype can exist. *Taxon*, 69(3): 626–627. <https://doi.org/10.1002/tax.12248>
- Uotila P., Lomonosova M.N. 2016. Taxonomic circumscription and synonymy of *Chenopodium karoii* and *C. acerifolium* (*Chenopodiaceae*). *Annales Botanici Fennici*, 53: 223–237. <https://doi.org/10.5735/085.053.0411>
- Wallich N. 1832. *A Numerical List of dried specimens of plants in the East India Company's Museum: collected under the superintendence of Dr. Wallich of the Company's botanic garden at Calcutta*, nos. 6225–7683. Lithographed from a manuscript by N. Wallich and G. Bentham, London. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.1917>
- Watson M. 2013a–onward. *The Wallich Catalogue Project*. Available at: <http://stories.rbge.info/archives/865> (Accessed 04 May 2020 and 20 August 2020).
- Watson M. 2013b–onward. *Wallich Catalogue: Herb., Hb. & H.* Available at: <https://stories.rbge.org.uk/archives/2103> (Accessed 04 May 2020 and 20 August 2020).
- Watson M.F., Noltie H.J. 2016. Career, collections, reports and publications of Dr Francis Buchanan (later Hamilton), 1762–1829: natural history studies in Nepal, Burma (Myanmar), Bangladesh and India. Part 1. *Annals of Science*, 73(4): 392–424. <https://doi.org/10.1080/00033790.2016.1195446>
- Wilson P.G. 1984. *Chenopodiaceae*. In: George A.S. (ed.). *Flora of Australia*, vol. 4. Canberra: Australian Government Publishing Service, pp. 81–317.
- Zhu G.L., Sanderson S.C. 2017. *Genera and a new evolutionary system of World Chenopodiaceae*. Beijing: Science Press, 361 pp.

Recommended for publication by N.M. Shyian

# The flora of the Batumi landfill (Adjara, Georgia)

Irakli Sh. MIKELADZE<sup>1</sup>, Aleksandre Sh. SHARABIDZE<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institute of Phytopathology and Biodiversity, Shota Rustaveli State University of Batumi  
6200 Kobuleti, Georgia  
[irakli.mikeladze@bsu.edu.ge](mailto:irakli.mikeladze@bsu.edu.ge)

<sup>2</sup>Department of Biology, Shota Rustaveli State University of Batumi  
6010 Batumi, Georgia  
[sharabidze.a@gmail.com](mailto:sharabidze.a@gmail.com)

Mikeladze I.Sh., Sharabidze A.Sh. 2020. **The flora of the Batumi landfill (Adjara, Georgia).** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(6): 428–433.

**Abstract.** Results of floristic research conducted within the territory of the Batumi landfill (Adjara, Georgia) are presented. The total area of the site is about 20 hectares, of which 10 hectares are active and the remaining part was closed in the beginning of the 21<sup>st</sup> century. In the closed area, the processes of formation of stabilized plant communities and spontaneous vegetation successions are going on. As a result of the survey, we revealed 244 species of vascular plants belonging to 163 genera of 59 families. Among them, 86 species are considered native and 158 species are alien. Among the listed species, 94 are representatives of the ruderal flora and others are species characteristic for various other habitats.

**Keywords:** Adjara, alien flora, Batumi, landfill, life forms, ruderal species

**Supplementary Material.** Electronic Supplement (Table E1, e1–e7) is available in the online version of this article at: <https://ukrbotj.co.ua/archive/77/6/428>

*Submitted 03 September 2019. Published 24 December 2020*

Мікеладзе І.Ш. <sup>1</sup>, Шарабадзе А.Ш. <sup>2</sup> 2020. **Флора сміттєзвалища міста Батумі (Аджарія, Грузія).** *Український ботанічний журнал*, 77(6): 428–433.

<sup>1</sup>Інститут фітопатології та біорізноманіття, Батумський державний університет імені Шота Руставелі  
6200 Кобулеті, Грузія

<sup>2</sup>Кафедра біології, Батумський державний університет імені Шота Руставелі  
6010 Батумі, Грузія

**Реферат.** Представлено результати флористичних досліджень, проведених на території сміттєзвалища м. Батумі (Аджарія, Грузія). Загальна площа ділянки становить близько 20 га, з них 10 га займає діючий об'єкт, решта території була закрита на початку ХХІ століття. У закритій зоні триває формування стійких рослинних угруповань, а також відбуваються стихійні сукцесійні процеси в рослинному покриві. Внаслідок проведених спостережень ми виявили 244 види судинних рослин, що належать до 163 родів із 59 родин. Серед них 86 видів вважаються аборигенними, а 158 видів – чужорідними. З наведених видів 94 є представниками рудеральної флори, решта – види, характерні для інших типів оселищ.

**Ключові слова:** Аджарія, Батумі, звалище, життєві форми, рудеральні види, чужорідна флора

## Introduction

There are no present-day local floras in the world that have not been exposed to at least some, direct or indirect, anthropogenic impact. The anthropogenic transformation of vegetation covers all territories where human activities are manifested even to a minimal extent. As a result of the global anthropogenic impact, technogenic ecotopes are formed; those ecotopes have no natural analogues and they are often results of urbanization and include urban landscapes inhabited by species of the urban flora, ruderal flora, etc.

The urbanization index in Georgia is currently 53%. Among the cities and towns of Georgia, the city of Batumi is characterized by the fast urban growth and development.

In the middle of the 20<sup>th</sup> century the population of Batumi, according to the official data, was only slightly more than 82 thousand inhabitants. However, at the beginning of the 21<sup>st</sup> century it reached 120 thousand, and by 2018 the current estimate is ca. 163 thousand people or, according to unofficial data, even more. With the increase of its population, the city area was growing as well.



From the beginning of the 21<sup>st</sup> century, various construction activities, settlement and urban development of new territories continued in the Adjara seaside, accompanied by establishment, reconstruction and/or development of parks, gardens, and recreational places. For construction of residential buildings, shore protection works, other infrastructural and development projects, the construction materials are usually transported from one to another district of the city; the materials and goods are also imported from foreign countries. Most of ornamental plants (including their seeds and other planting material) are imported from abroad, which often results in unintentional introduction of alien weedy species, many of which are potential invaders. All of this adds to import of plants by the horticulturalists and plant lovers or the entrepreneurs for ornamental or production purposes; those plants spread in natural, disturbed, and artificial habitats, such as abandoned construction areas, roadsides, streams and canals, and so on.

The city of Batumi and its adjacent areas play an important role in the processes of immigration and spread of alien plants in the region. The city is an open gateway between the eastern and western countries. It is a trade and transportation hub between Europe and Asia, from where different goods are carried in and through Georgia. The famous Batumi Botanical Garden, established in the 1880s and officially opened in 1912, is the major horticultural and plant research center of the Caucasus; it also played and continues to play an exceptionally important role in both deliberate and unintentional plant introduction, acclimation and naturalization in the region.

Other areas contributing to the alien plants diversity in the Batumi area is the Batumi Boulevard stretching along the Black Sea shore; it is a green area with the century-long history and rich introduced flora; together with other parks and green areas it also contributes to immigration and alien plants.

All those factors mentioned above promote intentional or unintentional spread of alien plants in the city territory and beyond. Many of those plants eventually find their way to the Batumi landfill territory with its peculiar transformed plant communities. In this area alien species often survive, proliferate, and form stable populations, in turn enriching the surrounding areas with unwanted aliens. Thus, our objective for the present research was to study the vegetation in the inactive, closed landfill area and its adjacent territory.

## Materials and methods

The study site is located in the southwestern part of Georgia, in the floristic region of Adjara, 10–12 km from Batumi, on the right bank of the Chorokhi River, mainly at elevations of 1–5 m above sea level, between 41° 36.022'N and 41° 35.298'E. The total area of the Batumi landfill is about 20 hectares, of which 10 hectares are occupied by the actively used area, while other areas are now closed for waste dumping; that results in ongoing processes of formation of stabilized plant communities (Fig. 1, 2).

The landfill has been operating since the last century (officially established in the study site in 1965). Initially, the waste was only from the territory of Batumi, but during recent years other municipalities of Adjara have been added as customers of the landfill services. Almost all types of waste are found in this area, including household, construction, industrial waste, etc.

The climate of the study area is characterized by specific features and spatial variability. Seaside Adjara in general has a humid subtropical climate. During most of the year, western humid winds are dominant and only in winter months inland winds occurrences increase. The average annual temperature is +13°–15° C, while the coldest month's average temperature being +5.9–7.5 °C. Absolute temperatures rarely drop below –8°. In the warmest months (July–August), the average temperature is +22–23 °C, the highest temperature reaching +39–40 °C. The average air humidity is 80–87% (Javakhishvili, 1926; Kordzakhia, 1961; Maruashvili, 1964; Nijaradze, 1978).

Investigation of the landfill flora was conducted during the period of 2015–2018. The main research method was the traditional route survey, which included plant description, photography, plant sampling, and laboratory processing, identification and herbarium preparation and curation. Laboratory activities were conducted in the Shota Rustaveli State University of Batumi, the Institute of Phytopathology and Biodiversity in Kobuleti.

Various floras and plant identification manuals and other scientific literature were used for identification of species: the identification manual of the Adjara flora (Dmitrieva, 1990a.); manuals of the Georgian flora (Field guide..., 1964, 1969; Fischer et al., 2018) and contributions on the alien flora of Adjara (Davitadze, 2001, 2002; Kikodze et al., 2010; Mikeladze, 2013, 2017; Sharabidze et al., 2018). Online resources and databases on invasive species worldwide were also used (Elpel, 2013; GBD, 2007–onward). The classification



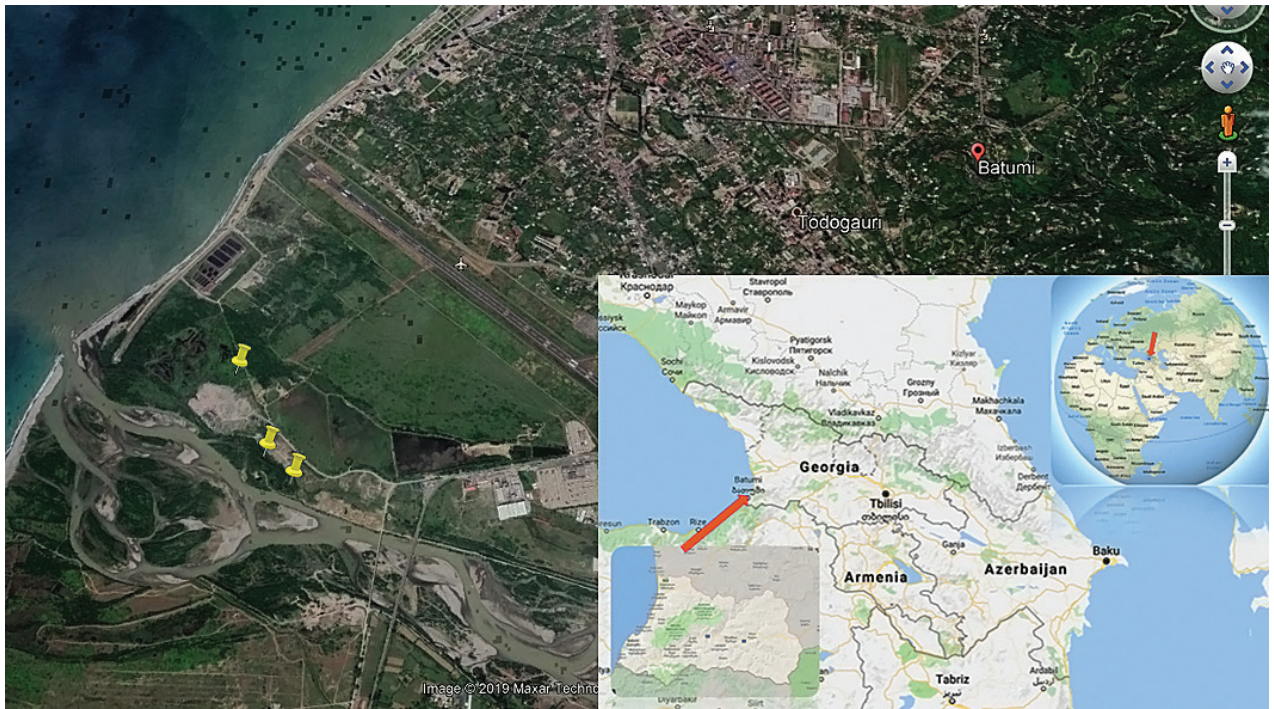


Fig. 1. Geographical position of the study site (investigated area)



Fig. 2. Typical plant communities in the closed area of the Batumi landfill



was checked according to the online databases of world plants (POWO, 2020–onward; WFO, 2020–onward). Life forms of plants were determined according to the Raunkiaer system (Raunkiaer, 1934). The origin of plant species is given following the flora of the Caucasus and other published and Internet resources (Takhtajan, 2003, 2006; etc.).

The time of the initial collection (first records) of non-native plants in the Adjara floristic district was determined following the herbarium specimens deposited in the Batumi Botanical Garden (BATU) and from various publications (Davitadze, 2001, 2002; Kikodze et al., 2010; Mikeladze, 2013, 2017; Sharabidze et al., 2018).

## Results and discussion

After identification of the plant samples collected in the Batumi landfill, we registered totally 244 species of vascular plants that represent 59 families and 163 genera (Table E1). Cryptogamic vascular plants are represented by three species of horsetails (*Equisetum arvense* L., *E. palustre* L., *E. ramosissimum* L.). Naturalized ferns and gymnosperms have not been observed during the study period. Among angiosperms, monocotyledons are represented by 43 species (17.62%) belonging to eight families and 28 genera, while dicotyledonous plants contain 198 species (81.14%) of 50 families and 134 genera.

Among the 59 families reported, 11 families are represented by five or more species each (totally 63.86%, 156 species). These families are listed in Table 1.

The remaining 48 families are represented collectively by 88 species; these families are *Convolvulaceae*, *Euphorbiaceae*, *Juncaceae*, *Malvaceae*, *Plantaginaceae*, *Rubiaceae* – each with four species; *Apiaceae*, *Commelinaceae*, *Equisetaceae*, *Onagraceae*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Typhaceae* – each with three species; *Adoxaceae*, *Araliaceae*, *Boraginaceae*, *Gentianaceae*, *Juglandaceae*, *Moraceae*, *Ranunculaceae*, *Salicaceae*, *Simaroubaceae*, *Violaceae*, *Verbenaceae* – each with two species. The families *Araceae*, *Balsaminaceae*, *Betulaceae*, *Caprifoliaceae*, *Cleomaceae*, *Cornaceae*, *Elaeagnaceae*, *Gentianaceae*, *Geraniaceae*, *Hypericaceae*, *Iridaceae*, *Lythraceae*, *Nyctaginaceae*, *Orobanchaceae*, *Papaveraceae*, *Phytolaccaceae*, *Platanaceae*, *Portulacaceae*, *Primulaceae*, *Sapindaceae*, *Saxifragaceae*, *Smilacaceae*, *Urticaceae*, *Vitaceae* are represented each by one species.

Table 1. Families represented in the area by more than five species each

No	Families	Number of species	Species, %
1	<i>Asteraceae/Compositae</i>	43	17.62
2	<i>Poaceae/Gramineae</i>	22	9.01
3	<i>Fabaceae/Leguminosae</i>	18	7.37
4	<i>Lamiaceae/Labiatae</i>	13	5.32
5	<i>Polygonaceae</i>	12	4.91
6	<i>Rosaceae</i>	10	4.09
7	<i>Cyperaceae</i>	10	4.09
8	<i>Amaranthaceae</i>	9	3.68
9	<i>Solanaceae</i>	7	2.86
10	<i>Brassicaceae</i>	7	2.86
11	<i>Caryophyllaceae</i>	5	2.05
Total in 11 families		156 species	63.86

The best represented genera by their species number are: *Persicaria* Mill. (7 species); *Amaranthus* L., *Solanum* L., *Trifolium* L. (each with 5 species); *Artemisia* L., *Carex* L., *Rubus* L. (each with 4 species); *Cyperus* L., *Equisetum* L., *Erigeron* L., *Euphorbia* L., *Galium* L., *Juncus* L., *Mentha* L., *Poa* L., *Rumex* L., *Senecio* L., *Stellaria* L., *Veronica* L., *Xanthium* L. (each with 3 species).

Of the species registered in the Batumi landfill, 86 species (35.25%) are considered native and 158 species (64.75%) are aliens (introduced). Among aliens, 48 species are of East Asian origin, 34 species originated in Europe, 1 species is Australian, 13 – South American, 29 – North American, and 33 are Mediterranean ones (Fig. 3).

Our phytogeographical analysis demonstrated the largest number of East Asian species, which is due to many factors. In particular, those factors include similar climatic conditions (including high humidity, precipitation, favorable temperatures during the whole year, fertile soils, etc.). Also, it reflects the history of introduction of taxa for cultivation, as well as their associated weeds. For example, it is known that East Asia was considered among highest geographical priorities for introduction of plants in the Batumi Botanical Garden since its establishment. The species of the Mediterranean and European origin follow by their number, which is also partly determined by the phytogeographic structure of the Adjara flora.

The analysis of life forms of the Batumi landfill flora demonstrated the predominance of therophytes and hemicryptophytes. Therophytes (herbaceous annuals) are represented by 108 (44.26%) species. The second

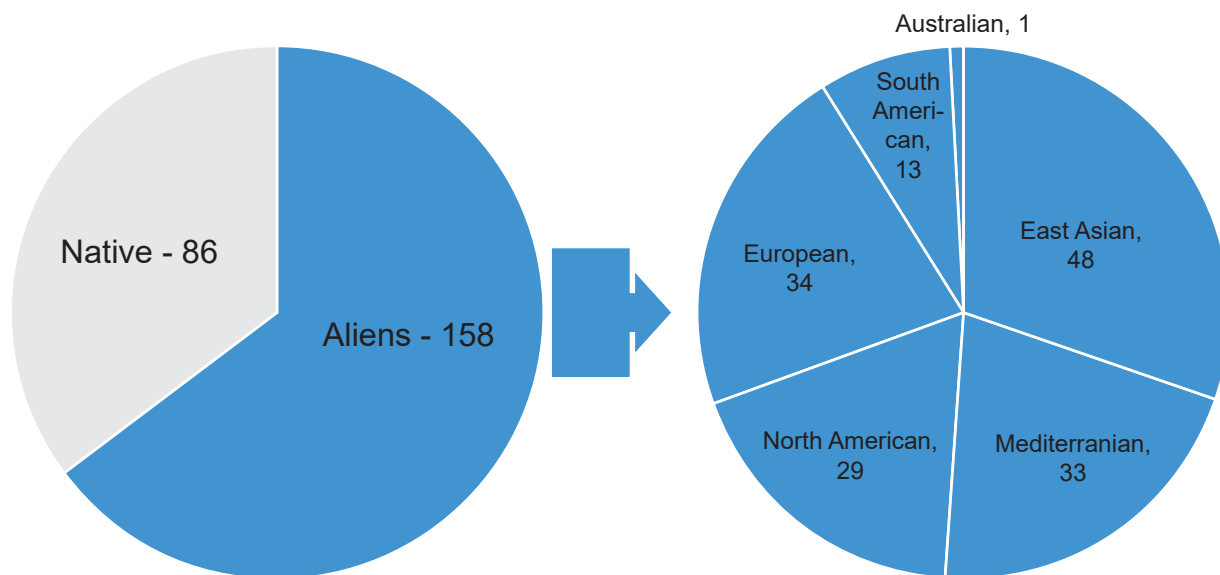


Fig. 3. Groups of Batumi landfill plants by their origin

place is occupied by hemicryptophytes with 60 species (26.10%) of mainly biennial and perennial herbaceous plants (Table 2).

The dominant positions of therophytes and hemicryptophytes are related to the peculiarities of the species composition of the local ruderal flora. Phanerophytes are quite diverse, out of 33 species 14 are local and 19 are of alien origin.

In the study area, phanerophytes usually flower, bear fruit, establish seedlings normally, and thus they are characterized by a complete cycle of development; sometimes they dominate in local plant communities.

Besides the typical ruderal species recorded in the Batumi landfill (inactive or closed area) we came across the species characteristic for various habitats, such as – forests, moist meadows, low and high mountain zones, etc. Out of 244 species, 94 are representatives of the ruderal flora (Tabl. E1).

Furthermore, a number of sub-spontaneously distributed cultivated species (occasional escapes, such as maize, beans, tomato, pumpkin, watermelon, melon and other crop plants) were also found. Usually such garden escapes or agricultural crops are only of ephemeral occurrence, not forming stable populations.

## Conclusions

Among 244 species of 163 genera and 59 families registered to date in the Batumi landfill area, we have

Table 2. Life forms of plants in the Batumi landfill flora

No	Life Form	Number of species	Species, %
1	Therophytes	108	44.26
2	Hemicryptophytes	63	26.10
3	Phanerophytes	33	13.52
4	Cryptophytes	25	10.49
5	Chamaephytes	13	5.35
Total		244	100

met species which are characteristic for different habitat of the region of Adjara. 94 species of plants (38.52% of the total species list) are species characteristic for ruderal habitats.

Cryptogamic plants are represented by 3 species of horsetails. Dicotyledonous plants are represented by 198 species and monocotyledons – by 43 species. Families represented by more than 10 species each are *Asteraceae/Compositae*, *Poaceae/Gramineae*, *Fabaceae/Leguminosae*, *Lamiaceae/Labiatae*, *Polygonaceae*, and *Rosaceae*.

The analysis of plants life forms registered in the on Batumi landfill demonstrated that therophytes form the dominant group (44.26%), followed by hemicryptophytes (63 species or 26.10%). The dominant positions of therophytes and hemicryptophytes are in accordance with their position in other ruderal floras.

Among the species, 86 are considered native and 158 are aliens. Among aliens, the largest group (in terms of the number of species) is comprised by plants of East Asian origin (48 species). That is due to similar climatic



conditions of Adjara and many East Asian regions (including high humidity and precipitation, favorable temperatures during the whole year, fertile soils, etc.).

We understand that the list of species reliably registered to date in the Batumi landfill area is not complete and additional species (both alien and native ones) will be registered there in the future. Because of that we are planning to continue our surveys of the landfill flora, especially for monitoring invasive and potentially invasive species. The species list presented here will serve as a reference checklist reflecting the present state of our knowledge of the local flora; it will be amended and improved during the future research.

## References

- Davitadze M. 2001. *Adventive flora of Adjara*. Batumi: Batumi University Press, 198 pp. [დავითაძე მ. 2001. აჭარის ადვენტური ფლორა. გამომცემლობა "ბათუმის უნივერსიტეტი". ბათუმი, 198 გვ.].
- Davitadze M. 2002. *Biomorphological analysis to the flora of Adjara*. Batumi: Batumi University Press, 215 pp. [დავითაძე მ. 2002. აჭარის ადვენტური ფლორის ბიომორფოლოგიური ანალიზი. გამომცემლობა "ბათუმის უნივერსიტეტი". ბათუმი, 215 გვ.].
- Dmitrieva A.A. 1990a. *Opredelitel rastenyi Adzhariy*, vol. 1. Tbilisi: Metsniereba, 325 pp. [Дмитриева А.А. 1990. *Определитель растений Аджарии*, т. 1. Тбилиси: Метниереба, 325 с.].
- Dmitrieva A.A. 1990b. *Opredelitel rastenyi Adzhariy*, vol. 2. Tbilisi: Metsniereba, 278 pp. [Дмитриева А.А. 1990. *Определитель растений Аджарии*, т. 2. Тбилиси: Метниереба, 278 с.].
- Field guide to the flora of Georgia*, vol. 1. 1964. Tbilisi: Metsniereba, 462 pp. [საქართველოს მცენერეების სარკვევი. ნაწილი 1. 1964. "მეცნიერება". თბილისი, 462 გვ.]
- Field guide to the flora of Georgia*, vol. 2. 1969. Tbilisi: Metsniereba, 505 pp. [საქართველოს მცენერეების სარკვევი. ნაწილი 2. 1969. "მეცნიერება". თბილისი, 505 გვ.]
- Fischer E., Groger A., Lobin W. 2018. *Illustrated Field Guide to the flora of Georgia (South Caucasus)*. In: Koblenz Geographical Colloquia, Series Biogeographical Monographs, vol. 3. Koblenz: Universität Koblenz-Landau, 830 pp.
- GBD. *Georgian Biodiversity Database*. 2007–onward. Available at: <http://www.biodiversity-georgia.net> (Accessed 25 November 2019).
- Javakhishvili A. 1926. *Geography of Georgia*, vol. 1. Tbilisi: Tbilisi State University, 305 pp. [ჯავახიშვილი ა. 1926. საქართველოს გეოგრაფია. ნაწილი 1. "თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი". თბილისი, 305 გვ.]
- Kikodze D., Memiadze N., Kharazishvili D., Manvelidze Z., Mueller-Shaerer H. 2010. *The alien flora of Georgia*. 2<sup>nd</sup> ed. Joint SNSF SCOPES and FOEN publication, 36 pp. [ქიქოძე დ., მემიაძე ნ., ხარაზიშვილი დ., მანველიძე ზ., მიულერ-შერერი ჰ. 2010. საქართველოს არაადგილობრივი ფლორა. თბილისი, მეორე გამოცემა. 36 გვ.]
- Kordzakhia M. 1961. *The climate of Georgia*. Tbilisi: Georgian Academy of Sciences, 249 pp. [კორძახია მ. 1961. საქართველოს კლიმატი. "საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის გამ-ბა". თბილისი, 249 გვ.]
- Maruashvili L. 1964. *Physical geography of Georgia*. Tbilisi: Tsodna, 343 pp. [მარუაშვილი ლ. 1964. საქართველოს ფიზიკური გეოგრაფია. თბილისი, 343 გვ.]
- Mikeladze I., Davitadze M., Bolkvadze G., Metreveli M., Chagalidze R. 2013. In: *The role of botanical garden in conservation of plant diversity*, part 2. Batumi, pp. 111–113. [მიქელაძე ი., დავითაძე მ., ბოლქვაძე გ., მეტრეველი მ., ჭაღალიძე რ. 2013. სამხრეთ კოლხეთის (აჭარის) ევნოფიტები. ბოტ. ბაღების მნიშვნელობა მცენარეთა მრავალფეროვნების შენარჩუნებაში. II ნაწილი. ბათუმი. 111–113].
- Mikeladze I., Bolkvadze G., Metreveli M., Chagalidze R., Davitadze M., Sharabidze A. 2017. Brazilian Vervain (*Verbena brasiliensis*) in Colchheti flora. *Annals of Agrarian Science*, 15(2): 198–200. <https://doi.org/10.1016/j.aasci.2017.05.013>
- Nijaradze N., Djibuti N. 1978. *Adjara*. Batumi: Soviet Adjara Publisher, 178 pp. [ნიჟარაძე ნ., ჯიბუტი ნ. 1978. აჭარა. 178 გვ.]
- POWO. *Plants of the World Online*. 2020–onward. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org> (Accessed 18 July 2020).
- Raunkiaer Ch. 1934. The life-forms of plants and their bearing on geography. In: *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography, being the collected papers of C. Raunkiaer* [transl. from Danish]. Oxford: Clarendon Press, pp. 2–104.
- Sharabidze A., Mikeladze I., Gvarishvili N., Davitadze M. 2018. Invasion of foreign origin (Alien) woody plants in Seaside Adjara. *Biological Forum – An International Journal* 10(2): 109–113.
- Takhtajan A.L. (ed.). 2003. *Caucasian Flora Conspectus*, vol. 1. St.Petersburg: St.Petersburg University Press, 204 pp. [Тахтаджян А.Л. (ред.). 2003. *Конспект флоры Кавказа*, т. 1. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 204 с.]
- Takhtajan A.L. (ed.). 2006. *Caucasian Flora Conspectus*, vol. 2. St.Petersburg: St.Petersburg University Press, 467 pp. [Тахтаджян А.Л. (ред.). 2006. *Конспект флоры Кавказа*, т. 2. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 467 с.]
- Elpel T.J. 2013. *Botany in a day. The patterns method of plant identification*. Pony: HOPS Press, LLC, 235 pp.
- WFO. *World Flora Online*. 2020–onward. Available at: <http://www.worldfloraonline.org> (Accessed 25 November 2020).

Recommended for publication by M.V. Shevera



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.434>

## Синфітоіндикаційна оцінка оселищ рослин Червоної книги України та ризиків їхніх втрат під впливом кліматогенних змін

Василь В. БУДЖАК.<sup>1</sup>, Яків П. ДІДУХ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича  
Інститут біології, хімії та біоресурсів  
вул. Федьковича 11, Чернівці 58022, Україна  
[budzhakv@gmail.com](mailto:budzhakv@gmail.com)

<sup>2</sup>Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України  
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна  
[ya.didukh@gmail.com](mailto:ya.didukh@gmail.com)

Budzhak V.V.<sup>1</sup>, Didukh Ya.P.<sup>2</sup> 2020. **Synphytoindication evaluation of habitats of plant species listed in the *Red Data Book of Ukraine* and habitat risk assessment under the impact of climate change.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(6): 434–453.

<sup>1</sup>Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, Institute of Biology, Chemistry and Bioresources  
11 Fedkovych Str., Chernivtsi 58022, Ukraine

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

**Abstract.** Ecological assessment of plant habitats in the territory of the upper basin of the Prut River was carried out using synphytoindication analysis of 2386 vegetation plots. This provided an opportunity to supplement the assessment of habitat conditions for 84 species of vascular plants listed in the *Red Data Book of Ukraine*. The conducted phytoindication assessment allowed to update and clarify information on the ranges of ecological amplitude for 55 species from the *Red Data Book of Ukraine* as well as to calculate indicators values for *Crepis jacquinii* for the first time. Based on the results of phytoindication assessment made for 49 species, the maximum ecological values (for 37 species) and minimum ecological values (for 38 species) were specified. Complete information on 12 environmental factors was obtained for habitats of 55 species, or 9% of species of vascular plants in the *Red Data Book of Ukraine*. A degree of possible threat to plant habitats is calculated, i.e. their reduction and loss due to increase in average annual temperature by 1, 2 and 3 °C. With the increase in temperature by 3 °C, the risk of habitat loss can reach 30% and only 3.5% of habitats remain out of danger, which indicates the catastrophic state of the studied habitats. At the same time, rising temperature can significantly affect the edaphic properties of the soil, in particular, the acidity regime; such indirect climate effects can be more significant for ecosystems than the direct ones. The obtained data indicate the risk of loss of species habitats, and subsequent result depends on further realization of species potential. Three options of the realization are possible: reduction and extinction, migration to other areas or landscape elements, and enhancing adaptive capacity of species. Results of ecological assessment of plant species and forecasting possible changes in their habitats based on synphytoindication methodology demonstrated the effectiveness and wide range of use of this methodology.

**Keywords:** vascular plants, synphytoindication, climate change, *Red Data Book of Ukraine*

**Supplementary Material.** Electronic Supplement (Figure E1, e8–e22) is available in the online version of this article at: <https://ukrbotj.co.ua/archive/77/6/434>

*Submitted 18 September 2020. Published 24 December 2020*

Буджак В.В., Дідух Я.П. 2020. Синфітоіндикаційна оцінка оселищ рослин Червоної книги України та ризиків їхніх втрат під впливом кліматогенних змін. *Український ботанічний журнал*, 77(6): 434–453.

**Реферат.** Екологічна оцінка оселищ здійснена на прикладі території верхнього басейну р. Прут. Для цього було використано синфітоіндикаційний аналіз 2386 повних геоботанічних описів. Це дало можливість доповнити оцінку умов місцезростання 84 видів судинних рослин, включених до Червоної книги України. Проведена фітоіндикаційна оцінка дозволила доповнити та уточнити відомості про ширину екологічної амплітуди для 55 видів, а для *Crepis jacquini* значення фітоіндикаційних показників розраховано вперше. За результатами фітоіндикаційної оцінки для 49 видів уточнені максимальні (для 37 видів) та мінімальні (для 38 видів) значення показників екошквал. Отримано повні відомості за 12 екофакторами щодо умов місцезростання 55 видів, які представляють 9% усього переліку судинних рослин з Червоної книги України (2009). Розраховано ступінь можливої загрози для оселищ: їхнього скорочення, зникнення або втрати при підвищенні середньорічної температури на 1, 2 та 3 °С. З підвищенням температури на 3 °С загрози втрати оселищ можуть сягати 30%, а кількість таких, для яких загроз не існує, залишається лише на рівні 3,5%, що свідчить про катастрофічний стан екосистем. Водночас підвищення температур суттєво впливає на едафічні властивості ґрунту, зокрема кислотний режим, і такий опосередкований вплив клімату для екосистем більш значущий, ніж прямий. Отримані дані відображають ризики втрат існуючих оселищ видів, а подальший результат залежить від того, як будуть реалізовуватися потенційні можливості видів. При цьому можливі три варіанти такої реалізації: скорочення чисельності та вимирання, міграція на інші території чи елементи ландшафту та розширення адаптивних можливостей видів. Результат оцінки еконіш видів та прогнозування можливих змін їхніх оселищ на основі методики синфітоіндикації свідчить про ефективність та широкі можливості використання цього методу.

**Ключові слова:** кліматогенні зміни, Прут, синфітоіндикація, судинні рослини, Червона книга України

## Вступ

Оселищний підхід ґрунтується на оцінці місць існування видів, тобто характеристики їхніх еконіш, які відображають місце ("професію") виду в екосистемі, його адаптаційну, функціональну поведінку (Odum, 1959). Ще Дж. Кларк (Clarke, 1954) ввів поняття "функціональної ніші" та "ніші місця", тобто розглядав дане поняття як комплекс взаємопов'язаних еколого-біологічних властивостей виду, що забезпечують його існування за відповідних умов. Функціональна складова еконіші визначається структурою популяцій, онтогенетичним розвитком, стратегією поведінки, роллю видів у екосистемі, тобто їхніми біологічними особливостями, а ніша місця (оселища) – умовами існування, комплексом зовнішніх чинників, які змінюються та тим самим визначають поведінку видів, реалізацію його потенційних властивостей.

Результат такої реалізації проявляється у засвоєнні зовнішніх ресурсів, їхньому запасанні та передачі по трофічних ланцюгах. Для рослин – це акумуляція сонячної енергії завдяки фотосинтезу, що визначається як біологічними властивостями виду, так і зовнішніми ресурсами, тобто структурою еконіші. У зв'язку із цим виникає питання щодо способів оцінки та характеристики еконіш.

Зокрема, ніша виду може визначатися за амплітудами показників екофакторів, що характеризують умови зростання. Хоча кожний вид й характеризують сукупною дією взаємозалежних екофакторів, тобто результатом їхньої контамінації, проте кожен з факторів має різну розмірність

амплітуд, і тому, для оцінки їхніх взаємозв'язків необхідний пошук відповідних одиниць виміру, які можна співставляти та виконувати з ними математичні операції.

Ефективним методом такої оцінки є, наприклад, синфітоіндикаційний аналіз (Didukh, 2012), сутність якого полягає у бальних оцінках екофакторів, отриманих на основі екологічних шкал видів, що формують відповідний фітоценоз. На основі відповідних підходів, методів, створених шкал (Didukh, Plyuta, 1994; Didukh, 2011, 2012) була розроблена програма такої оцінки (Didukh, Budzhak, 2020), яка використана у даній роботі.

Зокрема, актуальною є проблема оцінки оселищ рідкісних видів, включених до Червоної книги України (Chervona knyha..., 2009), можливих втрат їхніх оселищ внаслідок кліматогенних змін – спричинені, походять і залежать від клімату або впливають на біоту через взаємодію з іншими факторами, на які впливає клімат (Climatogenic..., 2016).

Третє видання "Червоної книги України" (Chervona knyha..., 2009) містить дані про 611 видів судинних рослин, зокрема й інформацію про умови місцезростання. Аналіз цієї інформації свідчить про її фрагментарний характер. Найповніше охарактеризовано відношення видів до водного режиму; за цим показником наведено відомості для 594 (97,2%) видів судинних рослин. За відношенням до кислотності субстрату представлено інформацію лише для 157 (25,7%) видів, стосовно засоленості – 17 (2,8%), трофності субстрату – 41 (6,7%), відношення до інтенсивності освітлення – 43 (7,0%), терморезиму – 1 (0,2%) виду. Тип ценоморфи

наведено лише для 58 (9,5 %) видів. При цьому з проаналізованого переліку лише для 28 видів (4,9%) подано інформацію за трьома категоріями, для 252 (41,2%) – за двома і для 323 (52,9%) видів – лише за одним показником.

Отримати якісно нові відомості про оселища видів, умови існування рослин, включених до Червоної книги України (Chervona knyha..., 2009), на наш погляд, можна на основі даних синфітоіндикації, яка дає можливість оцінити значимість екофакторів, їхні взаємозв'язки між собою та рослинністю. Крім того, така інформація дає можливість прогнозувати можливість трансформації оселищ внаслідок зміни зовнішніх чинників.

На сьогоднішній день українськими ботаніками накопичено значний фактичний матеріал про поширення та ценотичну приуроченість рідкісних видів, більша частина якого вже оформлена в Національну фітосоціологічну базу даних рослинності України (Ukrveg) (Yemelyanova, Kuzemko, 2017) та низку інших фітоценотичних баз (Onyshchenko, 2009; Kuzemko, 2012; Budzhak et al., 2018; Dengler et al., 2018). З 2000 року було започатковано багатомне видання "Екофлора України" (2000), в якому передбачається узагальнення та уніфікація інформації про найважливіші характеристики та екологічні особливості судинних рослин флори України. Водночас накопичення таких даних вимагає проведення детальніших регіональних досліджень.

Мета нашого дослідження – провести синфітоіндикаційну оцінку оселищ рослин з Червоної книги України та надати прогноз щодо можливих ризиків втрат останніх.

## Матеріали та методи

Апробацію запропонованого вище підходу здійснено на прикладі рідкісних видів трав'яних угруповань з території верхнього басейну р. Прут, що знаходиться в межах Івано-Франківської (4878,87 км<sup>2</sup>) і Чернівецької (4289,38 км<sup>2</sup>) областей, та охоплює території Верховинського, Городенківського, Коломийського, Надвірнянського, Косівського, Тлумачького та Снятинського районів Івано-Франківської та усі райони Чернівецької області (Natsionalnyi atlas..., 2007). За природними особливостями ця територія розподіляється на три частини: гірську, передгірську та рівнинну, які, в свою чергу, відрізняються між собою за всіма кліматоутворюючими чинниками.

Геоботанічні дослідження виконано із застосуванням еколого-флористичних критеріїв опису рослинних угруповань (Westhoff, van der Maarel, 1978).

Екологічну характеристику видів та угруповань подано на основі розрахунку фітоіндикаційних показників провідних екологічних факторів за відповідними шкалами Я.П. Дідуха та П.Г. Плюти (Didukh, Plyuta, 1994; Didukh et al., 2000; Didukh, 2011) у середовищі програми JUICE (Tichý 2002) для 2386 повних геоботанічних описів трав'яної рослинності верхнього басейну Прута.

Для встановлення екологічної групи та екологічної валентності (меж витривалості) виду чи синтаксону нами у середовищі табличного редактора Excel розроблено програму (Didukh, Budzhak, 2020) для автоматизації процесу розрахунків та порівняння отриманих даних зі стандартними таблицями характеристики екогруп за 12 показниками (Didukh et al., 2000) на основі шкал Я.П. Дідуха (Didukh, 2011). Розрахунок прогностичних даних можливої втрати оселищ видів виконано на основі методики Я.П. Дідуха (Didukh, 1990, 2020). Номенклатуру таксонів судинних рослин наведено за зведенням С.Л. Мосякіна та М.М. Федорончука (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) з уточненнями відповідно до Червоної книги України (Chervona knyha..., 2009).

## Результати та обговорення

На основі аналізу геоботанічних описів трав'яної рослинності верхнього басейну Прута встановлено, що у складі цих трав'яних угруповань налічується 182 види (14,5% загальної кількості видів), включених до соціологічних списків національного та міжнародного рівня. Зокрема, до Червоної книги України (Chervona knyha..., 2009) – 122 види, до Резолюції № 6 Бернської конвенції (2011) – 9, до Вашингтонської конвенції (CITES) – 27, до Додатків II (b), IV (b), V (b) Директиви ЄС 92/43/ЄЕС (1992) – 13, до Європейського Червоного списку (2020) – 13, до Червоного списку Міжнародного Союзу Охорони Природи (IUCN) – 7, до списків регіонально рідкісних видів – 48.

Із 122 видів з Червоної книги України (2009) для аналізу відібрано 55, оскільки для решти кількість описів за їхньої участі є статистично недостатньою для отримання достовірних показників фітоіндикації. Проведена фітоіндикаційна оцінка (див. табл. 1, 2) дозволила доповнити та уточнити відомості про



Таблиця 1. Фітоіндикаційна оцінка судинних рослин з Червоної книги України за показниками едафотопу  
Table 1. Phytoindication assessment of vascular plants from the Red Data Book of Ukraine by edaphic indicators

Вид	Едафотоп													
	Водний режим ґрунту (гідроморфа)		Змінність зволоження		Аерованість ґрунту		Кислотний режим ґрунту		Сольовий режим		Вміст карбонатів у ґрунті		Вміст засвоєваних форм азоту	
	Hd		fH		Ae		Rc		Sl		Ca		Nt	
	M*	SD**	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
<i>Aconitum jacquinii</i> Rehb.	11,53	0,39	5,38	0,27	6,54	0,43	7,38	0,30	6,32	0,24	7,32	0,60	5,06	0,27
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		мезотроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Adonis vernalis</i> L.	9,29	0,58	6,25	0,19	5,74	0,26	8,70	0,20	8,05	0,26	8,66	0,42	5,01	0,28
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	субмезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофіл		нейтрофіл		семіевтроф		гемікарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Anacamptis morio</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W.Chase	11,34	0,48	6,62	0,28	6,65	0,28	7,70	0,43	7,27	0,38	7,24	0,47	5,30	0,25
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофіл		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	11,25	0,22	6,42	0,15	6,55	0,17	7,83	0,12	7,30	0,10	7,60	0,24	5,48	0,19
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофіл		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Anemone narcissiflora</i> L.	11,73	0,32	5,43	0,29	6,73	0,33	7,23	0,44	6,25	0,25	6,99	0,48	5,09	0,30
	стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		мезотроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Aquilegia nigricans</i> Baumg.	11,55	0,37	5,52	0,31	6,58	0,35	7,29	0,23	6,28	0,25	7,29	0,37	5,05	0,24
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофіл		субацидофіл		мезотроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Aster alpinus</i> L.	10,69	0,34	4,97	0,33	5,7	0,38	7,65	0,29	6,61	0,26	8,34	0,54	4,61	0,31
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофіл		субацидофіл		семіевтроф		гемікарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Astragalus monspessulanus</i> L.	8,76	0,35	6,34	0,23	5,56	0,13	8,74	0,17	8,39	0,17	9,08	0,50	4,75	0,22
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	субмезофіт		гемігідро-контрастофіл		субаерофіл		нейтрофіл		евтроф		гемікарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	11,67	0,30	5,75	0,38	6,73	0,31	7,02	0,41	6,35	0,23	6,89	0,53	5,02	0,24
	стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		мезотроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Bulbocodium versicolor</i> (Ker Gawl.) Spreng.	10,79	0,65	6,16	0,43	6,39	0,39	8,38	0,17	7,58	0,45	7,74	0,63	5,98	0,71
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		нейтрофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		нітрофіл	
<i>Bupleurum tenuissimum</i> L.	11,49	0,84	7,30	0,32	6,88	0,46	8,43	0,37	9,34	0,93	6,99	0,40	6,19	0,32
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофіл		геміаерофоб		нейтрофіл		евтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Carex umbrosa</i> Host	11,97	0,59	5,87	0,26	7,09	0,52	7,08	0,39	6,49	0,32	6,71	0,27	5,31	0,26
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	гіромезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	

Вид	Едафотоп													
	Водний режим ґрунту (гідроморфа)		Змінність зволоження		Аерованість ґрунту		Кислотний режим ґрунту		Сольовий режим		Вміст карбонатів у ґрунті		Вміст засвоюваних форм азоту	
	Hd		fH		Ae		Rc		SI		Ca		Nt	
	M*	SD**	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
<i>Chamaecytisus albus</i> (Nacq.) Rothm.	9,89	0,64	6,26	0,14	5,98	0,27	8,47	0,28	7,86	0,34	8,40	0,42	5,14	0,25
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) C.Hartm.	субмезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофіл		нейтрофіл		семіевтроф		гемікарбонатифіл		гемінітрофіл	
	11,76	0,29	5,56	0,26	6,80	0,26	7,02	0,38	6,25	0,18	6,78	0,41	5,10	0,30
<i>Colchicum autumnale</i> L.	стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		мезотроф		акарбонатифіл		гемінітрофіл	
<i>Crepis jacquinii</i> Tausch	11,70	0,78	6,38	0,29	6,91	0,60	7,67	0,37	7,19	0,29	7,11	0,54	5,47	0,26
	гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп	
<i>Crocus heuffelianus</i> Herb.	мезофіт		гемігідро-контрастофіл		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатифіл		гемінітрофіл	
	10,89	0,30	5,05	0,35	5,75	0,32	7,74	0,31	6,20	0,28	8,06	0,34	4,66	0,23
<i>Dactylorhiza cordigera</i> (Fr.) Soó	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		гемікарбонатифоб		гемінітрофіл	
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó s.l.	11,90	0,36	5,76	0,31	6,86	0,26	6,52	0,48	6,21	0,32	6,12	0,62	5,12	0,33
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатифіл		гемінітрофіл	
	13,71	0,44	5,52	0,29	8,68	0,49	7,11	0,27	6,40	0,23	5,99	0,31	5,47	0,32
<i>Dactylorhiza majalis</i> (Rchb.) P.F.Hunt et Summerhayes s.l.	стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	гігромезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофоб		субацидофіл		мезотроф		гемікарбонатифоб		гемінітрофіл	
<i>Delphinium elatum</i> L.	13,66	0,55	5,85	0,56	8,65	0,48	7,46	0,37	6,77	0,37	6,16	0,18	5,74	0,34
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
<i>Dianthus speciosus</i> Rchb.	гігромезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатифоб		гемінітрофіл	
	11,97	0,65	6,29	0,36	7,10	0,59	7,11	0,43	6,77	0,38	6,71	0,48	5,14	0,25
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser	стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	гігромезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатифіл		гемінітрофіл	
<i>Delphinium elatum</i> L.	12,03	0,38	5,34	0,21	7,09	0,34	7,33	0,16	6,34	0,25	6,88	0,28	5,48	0,33
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		мезотроф		акарбонатифіл		гемінітрофіл	
	12,04	0,61	5,55	0,19	7,09	0,56	7,18	0,19	6,45	0,22	6,79	0,42	5,35	0,30
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп	
	гігромезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатифіл		гемінітрофіл	
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser	11,21	0,60	5,23	0,32	6,27	0,58	7,71	0,23	6,41	0,20	7,73	0,52	4,90	0,38
	стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатифіл		гемінітрофіл	

Вид	Едафотоп													
	Водний режим ґрунту (гідроморфа)		Змінність зволоження		Аерованість ґрунту		Кислотний режим ґрунту		Сольовий режим		Вміст карбонатів у ґрунті		Вміст засвоєваних форм азоту	
	Hd		fH		Ae		Rc		Sl		Ca		Nt	
	M*	SD**	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
<i>Eriopactis palustris</i> (L.) Crantz	12,74	1,17	6,21	0,42	7,98	1,05	7,75	0,33	7,10	0,38	6,71	0,72	5,28	0,24
	гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Gentiana acaulis</i> L.	11,55	0,21	6,12	0,42	6,64	0,17	6,91	0,61	6,60	0,47	6,78	0,63	5,01	0,33
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Gladiolus imbricatus</i> L.	11,74	0,58	6,50	0,29	6,92	0,46	7,58	0,32	7,23	0,26	7,05	0,41	5,42	0,26
	гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп	
	гіромезофіт		гемігідро-контрастофіл		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.	11,67	0,49	6,16	0,45	6,86	0,42	7,33	0,41	6,82	0,38	7,05	0,45	5,17	0,24
	гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Gymnadenia odoratissima</i> (L.) Rich.	12,47	0,77	6,02	0,31	7,63	0,74	7,34	0,57	6,88	0,47	6,71	0,47	5,32	0,14
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	гіромезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Gypsophila thyratica</i> A.Krasnova	8,79	0,52	6,15	0,20	5,54	0,17	8,78	0,21	8,18	0,24	9,07	0,44	4,73	0,21
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	субмезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофіл		нейтрофіл		семіевтроф		гемікарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Iris sibirica</i> L.	13,32	0,89	5,81	0,40	8,47	0,79	7,54	0,36	6,84	0,35	6,33	0,53	5,66	0,37
	гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп	
	гіромезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Lathyrus laevigatus</i> (Waldst. & Kit.) Gren.	11,93	0,26	5,35	0,48	6,99	0,20	7,62	0,26	6,57	0,29	6,97	0,33	6,01	0,76
	стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		мезотроф		акарбонатофіл		нітрофіл	
<i>Ligularia sibirica</i> Cass.	13,92	0,44	5,16	0,38	8,87	0,60	7,83	0,28	6,26	0,26	6,47	0,28	5,06	0,24
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	гіромезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофоб		субацидофіл		мезотроф		гемікарбонатофоб		гемінітрофіл	
<i>Lilium martagon</i> L.	11,49	0,45	5,75	0,40	6,69	0,28	7,36	0,55	6,63	0,50	7,13	0,52	5,26	0,28
	стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.	12,14	0,82	5,88	0,42	7,21	0,72	7,34	0,35	6,69	0,35	6,81	0,48	5,32	0,29
	гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп	
	гіромезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Neotinea ustulata</i> (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase	11,02	0,54	6,36	0,21	6,44	0,25	7,88	0,36	7,37	0,35	7,67	0,41	5,32	0,19
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофіл		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	



Вид	Едафотоп													
	Водний режим ґрунту (гідроморфа)		Змінність зволоження		Аерованість ґрунту		Кислотний режим ґрунту		Сольовий режим		Вміст карбонатів у ґрунті		Вміст засвоюваних форм азоту	
	Hd		fH		Ae		Rc		SI		Ca		Nt	
	M*	SD**	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
<i>Nigritella carpatica</i> (Zapał.) Teppner, Klein & Zagulski	11,65	0,19	5,70	0,31	6,71	0,22	7,07	0,28	6,28	0,21	6,94	0,36	5,05	0,14
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		мезотроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Orchis palustris</i> Jacq.	11,73	0,48	6,66	0,22	6,83	0,4	7,36	0,28	7,01	0,34	7,01	0,39	5,06	0,21
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофіл		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Orchis signifera</i> Vest	11,83	0,54	6,47	0,20	6,98	0,44	7,32	0,23	6,93	0,22	6,86	0,38	5,12	0,23
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	гігромезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Pedicularis exaltata</i> Besser	11,89	0,74	6,00	0,28	7,02	0,65	7,54	0,30	6,92	0,26	7,09	0,40	5,49	0,31
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Pinguicula alpina</i> L.	12,93	1,17	5,19	0,35	7,81	1,20	7,79	0,34	6,29	0,29	7,10	0,80	4,90	0,32
	гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп	
	гігромезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		мезотроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	11,50	0,48	6,34	0,27	6,70	0,32	7,48	0,40	6,98	0,30	7,13	0,45	5,20	0,22
	стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофіл		геміаерофоб		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Pseudorchis albida</i> (L.) Å.Löve & D.Löve	11,78	0,21	5,75	0,19	6,8	0,21	6,39	0,30	6,14	0,21	6,17	0,44	4,91	0,19
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		ацидофіл		мезотроф		гемікарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Pulsatilla grandis</i> Wender	9,69	0,64	6,20	0,16	5,92	0,30	8,54	0,30	7,89	0,32	8,55	0,46	5,05	0,19
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	субмезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофіл		субацидофіл		семіевтроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	9,99	0,67	6,26	0,16	6,01	0,29	8,40	0,28	7,69	0,28	8,29	0,46	5,08	0,23
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	субмезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофіл		нейтрофіл		семіевтроф		гемікарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Saussurea discolor</i> (Willd) DC.	11,18	0,85	5,16	0,27	6,07	0,85	7,69	0,33	6,31	0,22	7,97	0,72	4,74	0,31
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		геміаерофоб		субацидофіл		мезотроф		акарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Saussurea porcii</i> Degen	13,77	0,37	5,43	0,23	8,77	0,37	7,21	0,24	6,43	0,18	6,32	0,26	5,58	0,23
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	гігромезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофоб		субацидофіл		мезотроф		гемікарбонатофіл		гемінітрофіл	
<i>Saxifraga luteoviridis</i> Schott & Kotschy	11,12	0,51	5,03	0,36	6,00	0,50	7,88	0,34	6,54	0,32	8,20	0,61	4,66	0,38
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп	
	мезофіт		гемігідро-контрастофоб		субаерофіл		субацидофіл		семіевтроф		гемікарбонатофіл		гемінітрофіл	

Вид	Едафотоп													
	Водний режим ґрунту (гідроморфа)		Змінність зволоження		Аерованість ґрунту		Кислотний режим ґрунту		Сольовий режим		Вміст карбонатів у ґрунті		Вміст засвоєваних форм азоту	
	Hd		fH		Ae		Rc		Sl		Ca		Nt	
	M*	SD**	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
<i>Schivereckia podolica</i> (Besser) Andr. ex DC.	8,67	0,32	6,06	0,25	5,30	0,19	8,68	0,12	7,82	0,18	9,03	0,38	4,43	0,29
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) C.Mart.	11,61	0,26	5,32	0,36	6,54	0,31	7,39	0,33	6,35	0,19	7,33	0,57	4,92	0,23
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
<i>Stipa capillata</i> L.	8,77	0,40	6,32	0,21	5,54	0,16	8,77	0,20	8,24	0,23	8,75	0,46	4,81	0,24
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
<i>Stipa pennata</i> L.	9,03	0,43	6,32	0,17	5,62	0,18	8,69	0,19	8,16	0,26	8,81	0,39	4,89	0,21
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	
<i>Stipa pulcherrima</i> K.Koch	8,81	0,34	6,37	0,27	5,59	0,12	8,79	0,19	8,21	0,25	8,70	0,35	5,06	0,22
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
<i>Swertia perennis</i> L.	13,85	0,51	5,37	0,38	8,82	0,61	7,54	0,38	6,39	0,22	6,43	0,27	5,29	0,31
	гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Rchb.	11,65	0,37	6,18	0,29	6,85	0,29	7,23	0,37	6,82	0,32	6,99	0,38	5,17	0,21
	стенотоп		стенотоп		гемістенотоп		гемістенотоп		стенотоп		гемістенотоп		стенотоп	

\* – середнє арифметичне; \*\* – середнє квадратичне відхилення.

ширину екологічної амплітуди для цих видів, а для *Crepis jacquinii* Tausch значення фітоіндикаційних показників розраховано вперше.

Встановлено, що за відношенням до водного режиму ґрунту (гідроморфа) переважають мезофіти (54,5%); змінності зволоження – гемігідроконтрастофоби (81,8%); аерованості ґрунту – геміаерофоби (42,2%); кислотного режиму ґрунту – субацидофіли (51,8%); сольового режиму – семіевтрофи (43,4%); вмісту карбонатів у ґрунті – акарбонатофіли (44,6%); вмісту засвоєваних форм азоту – гемінітрофіли (62,7%), що відображає едафічні особливості даного регіону. Стосовно показників кліматопу, за відношенням до терморезиму (термоклімату) переважають субмікротерми (47,0%); вологості клімату (омброрезиму) – субомброфіти (45,8%); континентальності клімату (контрасторезиму) – геміокеаністи (51,8%);

суворості зим (кріорезиму) – субкріофіти (38,6%). Такі особливості характерні для клімату Карпат і відрізняються від рівнинних територій. Хоча види рівнин і представлені у даному списку, однак тут вони знаходяться в крайніх екстремальних умовах. За широтою екологічної амплітуди по відношенню до вказаних екофакторів досліджені види є стенотопними, що свідчить про їхню вразливість.

За результатами фітоіндикаційної оцінки для 49 видів також уточнено максимальні (для 37 видів) та мінімальні (для 38 видів) значення показників екошкал.

Таким чином, отримано повні відомості про умови місцезростання 55 видів, які представляють 9% усього переліку судинних рослин Червоної книги України (Chervona knyha..., 2009). Результати засвідчують дієвість запропонованого підходу для доповнення відомостей щодо умов місцезростання

Таблиця 2. Фітоіндикаційна оцінка судинних рослин з Червоної книги України за показниками кліматопу  
Table 2. Phytoindication assessment of vascular plants from the Red Data Book of Ukraine by climate indicators

Вид	Кліматоп									
	Термоклімат (терморезим)		Вологість клімату (омброрезим)		Континентальність клімату (контрасторезим)		Суворість зим (кріорезим)		Освітлення	
	Tm		Om		Kn		Cr		Lc	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
<i>Aconitum jacquinii</i> Rchb.	7,41	0,38	14	0,48	7,46	0,26	8,25	0,19	7,18	0,27
	гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		мезоомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Adonis vernalis</i> L.	8,96	0,19	11,69	0,34	9,09	0,31	8,41	0,16	7,51	0,18
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Anacamptis morio</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase	8,42	0,19	12,44	0,3	8,21	0,25	8,4	0,11	7,3	0,16
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	8,55	0,11	12,52	0,23	8,16	0,21	8,57	0,15	7,33	0,05
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	субмезотерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Anemone narcissiflora</i> L.	7,39	0,41	14,01	0,51	7,42	0,31	8,19	0,17	7,10	0,26
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Aquilegia nigricans</i> Baumg.	7,73	0,33	13,58	0,35	7,81	0,27	8,31	0,21	6,96	0,26
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Aster alpinus</i> L.	7,25	0,43	13,74	0,41	7,90	0,25	8,05	0,30	7,29	0,32
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Astragalus monspessulanus</i> L.	9,18	0,11	11,41	0,22	9,20	0,26	8,67	0,20	7,69	0,09
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	7,61	0,49	13,81	0,53	7,54	0,34	8,36	0,15	7,15	0,23
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Bulbocodium versicolor</i> (Ker Gawl.) Spreng.	8,99	0,22	12,14	0,38	8,71	0,48	8,51	0,36	6,74	0,83
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Bupleurum tenuissimum</i> L.	9,03	0,39	11,22	0,38	8,55	0,25	8,85	0,32	7,68	0,20
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Carex umbrosa</i> Host	7,95	0,22	13,46	0,35	7,78	0,21	8,37	0,17	7,02	0,16
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Chamaecytisus albus</i> (Hacq.) Rothm.	8,88	0,19	12,04	0,39	8,74	0,33	8,46	0,14	7,4	0,16
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) C.Hartm.	7,47	0,27	13,92	0,39	7,50	0,22	8,22	0,18	7,08	0,27
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Colchicum autumnale</i> L.	8,38	0,23	12,69	0,31	8,13	0,26	8,44	0,18	7,20	0,18
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмезотерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	



Вид	Кліматоп									
	Термоклімат (терморезим)		Вологість клімату (омброрезим)		Континентальність клімату (контрасторезим)		Суворість зим (криорезим)		Освітлення	
	Тm		Om		Kn		Cr		Lc	
	М	SD	М	SD	М	SD	М	SD	М	SD
<i>Crepis jacquinii</i> Tausch	7,18	0,36	14,18	0,62	7,32	0,34	8,21	0,11	7,40	0,21
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	субмікротерм		мезоомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Crocus heuffelianus</i> Herb.	7,41	0,40	14,04	0,50	7,50	0,28	8,24	0,18	7,08	0,21
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Dactylorhiza cordigera</i> (Fr.) Soo	7,66	0,21	13,59	0,29	7,95	0,18	8,00	0,14	7,08	0,16
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó s.l.	7,86	0,37	13,27	0,59	8,05	0,30	7,99	0,14	7,10	0,17
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó	8,06	0,23	12,82	0,24	7,97	0,18	8,40	0,15	7,20	0,16
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Dactylorhiza majalis</i> (Rchb.) P.F.Hunt et Summerhayes s.l.	8,00	0,31	13,07	0,47	8,02	0,24	8,24	0,25	7,13	0,16
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Delphinium elatum</i> L.	7,63	0,28	13,69	0,38	7,70	0,23	8,33	0,21	6,75	0,33
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Dianthus speciosus</i> Rchb.	7,55	0,21	13,74	0,25	7,61	0,18	8,27	0,14	7,15	0,21
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser	7,48	0,34	13,51	0,57	7,54	0,27	8,28	0,21	7,11	0,33
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	8,29	0,28	12,62	0,46	8,24	0,25	8,32	0,22	7,23	0,13
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Gentiana acaulis</i> L.	7,78	0,44	13,42	0,67	7,78	0,35	8,32	0,24	7,30	0,10
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Gladiolus imbricatus</i> L.	8,32	0,21	12,68	0,32	8,20	0,25	8,36	0,19	7,25	0,14
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.	8,01	0,37	13,17	0,48	7,88	0,30	8,34	0,17	7,22	0,20
	гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Gymnadenia odoratissima</i> (L.) Rich.	8,16	0,28	13,09	0,46	8,05	0,20	8,35	0,15	7,14	0,15
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Gypsophila thyraica</i> A.Krasnova	9,06	0,19	11,56	0,41	9,36	0,38	8,34	0,20	7,66	0,14
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Iris sibirica</i> L.	7,89	0,31	13,28	0,45	8,19	0,31	7,95	0,23	7,10	0,15
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	

Вид	Кліматоп									
	Термоклімат (терморезим)		Вологість клімату (омброрезим)		Континентальність клімату (контрасторезим)		Суворість зим (кріорезим)		Освітлення	
	Tm		Om		Kn		Cr		Lc	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
<i>Lathyrus laevigatus</i> (Waldst. & Kit.) Gren.	8,38	0,39	13,14	0,41	7,79	0,16	8,57	0,29	5,80	1,24
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		геміевритоп	
	субмезотерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		гемісціофіт	
<i>Ligularia sibirica</i> Cass.	7,66	0,31	13,59	0,23	7,94	0,22	7,82	0,17	7,20	0,18
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Lilium martagon</i> L.	7,99	0,50	13,38	0,65	7,85	0,45	8,32	0,17	7,01	0,23
	гемістенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.	7,95	0,35	13,15	0,45	7,85	0,27	8,37	0,22	6,99	0,25
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Neotinea ustulata</i> (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase	8,48	0,24	12,62	0,33	8,25	0,27	8,42	0,15	7,29	0,15
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмезотерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Nigritella carpatica</i> (Zapal.) Teppner, Klein & Zagulski	7,58	0,34	13,85	0,39	7,43	0,27	8,29	0,21	7,21	0,16
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Orchis palustris</i> Jacq.	8,21	0,19	12,83	0,32	7,84	0,22	8,50	0,16	7,32	0,10
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Orchis signifera</i> Vest	8,11	0,18	13,06	0,25	7,83	0,20	8,43	0,16	7,29	0,14
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Pedicularis exaltata</i> Besser	8,19	0,32	13,07	0,40	8,07	0,28	8,32	0,17	7,19	0,18
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Pinguicula alpina</i> L.	7,26	0,54	13,92	0,56	7,54	0,56	7,89	0,26	7,26	0,28
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		мезоомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	8,27	0,26	12,75	0,30	8,04	0,28	8,40	0,13	7,17	0,19
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Pseudorchis albida</i> (L.) Á.Löve & D.Löve	7,51	0,36	13,99	0,35	7,47	0,26	8,34	0,16	7,07	0,17
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Pulsatilla grandis</i> Wender	8,88	0,20	11,99	0,36	8,77	0,32	8,45	0,17	7,46	0,12
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	8,83	0,15	12,20	0,37	8,70	0,33	8,45	0,12	7,36	0,14
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Saussurea discolor</i> (Willd) DC.	7,09	0,41	14,30	0,56	7,38	0,30	8,06	0,22	7,41	0,28
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		мезоомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Saussurea porcii</i> Degen	7,64	0,15	13,77	0,21	7,86	0,17	7,98	0,15	7,05	0,15
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	

Вид	Кліматоп									
	Термоклімат (терморежим)		Вологість клімату (омброрежим)		Континентальність клімату (контрасторежим)		Суворість зим (криорежим)		Освітлення	
	Tm		Om		Kn		Cr		Lc	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
<i>Saxifraga luteoviridis</i> Schott & Kotschy	6,78	0,38	14,47	0,40	7,03	0,29	8,01	0,20	7,42	0,31
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		мезоомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Schivereckia podolica</i> (Besser) Andr. ex DC.	8,82	0,19	11,59	0,22	9,18	0,25	8,49	0,19	7,71	0,14
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) C.Mart.	7,18	0,40	14,04	0,56	7,25	0,38	8,08	0,22	7,28	0,19
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Stipa capillata</i> L.	9,07	0,15	11,3	0,3	9,38	0,28	8,33	0,20	7,67	0,12
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Stipa pennata</i> L.	9,07	0,19	11,56	0,34	9,15	0,30	8,5	0,23	7,61	0,15
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Stipa pulcherrima</i> K.Koch	9,22	0,23	11,26	0,37	9,44	0,24	8,48	0,23	7,57	0,16
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп	
	субмезотерм		субаридофіт		геміконтинентал		гемікріофіт		субгеліофіт	
<i>Swertia perennis</i> L.	7,69	0,29	13,63	0,34	7,9	0,23	7,95	0,27	7,12	0,19
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		субкріофіт		субгеліофіт	
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Rchb.	8,10	0,28	13,14	0,37	7,87	0,23	8,40	0,14	7,19	0,17
	стенотоп		стенотоп		стенотоп		стенотоп		гемістенотоп	
	субмікротерм		субомброфіт		геміокеаніст		гемікріофіт		субгеліофіт	

раритетних видів та уніфікованого підходу до їхньої характеристики та представлення на сторінках наступного видання Червоної книги України.

Бальні показники оселищ дозволяють розрахувати прогнози щодо можливих ризиків втрат останніх. Зокрема, була розрахована залежність між можливим підвищенням температур на 1, 2 та 3 °C та відповідними змінами показників кожного з 12 екофакторів (рис. E1\*). Наступний етап аналізу полягав в оцінці ступеня зміни кожного з факторів при зростанні температури по відношенню до існуючої амплітуди умов зростання. Якщо амплітуди перекриваються більше ніж на половину, то вважається, що загрози існуванню оселища немає, при 25–50%-му перекритті виникають загрози скорочення, 0–25%-му – загроза зникнення, а менше 0 – повна втрата оселища (Didukh, 2020) (табл. 3, 4; рис. E1). Встановлено, що при збільшенні середньорічної температури на 1 °C за показниками терморежиму 85% оселищ

не зазнають загроз, для 13% є загроза скорочення, 2% – загроза зникнення оселищ. Натомість при підвищенні температури на 2 °C кількість оселищ із загрозами скорочення та зникнення збільшується і з'являються оселища, які можуть бути втрачені (9%), а при підвищенні температури на 3 °C загрози втрати оселищ досягають 30%, а кількість таких, яким загрози не існує, скорочується до 3,5% (табл. 5). Аналогічні розрахунки зроблені за показниками інших факторів. Найбільш загрожуваною характеристикою виявилася можливість зміни кислотного режиму ґрунту, коли при підвищенні середньорічних температур відбувається зміна ґрунтовірних процесів і рН може змінитися настільки, що 56% оселищ можуть бути втрачені. При цьому показники континентальності, вмісту мінерального азоту ґрунту, аерації, освітлення не виходять за межі існуючих амплітуд. Однак це не знижує їхнього значення, оскільки при їхній зміні з інших причин еконіші можуть суттєво змінити свою структуру, через що оселище може бути трансформовано та навіть втрачено.

\* Рисунок див. в електронному додатку до статті: <https://ukrbotj.co.ua/archive/77/6/434>



Таблиця 3. Залежність між можливим підвищенням температур на 1, 2 та 3 °C та відповідними змінами показників екофакторів (едафотоп)  
 Table 3. Correlation between possible temperature rise of 1, 2, and 3 °C and corresponding changes in ecological indicators (edaphic indicators)

Вид	Едафотоп																				
	Водний режим ґрунту (гідроморфа)			Змінність зволоження			Аерованість ґрунту			Кислотний режим ґрунту			Сольовий режим			Вміст карбонатів у ґрунті			Вміст засвоюваних форм азоту		
	Hd			fH			Ae			Re			SI			Ca			Nt		
	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1°C	+2°C	+3°C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2°C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	10,81	10,38	9,97	6,55	6,68	6,81	6,45	6,35	6,26	8,23	8,65	9,08	7,52	7,76	8,00	7,97	8,36	8,77	5,45	5,43	5,40
<i>Astragalus monspessulanus</i> L.	8,41	8,08	7,76	6,47	6,59	6,72	5,48	5,39	5,31	9,18	9,65	10,14	8,65	8,91	9,19	9,52	9,99	10,48	4,73	4,70	4,68
<i>Stipa capillata</i> L.	8,42	8,09	7,77	6,45	6,57	6,70	5,46	5,38	5,29	9,22	9,68	10,18	8,49	8,76	9,03	9,18	9,63	10,10	4,79	4,76	4,74
<i>Anacamptis morio</i> (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase	10,89	10,46	10,05	6,75	6,88	7,02	6,55	6,45	6,36	8,09	8,50	8,93	7,49	7,72	7,96	7,59	7,97	8,36	5,27	5,25	5,22
<i>Saussurea porcii</i> Degen	13,23	12,70	12,20	5,54	5,65	5,76	8,64	8,51	8,38	7,58	7,96	8,37	6,63	6,83	7,04	6,63	6,95	7,30	5,55	5,52	5,50
<i>Adonis vernalis</i> L.	8,92	8,57	8,23	6,37	6,50	6,63	5,65	5,57	5,49	9,14	9,61	10,09	8,30	8,55	8,82	9,08	9,53	10,00	4,98	4,96	4,94
<i>Bulbocodium versicolor</i> (Ker Gawl.) Spreng.	10,36	9,95	9,56	6,28	6,41	6,53	6,29	6,20	6,11	8,81	9,25	9,72	7,81	8,05	8,30	8,12	8,52	8,93	5,95	5,92	5,89
<i>Gypsophila thyratica</i> A.Krasnova	8,44	8,11	7,79	6,27	6,40	6,52	5,46	5,38	5,29	9,23	9,69	10,19	8,43	8,69	8,96	9,51	9,98	10,47	4,71	4,68	4,66
<i>Orchis palustris</i> Jacq.	11,27	10,82	10,39	6,79	6,93	7,06	6,73	6,63	6,53	7,73	8,13	8,54	7,23	7,45	7,68	7,35	7,71	8,09	5,03	5,01	4,98
<i>Orchis signifera</i> Vest	11,36	10,91	10,48	6,60	6,73	6,86	6,88	6,77	6,67	7,69	8,08	8,49	7,14	7,36	7,59	7,20	7,55	7,92	5,09	5,07	5,04
<i>Pulsatilla grandis</i> Wender	9,31	8,94	8,59	6,32	6,45	6,58	5,83	5,74	5,66	8,97	9,43	9,91	8,13	8,38	8,64	8,97	9,41	9,87	5,02	5,00	4,97
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	9,60	9,22	8,85	6,38	6,51	6,64	5,92	5,83	5,74	8,83	9,28	9,75	7,93	8,17	8,42	8,70	9,12	9,57	5,05	5,03	5,00
<i>Schivereckia podolica</i> (Besser) Andr. ex DC.	8,33	8,00	7,68	6,18	6,30	6,43	5,22	5,14	5,07	9,12	9,58	10,07	8,06	8,31	8,57	9,47	9,94	10,42	4,41	4,39	4,36
<i>Stipa pennata</i> L.	8,67	8,33	8,00	6,45	6,57	6,70	5,54	5,45	5,37	9,13	9,60	10,08	8,41	8,67	8,94	9,24	9,69	10,17	4,87	4,84	4,82
<i>Stipa pulcherrima</i> K.Koch	8,46	8,13	7,81	6,50	6,62	6,76	5,51	5,42	5,34	9,24	9,71	10,20	8,46	8,72	8,99	9,13	9,57	10,04	5,03	5,01	4,98
<i>Chamaecytisus albus</i> (Hacq.) Rothm.	9,50	9,12	8,76	6,38	6,51	6,64	5,89	5,80	5,71	8,90	9,35	9,83	8,10	8,35	8,61	8,81	9,24	9,70	5,11	5,09	5,06
<i>Neotinea ustulata</i> (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase	10,58	10,17	9,77	6,49	6,61	6,75	6,34	6,25	6,15	8,28	8,70	9,14	7,60	7,83	8,07	8,05	8,44	8,85	5,29	5,27	5,24
<i>Aconitum jacquinii</i> Rchb.	11,07	10,64	10,22	5,49	5,60	5,71	6,44	6,35	6,25	7,75	8,15	8,56	6,51	6,72	6,92	7,68	8,05	8,45	5,03	5,01	4,98
<i>Carex umbrosa</i> Host	11,50	11,04	10,61	5,99	6,10	6,23	6,98	6,88	6,78	7,44	7,82	8,21	6,69	6,90	7,11	7,04	7,38	7,75	5,28	5,26	5,23
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) C.Hartm.	11,30	10,85	10,42	5,67	5,78	5,90	6,70	6,60	6,50	7,38	7,75	8,15	6,44	6,64	6,85	7,11	7,46	7,83	5,07	5,05	5,02
<i>Colchicum autumnale</i> L.	11,24	10,79	10,37	6,51	6,64	6,77	6,81	6,70	6,60	8,06	8,47	8,90	7,41	7,64	7,88	7,46	7,82	8,21	5,44	5,42	5,39
<i>Dactylorhiza cordigera</i> (Fr.) Soo	13,17	12,65	12,15	5,63	5,74	5,85	8,55	8,42	8,30	7,47	7,85	8,25	6,60	6,80	7,01	6,28	6,59	6,91	5,44	5,42	5,39
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó	11,50	11,04	10,61	6,41	6,54	6,67	6,99	6,89	6,79	7,47	7,85	8,25	6,98	7,19	7,42	7,04	7,38	7,75	5,11	5,09	5,06
<i>Delphinium elatum</i> L.	11,55	11,10	10,66	5,45	5,55	5,66	6,98	6,88	6,78	7,70	8,09	8,50	6,54	6,74	6,94	7,22	7,57	7,94	5,45	5,43	5,40
<i>Dianthus speciosus</i> Rchb.	11,56	11,11	10,67	5,66	5,77	5,89	6,98	6,88	6,78	7,54	7,93	8,33	6,65	6,85	7,06	7,12	7,47	7,84	5,32	5,30	5,27
<i>Anemone narcissiflora</i> L.	11,27	10,82	10,39	5,54	5,65	5,76	6,63	6,53	6,43	7,60	7,98	8,39	6,44	6,64	6,85	7,33	7,69	8,07	5,06	5,04	5,01
<i>Aquilegia nigricans</i> Baumg.	11,09	10,66	10,23	5,63	5,74	5,85	6,48	6,38	6,29	7,66	8,05	8,46	6,47	6,67	6,88	7,65	8,02	8,41	5,02	5,00	4,97
<i>Aster alpinus</i> L.	10,27	9,86	9,47	5,07	5,17	5,27	5,61	5,53	5,45	8,04	8,45	8,88	6,81	7,02	7,24	8,75	9,18	9,63	4,59	4,56	4,54

Вид	Едафотоп																				
	Водний режим ґрунту (гідроморфа)			Змінність зволоження			Аерованість ґрунту			Кислотний режим ґрунту			Сольовий режим			Вміст карбонатів у ґрунті			Вміст засвоєваних форм азоту		
	Hd			fH			Ae			Rc			SI			Ca			Nt		
	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1°C	+2°C	+3°C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2°C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	11,21	10,77	10,34	5,86	5,98	6,10	6,63	6,53	6,43	7,38	7,75	8,15	6,55	6,75	6,95	7,23	7,58	7,95	4,99	4,97	4,95
<i>Bupleurum tenuissimum</i> L.	11,04	10,60	10,18	7,44	7,59	7,74	6,78	6,68	6,58	8,86	9,31	9,78	9,63	9,92	10,23	7,33	7,69	8,07	6,16	6,13	6,10
<i>Crepis jacquinii</i> Tausch	10,46	10,05	9,65	5,15	5,25	5,36	5,66	5,58	5,50	8,13	8,55	8,98	6,39	6,59	6,79	8,45	8,87	9,30	4,64	4,61	4,59
<i>Crocus heuffelianus</i> Herb.	11,43	10,98	10,54	5,87	5,99	6,11	6,76	6,66	6,56	6,85	7,20	7,56	6,40	6,60	6,80	6,42	6,73	7,06	5,09	5,07	5,04
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó s.l.	13,12	12,60	12,10	5,97	6,08	6,20	8,52	8,39	8,27	7,84	8,24	8,66	6,98	7,19	7,42	6,46	6,78	7,11	5,71	5,68	5,65
<i>Dactylorhiza majalis</i> (Rchb.) P.F.Hunt et Summerhayes s.l.	12,62	12,12	11,64	6,10	6,22	6,34	8,10	7,98	7,86	7,83	8,23	8,64	7,01	7,23	7,45	6,66	6,99	7,33	5,32	5,30	5,27
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser	10,77	10,34	9,93	5,33	5,44	5,55	6,18	6,08	5,99	8,10	8,51	8,95	6,61	6,81	7,02	8,11	8,51	8,92	4,88	4,85	4,83
<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	12,24	11,75	11,29	6,33	6,46	6,59	7,86	7,74	7,63	8,14	8,56	8,99	7,32	7,54	7,78	7,04	7,38	7,75	5,25	5,23	5,20
<i>Gentiana acaulis</i> L.	11,09	10,66	10,23	6,24	6,36	6,49	6,54	6,44	6,35	7,26	7,63	8,02	6,80	7,01	7,23	7,11	7,46	7,83	4,98	4,96	4,94
<i>Gladiolus imbricatus</i> L.	11,28	10,83	10,40	6,63	6,76	6,89	6,82	6,71	6,61	7,97	8,37	8,79	7,45	7,68	7,92	7,40	7,76	8,14	5,39	5,37	5,34
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.	11,21	10,77	10,34	6,28	6,41	6,53	6,76	6,66	6,56	7,70	8,09	8,50	7,03	7,25	7,47	7,40	7,76	8,14	5,14	5,12	5,09
<i>Gymnadenia odoratissima</i> (L.) Rich.	11,98	11,50	11,05	6,14	6,26	6,38	7,52	7,40	7,29	7,71	8,10	8,52	7,09	7,31	7,54	7,04	7,38	7,75	5,29	5,27	5,24
<i>Iris sibirica</i> L.	12,79	12,29	11,80	5,93	6,04	6,16	8,34	8,22	8,09	7,92	8,33	8,75	7,05	7,27	7,49	6,64	6,97	7,31	5,63	5,60	5,58
<i>Lathyrus laevigatus</i> (Waldst. & Kit.) Gren.	11,46	11,01	10,57	5,46	5,56	5,67	6,89	6,78	6,68	8,01	8,41	8,84	6,77	6,98	7,20	7,31	7,67	8,05	5,98	5,95	5,92
<i>Ligularia sibirica</i> Cass.	13,37	12,84	12,33	5,26	5,37	5,47	8,74	8,61	8,48	8,23	8,65	9,08	6,45	6,65	6,86	6,79	7,12	7,47	5,03	5,01	4,98
<i>Lilium martagon</i> L.	11,04	10,60	10,18	5,86	5,98	6,10	6,59	6,49	6,39	7,73	8,13	8,54	6,83	7,04	7,26	7,48	7,85	8,23	5,23	5,21	5,18
<i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.	11,66	11,20	10,76	6,00	6,12	6,24	7,10	7,00	6,89	7,71	8,10	8,52	6,90	7,11	7,33	7,14	7,49	7,86	5,29	5,27	5,24
<i>Nigritella carpatica</i> (Zapał.) Teppner, Klein & Zagulski	11,19	10,75	10,32	5,81	5,93	6,05	6,61	6,51	6,41	7,43	7,81	8,20	6,47	6,67	6,88	7,28	7,64	8,01	5,02	5,00	4,97
<i>Pedicularis exaltata</i> Besser	11,42	10,97	10,54	6,12	6,24	6,36	6,91	6,81	6,71	7,92	8,33	8,75	7,13	7,35	7,58	7,44	7,80	8,18	5,46	5,44	5,41
<i>Pinguicula alpina</i> L.	12,42	11,93	11,46	5,29	5,40	5,50	7,69	7,58	7,46	8,19	8,60	9,04	6,48	6,68	6,89	7,45	7,81	8,20	4,88	4,85	4,83
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	11,05	10,61	10,19	6,47	6,59	6,72	6,60	6,50	6,40	7,86	8,26	8,68	7,19	7,42	7,65	7,48	7,85	8,23	5,17	5,15	5,12
<i>Pseudorchis albida</i> (L.) Á.Löve & D.Löve	11,31	10,87	10,44	5,86	5,98	6,10	6,70	6,60	6,50	6,71	7,06	7,41	6,33	6,52	6,72	6,47	6,79	7,12	4,89	4,86	4,84
<i>Saussurea discolor</i> (Willd) DC.	10,74	10,31	9,91	5,26	5,37	5,47	5,98	5,89	5,80	8,08	8,49	8,92	6,50	6,70	6,91	8,36	8,77	9,20	4,72	4,69	4,67
<i>Saxifraga luteoviridis</i> Schott & Kotschy	10,68	10,26	9,85	5,13	5,23	5,33	5,91	5,82	5,73	8,28	8,70	9,14	6,74	6,95	7,16	8,60	9,02	9,47	4,64	4,61	4,59
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) C.Mart.	11,15	10,71	10,29	5,43	5,53	5,64	6,44	6,35	6,25	7,77	8,16	8,57	6,55	6,75	6,95	7,69	8,07	8,46	4,90	4,87	4,85
<i>Swertia perennis</i> L.	13,30	12,78	12,27	5,48	5,58	5,70	8,69	8,56	8,43	7,92	8,33	8,75	6,59	6,79	7,00	6,75	7,08	7,42	5,26	5,24	5,21
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Rchb.	11,19	10,75	10,32	6,30	6,43	6,55	6,75	6,65	6,55	7,60	7,98	8,39	7,03	7,25	7,47	7,33	7,69	8,07	5,14	5,12	5,09

Тут і у табл. 4: жовтий колір комірки – вплив наявний, але загрози для оселищ немає; оранжевий – загроза скорочення; червоний – загроза втрати оселищ

Таблиця 4. Залежність між можливим підвищенням температур на 1, 2 та 3 °C та відповідними змінами показників екофакторів (кліматоп)

Table 4. Correlation between possible temperature rise of 1, 2, and 3 °C and corresponding changes in ecological indicators (climate indicators)

Вид	Кліматоп														
	Термоклімат (терморезим)			Вологість клімату (омброрезим)			Континентальність клімату (контрасторезим)			Суворість зим (кріорезим)			Освітлення		
	Тm			Om			Kn			Cr			Lc		
	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	8,88	9,22	9,57	12,22	11,93	11,64	8,27	8,38	8,49	8,74	8,92	9,10	7,40	7,48	7,55
<i>Astragalus monspessulanus</i> L.	9,53	9,89	10,27	11,14	10,87	10,61	9,32	9,45	9,57	8,84	9,02	9,20	7,77	7,84	7,92
<i>Stipa capillata</i> L.	9,42	9,78	10,15	11,03	10,77	10,51	9,51	9,63	9,76	8,50	8,67	8,84	7,75	7,82	7,90
<i>Anacamptis morio</i> (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase	8,74	9,08	9,42	12,14	11,85	11,57	8,32	8,43	8,54	8,57	8,74	8,92	7,37	7,45	7,52
<i>Saussurea porcii</i> Degen	7,93	8,23	8,55	13,44	13,12	12,81	7,97	8,07	8,18	8,14	8,30	8,47	7,12	7,19	7,26
<i>Adonis vernalis</i> L.	9,30	9,66	10,03	11,41	11,14	10,87	9,21	9,34	9,46	8,58	8,75	8,93	7,59	7,66	7,74
<i>Bulbocodium versicolor</i> (Ker Gawl.) Spreng.	9,33	9,69	10,06	11,85	11,57	11,29	8,83	8,94	9,06	8,68	8,86	9,03	6,81	6,88	6,94
<i>Gypsophila thyraica</i> A.Krasnova	9,41	9,77	10,14	11,28	11,01	10,75	9,49	9,61	9,74	8,51	8,68	8,85	7,74	7,81	7,89
<i>Orchis palustris</i> Jacq.	8,52	8,85	9,19	12,52	12,22	11,93	7,95	8,05	8,16	8,67	8,85	9,02	7,39	7,47	7,54
<i>Orchis signifera</i> Vest	8,42	8,74	9,08	12,75	12,44	12,15	7,93	8,04	8,15	8,60	8,77	8,95	7,36	7,44	7,51
<i>Pulsatilla grandis</i> Wender	9,22	9,57	9,94	11,70	11,42	11,15	8,89	9,01	9,13	8,62	8,79	8,97	7,53	7,61	7,69
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	9,17	9,52	9,88	11,91	11,62	11,35	8,82	8,93	9,05	8,62	8,79	8,97	7,43	7,51	7,58
<i>Schivereckia podolica</i> (Besser) Andr. ex DC.	9,16	9,51	9,87	11,31	11,04	10,78	9,30	9,43	9,55	8,66	8,83	9,01	7,79	7,86	7,94
<i>Stipa pennata</i> L.	9,42	9,78	10,15	11,28	11,01	10,75	9,27	9,40	9,52	8,67	8,85	9,02	7,69	7,76	7,84
<i>Stipa pulcherrima</i> K.Koch	9,57	9,94	10,32	10,99	10,73	10,47	9,57	9,69	9,82	8,65	8,82	9,00	7,65	7,72	7,80
<i>Chamaecytisus albus</i> (Hacq.) Rothm.	9,22	9,57	9,94	11,75	11,47	11,20	8,86	8,98	9,10	8,63	8,80	8,98	7,47	7,55	7,62
<i>Neotinea ustulata</i> (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase	8,80	9,14	9,49	12,32	12,02	11,74	8,36	8,47	8,59	8,59	8,76	8,94	7,36	7,44	7,51
<i>Aconitum jacquinii</i> Rehb.	7,69	7,99	8,29	13,67	13,34	13,02	7,56	7,66	7,76	8,42	8,58	8,76	7,25	7,32	7,40
<i>Carex umbrosa</i> Host	8,25	8,57	8,90	13,14	12,82	12,52	7,88	7,99	8,10	8,54	8,71	8,88	7,09	7,16	7,23
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) C.Hartm.	7,76	8,05	8,36	13,59	13,26	12,95	7,60	7,70	7,81	8,39	8,55	8,73	7,15	7,22	7,29
<i>Colchicum autumnale</i> L.	8,70	9,03	9,38	12,39	12,09	11,80	8,24	8,35	8,46	8,61	8,78	8,96	7,27	7,34	7,42
<i>Dactylorhiza cordigera</i> (Fr.) Soo	7,95	8,26	8,57	13,27	12,95	12,64	8,06	8,16	8,27	8,16	8,32	8,49	7,15	7,22	7,29
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó	8,37	8,69	9,02	12,51	12,21	11,92	8,08	8,19	8,29	8,57	8,74	8,92	7,27	7,34	7,42
<i>Delphinium elatum</i> L.	7,92	8,22	8,54	13,36	13,04	12,73	7,80	7,91	8,01	8,50	8,67	8,84	6,82	6,89	6,95
<i>Dianthus speciosus</i> Rehb.	7,84	8,14	8,45	13,41	13,09	12,78	7,71	7,82	7,92	8,44	8,61	8,78	7,22	7,29	7,37
<i>Anemone narcissiflora</i> L.	7,67	7,97	8,27	13,68	13,35	13,03	7,52	7,62	7,72	8,35	8,52	8,69	7,17	7,24	7,32
<i>Aquilegia nigricans</i> Baumg.	8,03	8,33	8,65	13,26	12,94	12,63	7,91	8,02	8,13	8,48	8,65	8,82	7,03	7,10	7,17



Вид	Кліматоп														
	Термоклімат (терморежим)			Вологість клімату (омброрежим)			Континентальність клімату (контрасторежим)			Суворість зим (кріорежим)			Освітлення		
	Tm			Om			Kn			Cr			Lc		
	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C	+1 °C	+2 °C	+3 °C
<i>Aster alpinus</i> L.	7,53	7,81	8,11	13,41	13,09	12,78	8,01	8,11	8,22	8,21	8,38	8,55	7,36	7,44	7,51
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	7,90	8,20	8,52	13,48	13,16	12,84	7,64	7,74	7,85	8,53	8,70	8,87	7,22	7,29	7,37
<i>Bupleurum tenuissimum</i> L.	9,37	9,73	10,10	10,95	10,69	10,43	8,66	8,78	8,90	9,03	9,21	9,39	7,76	7,83	7,91
<i>Crepis jacquinii</i> Tausch	7,45	7,74	8,03	13,84	13,51	13,19	7,42	7,52	7,62	8,38	8,54	8,72	7,47	7,55	7,62
<i>Crocus heuffelianus</i> Herb.	7,69	7,99	8,29	13,70	13,38	13,06	7,60	7,70	7,81	8,41	8,57	8,75	7,15	7,22	7,29
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó s.l.	8,16	8,47	8,80	12,95	12,64	12,34	8,16	8,27	8,38	8,15	8,31	8,48	7,17	7,24	7,32
<i>Dactylorhiza majalis</i> (Rchb.) P.F.Hunt & Summerhayes s.l.	8,31	8,62	8,95	12,76	12,45	12,16	8,13	8,24	8,35	8,41	8,57	8,75	7,20	7,27	7,35
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser	7,77	8,06	8,37	13,19	12,87	12,56	7,64	7,74	7,85	8,45	8,62	8,79	7,18	7,25	7,33
<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	8,61	8,94	9,28	12,32	12,02	11,74	8,35	8,46	8,58	8,49	8,66	8,83	7,30	7,38	7,45
<i>Gentiana acaulis</i> L.	8,08	8,39	8,71	13,10	12,79	12,48	7,88	7,99	8,10	8,49	8,66	8,83	7,37	7,45	7,52
<i>Gladiolus imbricatus</i> L.	8,64	8,97	9,31	12,38	12,08	11,79	8,31	8,42	8,53	8,53	8,70	8,87	7,32	7,40	7,47
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.	8,32	8,63	8,96	12,86	12,55	12,25	7,99	8,09	8,20	8,51	8,68	8,85	7,29	7,37	7,44
<i>Gymnadenia odoratissima</i> (L.) Rich.	8,47	8,80	9,13	12,78	12,47	12,17	8,16	8,27	8,38	8,52	8,69	8,86	7,21	7,28	7,36
<i>Iris sibirica</i> L.	8,19	8,50	8,83	12,96	12,65	12,35	8,30	8,41	8,52	8,11	8,27	8,44	7,17	7,24	7,32
<i>Lathyrus laevigatus</i> (Waldst. & Kit.) Gren.	8,70	9,03	9,38	12,83	12,52	12,22	7,89	8,00	8,11	8,74	8,92	9,10	5,86	5,92	5,98
<i>Ligularia sibirica</i> Cass.	7,95	8,26	8,57	13,27	12,95	12,64	8,05	8,15	8,26	7,98	8,14	8,30	7,27	7,34	7,42
<i>Lilium martagon</i> L.	8,30	8,61	8,94	13,06	12,75	12,44	7,96	8,06	8,17	8,49	8,66	8,83	7,08	7,15	7,22
<i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.	8,25	8,57	8,90	12,84	12,53	12,23	7,96	8,06	8,17	8,54	8,71	8,88	7,06	7,13	7,20
<i>Nigritella carpatica</i> (Zapał.) Teppner, Klein & Zagulski	7,87	8,17	8,48	13,52	13,20	12,88	7,53	7,63	7,73	8,46	8,63	8,80	7,28	7,35	7,43
<i>Pedicularis exaltata</i> Besser	8,50	8,83	9,16	12,76	12,45	12,16	8,18	8,29	8,40	8,49	8,66	8,83	7,26	7,33	7,41
<i>Pinguicula alpina</i> L.	7,54	7,83	8,12	13,59	13,26	12,95	7,64	7,74	7,85	8,05	8,21	8,38	7,33	7,41	7,48
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	8,59	8,91	9,25	12,45	12,15	11,86	8,15	8,26	8,37	8,57	8,74	8,92	7,24	7,31	7,39
<i>Pseudorchis albida</i> (L.) Á.Löve & D.Löve	7,80	8,09	8,40	13,66	13,33	13,01	7,57	7,67	7,77	8,51	8,68	8,85	7,14	7,21	7,28
<i>Saussurea discolor</i> (Willd) DC.	7,36	7,64	7,93	13,96	13,62	13,30	7,48	7,58	7,68	8,22	8,39	8,56	7,48	7,56	7,63
<i>Saxifraga luteoviridis</i> Schott & Kotschy	7,04	7,31	7,59	14,12	13,79	13,46	7,12	7,22	7,32	8,17	8,34	8,50	7,49	7,57	7,64
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) C.Mart.	7,45	7,74	8,03	13,70	13,38	13,06	7,35	7,45	7,55	8,24	8,41	8,58	7,35	7,43	7,50
<i>Swertia perennis</i> L.	7,98	8,29	8,61	13,30	12,99	12,68	8,01	8,11	8,22	8,11	8,27	8,44	7,19	7,26	7,34
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Rchb.	8,41	8,73	9,06	12,83	12,52	12,22	7,98	8,08	8,19	8,57	8,74	8,92	7,26	7,33	7,41

Таблиця 5. Оцінка ступеня зміни факторів при зростанні температури по відношенню до існуючої амплітуди показників умов зростання

Table 5. Assessment of the degree of change of factors at temperature rise in relation to the existing amplitude of indicators

Фактор				Загрози для оселищ				
				немає	скорочення	зникнення	втрата	
Елафотоп	Водний режим ґрунту (гідроморфа)	Hd	+1 °C	абс.	46,00	9,00	0,00	0,00
			%	83,64	16,36	0,00	0,00	
		+2 °C	абс.	23,00	25,00	4,00	3,00	
			%	41,82	45,45	7,27	5,45	
		+3 °C	абс.	12,00	18,00	13,00	12,00	
			%	21,82	32,73	23,64	21,82	
	Змінність зволоження	fH	+1 °C	абс.	55,00	0,00	0,00	0,00
			%	100,00	0,00	0,00	0,00	
		+2 °C	абс.	47,00	8,00	0,00	0,00	
			%	85,45	14,55	0,00	0,00	
		+3 °C	абс.	55,00	0,00	0,00	0,00	
			%	100,00	0,00	0,00	0,00	
	Аерованість ґрунту	Ae	+1 °C	абс.	54,00	1,00	0,00	0,00
			%	98,18	1,82	0,00	0,00	
		+2 °C	абс.	49,00	6,00	0,00	0,00	
			%	89,09	10,91	0,00	0,00	
		+3 °C	абс.	45,00	10,00	0,00	0,00	
			%	81,82	18,18	0,00	0,00	
	Кислотний режим ґрунту	Rc	+1 °C	абс.	13,00	25,00	6,00	11,00
			%	23,64	45,45	10,91	20,00	
		+2 °C	абс.	0,00	12,00	18,00	25,00	
			%	0,00	21,82	32,73	45,45	
		+3 °C	абс.	0,00	11,00	18,00	31,00	
			%	0,00	20,00	32,73	56,36	
Сольовий режим	SI	+1 °C	абс.	40,00	14,00	0,00	1,00	
		%	72,73	25,45	0,00	1,82		
	+2 °C	абс.	15,00	29,00	8,00	3,00		
		%	27,27	52,73	14,55	5,45		
	+3 °C	абс.	54,00	1,00	0,00	0,00		
		%	98,18	1,82	0,00	0,00		
Вміст карбонатів у ґрунті	Ca	+1 °C	абс.	37,00	15,00	3,00	0,00	
		%	67,27	27,27	5,45	0,00		
	+2 °C	абс.	14,00	20,00	12,00	9,00		
		%	25,45	36,36	21,82	16,36		
	+3 °C	абс.	55,00	0,00	0,00	0,00		
		%	100,00	0,00	0,00	0,00		
Вміст засвоюваних форм азоту	Nt	+1 °C	абс.	55,00	0,00	0,00	0,00	
		%	100,00	0,00	0,00	0,00		
	+2 °C	абс.	55,00	0,00	0,00	0,00		
		%	100,00	0,00	0,00	0,00		
	+3 °C	абс.	55,00	0,00	0,00	0,00		
		%	100,00	0,00	0,00	0,00		

Фактор				Загрози для оселищ				
				немає	скорочення	зникнення	втрата	
Кліматоп	Термоклімат (терморезим)	Тm	+1 °C	абс.	47,00	7,00	1,00	0,00
				%	85,45	12,73	1,82	0,00
		+2 °C	абс.	18,00	23,00	9,00	5,00	
			%	32,73	41,82	16,36	9,09	
		+3 °C	абс.	2,00	18,00	18,00	17,00	
			%	3,64	32,73	32,73	30,91	
	Вологість клімату (омброрезим)	Om	+1 °C	абс.	54,00	1,00	0,00	0,00
				%	98,18	1,82	0,00	0,00
		+2 °C	абс.	40,00	15,00	0,00	0,00	
			%	72,73	27,27	0,00	0,00	
		+3 °C	абс.	12,00	32,00	8,00	3,00	
			%	21,82	58,18	14,55	5,45	
	Континентальність клімату (контрасторезим)	Kn	+1 °C	абс.	55,00	0,00	0,00	0,00
				%	100,00	0,00	0,00	0,00
		+2 °C	абс.	54,00	1,00	0,00	0,00	
			%	98,18	1,82	0,00	0,00	
		+3 °C	абс.	55,00	0,00	0,00	0,00	
			%	100,00	0,00	0,00	0,00	
	Суворість зим (кріорезим)	Cr	+1 °C	абс.	33,00	20,00	2,00	0,00
				%	60,00	36,36	3,64	0,00
+2 °C		абс.	10,00	26,00	16,00	3,00		
		%	18,18	47,27	29,09	5,45		
+3 °C		абс.	42,00	11,00	1,00	1,00		
		%	76,36	20,00	1,82	1,82		
Освітлення	Lc	+1 °C	абс.	54,00	1,00	0,00	0,00	
			%	98,18	1,82	0,00	0,00	
	+2 °C	абс.	48,00	7,00	0,00	0,00		
		%	87,27	12,73	0,00	0,00		
	+3 °C	абс.	38,00	16,00	0,00	1,00		
		%	69,09	29,09	0,00	1,82		

Отримані дані щодо ризиків втрат оселищ видів – це оцінка лише зовнішнього впливу на еконішу виду. Подальший результат такого впливу залежить від того, як будуть реалізовуватися потенційні можливості виду, тобто, як вид буде протидіяти таким зовнішнім впливам, і як реалізовуватиметься його "функціональна еконіша". Це залежить не тільки від адаптаційних властивостей виду, а ступеня стійкості, опірності екосистеми.

Можливі три варіанти такої реалізації: скорочення чисельності та вимирання, переселення (міграція на інші території чи елементи ландшафту) та розширення адаптивних можливостей видів. Хоча останнє і пов'язано із розселенням, але йдеться не про географічну міграцію чи зміщення в

ландшафті, а про розширення екологічної амплітуди оселищ даного регіону, тобто освоєння нових умов існування, уникнення ценотичної конкуренції, формування нових трофічних зв'язків тощо. Зокрема, це знайшло відображення в установленому нами ефекті "відтіснення реліктів", коли певні види, зокрема, орхідні, заселяють місця з порушеною ценотичною структурою внаслідок впливу помірного антропогенного тиску, який послаблює ценотичну конкуренцію (Didukh..., 2008).



## Висновок

Отримані дані оцінки еконіш видів та прогнозування можливих змін їхніх оселищ на основі методики синфітоіндикації свідчить про ефективність та широкі можливості використання цього методу. Така інформація виводить еколого-ценотичні дослідження на якісно новий прогностичний рівень. Подальший прогноз поведінки видів має ґрунтуватися на тому, як зміняться площі відповідних біотопів у даному конкретному регіоні, яка опірність екосистем даного типу, як протікають сукцесійні процеси, які фактори досягають лімітуючих критичних меж ощо. Отже, запропонований підхід відображає можливості, варіанти зміни еконіші, а їхня реалізація (напрямки та швидкості, тобто вектор змін) – це завдання наступних досліджень.

## Подяки

Дослідження здійснено за підтримки Національного Фонду Досліджень України в рамках проекту № 0140 "Трав'яні біотопи України загальноєвропейського значення: сучасний стан, масштаби втрат та стратегія збереження в умовах глобальних кліматичних змін і антропогенної трансформації довкілля"

## Список посилань

- Budzhak V.V., Chorney I.I., Tokaryuk A.I., Kuzemko A.A. 2018. Baza danykh "Vegetation of Bukovyna+". In: *Rehionalni aspekty florystychnykh i faunistychnykh doslidzhen*. Chernivtsi: Druk Art, pp. 86–90. [Буджак В.В., Чорней І.І., Токарюк А.І., Куземко А.А. 2018. База даних "Vegetation of Bukovyna+" В кн.: *Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень*. Чернівці: Друк Арт, с. 86–90].
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynnnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.].
- Clarke G.L. 1954. *Elements of ecology*. New York: Hafner, 560 pp.
- Climatogenic changes of plant life of the Ukrainian Carpathians*. 2016. Eds Ya.P. Didukh, I.I. Chorney. Chernivtsi: Druk Art, 280 pp. [*Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат*. 2016. Ред. Я.П. Дідух, І.І. Чорней. Чернівці: Друк Арт, 280 с.].
- Dengler J., Wagner V., Dembicz I., García-Mijangos I., Naqinezhad A., Boch S., Chiarucci A., Conradi T., Filibeck G., Guarino R., Janišová M., Steinbauer M.J., Ačić S., Acosta A. T.R., Akasaka M., Allers M., Apostolova I., Axmanová I., Bakan B., Baranova A., Barty–Durchhalter M., Bartha S., Baumann E., Becker T., Becker U., Belonovskaya E., Bengtsson K., Benito Alonso J.L., Berastegi A., Bergamini A., Bonini I., Bruun H.H., Budzhak V., Bueno A., Campos J.A., Cancellieri L., Carboni M., Chocarro C., Conti L., Czarniecka-Wiera M., De Frenne P., Deák B., Didukh Ya.P., Diekmann M., Dolnik C., Dupré C., Ecker K., Ermakov N., Erschbamer B., Escudero A., Etayo J., Fajmonová Z., Felde V.A., Fernández Calzado M.R., Finckh M., Fotiadis G., Fracchiolla M., Ganeva A., García-Magro D., Gavilán R.G., Germany N., Giladi I., Gillet F., Giusso del Galdo G.P., González J.M., Grytnes J.-A., Hájek M., Hájková P., Helm A., Herrera M., Hettnerbergerová E., Hobohm C., Hüllbusch E.M., Ingerpuu N., Jandt U., Jeltsch F., Jensen K., Jentsch A., Jeschke M., Jiménez-Alfaro B., Kaçki Z., Kakinuma K., Kapfer J., Kavğacı A., Kelemen A., Kiehl K., Koyama A., Koyanagi T.F., Kozub Ł., Kuzemko A., Kyrkjeeide M.O., Landi S., Langer N., Lastrucci L., Lazzaro L., Lelli Ch., Lepš J., Löbel S., Luzuriaga A.L., Maccherini S., Magnes M., Malicki M., Marcenò C., Mardari C., Mauchamp L., May F., Michelsen O., Molero Mesa J., Molnár V., Moysiyanenko I.Y., Nakaga Y.K., Natcheva R., Noroozi J., Pakeman R.J., Palpurina S., Pärtel M., Pätzsch R., Pauli H., Pedashenko H., Peet R.K., Pielech R., Pipenbaher N., Pirini Ch., Plesková Z., Polyakova M.A., Prentice H.C., Reinecke J., Reitalu T., Rodríguez-Rojo M.P., Roleček J., Ronkin V., Rosati L., Rosén E., Ruprecht E., Rusina S., Sabovljević M., Sánchez A.M., Savchenko G., Schuhmacher O., Škornik S., Sperandii M. G., Staniaszek–Kik M., Stevanović-Dajić Z., Stock M., Suchrow S., Sutcliffe L.M.E., Swacha G., Sykes M., Szabó A., Talebi A., Tánase C., Terzi M., Tölgyesi C., Torca M., Török P., Tóthmérész B., Tsarevskaya N., Tsiripidis I., Tzonev R., Ushimaru A., Valkó O., van der Maarel E., Vanneste T., Vashenyak I., Vassilev K., Viciani D., Villar L., Virtanen R., Vitasović Kosić I., Wang Y., Weiser F., Went J., Wesche K., White H., Winkler M., Zaniewski P.T., Zhang H., Ziv Y., Znamenskiy S., Biurrun I. 2018. GrassPlot – a database of multi-scale plant diversity in Palaeartic grasslands. *Phytocoenologia*. 48(3): 331–347.
- Didukh Ya.P. 1990. *Ukrainian Botanical Journal*, 47(6): 5–12. [Дідух Я.П. 1990. Методологічні підходи до проблем фітоіндикації екологічних факторів. *Український ботанічний журнал*, 47(6): 5–12].
- Didukh Ya.P. 2008. Ekoloĥo-tsenotycheskye osobennosti povedenyua nekotorykh relyktovykh y redkykh vydov v svete teoryi ottesnenyua relyktov. In: *Etyudy fitoekologii*. Kyiv: Aristey, pp. 104–126. [Дідух Я.П. 2008. Еколого-ценотические особенности поведения некоторых реликтовых и редких видов в свете теории оттеснения реликтов. В кн.: *Етюди фітоєкології*. Київ: Арістей, с. 104–126].
- Didukh Ya.P. 2011. *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv: Phytosociocentre, 176 pp.

- Didukh Ya.P. 2012. *Osnovy bioindykatsii*. Kyiv: Naukova Dumka, 344 pp. [Дідух Я.П. 2012. *Основи біоіндикації*. Київ: Наукова думка, 344 с.].
- Didukh Ya. 2021. *Ecosystem climate change assessment based on the synphytoindication method*. In: *Handbook of Climate Change Mitigation and Adaptation*. Eds M. Lackner, B. Sajjadi, Wei-Yin Chen) (in press).
- Didukh Ya.P., Budzhak V.V. 2020. *Prohrama dlya avtomatyzatsii protsesu rozrakhunku balnykh pokaznykiv ekolohichnykh faktoriv: metodychni rekomendatsii*. Chernivtsi: Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, 40 pp. [Дідух Я.П., Буджак В.В. 2020. *Програма для автоматизації процесу розрахунку бальних показників екологічних факторів: методичні рекомендації*. Чернівці: Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, 40 с.].
- Didukh Ya.P., Plyuta P.H. 1994. *Fitoindykatsiya ekolohichnykh faktoriv*. Kyiv: Naukova Dumka, 280 pp. [Дідух Я.П., Плюта П.Г. 1994. *Фітоіндикація екологічних факторів*. Київ: Наукова думка, 280 с.].
- Didukh Ya.P., Plyuta P.H., Protopopova V.V., Yermolenko V.M., Korotchenko I.A., Karkutsiyev H.M., Burda R.I. 2000. *Ekoflora Ukrainy (Ekoflora of Ukraine)*, vol. 1. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Phytosociocentre, 284 pp. [Дідух Я.П., Плюта П.Г., Протопопова В.В., Єрмоленко В.М., Коротченко І.А., Каркуцієв Г.М., Бурда Р.І. 2000. *Екофлора України*, т. 1. Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 284 с.].
- Kuzemko A. 2012. Ukrainian Grasslands Database. In: Dengler J., Oldeland J., Jansen F., Chytrý M., Ewald J., Finckh M., Glöckler F., Lopez-Gonzalez G., Peet R.K., Schaminée J.H.J. (Eds) *Vegetation databases for the 21<sup>st</sup> century*. *Biodiversity & Ecology*, 4: 430. <https://doi.org/10.7809/b-e.00217>
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, xxxii + 346 pp.
- Natsionalnyi atlas Ukrainy*. 2007. Ed. L.H.Rudenko. Kyiv: Kartohrafiya, 435 pp. [*Національний атлас України*. 2007. Голов. ред. Л.Г. Руденко Київ: Картографія, 435 с.].
- Odum E.P. 1959. *Fundamentals of ecology*. 2<sup>nd</sup> ed. Philadelphia: Saunders, 564 pp.
- Onyshchenko V.A. 2009. *Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine*. Kyiv: Alterpress, 212 pp.
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 13: 451–453.
- Westhoff V., van der Maarel E. 1978. The Braun-Blanquet approach. In: *Classification of plant communities*. Ed. R.H. Whittaker. The Hague: Junk, pp. 287–399.
- Yemelyanova S.M., Kuzemko A.A. 2017. In: *Klasyfikatsiya roslinnosti ta biotopiv Ukrainy yak naukova osnova zberzhennya bioriznomanityta: materialy druhoi naukovo-teoretychnoi konferentsii (Kyiv, 14–15 bereznya 2016 roku)*. Kyiv, pp. 24–37. [Ємельянова С.М., Куземко А.А. 2017. Національна фітосоціологічна база даних рослинності України (Ukrveg): актуальність створення та проблеми розбудови. В зб.: *Класифікація рослинності та біотопів України як наукова основа збереження біорізноманіття: матеріали другої науково-теоретичної конференції (Київ, 14–15 березня 2016 року)*. Київ, с. 24–37].

Рекомендує до друку С.Л. Мосякін



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.454>

## Еколого-ценологічна характеристика *Scopolia carniolica* (*Solanaceae*) в Україні. II. Фітоценотаксономія лісів з участю *Scopolia carniolica*

Юлія М. НЕГРАШ<sup>1</sup>, Євген О. ВОРОБІЙОВ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України  
вул. Тимірязєвська 1, Київ 01014, Україна  
[Julie\\_nm@ukr.net](mailto:Julie_nm@ukr.net)

<sup>2</sup>Чорнобильський радіаційно-екологічний біосферний заповідник  
вул. Толочина 28, смт Іванків 07201, Іванківський р-н, Київська обл., Україна  
[Vorobyov\\_syntax@ukr.net](mailto:Vorobyov_syntax@ukr.net)

Negrash J.M.<sup>1</sup>, Vorobyov Y.O.<sup>2</sup> 2020. **Ecological and cenological characteristics of *Scopolia carniolica* (*Solanaceae*) in Ukraine II. Phytocenotaxonomy of forests with *Scopolia carniolica*.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(6): 454–465.

<sup>1</sup>M.M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine  
1 Tymiryazevska Str., Kyiv 01014, Ukraine

<sup>2</sup>Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve  
28 Tolochyna Str., Ivankiv 07201, Kyiv Region, Ukraine

**Abstract.** The composition of dominant species in syntaxa with *S. carniolica* is generalized. The phytocoenotic range of the species in Ukraine is defined, which allows to predict its presence in other syntaxa. The analysis shows that among the co-edificators, most of the subdominants of the stands are in the formations *Fageta sylvaticae*, *Fraxineta excelsioris*, *Querceta roboris*, and *Q. petraeae*. It has been found that the formation *Carpineta betuli* contains the largest number of semi-edificators that usually do not act as edificators. Thus, *S. carniolica* occurs in a variety of deciduous forests in the country. The species is rarely observed in Ukraine in the forests of the formation *Alneta glutinosae*. A syntaxonomic inventory of the localities of *S. carniolica* will contribute to composition of syntaxa in the next edition of the *Green Data Book of Ukraine* as well as improve the protection of the species.

**Keywords:** cycle group, dominant classification, group of associations, phytocoenological nomenclature, *Scopolia carniolica*, subformation, *Red Data Book of Ukraine*

Submitted 23 January 2020. Published 24 December 2020

Неграш Ю.М., Воробійов Є.О. 2020. **Еколого-ценологічна характеристика *Scopolia carniolica* (*Solanaceae*) в Україні. II. Фітоценотаксономія лісів з участю *Scopolia carniolica*.** *Український ботанічний журнал*, 77(6): 454–465.

**Реферат.** Узагальнено склад домінуючих видів у синтаксонах з участю *S. carniolica* та відображено фітоценотичний спектр виду в Україні, який дозволяє прогнозувати його знаходження в інших синтаксонах. Проведений аналіз свідчить, що субдомінантів деревостану з числа співедифікаторів найбільше у формаціях *Fageta sylvaticae*, *Fraxineta excelsioris*, *Querceta roboris* та *Q. petraeae*. Встановлено, що формація *Carpineta betuli* містить найбільше семіедифікаторів, які зазвичай не виступають едифікаторами. Виявлено, що, зважаючи на сціофільність *S. carniolica*, в угрупованнях за його участі чагарниковий ярус представлений рідко. Таким чином, *S. carniolica* трапляється в різноманітних широколистяних лісах. Рідко на території України вид відзначений в лісах формації *Alneta glutinosae*. Проведена деталізація інформації про приуроченість *S. carniolica* до певних сполучень домінантів рослинного покриву лісів та синтаксономічна інвентаризація його місцезнаходжень не лише сприятиме поповненню складу синтаксонів наступного видання Зеленої книги України, а й розширить можливість для пасивної та активної охорони виду.

**Ключові слова:** домінантна класифікація, група асоціацій, група циклів, субформація, фітоценотаксономічна номенклатура, Червона книга України, *Scopolia carniolica*



## Вступ

*Scopolia carniolica* Jacq. (*Solanaceae*) – центральноевропейсько-кавказький вид, включений до Червоної книги України (Melnyk, 2009). У нашій попередній публікації була наведена синтаксономічна характеристика *Scopolia carniolica* в Україні за методикою школи Ж. Браун-Бланке (Negrash, Vorobyov, 2016). Оскільки геміефемероїд *S. carniolica* здатен домінувати у травостані багатьох лісових угруповань і продовжує вегетацію на початку літа, його взаємодія з едифікаторами та домінантними видами всіх синузій має важливе значення для виживання ценопопуляцій виду. Необхідність аналізу угруповань за участю виду шляхом створення їхньої еколого-фітоценотичної (домінантної) класифікації викликана передусім його традиційністю для країн Східної Європи та, відповідно, порівняно більшим ступенем охоплення дослідженнями місцезростань *S. carniolica*. Різні методи класифікації не мають виключати один одного, а взаємно доповнювати, оскільки дають різнобічну інформацію про рослинний покрив. Повна домінантна класифікація з "дрібними" асоціаціями, які близькі за обсягом до складних фацій системи Браун-Бланке, дає змогу оцінити ступінь репрезентативності синтаксонів останньої та їхню ценотичну структуру (Vorobyov et al., 2002). У "Зеленій книзі України" (Zelena..., 2009) використано саме синтаксони, встановлені за домінантним методом. Нещодавно описані нові асоціації, виділені за домінантним методом, з участю *S. carniolica* (Vorontsov et al., 2005; Vorontsov, 2009) свідчать про недостатність відображення синтаксонів з його участю в "Зеленій книзі України" (Zelena..., 2009) та "Продромусі рослинності України" (Dubyna, 2019). Укладання якомога повнішої домінантної класифікації місцезростань виду на основі польових досліджень та аналізу літератури необхідне для розроблення ефективних заходів з його охорони.

## Матеріали та методи

В роботі використано понад 100 геоботанічних описів, 73 з них наведено раніше (Negrash, Vorobyov,

2016). Описи з урахуванням усіх видів судинних рослин виконувалися в кінці квітня – травні згідно з методикою школи Браун-Бланке (Mirkin et al., 2001) на описових ділянках розміром 25 × 25, 50 × 50 м або в природних межах фітоценозів. Синтаксономічна схема укладена на основі традиційних методик з використанням "Продромусу рослинності України" (Dubyna, 2019) та "Зеленої книги України" (Zelena..., 2009). Для її уніфікації використана класифікація дубових лісів України (Shelyah-Sosonko, 1974) та методологічні засади Закону гомологічних рядів у класифікації фітоценозів (Vorobyov, 2012), завдяки чому більшість асоціацій виявилися гомологічними; виділені групи асоціацій також демонструють чітко виражену гомологію. Використані також синтаксони наведені в літературі; назви деяких з них були відкореговані – там, де в асоціації було наведено по два домінанти трав'яного ярусу, залишено лише по одному виду. За можливістю враховано також рекомендації проекту Кодексу фітоценоценономічної номенклатури України (Ustyenko, Dubyna, 2015).

## Результати та обговорення

У класифікаційній схемі (див. нижче) наведено найголовніші праці з місцезнаходженнями асоціацій, у складі яких *Scopolia carniolica* може займати різні фітоценотичні позиції – від абсолютного переважаючого у трав'яному ярусі зі 100%-ю постійністю (в такому випадку вона входить до назви синтаксона) до поодинокого трапляння з будь-якою постійністю. У випадку дублювання інформації в декількох працях обирали найбільш докладні та сучасні монографічні зведення. Якщо в джерелах не наводиться назва асоціації, або вона змінена, посилання виглядає так: "(за: ...)". Перед синтаксонами, виділеними нами вперше, поставлено знак оклику, перед провізорними (у т. ч. наведеними в літературі) – знак питання, а синтаксони, правомірність виділення яких сумнівна, відмічені подвійним знаком питання (ці угруповання наводяться для окреслення ценоареалу *S. carniolica* і наводяться без номерів).

## Домінантні синтаксони лісів із участю *Scopolia carniolica* в Україні

### 1. ФОРМАЦІЯ *ABIETA ALBAE*

#### I. Субформація *Abieta albae*

Гр. ас. !*Abieta (albae) aegopodiosa (podagrariae)*

1) *Abietum (albae) scopoliosum (carniolicae)* – Національний природний парк (НПП) "Сколівські Бескиди" (Vorontsov, 2009)

#### II. Субформація *Fageto (sylvaticae)-Abieta (albae)*

Гр. ас. !*Fageto (sylvaticae)-Abieta (albae) aegopodiosa (podagrariae)*

2) *Fageto (sylvaticae)-Abietum (albae) scopoliosum (carniolicae)* – НПП "Сколівські Бескиди" (Vorontsov, 2009)

### 2. ФОРМАЦІЯ *ALNETA INCANAE*

#### I. Субформація *Alneta incanae*

Гр. ас. !*Alneta (incanae) aegopodiosa (podagrariae)*

3) *Alnetum (incanae) scopoliosum (carniolicae)* – НПП "Сколівські Бескиди" (Zelena..., 2009)

4) *Alnetum (incanae) lunariosum (redivivae)* – НПП "Сколівські Бескиди" (Deuneka et al., 2006)

#### Субформація ??*Tilieto (cordatae)-Alneta (incanae)*

Гр. ас. ??*Tilieto (cordatae)-Alneta (incanae) aegopodiosa (podagrariae)*

??*Tilieto (cordatae)-Alnetum (incanae) alliosum (ursini)* – Закарпатська обл., Воловецький р-н (Stoyko, Lovelius, 1989)

### 3. ФОРМАЦІЯ *FAGETA SYLVATICAE*

#### I. Субформація *Fageeta sylvaticae*

Гр. ас. !*Fageeta (sylvaticae) aegopodiosa (podagrariae)*

5) *Fagetum (sylvaticae) aegopodiosum (podagrariae)* – Тернопільська обл. Бережанський р-н, за (Shynder, Negrash, 2014b); заказник "Цецино" в окол. м. Чернівці (за: Tokaryuk, 2006)

6) *Fagetum (sylvaticae) alliosum (ursini)* – НПП "Подільські Товтри" (Kotov, 1930, за: Kovalchuk, Klots, 1989)

7) *Fagetum (sylvaticae) scopoliosum (carniolicae)* – пам'ятка природи "Урочище Осій" (Івано-Франківська обл., Долинський р-н); Широколужанський масив Карпатського біосферний заповідник; НПП "Сколівські Бескиди" (Zelena..., 2009); заказник "Цецино" в окол. м. Чернівці (за: Tokaryuk, 2006)

8) *Fagetum (sylvaticae) lunariosum (redivivae)* – НПП "Сколівські Бескиди" (Deuneka et al., 2006)

Гр. ас. !*Fageeta (sylvaticae) stellariosa (holostea)*

9) *Fagetum (sylvaticae) galiosum (odorati)* – заказник "Цецино" в окол. м. Чернівці (за: Tokaryuk, 2006)

10) *Fagetum (sylvaticae) galeobdolosum (lutei)* – Львівська обл., Золочівський р-н (за: Melnyk, Korinko, 2005)

#### II. Субформація *Acereto (pseudoplatani)-Fageeta (sylvaticae)*

Гр. ас. !*Acereto (pseudoplatani)-Fageeta (sylvaticae) aegopodiosa (podagrariae)*

11) *Acereto (pseudoplatani)-Fagetum (sylvaticae) aegopodiosum (podagrariae)* – заказник "Цецино" в окол. м. Чернівці (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

12) !*Acereto (pseudoplatani)-Fagetum (sylvaticae) scopoliosum (carniolicae)* – заказник "Цецино" в окол. м. Чернівці (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

13) *Acereto (pseudoplatani)-Fagetum (sylvaticae) mercurialiosum (perenni)* – заказник "Цецино" в окол. м. Чернівці (за: Tokaryuk, Chorney, 2007)

#### Кл. ас. !*Acereto (pseudoplatani)-Fageeta (sylvaticae) staphyleosa (pinnatae)*

Гр. ас. !*Acereto (pseudoplatani)-Fageeta (sylvaticae) staphyleoso (pinnatae)-aegopodiosa (podagrariae)*

14) *Acereto (pseudoplatani)-Fagetum (sylvaticae) staphyleoso (pinnatae)-scopoliosum (carniolicae)* – заказник "Цецино" в окол. м. Чернівці (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

15) *Acereto (pseudoplatani)-Fagetum (sylvaticae) staphyleoso (pinnatae)-asarosum (europei)* – Хмельницька обл., Городецький р-н (за: Melnyk, Korinko, 2005)

Кл. ас. ?*Acereto (pseudoplatani)-Fageta (sylvaticae) swidosa (sanguineae)*

Гр. ас. ?*Acereto (pseudoplatani)-Fageta (sylvaticae) swidoso (sanguineae)-aegopodiosa (podagrariae)*

16) *Acereto (pseudoplatani)-Fagetum (sylvaticae) swidoso (sanguineae)-scopoliosum (carniolicae)* – заказник "Цецино" в окол. м. Чернівці (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

**III. Субформація ?*Acereto (pseudoplatani)-Fraxineto (excelsioris)-Fageta (sylvaticae)***

Гр. ас. ?*Acereto (pseudoplatani)-Fraxineto (excelsioris)-Fageta (sylvaticae) aegopodiosa (podagrariae)*

17) ?*Acereto (pseudoplatani)-Fraxineto (excelsioris)-Fagetum (sylvaticae) scopoliosum (carniolicae)* – НПП "Сколівські Бескиди" (за: Stoyko et al., 1998)

18) ?*Acereto (pseudoplatani)-Fraxineto (excelsioris)-Fagetum (sylvaticae) lunariosum (redivivae)* – НПП "Сколівські Бескиди" (за: Stoyko et al., 1998)

**IV. Субформація *Querceto (petraeae)-Fageta (sylvaticae)***

Гр. ас. ?*Querceto (petraeae)-Fageta (sylvaticae) rubosa (hirtae)*

19) *Querceto (petraeae)-Fagetum (sylvaticae) rubosum (hirtae)* – Закарпатська обл., Виноградівський р-н (Stoyko, Lovelius, 1989)

**V. Субформація *Carpineto (betuli)-Fageta (sylvaticae)***

Гр. ас. !*Carpineto (betuli)-Fageta (sylvaticae) aegopodiosa (podagrariae)*

20) *Carpineto (betuli)-Fagetum (sylvaticae) aegopodiosum (podagrariae)* – Тернопільська обл., Бережанський р-н (за: Shynder, Negrash, 2014b)

21) !*Carpineto (betuli)-Fagetum (sylvaticae) alliosum (ursini)* – НПП "Подільські Товтри" (Kovalchuk, Klots, 1989)

22) *Carpineto (betuli)-Fagetum (sylvaticae) mercurialiosum (perennis)* – Закарпатська обл., Воловецький, Хустський, Великоберезнянський, Тячівський р-ни (Stoyko, Lovelius, 1989)

4. ФОРМАЦІЯ *ACERETA PSEUDOPLATANI*

**I. Субформація *Acereta pseudoplatani***

Гр. ас. *Acereta (pseudoplatani) aegopodiosa (podagrariae)*

23) *Aceretum (pseudoplatani) scopoliosum (carniolicae)* – Дубинське лісництво (л-во) Сколівського держлісгоспу (ДЛГ); НПП "Сколівські Бескиди" (Zelena..., 2002, 2009)

24) *Aceretum (pseudoplatani) lunariosum (redivivae)* – НПП "Сколівські Бескиди" (Deуneka et al., 2006)

**II. Субформація *Fageto (sylvaticae)-Acereta (pseudoplatani)***

Гр. ас. *Fageto (sylvaticae)-Acereta (pseudoplatani) aegopodiosa (podagrariae)*

25) *Fageto (sylvaticae)-Aceretum (pseudoplatani) scopoliosum (carniolicae)* – Івано-Франківська обл., Долинський р-н, пам'ятка природи "Урочище Осій"; НПП "Сколівські Бескиди" (Zelena..., 2009)

5. ФОРМАЦІЯ *FRAXINETA EXCELSIORIS*

**I. Субформація *Acereto (pseudoplatani)-Fraxineta (excelsioris)***

Гр. ас. !*Acereto (pseudoplatani)-Fraxineta (excelsioris) aegopodiosa (podagrariae)*

26) !*Acereto (pseudoplatani)-Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)* – Вороняки, Бродівський р-н, Львівська обл. (за: Ralo, Onyshychenko, 2008)

27) *Acereto (pseudoplatani)-Fraxinetum (excelsioris) mercurialidosum (perennis)* – природний заповідник (ПЗ) "Медобори" (за: Onyschenko, 1998)

Кл. ас. ?*Acereto (pseudoplatani)-Fraxineta (excelsioris) corylosa (avellani)*

Гр. ас. ?*Acereto (pseudoplatani)-Fraxineta (excelsioris) coryloso (avellani)-aegopodiosa (podagrariae)*

28) ?*Acereto (pseudoplatani)-Fraxinetum (excelsioris) coryloso (avellani)-mercurialidosum (perennis)* – Вінницька обл., Іллінецький р-н (за: Vorobyov et al., 2008)

**II. Субформація !*Acereto (platanoiditis)-Fraxineta (excelsioris)***

Гр. ас. !*Acereto (platanoiditis)-Fraxineta (excelsioris) aegopodiosa (podagrariae)*

29) !*Acereto (platanoiditis)-Fraxinetum (excelsioris) alliosum (ursini)* – НПП "Подільські Товтри" (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

30) !*Acereto (platanoiditis)-Fraxinetum (excelsioris) scopiosum (carniolicae)* – ПЗ "Медобори" (за: Onyschenko, 1998); Чернівецька обл., Кельменецький р-н (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

### III. Субформація *Carpineto (betuli)-Fraxineta (excelsioris)*

Гр. ас. ?*Carpineto (betuli)-Fraxineta (excelsioris) urticosa (dioicae)*

31) ?*Carpineto (betuli)-Fraxinetum (excelsioris) urticosum (dioicae)* – Черкаська обл., Христинівський р-н (за: Negrash, Vorobyov, 2016); заказник "Журавлівська дача", Тульчинський р-н, Вінницька обл., (Onyschenko, Lukash, 2004; Onyschenko, 1998)

Гр. ас. !*Carpineto (betuli)-Fraxineta (excelsioris) aegopodiosa (podagrariae)*

32) *Carpineto (betuli)-Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)* – Черкаська обл., Лисянський р-н (за: Negrash, Vorobyov, 2016); НПП "Подільські Товтри" (Kovalchuk, Klots, 1989)

33) !*Carpineto (betuli)-Fraxinetum (excelsioris) scopiosum (carniolicae)* – Київська обл., Таращанський р-н, за (Lyubchenko, 1984)

34) *Carpineto (betuli)-Fraxinetum (excelsioris) mercurialidosum (perennis)* – заказник "Городоцька дача", Хмельницька обл. (за: Kovalchuk, Klots, 1989)

Гр. ас. !*Carpineto (betuli)-Fraxineta (excelsioris) stellariosa (holostea)*

35) *Carpineto (betuli)-Fraxinetum (excelsioris) stellariosum (holostea)* – Черкаська обл., Уманський р-н; Київська обл., Ставищенський р-н (за: Negrash, Vorobyov, 2016); Таращанський р-н (Lyubchenko, 1984)

36) *Carpineto (betuli)-Fraxinetum (excelsioris) caricosum (pilosa)* – Черкаська обл., Канівський р-н (за: Lyubchenko, 1983)

37) !*Carpineto (betuli)-Fraxinetum (excelsioris) galeobdolosum (lutei)* – Київська обл., Таращанський р-н (Lyubchenko, 1984)

### IV. Субформація *Tilieto (cordatae)-Acereto (platanoiditis)-Fraxineta (excelsioris)*

Гр. ас. !*Tilieto (cordatae)-Acereto (platanoiditis)-Fraxineta (excelsioris) aegopodiosa (podagrariae)*

38) *Tilieto (cordatae)-Acereto (platanoiditis)-Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)* – Вінницька обл., Тульчинський р-н (за: Melnyk et al., 2014)

## 6. ФОРМАЦІЯ *CARPINETA BETULI*

Субформація ??*Piceeto (abietis)-Fageto (sylvatica)-Carpineta (betuli)* (похідні ценози?)

Гр. ас. ??*Piceeto (abietis)-Fageto (sylvatica)-Carpineta (betuli) aegopodiosa (podagrariae)*

??*Piceeto (abietis)-Fageto (sylvatica)-Carpinetum (betuli) lunariosum (redivivae)* – НПП "Сколівські Бескиди" (Vorontsov et al., 2005)

### I. Субформація *Carpineeta betuli*

Кл. ас. *Carpineta (betuli)*

Гр. ас. !*Carpineta (betuli) dryopteridosa (filicis-maritima)*

39) !*Carpinetum (betuli) athyriosum (filicis-feminae)* – Закарпатська обл., Воловецький р-н (за: Vorobyov et al., 2008)

Гр. ас. !*Carpineta (betuli) caricosa (brisoiditis)*

40) *Carpinetum (betuli) oxalidosum (acetosellae)* – Закарпатська обл., Воловецький р-н (за: Vorobyov et al., 2008)

41) *Carpinetum (betuli) aposeridosum (foetidae)* – Закарпатська обл., Воловецький р-н, за (Vorobyov et al., 2008)

Гр. ас. !*Carpineta (betuli) aegopodiosa (podagrariae)*

42) *Carpinetum (betuli) aegopodiosum (podagrariae)* – заказник "Панівецька дача", окол. м. Камянець-Подільський (за: Kovalchuk, Klots, 1989); Канівський ПЗ, Черкаська обл. (Lyubchenko, 1981)

43) !*Carpinetum (betuli) alliosum (ursini)* – Канівський ПЗ (за: Lyubchenko, 1973); Канівське л-во (за: Lyubchenko, 1983)



44) *!Carpinetum (betuli) scopiosum (carniolicae)* – Мошногірський кряж, Черкаська обл. (за: Temchenko, 1988); Київська обл., Ставищенський р-н (за: Bortnyak, 1986)

Гр. ас. *!Carpineta (betuli) stellariosa (holosteaе)*

45) *Carpinetum (betuli) stellariosum (holosteaе)* – заказник "Журавлівська дача", Тульчинський р-н, Вінницька обл. (за: Onyshchenko, Lukash, 2004)

46) *Carpinetum (betuli) caricosum (pilosaе)* – Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н (за: Vorobyov et al., 2008)

Кл. ас. *Carpineta (betuli) corylosa (avellani)*

47) *!Carpinetum (betuli) coryloso (avellani)-alliosum (ursini)* – відзначено О.О. Орловим в урочищі "Глібівський Швайн" у Хмельницькій обл., в Дашівському та Вінницькому л-вах (Вінницька обл.) (Vorobyov et al., 2008)

II. Субформація *Tilieto (cordatae)-Carpineta (betuli)*

Гр. ас. *!Tilieto (cordatae)-Carpineta (betuli) aegopodiosa (podagrariae)*

48) *Tilieto (cordatae)-Carpinetum (betuli) aegopodiosum (podagrariae)* – Київська обл., Тетіївський р-н (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

Гр. ас. *!Tilieto (cordatae)-Carpineta (betuli) stellariosa (holosteaе)*

49) *Tilieto (cordatae)-Carpinetum (betuli) stellariosum (holosteaе)* – НПП "Кармелюкове Поділля" (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

III. Субформація *?Acereto (platanoiditis)-Carpineta (betuli)*

Гр. ас. *?Acereto (platanoiditis)-Carpineta (betuli) stellariosa (holosteaе)*

50) *?Acereto (platanoiditis)-Carpinetum (betuli) stellariosum (holosteaе)* – Київська обл., Тетіївський р-н (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

IV. Субформація *?Acereto (campestri)-Carpineta (betuli)*

Гр. ас. *?Acereto (campestri)-Carpineta (betuli) stellariosa (holosteaе)*

51) *?Acereto (campestri)-Carpinetum (betuli) stellariosum (holosteaе)* – окол. м. Вінниця (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

V. Субформація *?Ulmeto (glabrae)-Tilieto (cordatae)-Carpineta (betuli)*

Гр. ас. *?Ulmeto (glabrae)-Tilieto (cordatae)-Carpineta (betuli) stellariosa (holosteaе)*

52) *?Ulmeto (glabrae)-Tilieto (cordatae)-Carpinetum (betuli) scopiosum (carniolicae)* – відзначено О.О. Орловим в молодих та середньовікових грабинах, іноді з випасом худоби, урочищ П'ятничанського, Кабачок та Сабарово під м. Вінниця, в середньовіковому дубово-грабовому лісі з випасом худоби Літинського л-ва Янівського ДЛГ, у дубово-грабовому лісі з випасом худоби Гниваньського л-ва Жмеринського ДЛГ, в околицях с. Бернашівка на пд. зах. від Мурованих Куриловець, у Шпиківському л-ві в грабово-дубових молодих культурах, а також в Головчинецькому л-ві (Хмельницька обл.) (Vorobyov et al., 2008)

Субформація *??Betuleto (pendulae)-Carpineta (betuli)* (серійні угруповання)

Гр. ас. *??Betuleto (pendulae)-Carpineta (betuli) aegopodiosa (podagrariae)*

*??Betuleto (pendulae)-Carpinetum (betuli) aegopodiosum (podagrariae)* – НПП "Подільські Товтри" (Kovalchuk, Klots, 1989)

## 7. ФОРМАЦІЯ *QUERCETA ROBORIS*

I. Субформація *Querceeta roboris*

Гр. ас. *!Querceta (roboris) aegopodiosa (podagrariae)*

53) *Quercetum (roboris) aegopodiosum (podagrariae)* – м. Умань, НДП "Софіївка" (за: Kosenko et al., 2014)

54) *Quercetum (roboris) scopiosum (carniolicae)* – НПП "Подільські Товтри" (Lyubinska, 2013); Вінницька обл., Тульчинський р-н (Orlov, 1985)

Кл. ас. *Querceta (roboris) corylosa (avellani)*

Гр. ас. *!Querceta (roboris) coryloso (avellani)-aegopodiosa (podagrariae)*

55) *Quercetum (roboris) coryloso (avellani)-aegopodiosum (podagrariae)* – окол. м. Івано-Франківськ (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

56) *Quercetum (roboris) coryloso (avellani)-scopoliosum (carniolicae)* – Вінницька обл., Тульчинський р-н (Orlov, 1985)

Гр. ас. ***Querceta (roboris) coryloso (avellani)-stellariosa (holosteaе)***

57) *Quercetum (roboris) coryloso (avellani)-galiosum (odorati)* – окол. м. Івано-Франківськ (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

## II. Субформація *Carpineto (betuli)-Querceta (roboris)*

Гр. ас. ??***Carpineto (betuli)-Querceta (roboris) urticosa (dioicae)***

??*Carpineto (betuli)-Quercetum (roboris) lamiosum (maculatae)* – м. Умань, Національний дендрологічний парк "Софіївка" (за: Kosenko et al., 2014) (нітрофільне дигресійне угруповання)

Гр. ас. !***Carpineto (betuli)-Querceta (roboris) aegopodiosa (podagrariae)***

58) *Carpineto (betuli)-Quercetum (roboris) aegopodiosum (podagrariae)* – окол. м. Вінниця (за: Shynder, Negrash, 2014a); НПП "Подільські Товтри" (Kovalchuk, Klots, 1989; Vorobyov et al., 2008)

59) *Carpineto (betuli)-Quercetum (roboris) alliosum (ursini)* – заказник "Городоцька дача", Хмельницька обл. (Kovalchuk, Klots, 1989)

60) *Carpineto (betuli)-Quercetum (roboris) scopoliosum (carniolicae)* – ПЗ "Медобори" (ділянка "Кременецькі гори"), НПП "Кармелюкове Поділля", заказники "Дашівський", "Іллінецький", "Журавлівська дача" (Вінницька обл.), "Панівецька дача" (Хмельницька обл.) (Zelena..., 2009); НПП "Подільські Товтри" (Lyubinska, 2013)

Гр. ас. ***Carpineto (betuli)-Querceta (roboris) stellariosa (holosteaе)***

61) *Carpineto (betuli)-Quercetum (roboris) stellariosum (holosteaе)* – заказник "Панівецька дача" (за: Kovalchuk, Klots, 1989); Черкаська обл., Канівське л-во (за: Lyubchenko, 1983)

62) *Carpineto (betuli)-Quercetum (roboris) galeobdolosum (lutei)* – Київська обл., Таращанський р-н (Lyubchenko, 1984)

63) *Carpineto (betuli)-Quercetum (roboris) caricosum (pilosae)* – окол. м. Кам'янець-Подільський, заказник "Панівецька дача" (за: Kovalchuk, Klots, 1989); Житомирська обл., Новоград-Волинський р-н, О.О. Орлов (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

## III. Субформація *Carpineto (betuli)-Fraxineto (excelsioris)-Querceta (roboris)*

Гр. ас. ?***Carpineto (betuli)-Fraxineto (excelsioris)-Querceta (roboris) urticosa (dioicae)***

64) ?*Carpineto (betuli)-Fraxineto (excelsioris)-Quercetum (roboris) urticosum (dioicae)* – Мошногірський кряж, Черкаська обл. (Temchenko, 1988)

Гр. ас. ***Carpineto (betuli)-Fraxineto (excelsioris)-Querceta (roboris) aegopodiosa (podagrariae)***

65) *Carpineto (betuli)-Fraxineto (excelsioris)-Quercetum (roboris) aegopodiosum (podagrariae)* – заказник "Городоцька дача", Хмельницька обл. (Kovalchuk, Klots, 1989); Черкаська обл., Канівське л-во (Lyubchenko, 1983)

66) *Carpineto (betuli)-Fraxineto (excelsioris)-Quercetum (roboris) scopoliosum (carniolicae)* – Черкаська обл., Уманський р-н (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

67) *Carpineto (betuli)-Fraxineto (excelsioris)-Quercetum (roboris) alliosum (ursini)* – заказник "Журавлівська дача" Тульчинський р-н, Вінницька обл. (за: Onyshchenko, Lukash, 2004)

Гр. ас. ***Carpineto (betuli)-Fraxineto (excelsioris)-Querceta (roboris) stellariosa (holosteaе)***

68) *Carpineto (betuli)-Fraxineto (excelsioris)-Quercetum (roboris) stellariosum (holosteaе)* – Київська обл., Ставищенський р-н (за: Negrash, Vorobyov, 2016)

## 8. ФОРМАЦІЯ *QUERCETA PETRAEAE*

### I. Субформація *Carpineto (betuli)-Querceta (petraeae)*

Гр. ас. ***Carpineto (betuli)-Querceta (petraeae) aegopodiosa (podagrariae)***

69) ?*Carpineto (betuli)-Quercetum (petraeae) aegopodiosum (podagrariae)* – НПП "Кармелюкове Поділля" (Melnyk et al., 2014)

Склад домінуючих видів у синтаксонах з участю *S. carniolica* узагальнено в табл. 1. В ній відображено фітоценотичний спектр виду в Україні, який дозволяє прогнозувати його знаходження в інших синтаксонах. Кожний стовпчик таблиці охоплює синтаксон рангу вищий за асоціацію, або асоціацію, якщо вона єдина серед підпорядкованих вищим синтаксонам. Стовпчики об'єднані в групи, що відповідають формаціям, які представлені деревами-едифікаторами (перша група рядків). Частина цих самих видів дерев, а також деякі інші (друга група рядків) у сполученні з едифікаторами утворюють субформації. Якщо в асоціаціях представлені чагарники, то виділяються класи асоціацій (третя група рядків), які, власне, і завершують ієрархічну структуру таблиці. Рядки, розташовані нижче, включають переважно трав'яні рослини, які утворюють асоціації (від 1 до 8 у кожному стовпчику). Вони об'єднані в групи циклів асоціацій.

З табл. 1 видно, що субдомінантів деревостану з числа співедифікаторів найбільше у формаціях *Fageta sylvaticae*, *Fraxineta excelsioris*, *Querceta roboris* та *Q. petraeae*. Формація *Carpineta betuli* містить найбільше семіедифікаторів, які зазвичай не виступають едифікаторами. Зважаючи на сціофільність *S. carniolica*, в групуваннях з його участю чагарниковий ярус представлений рідко. Таким чином, *S. carniolica* відзначена в 69 асоціаціях восьми формацій листяних (широколистяних) і дуже рідко хвойних (темнохвойних, а саме ялицевих) та темнохвойно-широколистяних (з участю смереки) лісів, причому у 18 асоціаціях вид виступає домінантом трав'яного ярусу. Найбільшою кількістю асоціацій з участю *S. carniolica* відзначаються формації *Fageta sylvaticae* – 18 асоціацій, в т.ч. п'ять з його домінуванням, *Querceta roboris* – 17 асоціацій, в т.ч. чотири з його домінуванням, *Carpineta betuli* – 15 асоціацій, в т.ч. дві з його домінуванням, та *Fraxineta excelsioris* – 12 асоціацій, в т.ч. дві з його домінуванням. Таким чином, вид трапляється в різноманітних широколистяних лісах. Рідко *S. carniolica* на території України відзначена в лісах формації *Alneta glutinosae*, зокрема для західних околиць м. Вінниця наводиться дві ділянки чорновільхового лісу з участю *S. carniolica* (Krylova et al., 1972). На жаль, їхнє синтаксономічне положення залишається нез'ясованим, проте можна стверджувати, що ценоареал *S. carniolica* на Поділлі заходить у лісову формацію *Alneta glutinosae*. Цікаво, що за кліматичних умов Кавказу саме чорновільхові

ліси папоротеві є фітоценотичним оптимумом виду (Krylova, 1996). Очевидно, це можна пояснити вищим рівнем сонячної радіації та вищими літніми температурами у південних широтах, що змушує популяції виду "ховатись" у найвологіші та найпрохолодніші умови. В Україні чорновільхові ліси є занадто холодними для цього реліктового виду, тому тут він частіше тяжіє до позитивних елементів рельєфу та долин струмків, але лише на схилах. Частота трапляння *S. carniolica* у різних формаціях відносно їхнього обсягу свідчить про значне переважання формації *Fraxineta excelsioris*, адже загальна кількість асоціацій цієї формації значно поступається формаціям *Fageta sylvaticae* та *Querceta roboris*, а кількість асоціацій з участю виду співрозмірна з ними. Тобто, *S. carniolica* віддає перевагу полідомінантним ясеневим лісам перед складеними іншими широколистяними видами дерев. На це вказував ще В.М. Любченко, помітивши, що *S. carniolica* часто росте біля основи стовбурів *Fraxinus excelsior* L., а також *Ulmus glabra* Huds. та *Acer campestre* L., тоді як біля *Carpinus betulus* L. практично не трапляється, що пояснюється, імовірно, збагаченням опадом та листовими та кореневими виділеннями *Fraxinus excelsior* (Lyubchenko, 1984). Рідко *S. carniolica* трапляється в світлих лісах із значною зімкнутістю підліску. Що стосується домінантів трав'яного ярусу, то цей вид явно тяжіє до угруповань із досить вологолюбними помірно нітрофільними широко-листочковими мезоморфними видами рихлих багатих ґрунтів – *Aegopodium podagraria* L., *Allium ursinum* L., *Lunaria rediviva* L., *Mercurialis perennis* L. Ці домінанти зі *S. carniolica* включно, на наш погляд, заслуговують на виділення в окрему групу асоціацій в кожній з широколистяних субформацій (у групу циклів), а представлені ці угруповання з участю *S. carniolica* дуже широко в різних формаціях. Цікаво, що домінування *M. perennis* відзначено переважно у формації *Fraxineta (excelsioris)*, а домінування *Stellaria holostea* L., *Carex pilosa* Scop. та *Lamium galeobdolon* (L.) L. – група асоціацій *Stellariosa (holostea)* – у лісах з домінуванням чи співдомінуванням *C. betulus* та *Quercus robur* L. Ліси з порушеним і значно нітрифікованим покривом виділяємо в групу циклів асоціацій *Urticosa (dioicae)*.

Привертають увагу синтаксони високого рангу, статус яких є сумнівним. Субформація *Tilieta (cordatae)-Alneta (incanae)* – досить рідкісне і, можливо, неусталене сполучення домінантів

Таблиця 1. Склад домінантів синтаксонів з участю *Scopolia carniolica* в Україні  
 Table 1. Composition of syntaxa dominants with *Scopolia carniolica* in Ukraine

Вид	Лісові формації з участю <i>Scopolia carniolica</i>															
	<i>Abieta albae</i>	<i>Abieta incanae</i>	<i>Fageta sylvaticae</i>				<i>Acereta pseudoplatani</i>	<i>Fraxineta excelsioris</i>	<i>Carpineta betuli</i>				<i>Querceta roboris</i>		<i>Querceta petraeae</i>	
Деревя едифікатори (■), які утворюють формації, та співедифікатори (□), які утворюють субформації																
<i>Abies alba</i>	■	■														
<i>Alnus incana</i>		■	■													
<i>Fagus sylvatica</i>		■		■	■	■	■	■	■	■		■				
<i>Acer pseudoplatanus</i>					■	■	■	■		■	■					
<i>Fraxinus excelsior</i>					■					■	■	■	■			■
<i>Carpinus betulus</i>											■	■	■	■	■	■
<i>Quercus robur</i>															■	■
<i>Quercus petraea</i>								■								■
Деревя співедифікатори (□) та семіедифікатори (■), які утворюють субформації																
<i>Acer platanoides</i>											■			■		
<i>Picea abies</i>													■			
<i>Tilia cordata</i>				■									■		■	
<i>Acer campestre</i>														■		
<i>Ulmus glabra</i>															■	
<i>Betula pendula</i>															■	
Чагарники конфектори (▲), які є диференційними для класів асоціацій																
<i>Corylus avellana</i>												▲				▲
<i>Swida sanguinea</i>																
<i>Staphylea pinnata</i>																
Трав'яні рослини (і низькі кущі) конфектори (▲), які є диференційними для груп асоціацій (груп циклів) та асоціацій																
Група циклів <i>Aegopodiota (podagrariae)</i>																
<i>Scopolia carniolica</i>	▲	▲	▲		▲	▲	▲	▲	▲		▲	▲		▲		▲
<i>Aegopodium podagraria</i>				▲	▲						▲		▲		▲	▲
<i>Allium ursinum</i>				▲	▲						▲		▲			▲
<i>Lunaria rediviva</i>			▲		▲						▲					
<i>Mercurialis perennis</i>					▲						▲	▲		▲		
Група циклів <i>Stellariosa (holosteae)</i>																
<i>Stellaria holostea</i>													▲		▲	▲
<i>Carex pilosa</i>													▲		▲	
<i>Lamium galeobdolon</i>				▲									▲			▲
<i>Galium odoratum</i>				▲												▲
<i>Asarum europaeum</i>							▲									
Група циклів <i>Urticosa (dioicae)</i>																
<i>Urtica dioica</i>																▲
( <i>Lamium maculatum</i> )																▲
Група циклів <i>Rubosa (hirtae)</i>																
<i>Rubus hirtus</i>									▲							
Група циклів <i>Caricetosa (brisoideae)</i>																
<i>Oxalis acetosella</i>															▲	
<i>Aposeris foetida</i>															▲	
Група циклів <i>Dryopteridosa (filicis-maris)</i>																
<i>Athyrium filix-femina</i>															▲	



деревостану. Цього не можна сказати про поки невідомі з літератури субформації *Acereto (pseudoplatani)-Fraxineto (excelsioris)-Fageta (sylvaticae)* та *Acereto (platanoidi)-Fraxineta (excelsioris)* наскелетних ґрунтах з виходами граніту, піщанику чи вапняків. На наш погляд, вони мають зайняти постійне місце в домінантній системі (за флористичною класифікацією рослинності – це угруповання союзу *Tilio platyphylli-Acerion pseudoplatani* Klika 1955). Класи асоціації *Acereto (pseudoplatani)-Fageta (sylvaticae) staphyleosa (pinnatae)*, *Acereto (pseudoplatani)-Fageta (sylvaticae) swidosa (sanguineae)* та *Acereto (pseudoplatani)-Fraxineta (excelsioris) corylosa (avellani)* хоч і не дуже поширені, але представляють цікаві угруповання досить світлих термофільно-кальцефільних лісів, тому їхнє виділення, можливо, є доцільним, для чого потрібні додаткові дослідження. Субформація *Piceeto (abietis)-Fageto (sylvaticae)-Carpineta (betuli)* представляє темнохвойно-широколистяні ліси Карпат і, можливо, має бути внесена до системи. Щодо субформацій *Acereto (platanoidis)-Carpineta (betuli)*, *Acereto (campestri)-Carpineta (betuli)*, *Ulmeto (glabrae)-Tilieto (cordatae)-Carpineta (betuli)* та *Betuleto (pendulae)-Carpineta (betuli)*, то традиційно в такому сполученні домінантних видів не виділяють синтаксони широколистяних лісів. Але наприкінці ХХ – початку ХХІ століть на фоні потепління та посухання (континенталізації) клімату (Jones et al., 2001), в процесі ендегенезу похідних дубово-грабових лісів кленово-грабові ліси набули значного поширення в Правобережному Лісостепу, і вважати їх короткочасовою сукцесійною стадією немає підстав. Сумнівним є виділення субформації на основі співдомінування *Uglabra*, однак цей вид, хоч досить рідко, але здатний співдомінувати в деревостані широколистяних лісів. Оскільки його присутність може свідчити про едафічні особливості біотопів (наприклад, незначну засоленість), то його співдомінування варто відобразити в класифікації, можливо на рівні субасоціації. Березово-грабові ліси є сукцесійною стадією природного лісовідновлення (як і переважна більшість чисто грабових лісів – похідними постексцизійними), але займають чималі площі і, можливо, теж варті відображення в домінантній системі. Нами було відзначено *S. carniolica* також в угрупованні *Ceraseto (avii)-Carpinetum (betuli) fragariosum (vescae)*. Імовірно, це порушений ліс з несталим сполученням видів, і така асоціація не може бути описана, проте варто згадати про неї як межу еколого-ценотичної амплітуди виду.

## Висновки

Таким чином, угруповання зі *S. carniolica* належать до восьми лісових формацій: *Fageta sylvaticae* – 18 асоціацій, у т.ч. п'ять з її домінуванням, *Querceta roboris* – 17 асоціацій, у т.ч. чотири з її домінуванням, *Carpineta betuli* – 15 асоціацій, у т.ч. дві з її домінуванням, *Fraxineta excelsioris* – 12 асоціацій, у т.ч. дві з її домінуванням, *Acereta pseudoplatani* – три асоціації, в т.ч. дві з її домінуванням, *Alneta incanae* – три асоціації, в т.ч. одна з її домінуванням, *Abieta albae* – дві асоціації, обидві з її домінуванням, *Querceta petraeae* – одна асоціація без домінування виду. Отже, *S. carniolica* відзначена в 69 асоціаціях, причому вона є домінантом у 18 асоціаціях.

У межах формацій на основі співдомінантів деревного ярусу виділено 26 субформацій, деякі з них запропоновані вперше: *Acereto (pseudoplatani)-Fraxineto (excelsioris)-Fageta (sylvaticae)*, *Acereto (platanoidi)-Fraxineta (excelsioris)*, *Piceeto (abietis)-Fageto (sylvaticae)-Carpineta (betuli)*, *Acereto (platanoidis)-Carpineta (betuli)*, *Acereto (campestri)-Carpineta (betuli)*, *Ulmeto (glabrae)-Tilieto (cordatae)-Carpineta (betuli)* та *Betuleto (pendulae)-Carpineta (betuli)*. На наш погляд, частина цих синтаксонів високого рангу має увійти в широкий вжиток, зокрема може бути використана в наступних виданнях Зеленої книги України.

Найпоширенішою *S. carniolica* виявилась у виділеній нами групі циклів (групі гомологічних асоціацій) *Aegopodiosa (podagrariae)*, представленій у кожній з широколистяних субформацій досить вологолюбними помірно нітрофільними широколистяними мезоморфними видами рихлих багатих ґрунтів – *Aegopodium podagraria*, *Scopolia carniolica*, *Allium ursinum*, *Lunaria rediviva*, *Mercorialis perennis*.

Порівняння кількості виділених синтаксонів за флористичним та домінантним методами класифікації свідчить про незначну різницю в масштабі їхнього виділення для вищих рангів. Наприклад, шість союзів системи Браун-Бланке наближаються за обсягом до восьми формацій; 19 флористичних асоціацій або 30 синтаксонів рангу субасоціації масштабуються з 26 субформаціями; і лише кількість всіх асоціацій, виділених за домінантним методом, занадто велика (69), що могло б наблизитись до кількості варіантів за флористичною класифікацією Ці асоціації можуть використовуватися і в системі класифікації Браун-Бланке як надрібніші її одиниці – складні фації.

## Список посилань

- Bortnyak M.M. 1986. *Ukrainian Botanical Journal*, 43(6): 69–71. [Бортняк М.М. 1986. Флористичні особливості Стрижавського лісу на Київщині. *Український ботанічний журнал*, 43(6): 69–71].
- Deyneka A.M., Milkina L.I., Pryndak V.P. 2006. *Lisy natsionalnogo pryrodnogo parku "Skolivski Beskydy"*. Lviv: SPOLOM, 176 pp. [Дейнека А.М., Мілкіна Л.І., Приндак В.П. 2006. *Ліси національного природного парку "Сколівські Бескиди"*. Львів: СПОЛОМ, 176 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., Смелянова С.М., Багіркова 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., Коніщук 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.].
- Jones P.D., Osborn T.D., Briffa K.R. 2001. The evolution of climate over the last millennium. *Science*, 292: 662–667. <https://doi.org/10.1126/science.1059126>
- Kosenko I.S., Kuzemko A.A., Didenko I.P., Ponomarenko G.M. 2014. *Plant introduction*, 4: 22–30. [Косенко І.С., Куземко А.А., Діденко І.П., Пономаренко Г.М. 2014. Еколого-ценотичні особливості рідкісних видів спонтанної флори Національного дендрологічного парку "Софіївка" НАН України. *Інтродукція рослин*, 4: 22–30].
- Kotov M.I. 1930. *Zhurnal russkogo botanicheskogo obshchestva*, 15(1–2): 139–149. [Котов М.И. 1930. Геоботанический очерк буковых лесов по р. Збручу. *Журнал русского ботанического общества*, 15(1–2): 139–149].
- Kovalchuk S.I., Klots O.M. 1989. *Ukrainian Botanical Journal*, 46(5): 88–92. [Ковальчук С.І., Кльоц О.М. 1989. *Scopolia carniolica* Jacq. у Придністров'ї (Хмельницька обл.). *Український ботанічний журнал*, 46(5): 88–92].
- Krylova I.L., Shakhnovskiy L.N., Rusakova S.V. 1972. *Rastitelnye resursy*, 8(1): 54–59. [Крылова И.Л., Шахновский Л.Н., С.В. Русакова 1972. Содержание суммы тропановых алкалоидов в корневищах скополии карниолийской, произрастающей на Украине и в Молдавии. *Растительные ресурсы*, 8(1): 54–59].
- Krylova I.L. 1996. *Rastitelnye resursy*, 32(1–2): 3–16. [Крылова И.Л. 1996. *Scopolia carniolica* Jacq.: ареал, морфология, биология, экология, фитоценология, ресурсная характеристика. *Растительные ресурсы*, 32(1–2): 3–16].
- Lyubchenko V.M. 1973. *Ukrainian Botanical Journal*, 30(1): 116–117. [Любченко В.М. 1973. Нове місцезростання скополії карніолійської. *Український ботанічний журнал*, 30(1): 116–117].
- Lyubchenko V.M. 1981. *Ukrainian Botanical Journal*, 38(1): 22–26. [Любченко В.М. 1981. Грабовий ліс Канівського заповідника. *Український ботанічний журнал*, 38(1): 22–26].
- Lyubchenko V.M. 1983. *Byulleten glavnoho botanicheskoho sada*, 128: 44–48. [Любченко В.М. 1983. Рост и плодonoшение скополии карниолийской на крайней восточной границе ареала. *Бюллетень главного ботанического сада*, 128: 44–48].
- Lyubchenko V.M. 1984. *Rastititelnye resursy*, 20(2): 182–188. [Любченко В.М. 1984. Особенности произрастания *Scopolia carniolica* Jacq. в широколиственных лесах на восточной границе её ареала на Украине. *Растительные ресурсы*, 20(2): 182–188].
- Lyubinska L.G. 2013. *Antropogenna transformatsiya roslynnoho pokryvu NPP "Podilski Tovtry": okhorona i vidtvorennya*. Dr. Sci. Diss. Kyiv, M.M. Gryshko National Botanical Garden NAS of Ukraine, 318 pp. (manuscript). [Любінська Л.Г. 2013. *Антропогенна трансформація рослинного покриву НПП "Подільські Товтри": охорона і відтворення*. дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України, 32 с. (рукопис)].
- Melnyk V.I. 2009. *Scopolia carniolica* Jacq. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 605. [Мельник В.І. 2009. *Scopolia carniolica* Jacq. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалсалтінг, с. 605].
- Melnyk V.I., Korinko O.M. 2005. *Bukovi lisy Podilskoyi vysochyny*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 152 pp. [Мельник В.І., Корінко О.М. 2005. *Букові ліси Подільської височини*. Київ: Фітосоціоцентр, 152 с.].
- Melnyk V.I., Rak O.O., Negrash Yu.M. 2014. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(1): 56–60. [Мельник В.І., Рак О.О., Неграш Ю.М. 2014. Нові місцезнаходження *Scopolia carniolica* Jacq. (*Solanaceae*) на Східному Поділлі. *Український ботанічний журнал*, 71(1): 56–60]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.01.056>
- Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomeshch A.I. 2001. *Sovremennaya nauka o rastitelnosti*. Moscow: Logos, 264 pp. [Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. 2001. *Современная наука о растительности*. Москва: Логос, 264 с.].
- Negrash J.M., Vorobyov Ye.O. 2016. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(5): 461–473. [Неграш Ю.М., Воробйов Є.О. 2016. Еколого-ценологічна характеристика *Scopolia carniolica* Jacq. (*Solanaceae*) в Україні. I. Синтаксономія лісів за участі *Scopolia carniolica*. *Український ботанічний журнал*, 73(5): 461–473]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.05.461>
- Onyschenko V.A. 1998. Wood plants communities (Fagetalia Pawl.1928) of the Medobory Reserve. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 1(9): 97–115.

- Orlov A.A. 1985. *Antropogennye izmeneniya rastitel'nogo pokrova Tsentral'noy Podolii i ego okhrana*: Cand. Sci. Diss. Kiev, Institut botaniki im. N.G. Kholodnogo AN URSS, 282 pp. (manuscript). [Орлов А.А. 1985. *Антропогенные изменения растительного покрова Центральной Подольи и его охрана*: дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаника". Киев, Институт ботаники им. Н.Г. Холодного АН УРСР, 282 с. (рукопись)].
- Ralo V.M., Onyshchenko V.A. 2008. *Naukovyi visnyk Volynskogo natsional'nogo universytetu. Biologichni nauky*, 3: 239–249. [Рало В.М., Онищенко В.А. 2008. *Anthriscus nitidi-Aceretum pseudoplatani* – нова асоціація із Західного Поділля. *Науковий вісник Волинського національного університету. Біологічні науки*, 3: 239–249].
- Shnyder O.I., Negrash Yu.M. 2014a. *Journal of Kharkiv National University. Series Biology*, 20(1100): 387–393. [Шиндер О.І., Неграш Ю.М. 2014а. Поширення і умови зростання *Scopolia carniolica* (околиці м. Вінниця, Східне Поділля). *Вісник Харківського національного університету. Серія Біологія*, 20(1100): 387–393].
- Shnyder O.I., Negrash Yu.M. 2014b. *Bulletin of National University of Kyiv. Series Biology*, 66(1): 57–61. [Шиндер О.І., Неграш Ю.М. 2014б. *Scopolia carniolica* Ласк. (*Solanaceae*) на заході Подільської височини: поширення, умови місцезростань і стан популяцій. *Вісник Київського національного університету. Серія Біологія*, 66(1): 57–61].
- Shelyah-Sosonko Yu.R. 1974. *Lisy formatsii duba zvychaynoho na terytorii Ukrainy ta yikh evolyutsiya*. Ed. Ye.M. Bradis. Kyiv: Naukova Dumka, 240 pp. [Шеляг-Сосонко Ю.Р. 1974. *Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція*. Відп. ред. Є.М. Брадїс. Київ: Наукова думка, 240 с.].
- Zelena knyha Ukrainy*. 2002. *Lisy*. Ed. Yu.R. Shelyah-Sosonko. Kyiv: Naukova Dumka, 255 pp. [Зелена книга України. *Ліси*. 2002. Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Київ: Наукова думка, 255 с.].
- Zelena knyha Ukrainy. Ridkisi ni taki, shcho perebuva'yut pid zahrozoyu znyknennya, ta typovi pryrodni roslynni uhrivovannya, yakі pidlyahayut okhoroni*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Alterpress, 448 pp. [Зелена книга України. *Рідкісні і такі, що перебувають під загрозою зникнення, та типові природні рослинні угруповання, які підлягають охороні*. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Альтерпрес, 448 с.].
- Stoyko S.M., Lovelius O.L. 1989. *Ukrainian Botanical Journal*, 46(3): 61–63. [Стойко С.М., Ловеліус О.Л. 1989. *Scopolia carniolica* Ласк. в Українських Карпатах. *Український ботанічний журнал*, 46(3): 61–63].
- Stoyko S.M., Milkina L.I., Yashchenko P.T. 1998. *Raryetni fitotsenozy zakhidnykh rehioniv Ukrainy (Rehionalna "Zelena knyha")*. Lviv: Polli, 190 pp. [Стойко С.М., Мілкіна Л.І., Ященко П.Т. 1998. *Раритетні фітоценози західних регіонів України (Регіональна "Зелена книга")*. Львів: Поллі, 190 с.].
- Temchenko A.M. 1988. *Ukrainian Botanical Journal*, 45(3): 72–73. [Темченко А.М. 1988. Нові місцезнаходження *Scopolia carniolica* Ласк., та *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. на Придніпровській височині. *Український ботанічний журнал*, 45(3): 72–73].
- Tokaryuk A.I. 2006. *The rare component of the flora of the Bukovynske Prykarpattya: its analysis and protection*: Cand. Sci. Diss. Chernivtsi, Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, 537 pp. (manuscript). [Токарюк А.І. 2006. *Раритетний компонент флори Буковинського Прикарпаття, його аналіз та охорона*: дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаника". Чернівці, Чернівецький національний університет ім. Юрія Федьковича, 537 с. (рукопис)].
- Tokaryuk A.I., Chorney I.I. 2007. *Scientific Herald of Chernivtsy University. Series Biology*, 343: 216–222. [Токарюк А.І., Чорней І.І. 2007. *Scopolia carniolica* Ласк. (*Solanaceae*) у флорі Буковини. *Науковий вісник Чернівецького університету. Серія Біологія*, 343: 216–222].
- Ustymenko P.M., Dubyna D.V. 2015. *Ukrainian Botanical Journal*. 72(2): 103–115. [Устименко П.М., Дубина Д.В. 2015. Кодекс фітоценотаксономічної номенклатури України (проект). *Український ботанічний журнал*, 72(2): 103–115]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.103>
- Vorobyov Ye.O., Hryhora I.M., Melnyk V.I. 2002. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 1(18): 76–86. [Воробйов Є.О., Григора І.М., Мельник В.І. 2002. Союз *Vaccinio-Piceion* Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 в Українському Поліссі. *Український фітоценологічний збірник. Серія А*, 1(18): 76–86].
- Vorobyov Ye.O., Lyubchenko V.M., Solomakha V.A., Orlov O.O. 2008. *Klasyfikatsiya grabovykh lisiv Ukrainy*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 252 pp. [Воробйов Є.О., Любченко В.М., Соломаха В.А., Орлов О.О. 2008. *Класифікація грабових лісів України*. Київ: Фітосоціоцентр, 252 с.].
- Vorobyov Ye.O. 2012. In: *Biotopes (Habitats) of Ukraine: scientific basis of research and inventory results: workshop proceedings*. Kyiv; Lviv, pp. 57–63. [Воробйов Є.О. 2012. Закон гомологічних рядів як основа природної класифікації екосистем. У зб.: *Біотопи (оселища) України: наукові засади їх дослідження та практичні результати інвентаризації: матеріали робочого семінару (Київ–Львів, 21–24 березня, 2012 р.)*. Київ; Львів, с. 57–63].
- Vorontsov D.P., Kokhanets M.I., Milkina L.I. 2005. *Visnyk of the Lviv University. Series Geography*, 2: 87–95. [Воронцов Д.П., Коханець М.І., Мілкіна Л.І. 2005. Грабові ліси Національного природного парку "Сколівські Бескиди". *Вісник Львівського університету. Серія географічна*, 2: 87–95].
- Vorontsov D.P. 2009. *Naukovi zapysky derzhavnogo pryrodoznavchogo muzeju*, 25: 237–244. [Воронцов Д.П. 2009. Раритетний фітоценофонд НПП "Сколівські Бескиди". *Наукові записки державного природознавчого музею*, 25: 237–244].
- Zaverukha B.V. 1963. In: *Pytannya fiziologiyi, tsytoembriologiyi i flory Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 81–104. [Заверуха Б.В. 1963. Нарис рослинності Кременецьких гір. У зб.: *Питання фізіології, цитоембріології і флори України*. Київ: Наукова думка, с. 81–104].

Рекомендує до друку Я.П. Дідух



## Фітоценотичні та гідрохімічні умови нових локалітетів *Aldrovanda vesiculosa* (Droseraceae) на Чернігівському Поліссі

Олександр В. ЛУКАШ<sup>1</sup>, Володимир М. ПОПРУГА<sup>2</sup>, Олена Ю. КУПЧИК<sup>1</sup>, Світлана І. СТРИЛЕЦЬ<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Національний університет "Чернігівський колегіум" імені Т. Г. Шевченка  
вул. Гетьмана Полуботка 53, Чернігів 14013, Україна  
[lukash2011@ukr.net](mailto:lukash2011@ukr.net)

<sup>2</sup>Ріпкинська гімназія імені Софії Русової  
вул. Святомиколаївська 43, смт Ріпки 15000, Чернігівська обл., Україна

Lukash O.V.<sup>1</sup>, Popruha V.M.<sup>2</sup>, Kupchuk O.Yu.<sup>1</sup>, Strilets S.I.<sup>1</sup> 2020. **Phytocenotic and hydrochemical conditions of the new localities of *Aldrovanda vesiculosa* (Droseraceae) in Chernihiv Polissya.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(6): 466–471.

<sup>1</sup>T. Shevchenko National University "Chernihiv Collegium"

53 Hetman Polubotko Str., Chernihiv 14013, Ukraine

<sup>2</sup>Sofiya Rusova Ripky Gymnasium

43 Svyatomykolaivska Str., Ripky 15000, Chernihiv Region, Ukraine

**Abstract.** *Aldrovanda vesiculosa* is a rare stenotopic species threatened due to destruction of its biotopes. Since the species is protected nationally and internationally, monitoring of its populations is required. Information on growth conditions of *A. vesiculosa* in three new localities recorded in 2019 and 2020 in lentic (standing water) reservoirs with muddy sediments in the Chernihiv Polissya region is provided. All populations were found in communities of the alliance *Utricularion vulgaris*. In the first locality (Snovsk, an artificial pond with an area 0.6 ha), the population of *A. vesiculosa* (projective cover of 10%) occupied an area of 0.5 m × 1.5 m within the shoreline community of the *Spirodelo-Aldrovandetum vesiculosae* association. In the second locality (Lake Perekop, area 7 ha, in the floodplain of the Desna River) the species was found in an area of 1.5 m<sup>2</sup>, with projective cover of 25%, also within the *Spirodelo-Aldrovandetum vesiculosae* communities. In the third locality (Lake Nizhniy Bolhach, floodplain of the Dnipro River), this species was found in an area of 0.5 m<sup>2</sup> within the communities of the *Lemno-Utricularietum vulgaris* association, with projective cover of 3%. The comparison of hydrochemical conditions of biotopes in the found localities and hydrochemical indicators of habitats of this species in the Czech Republic and Poland was carried out. In the first and second localities, the hydrochemical indices are optimal for *A. vesiculosa*. In Lake Nizhniy Bolhach, some quantitative characteristics of the water chemical composition are beyond the ecological optimum for this species, in particular, exceeded values of hydrogen index (pH 7.0), hardness (12.1 mmol/L), concentrations of calcium (163.039 mg/L) and magnesium ions (49.025 mg/L), while organic carbon content (1214 mg/L) is reduced. A short-term existence of *A. vesiculosa* in this locality is predicted.

**Keywords:** *Aldrovanda vesiculosa*, Chernihiv Polissya, hydrochemical indices, phytocenosis, *Red Data Book of Ukraine*

Submitted 01 April 2020. Published 24 December 2020

Лукаш О.В., Попруга В.М., Купчик О.Ю., Стрілець С.І. 2020. **Фітоценотичні та гідрохімічні умови нових локалітетів *Aldrovanda vesiculosa* (Droseraceae) на Чернігівському Поліссі.** *Український ботанічний журнал*, 77(6): 466–471.

**Реферат.** *Aldrovanda vesiculosa* є рідкісним стенотопічним видом, місцезнаходження якого втрачаються внаслідок знищення його біотопів. Саме тому він підлягає охороні на міжнародному й національному рівнях і потребує моніторингу стану популяції. Наведено відомості про умови зростання виду в трьох нових виявлених у 2019–2020 рр. локалітетах на території Чернігівського Полісся (Чернігівська обл., Україна) – непроточних водоймах з мулистими донними відкладами. Всі популяції були виявлені в угрупованнях союзу *Utricularion vulgaris*. У першому локалітеті (м. Сновськ, штучний ставок площею 0,6 га) популяція *A. vesiculosa* (проективне покриття 10%) займала площу 0,5 × 1,5 м у межах прибережного фітоценозу асоціації *Spirodelo-Aldrovandetum vesiculosae*. У другому локалітеті (оз. Перекоп, 7 га, у заплаві р. Десна) вид з проективним покриттям 25% був знайдений на площі 1,5 м<sup>2</sup> також в угрупованні *Spirodelo-Aldrovandetum vesiculosae*. В третьому локалітеті (оз. Нижній Болгач заплави р. Дніпро) цей вид був виявлений на площі 0,5 м<sup>2</sup> у складі угруповання асоціації *Lemno-Utricularietum vulgaris* з проективним покриттям 3%. Проведено порівняння гідрохімічних умов біотопів у виявлених локалітетах з гідрохімічними показниками місцезростань цього виду на території Чехії та Польщі. У першому та другому місцезнаходженнях гідрохімічні показники є оптимальними для існування *A. vesiculosa*. Деякі значення визначальних кількісних характеристик хімічного складу води озера Нижній Болгач знаходяться за межами екологічного оптимуму цього виду, зокрема, перевищені значення водневого показника (рН 7,0), твердості (12,1 ммоль/л), концентрації іонів кальцію (163,039 мг/л) та магнію (49,025 мг/л) та занижений показник вмісту органічного карбону (1214 мг/л). Спрогнозовано нетривале існування *A. vesiculosa* в цьому локалітеті.

**Ключові слова:** *Aldrovanda vesiculosa*, гідрохімічні показники, Червона книга України, Чернігівське Полісся, фітоценоз

© 2020 O.V. Lukash, V.M. Popruha, O.Yu. Kupchuk, S.I. Strilets. 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



## Вступ

Серед рідкісних рослин одними з найвразливіших є водні, оскільки антропогенний вплив на водне середовище може викликати незворотні зміни гідроекосистем. Стенотопні види першими реагують навіть на незначні зміни біотопу. Одним з таких видів є *Aldrovanda vesiculosa* L., поширення якого обмежується кліматичними факторами та практично відсутністю насінного розмноження. Сучасне поширення виду відбувається, ймовірно, за допомогою водоплавних птахів (Tretayakov, 2015). Зміна хімічних і біотичних умов середовища існування є основною причиною зникнення цієї рослини, оскільки вона потребує наявності певних органічних речовин (Scilthorpe, 1971).

*Aldrovanda vesiculosa* має диз'юнктивний тип ареалу та поширений у Голарктичному флористичному царстві з осередками в субтропічних і тропічних регіонах (Середземномор'я, південь Атлантичної та Середньої Європи, Кавказ, Середня Азія, Далекий Схід, Японія, Індія, Австралія, Африка) (Dubyna, Chorna, 2009). У межах всього ареалу вид трапляється спорадично (Tretayakov, 2015). Переважна кількість місцезнаходжень *A. vesiculosa* відмічена в Європі, але здебільшого вони не підтверджуються (Kamiński, 2006). В Україні більшість локалітетів було зареєстровано в другій половині XIX – першій половині XX ст. (Dubyna, Chorna, 2009). За кількістю локалітетів басейн р. Прип'яті є одним з основних регіонів зростання *A. vesiculosa* на Поліссі, в Україні та в Європі загалом. Як і на більшій частині свого ареалу, в басейні Прип'яті *A. vesiculosa* зростає у прибережній смузі в озерах, старицях, ставках, річкових заводях, зарослих меліоративних каналах переважно з мулисто-піщаним, піщаним або мулисто-торфовим дном. Вид трапляється як поодинокими екземплярами, так і у вигляді значних скупчень, особливо серед розріджених заростей рослин *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. і *Typha* sp. (Shyian, Andrienko, 2011).

Нажаль, місцезнаходження цього рідкісного виду, які в кінці XIX – на початку XX ст. зафіксували на території Чернігівського Полісся А. Ракочі, Д. Зеров, П. Оксіюк та Ю. Семенкевич (Barbarych et al., 1953), втрачені у зв'язку зі знищенням біотопів (рис. 1). Підтвердження локалітетів у Київському водосховищі, виявлених у 1980-х роках (Gorbik, Klokov, 1985), потребує сучасних досліджень.

Виявлення нових місцезнаходжень *A. vesiculosa* важливо з огляду на соціологічний статус виду. Через високий рівень загрози він внесений до Додатку II Оселищної директиви Європейського Союзу, Додатку 1 Бернської конвенції, Червоних книг України, Польщі, Білорусі, Росії (Lukash, Andrienko, 2011). У Франції, Австрії, Італії, Болгарії та Швеції *A. vesiculosa* занесений до списків рослин, що охороняються як зниклі види (Shyian, Andrienko, 2011). Відзначимо, що *A. vesiculosa* є динамічним видом, тому потребує постійного моніторингу в регіонах, де він виявлений (Andrienko, 2010).

## Матеріали та методи

Нові місцезнаходження *A. vesiculosa* були виявлені на Чернігівському Поліссі під час експедиційних досліджень флори та рослинності, які проводили в 2019–2020 рр. маршрутним методом. Геоботанічні описи виконувалися згідно до загальноприйнятих методів (Korchagin, Lavrenko, 1976): фіксували видовий склад фітоценозу та проективне покриття загальне та окремих видів (%). Ідентифікацію синтаксономічної приналежності угруповань, у яких зростав *A. vesiculosa*, проводили за монографією Д.В. Дубини "Вища водна рослинність" (Dubyna, 2006). Назви синтаксонів (класу, порядку та союзу) наведені згідно до визначника "Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities" (Mucina et al., 2016).

Для аналізу води використані лабораторні методи. Пробу кожного зразка аналізували у трьох паралельних дослідах. Водневий показник визначали методом потенціометрії за допомогою іонометру рН-120; вміст іонів  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Fe}^{(2+, 3+)}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$  та  $\text{Cu}^{2+}$  – методом колориметрії на портативному фотоколориметрі AQ4000 з використанням таблетованих реагентів: AC2017, AC2007, AC2082, AC2095, AC2012, AC2078, AC2055, AC2065 відповідно; вміст  $\text{Pb}^{2+}$ ,  $\text{Cd}^{2+}$  визначали методом інверсійної вольтамперометрії на аналізаторі TA-Lab у трьохелектродній електрохімічній комірці;  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  – методом комплексонометричного титрування;  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  – методом емісійної фотометрії полум'я на фотометрі CL-378. Вміст загального органічного вуглецю визначали з використанням методу високотемпературного спалювання в середовищі кисню на аналізаторі vario TOC cube.

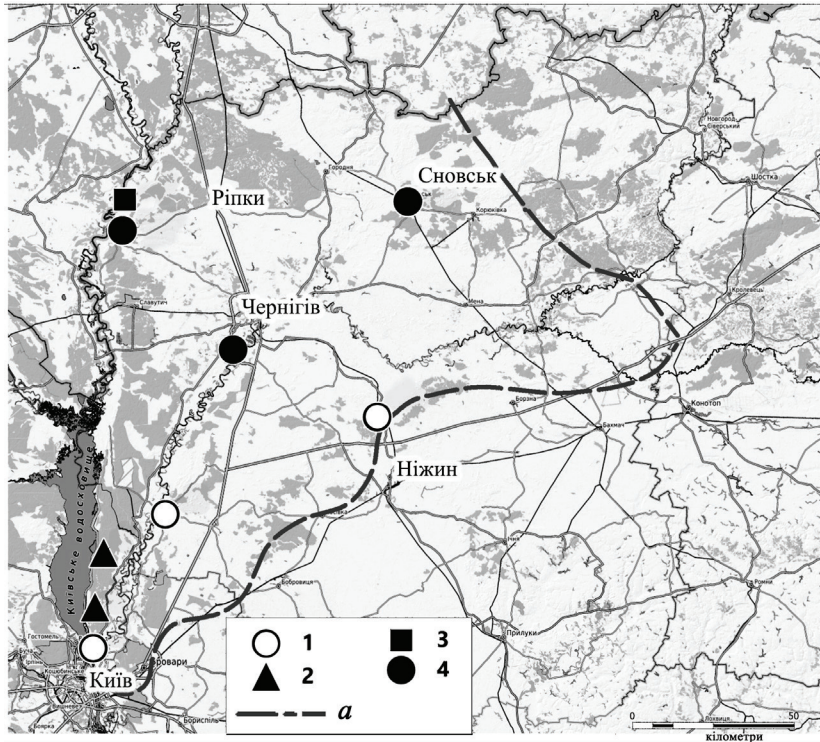


Рис. 1. Картохема поширення *Aldrovanda vesiculosa* на Чернігівському Поліссі. Місцезнаходження: 1 – втрачені, кінець XIX – початок XX ст., 2 – за даними В.П. Горбика та В.М. Клокова (Gorbik, Klokov, 1985), 3 – за даними Д.В. Дубини (Dubyna, 2006), 4 – за даними авторів; *a* – межа Чернігівського Полісся

Fig. 1. Schematic distribution map of *Aldrovanda vesiculosa* in Chernihiv Polissya. Localities: 1 – extinct in the late 19<sup>th</sup> – early 20<sup>th</sup> centuries, 2 – according to V.P. Gorbik & V.M. Klokov (1985), 3 – according to D.V. Dubyna (2006), 4 – according to the authors; *a* – border of Chernihiv Polissya

## Результати та обговорення

На території Чернігівського Полісся було виявлено три нових локалітети *A. vesiculosa* (рис. 1). Перший знаходиться в м. Сновськ (Сновський р-н Чернігівської обл.) в найбільшому (площа 0,6 га) з трьох штучних непроточних ставків гідропарку. Флористичну знахідку здійснено 07.06.2019 у межах прибережного фітоценозу площею 3 м<sup>2</sup>; популяція *A. vesiculosa* займала площу 0,5 × 1,5 м. Прибережна ділянка, яка добре прогривається, мала товщу води 0,2 м і мулисті донні відклади. Загальне проективне покриття цього фітоценозу становило 45%, діагностичних видів – 10% (*A. vesiculosa*) та 30% (*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.). З повітряно-водних представників виявлено лише поодинокі особини *Glyceria maxima* (C.Hartm.) Holub. Фітоценоз належить до класу *Lemnetea* O. de Bolòs & Masclans 1955, порядку *Lemnetalia*

*minoris* O. de Bolòs & Masclans 1955, союзу *Utricularion vulgaris* Passarge 1964, асоціації *Spirodela-Aldrovandetum vesiculosae* Borhidi & Komlódi 1959. Гідрохімічні показники біотопу *A. vesiculosa* в цьому локалітеті (наведені в табл. 1) близькі до таких у місцезростаннях цього виду на території Польщі (Kamiński, 1987) та Чехії (Dubyna et al., 1993). Наголосимо, що вміст карбону, головними джерелами якого у воді є продукти мікробного розкладання органічних речовин – фульвова та гумінові кислоти, становить 3120 мг/л. Для порівняння, 1 л води оптимального середовища існування *A. vesiculosa* повинен містити: 0,3–0,6 мг нітратів, 1,0–1,5 мг аміаку, понад 0,06 мг фосфатів, 2,4–4,0 мг калію, менше 40 мг кальцію, 6–15 мг магнію, 8–13 мг натрію, 0,5–1,0 мг заліза, менше 25 мг сульфатів, 5–12 мг хлоридів, 5000–8000 мг органічної речовини,

Таблиця 1. Гідрохімічні показники біотопів *Aldrovanda vesiculosa* у локалітетах з України (Чернігівська обл.), Польщі та Чехії

Table 1. Hydrochemical parameters of the biotopes of *Aldrovanda vesiculosa* in Chernihiv Region (Ukraine), Poland and the Czech Republic

Показник, одиниця вимірювання	Україна, ставок гідропарку м. Сновськ	Україна, оз. Перекоп	Україна, оз. Нижній Болгач	Польща, оз. Довге (Kamiński, 1987)	Чехія, оз. Велике (Dubyna et al., 1993)
pH	6,4	6,2	7,0	6,43	6,3
Твердість води, ммоль/л	1,9	1,7	12,1	2,91	1,7
[NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ], мг/л	1,471	1,185	0,875	0,23	2,0
[SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> ], мг/л	18,12	19,26	3,585	21,69	12,0
[PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> ], мг/л	0,073	0,084	0,063	0,085	0,02
[Cl <sup>-</sup> ], мг/л	14,025	13,93	68,992	7,73	16,0
[NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> ], мг/л	1,155	1,045	1,932	1,45	–
[K <sup>+</sup> ], мг/л	1,537	1,485	4,864	2,23	–
[Na <sup>+</sup> ], мг/л	8,164	7,994	9,256	6,01	–
[Ca <sup>2+</sup> ], мг/л	25,601	24,805	163,039	19,23	24,0
[Mg <sup>2+</sup> ], мг/л	7,697	7,545	49,025	1,73	9,0
[Fe <sup>(2+,3+)</sup> ], мг/л	0,705	0,824	0,412	0,51	–
[Mn <sup>2+</sup> ], мг/л	0,012	0,015	0,0028	–	–
[Zn <sup>2+</sup> ], мг/л	0,011	0,009	не виявлено	–	–
[Cu <sup>2+</sup> ], мг/л	0,013	0,01	не виявлено	–	–
[Pb <sup>2+</sup> ], мг/л	0,0017	0,0014	не виявлено	–	–
[Cd <sup>2+</sup> ], мг/л	не виявлено	не виявлено	не виявлено	–	–
C, мг/л	3120	3225	1214	3647	–

"–" позначено відсутність даних.

у т.ч. 4000–7000 мг гумінових кислот, при pH близько 5 (Kamiński, 1987).

Подібні фітоценотичні та гідрохімічні характеристики умов зростання у водоймі м. Сновськ визначені також у другому локалітеті *A. vesiculosa*, виявленому 04.07.2020 в оз. Перекоп (площа 7 га) в заплаві Десни поблизу с. Шестовиця Чернігівського р-ну Чернігівської обл. (табл. 1). На прибережній ділянці з товщею води 0,3 м і мулистими донними відкладами на площі 1,5 м<sup>2</sup> вид з проєктивним покриттям 25% входив до складу угруповання *Spirodela-Aldrovandetum vesiculosae* Borhidi & Komlódi 1959. Загальне проєктивне покриття цього фітоценозу становило 50%, *Spirodela polyrrhiza* – 20%.

Третє місцезнаходження *A. vesiculosa*, виявлене нами, знаходиться в оз. Нижній Болгач (залишок р. Болгарка), що має статус гідрологічного заказника місцевого значення. Озеро Нижній Болгач (площа 18 га), розташоване на притерасній ділянці заплави Дніпра за 200 м від с. Коробки Ріпкинського р-ну

Чернігівської обл. та за 5 км від русла р. Дніпро, має мішаний тип живлення та мулисті донні відклади. Вид виявлений 25.08.2019 у товщі води 0,5 м за 1,5 м від правого берега озера, який добре освітлений і прогрівається (лівий берег затінений смугою заплавної вільшняка та грабовим лісом на схилі тераси). Популяція *A. vesiculosa* займала площу 0,5 м<sup>2</sup> і входила до складу рослинного угруповання, що належить до асоціації *Lemno-Utricularietum vulgaris* Soó (1928) 1938 тих самих союзу, порядку та класу, що і в першому місцезнаходженні. Площа фітоценозу 3 м<sup>2</sup>, загальне проєктивне покриття становило 80%. Діагностичні види асоціації (*Utricularia vulgaris* L. та *Lemna minor* L.) мали відповідно проєктивне покриття 30% та 15%. У наводному ярусі відмічені *Stratiotes aloides* L. (15%), *Hydrocharis morsus-ranae* L. (10%), *Salvinia natans* (L.) All. (10%), *Nuphar lutea* (L.) Smith (5%); у підводному – *Staurogeton trisulcus* (L.) Schur (10%), *Ceratophyllum submersum* L. (5%), *Elodea canadensis* Michx. (5%), *Myriophyllum verticillatum* L. (5%) та *A. vesiculosa* (3%).



Найближчий до місцезнаходження в оз. Нижній Болгач локалітет *A. vesiculosa* був описаний Д.В. Дубиною 24.08.2004 р. у прибережному мілководді стариці Дніпра поблизу смт Радуль Ріпкинського р-ну Чернігівської обл. (рис. 1) у фітоценозі *Aldrovandetum vesiculosae* Borhidi & Komlódi 1959 (Dubyna, 2006).

За низкою гідрохімічних показників (табл. 1) оз. Нижній Болгач подібне до водойм, де було виявлено *A. vesiculosa* в Польщі (Kamiński, 1987) та Чехії (Dubyna et al., 1993). За концентрацією іонів  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ , твердістю води та водневим показником середовища існування *A. vesiculosa* в оз. Нижній Болгач відрізняється від біотопів цього виду в Чехії та Польщі. Серед гідрохімічних показників слід звернути увагу на кислотність, твердість води та концентрації іонів кальцію та магнію, що її визначають, а також вміст органічного карбону.

Відомо, що до хімічних чинників, які найбільше впливають на ріст *A. vesiculosa*, належать кислотність, вміст у воді гумінових кислот, кальцію, магнію та натрію. Загальновизнано, що *A. vesiculosa* найкраще росте при рН 5,5–6,5. При цьому найкращим значення вважається рН 4,5 (Mazrimas, 1974). Р. Kamiński (1987) довів, що в природних умовах при рН 5,57–6,63 індекс біотичного потенціалу популяції тим більший, чим менше значення водневого показника, а в експериментальних умовах найвищий темп росту спостерігається при рН 3,5–5,5. Отже, значення рН в оз. Нижній Болгач знаходиться за межами оптимального для середовища існування. Високі концентрації іонів магнію та кальцію, що засвідчують добру мінералізацію водного середовища, вплинули на показник твердості води. Вода є дуже твердою, що також виходить за межі оптимуму середовища існування *A. vesiculosa* за цим показником. Значення вмісту карбону органічних речовин є меншим граничних значень, зафіксованих для місцезростань у Польщі та Чехії.

Таким чином, озеро Нижній Болгач за фітоценотичними умовами є сприятливим для існування *A. vesiculosa*, а визначальні гідрохімічні показники знаходяться за межами екологічного оптимуму цього стенотопного виду. Зазначені чинники не дозволяють рослинам мати максимальну біологічну продуктивність, що дає можливість прогнозувати недовготривале існування *A. vesiculosa* в цьому локалітеті.

## Висновки

Три нових місцезнаходження *A. vesiculosa* на території Чернігівського Полісся виявлено у непроточних водоймах з мулистими донними відкладами: штучному ставку (м. Сновськ Чернігівської обл.), у заплавах озер Десни (с. Шестовиця Чернігівського р-ну Чернігівської обл.) та Дніпра (Ріпкинський р-н Чернігівської обл.). У виявлених локалітетах фітоценотичні умови (угруповання, що належать до асоціацій союзу *Utricularion vulgaris: Spirodela-Aldrovandetum vesiculosae* та *Lemno-Utricularietum vulgaris*) є сприятливим для існування цього виду. За оптимальністю для існування водного виду з низкою адаптаційною здатністю гідрохімічні показники у нових локалітетах різняться. В перших двох місцезнаходженнях вони є сприятливими для існування, у третьому – за значеннями кислотності, концентрації іонів кальцію та магнію, твердості води, вмісту органічного карбону виходять за межі оптимального діапазону.

## Подяки

Автори вдячні О.І. Яковенку (Національний університет "Чернігівський колегіум" імені Т.Г. Шевченка) за допомогу в створенні картосхеми поширення *A. vesiculosa* на території Чернігівського Полісся.

## Список посилань

- Andrienko T.L. 2010. *Komakhoidni roslyny Ukrainy*. Ed. V.V. Protopopova. Kyiv: Alterpress, 80 pp. [Андрієнко Т.Л. 2010. *Комахоїдні рослини України*. Ред. В.В. Протопопова. Київ: Альтерпрес, 80 с.]
- Bordzylowskyi Ye.I. 1953. *Aldrovanda*. In: *Flora URSS*, vol. 5. Eds M.I. Kotov, O.D. Visyulina. Kyiv: Vyd-vo AN URSS, 528 pp. [Бордзиловський Є.І. 1953. *Aldrovanda*. В кн.: *Флора УРСР*, т. 5. Ред. М.І. Котов, О.Д. Вісюліна. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 436–437].
- Dubyna D.V. 2006. *Higher aquatic vegetation. Lemnetaea, Potametea, Ruppietea, Zosteretea, Isoëto-Littorelletea (Eleocharicion acicularis, Isoëtion lacustris, Potamion graminei, Sphagno-Utricularion), Phragmito-Magnocaricetea (Glycerio-Sparganion, Oenanthion aquaticae, Phragmiton communis, Scirpion maritimi)*. Ed. Yu.R. Shelyag-Sosonko. Kyiv: Phytosociocentre, 412 pp. [Дубина Д.В. 2006. *Вища водна рослинність. Lemnetaea, Potametea, Ruppietea, Zosteretea, Isoëto-Littorelletea (Eleocharicion acicularis, Isoëtion lacustris, Potamion graminei, Sphagno-Utricularion), Phragmito-Magnocaricetea (Glycerio-Sparganion, Oenanthion aquaticae,*



- Phragmites communis*, *Scirpion maritimi*). Відп. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Київ: Фітосоціоцентр, 412 с.].
- Dubyna D.V., Chorna H.A. 2009. *Aldrovanda vesiculosa*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalkonsulting, p. 422. [Дубина Д.В., Чорна Г.А. 2009. *Aldrovanda vesiculosa*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 422].
- Dubyna D.V., Stoyko S.M., Sytnik K.M., Tassenkevich L.A., Shelyag-Sosonko Yu.R., Hejný S., Hroudová E., Husák Š., O'аheГová Н., Jeřábková О. 1993. *Макрофіты – индикаторы изменений природной среды*. Eds S. Hejný, K.M. Sytnik. Kyiv: Naukova Dumka, 436 pp. [Дубына Д.В., Стойко С.М., Сытник К.М., Тасенкевич Л.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Гейны С., Гроудова Э., Гусак Ш., Отягелова Г., Эржабкова О. 1993. *Макрофиты – индикаторы изменений природной среды*. Отв. ред. С. Гейны, К.М. Сытник. Киев: Наукова думка, 436 с.].
- Gorbik V.P., Klokov V.M. 1985. Ekologo-tsenoticheskie osobennosti proizrastaniya aldrovandy puzyrchastoy v Kievskom vodokhranilishche. In: *Gidrobiologicheskie issledovaniya presnykh vod*. Ed. L.P. Braginskiy. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 76–78. [Горбик В.П., Клоков В.М. 1985. Эколого-ценотические особенности произрастания альдрованды пузырчатой в Киевском водохранилище. В кн.: *Гидробиологические исследования пресных вод*. Ред. Л.П. Брагинский. Киев: Наукова думка, с. 76–78].
- Kamiński R. 1987. Studies on the ecology of *Aldrovanda vesiculosa* L. I. Ecological differentiation of *A. vesiculosa* population under the influence of chemical factors in the habitat. *Ekologia Polska*, 35: 559–590.
- Kamiński R. 2006. *Restytucja Aldrovandy pęcherzykowej (Aldrovanda vesiculosa L.) w Polsce i rozpoznanie czynników, decydujących o jej przetrwaniu w klimacie umiarkowanym*. Wrocław: Wyd-wo Uniwersytetu Wrocławskiego, 105 pp.
- Korchagin A.A., Lavrenko E.M. 1976. *Polevaya geobotanika. Metodicheskoe rukovodstvo*, vol. 5. Ed. E.M. Lavrenko. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 320 pp. [Корчагин А.А., Лавренко Е.М. 1976. *Полевая геоботаника. Методическое руководство*, т. 5. Ред. Е.М. Лавренко. Москва: Изд-во АН СССР, 320 с.].
- Lukash A.V., Andrienko T.L. 2011. *Redkie i okhranyaemye rasteniya Polesya (Polsha, Belarus, Ukraina, Rossiya)*. Ed. L.A. Tassenkevich. Kyiv: Phytosociocentre, 168 pp. [Лукаш А.В., Андриенко Т.Л. 2011. *Редкие и охраняемые растения Полесья (Польша, Беларусь, Украина, Россия)*. Отв. ред. Л.А. Тасенкевич. Киев: Фитосоциоцентр, 168 с.].
- Mazrimas J.A. 1974. Further hints on growing *Aldrovanda. Carnivorous Plant Newsletter*, 3: 27–28.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R.G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Guerra A.S., Ermakov N., Valachovič M., Schaminče J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19(S1): 3–264. Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/avsc.12257> (Accessed 18 February 2020).
- Scilthorpe C.D. 1971. *The biology of aquatic vascular plants*. Ed. E. Arnold. London: St. Martin's Press, 630 pp.
- Shyian N.M., Andrienko T.L. 2011. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(4): 517–525. [Шиян Н.М., Андриенко Т.Л. 2011. *Aldrovanda vesiculosa* L. (*Droseraceae*) у басейні р. Прип'яті. *Український ботанічний журнал*, 68(4): 517–525].
- Tretyakov D.I. 2015. *Aldrovanda vesiculosa*. In: *Krasnaya kniga Respubliki Belarus. Rasteniya: redkie i nakhodyashchiesya pod. ugrozoy ischez-noveniya vidy dikorastushchikh rasteniy*. Eds E.A. Dobritskaya, D.D. Lemekhova, O.I. Orsich. Minsk: Belarus. Entsyklopediya imya P. Vrouki, pp. 108–109. [Третьяков Д.И. 2015. *Aldrovanda vesiculosa*. Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. Ред. Е.А. Добрицкая, Д.Д. Лемехова, О.И. Орсич. Минск: Беларус. энцykl. імя П. Броўкі, с. 108–109].

Рекомендує до друку І.А. Коротченко



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.472>

## Ріст та культурально-морфологічні особливості деяких штамів *Laetiporus sulphureus* (Polyporales, Basidiomycota) за дії лазерного опромінення

Катерина С. РЕШЕТНИК, Юрій Г. ПРИСЕДСЬКИЙ

Донецький національний університет імені Василя Стуса  
вул. 600-річчя 21, Вінниця 21021, Україна  
[k.reshetnyk@donnu.edu.ua](mailto:k.reshetnyk@donnu.edu.ua)

Reshetnyk K.S., Prysedsky Yu.G. 2020. **Growth, cultural and morphological characteristics of strains of *Laetiporus sulphureus* (Polyporales, Basidiomycota) under the influence of laser irradiation.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(6): 472–479.

Vasyl' Stus Donetsk National University  
21 600<sup>th</sup> Anniversary Str., Vinnytsia 21021, Ukraine

**Abstract.** The article provides growth, cultural and morphological characteristics of the vegetative mycelium on agar nutrient medium under the influence of laser irradiation for three strains of *Laetiporus sulphureus* from the Collection of basidiomycete cultures of the Department of Botany and Ecology of Vasyl' Stus Donetsk National University. The study was performed on potato-glucose agar (PGA) at a temperature of  $26 \pm 1$  °C. It has been found that cultural and morphological characteristics of the colonies and the radial rate of their growth depend on the duration of irradiation (5 and 10 s) and the wavelength of light – green (532 nm), blue (405 nm) and red light (635 nm). For all studied strains of *L. sulphureus*, the most effective irradiation is that with green light (irradiation energy 51.1 mJ/cm<sup>2</sup>) lasting 10 s. Under the influence of this regime, the rate of radial mycelium growth increased from 23.4% to 66.7%, respectively, and the inoculum and the central zone of the surrounding colony formed a denser and higher mycelium of a pale sandy color. In general, the cultural and morphological features of the mycelial colonies of *L. sulphureus* strains under different conditions were somewhat different, but they were typical for this species.

**Keywords:** growth rate, morphology, photoactivation, vegetative mycelium, *Laetiporus*

Submitted 07 August 2020. Published 24 December 2020

Решетник К.С., Приседський Ю.Г. 2020. **Ріст та культурально-морфологічні особливості штамів *Laetiporus sulphureus* (Polyporales, Basidiomycota) за дії лазерного опромінення.** *Український ботанічний журнал*, 77(6): 472–479.

**Реферат.** Представлено дані щодо швидкості росту та культурально-морфологічних характеристик вегетативного міцелію для 3 штамів гриба *Laetiporus sulphureus* з Колекції культур базидієвих грибів кафедри ботаніки та екології Донецького національного університету імені Василя Стуса за дії лазерного опромінення. Обрані штами були культивовані на картопляно-глюкозному агарі (КГА) за температури  $26 \pm 1$  °C. Встановлена залежність показників від тривалості опромінення (5 та 10 с) та довжини хвилі світла (зелене – 532 нм, синє – 405 нм та червоне – 635 нм). Для усіх досліджуваних штамів найефективнішим виявилось опромінення зеленим світлом (енергія опромінення 51,1 мДж/см<sup>2</sup>) тривалістю 10 с. За дії такого режиму швидкість радіального росту міцелію зросла від 23,4% до 66,7% відповідно, а інокулом та центральна зона колонії навколо нього утворювали більш щільний та високий міцелій, забарвлений в блідо-пісочний колір. В цілому культурально-морфологічні особливості міцеліальних колоній штамів *L. sulphureus* за різних умов дещо відрізнялися, проте були типовими для цього виду.

**Ключові слова:** вегетативний міцелій, морфологія, фотоактивація, швидкість росту, *Laetiporus*

## Вступ

Наразі існує достатньо інформації про дослідження культур базидієвих грибів, які є продуцентами великої кількості біологічно активних речовин. Відомі розробки, що стосуються отримання біомаси їстівних грибів для харчових та кормових цілей, а також використання культивованого міцелію в якості посівного матеріалу для отримання плодових тіл у процесах біоконверсії рослинних відходів (Bilau, 1984; Buchalo et al., 2011; Bisko, 2012). Дереворуйнівні гриби все частіше привертають увагу вчених, оскільки вони порівняно легко виділяються в чисту культуру, характеризуються високою швидкістю росту, не потребують дороговартісних та складних живильних середовищ для культивування. Крім того, вони здатні утилізувати складні рослинні полімери, в тому числі відходи лісової, деревопереробної промисловості та сільськогосподарського виробництва (Bhattacharjya et al., 2015; Figlas et al., 2016).

*Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill належить до екологічної групи грибів-ксилотрофів. Він є факультативним сапротрофом та збудником бурої призматичної гнилі, яка розвивається у центральній частині стовбура дерева. Цей гриб відомий завдяки наявності у його плодових тілах та в міцелії великої кількості каротиноїдів, які мають радіопротекторні, антиоксидантні та інші фармакологічні властивості (Gvozdkova et al., 2003; Kapits et al., 2004; Ozerova, 2006). Крім того, молоді плодові тіла цього гриба мають високу харчову цінність (Maslova, 1972). Відомо, що світло є одним із важливих чинників, які регулюють ріст та розвиток грибів. Досліджено, що особливості впливу світла залежать від його спектральних характеристик та тривалості освітлення (Kamada et al., 2010). На сьогодні механізми фоторецепції грибів досить широко досліджуються вченими (Purschwitz et al., 2006; Herrera-Estrella et al., 2007; Nakano et al., 2010). З літератури відомо, що гриби можуть сприймати ультрафіолетове, синє, зелене, червоне світло, використовуючи для цього 11 різних фоторецепторів (Herrera-Estrella et al., 2007; Yu, Fischer, 2019). У геномі *Coprinopsis cinerea* (Schaeff.), *Lentinula edodes* (Berk.) і *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P.Kumm встановлено гени, які кодують рецептори, відповідальні за сприйняття синього світла. Дослідження цих грибів також дозволило виявити фоторецепторні гени, які кодують білки, чутливі до червоного світла (Galagan et al., 2003; Kamada et al., 2010). Зелене світло сприймається опсиновими

системами на основі ретиналю, біологічні функції яких ще потребують з'ясування (Yu, Fischer, 2019).

Враховуючи літературні дані щодо фоторецепції у грибів, можна зробити висновок про перспективність використання світла для регуляції ростових та біосинтетичних процесів грибних організмів, що дозволить створити більш ефективні технології їхнього культивування.

Метою нашого дослідження було дослідити швидкість росту та культурально-морфологічні особливості штамів гриба *L. sulphureus* на агаризованому живильному середовищі за дії лазерного опромінення, оскільки в літературі такі відомості відсутні.

## Матеріали та методи

Дослідження проводили на кафедрі ботаніки та екології Донецького національного університету імені Василя Стуса (ДонНУ). Були використані три штами гриба *L. sulphureus*, зібрані на території м. Вінниця (штам Ls-17: місце збору – Парк Дружби народів, стовбур дерева виду роду *Populus* L. (3,9 км до місця збору штаму Ls-16), 2016; штам Ls-16: місце збору Центральний міський парк Вінниці, стовбур дерева *Aesculus hippocastanum* L., 2016; штам Ls-18: місце збору м. Вінниця, вул. Академіка Янгеля, 4, стовбур дерева *Populus* sp., 2015 (4,8 км до місця збору штаму Ls-16)). Штами зберігаються у Колекції культур базидієвих грибів кафедри ботаніки та екології ДонНУ. Для визначення швидкості росту штамів Ls-17, Ls-16, Ls-18 гриба *L. sulphureus* вегетативний міцелій культивували на агаризованому середовищі (КГА), г/дм<sup>3</sup>: картопля – 200, глюкоза – 10, агар мікробіологічний – 10; H<sub>2</sub>O (дистильована) – 1 дм<sup>3</sup>.

З метою вивчення впливу лазерного опромінення на ріст штамів Ls-17, Ls-16, Ls-18 гриба *L. sulphureus* міцелій культивували на середовищі КГА впродовж 7 діб у стандартних чашках Петрі (діаметром 9 см). Диски міцелію діаметром 5 мм вирізали стерильною сталевною трубкою на відстані 8–10 мм від краю активного росту колонії та містили в центр чашки Петрі. Міцелій інкубували в термостаті за температури 26 ± 1 °С. Радіуси колоній вимірювали в чотирьох взаємно перпендикулярних напрямках на 2, 4, 6, 8, 10 та 12-ту доби культивування. Для розрахунку середньої швидкості радіального росту ( $V_r$ , мм/доба) будували криві залежності радіуса

Таблиця 1. Схема опромінення міцелію гриба *Laetiporus sulphureus*  
Table. 1. Scheme of irradiation of the mycelium of *Laetiporus sulphureus*

Варіант досліджу	Варіант опромінення / довжина хвилі			Енергія опромінення, мДж/см <sup>2</sup>
	Червоне світло 635 нм	Синє світло 405 нм	Зелене світло 532 нм	
	Тривалість опромінення, с			
1 (контроль)	0	0	0	0
2	5	0	0	25,05
3	0	5	0	25,05
4	0	0	5	25,05
5	10	0	0	51,1
6	0	10	0	51,1
7	0	0	10	51,1
8	15	0	0	77,3
9	0	15	0	77,3
10	0	0	15	77,3
11	20	0	0	102,5
12	0	20	0	102,5
13	0	0	20	102,5

міцеліальної колонії від часу культивування. У фазі лінійної залежності приросту радіуса від часу визначали середню швидкість росту за формулою:

$$V_R = \frac{R_1 - R_0}{t_1 - t_0},$$

де  $R_1$  – радіус колонії в кінці фази лінійного росту,  $R_0$  – радіус колонії на початок фази лінійного росту,  $t_1 - t_0$  – тривалість лінійної фази росту (доба) (Bisko et al., 2012).

Дослідження культурально-морфологічних характеристик колоній проводили кожні 2–3 дні культивування впродовж 12 діб (Buchalo, 1988). Морфологічна характеристика колоній включала опис текстури, забарвлення, щільності, зональності, краю колонії та його зовнішньої лінії (Bondartsev, 1954; Stalpers, 1978).

Для лазерного опромінення вегетативного міцелію використовували пристрій, сконструйований співробітниками кафедри ботаніки та екології ДонНУ. Пристрій складається з восьмигранної дзеркальної призми, що сприймає промінь LED-лазерів (виробник BOB LASER Co., Китай): BRP-3010-5, з випромінюванням червоного спектра з довжиною хвилі 635 нм; BBP-3010-5 з випромінюванням синього спектра (405 нм) та BGP-3010-5 з випромінюванням зеленого спектра (532 нм) і відбиває його на транспортерну стрічку, на якій розміщується чашка Петрі з міцелієм. Потужність кожного лазера становить 100 мВт. Пристрій має два електродвигуни, що відповідають за рух дзеркальної призми та транспортерної стрічки. Керування пристроєм здійснюється за допомогою панелі

управління, оснащеної кнопками для регулювання часу опромінення та вибору необхідного лазера з відповідною довжиною хвилі світла (рис. 1).

Міцелій опромінювали у такий спосіб: чашка Петрі з міцелієм рухається на транспортерній стрічці під променем світла з встановленою довжиною хвилі: 635, 405 та 532 нм, отримуючи необхідну енергію опромінення (25,05–102,5 мДж/см<sup>2</sup>) залежно від мети дослідження. Міцелій опромінювали впродовж 5, 10, 15 та 20 с. Потім за допомогою стерильної сталевий трубки з колонії вирізали міцеліальні диски діаметром 5 мм та здійснювали інокуляцію на живильне середовище (КГА) відповідного складу. Для інокуляції контрольних чашок Петрі застосовували неопромінєну культуру. Міцелій опромінювали в декількох варіантах (табл. 1).

Усі досліді проводили у 3-кратній повторності. Для визначення вірогідності впливу лазерного опромінення на ростові параметри застосовували метод дисперсійного аналізу. Порівняння середніх значень здійснювали методом Даннета (Prysedskyi, 1999). Обробку даних проводили з використанням пакета статистичних програм, створених на кафедрі фізіології та біохімії рослин ДонНУ (Prysedskyi, 2005).

## Результати та обговорення

Проведеними дослідженнями було встановлено мінливість морфології колоній штамів Ls-17, Ls-16, Ls-18 гриба *L. sulphureus* за дії лазерного



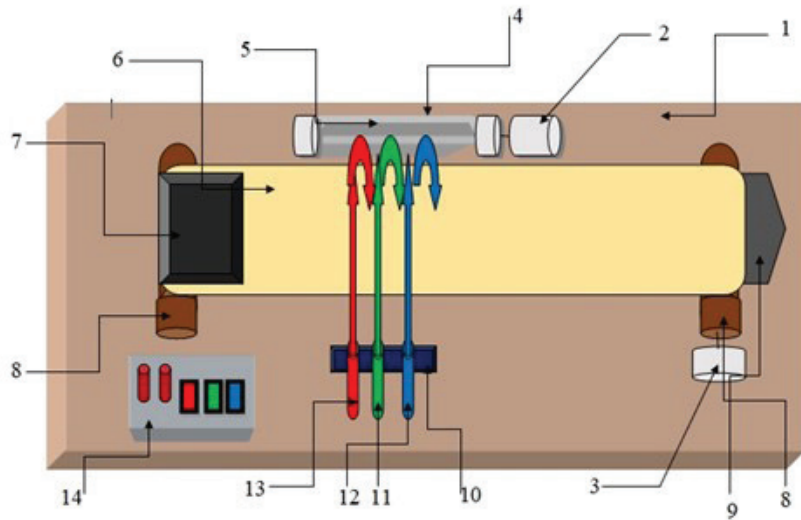


Рис. 1. Пристрій для опромінення міцелію монохроматичним світлом за допомогою LED-лазерів. 1 – платформа для кріплення пристрою; 2, 3 – електродвигуни; 4 – захисна кришка для дзеркальної призми; 5 – дзеркальна призма; 6 – транспортерна стрічка; 7 – бункер для об'єктів до опромінення; 8 – валик, який рухає транспортерну стрічку; 9 – платформа для опроміненних об'єктів; 10 – штатив для кріплення LED-лазерів; 11 – LED-лазер BGP-3010-5 з випромінюванням зеленого спектра (довжина хвилі 532 нм); 12 – LED-лазер BBP-3010-5 з випромінюванням синього спектра (довжина хвилі 405 нм); 13 – LED-лазер BRP-3010-5, з випромінюванням червоного спектра (довжина хвилі 635 нм); 14 – панель управління

Fig. 1. Device for irradiating the mycelium with monochromatic light using LED lasers. 1 – platform for mounting the device; 2, 3 – electric motors; 4 – protective cover for the mirror prism; 5 – mirror prism; 6 – conveyor belt; 7 – hopper for objects before irradiation; 8 – moving roller conveyor belt; 9 – platform for irradiated objects; 10 – tripod for mounting LED lasers; 11 – LED laser BGP-3010-5 with green spectrum radiation with a wavelength of 532 nm; 12 – LED laser BBP-3010-5 with radiation blue spectrum with a wavelength of 405 nm; 13 – LED laser BRP-3010-5 with red spectrum radiation with a wavelength of 635 nm; 14 – control panel.

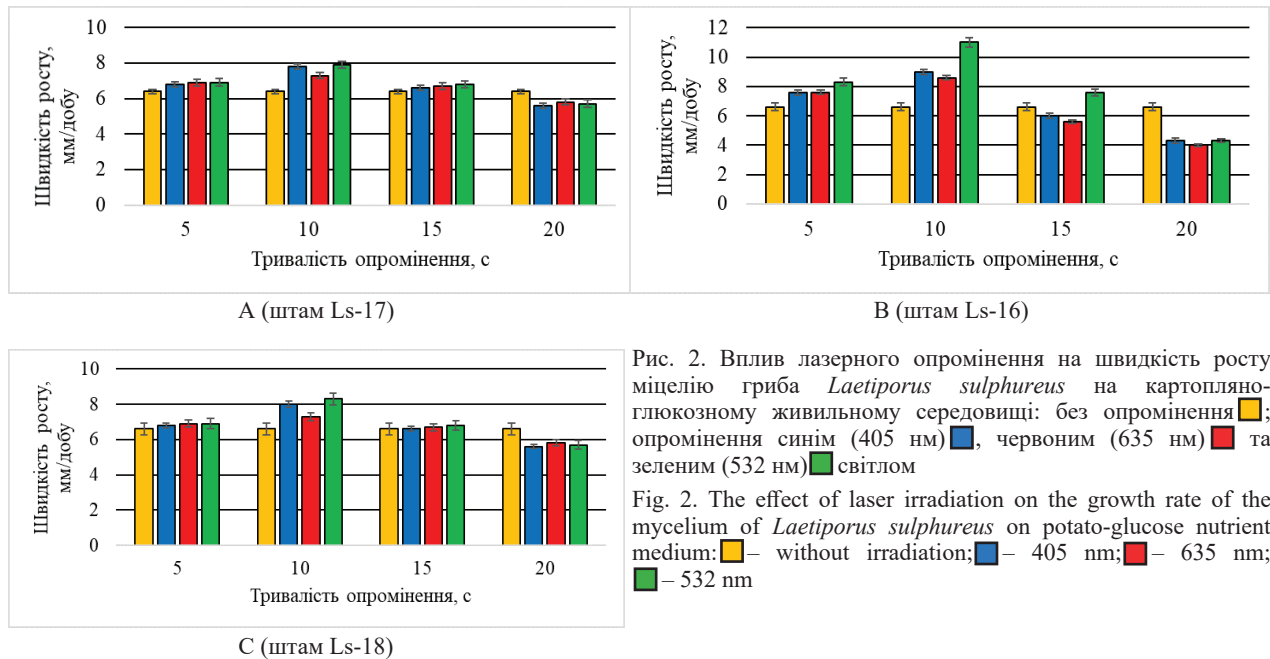


Рис. 2. Вплив лазерного опромінення на швидкість росту міцелію гриба *Laetiporus sulphureus* на картопляно-глюкозному живильному середовищі: без опромінення (жовтий); опромінення синім (405 нм) (синій), червоним (635 нм) (червоний) та зеленим (532 нм) (зелений) світлом

Fig. 2. The effect of laser irradiation on the growth rate of the mycelium of *Laetiporus sulphureus* on potato-glucose nutrient medium: without irradiation (yellow); 405 nm (blue); 635 nm (red); 532 nm (green)

опромінення. Залежно від часу опромінення та штаму різнилась і швидкість радіального росту культур (рис. 2, А, В, С). У попередніх дослідженнях нами було отримано дані для деяких інших видів базидієвих грибів (Reshetnyk et al., 2019). Зокрема для *Pleurotus ostreatus* Fr. найефективнішим є опромінення зеленим світлом (532 нм, енергія опромінення 51,1 мДж/см<sup>2</sup>), для його штаму Р-192 швидкість радіального росту міцелію зросла на 27,8% (Reshetnyk et al., 2019). Для макроміцета *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer найкращим є опромінення синім (405 нм, енергія опромінення 25,05 мДж/см<sup>2</sup>) та зеленим світлом (532 нм, енергія опромінення 51,1 мДж/см<sup>2</sup>), так для штаму F-03 швидкість радіального росту міцелію зросла на 53,7–55,5% (Reshetnyk, 2019). Для лікарського гриба *Schizophyllum commune* Fr. найефективнішим є опромінення міцелію червоним світлом (635 нм, енергія опромінення 51,1 мДж/см<sup>2</sup>), для штаму S.c.-03 швидкість росту міцелію зросла на 84,3% (Reshetnyk, Yuskov, 2020). Нами вперше було встановлено, що лазерне опромінення міцелію впливає на ростові процеси штамів гриба *L. sulphureus*.

Аналіз отриманих результатів свідчить про те, що для штамів Ls-17, Ls-16, Ls-18 *L. sulphureus* найефективнішим є опромінення зеленим світлом (532 нм, енергія опромінення 51,1 мДж/см<sup>2</sup>) тривалістю 10 с. За дії цього режиму опромінення швидкість радіального росту міцелію зросла від 23,4% до 66,7% відповідно до контролю. При лазерному опроміненні синім світлом (405 нм, енергія опромінення 51,1 мДж/см<sup>2</sup>) тривалістю 10 с середня швидкість радіального росту для усіх досліджуваних штамів цього виду збільшилася від 21,8 до 36,4%. Опромінення червоним світлом (635 нм, енергія опромінення 51,1 мДж/см<sup>2</sup>) тривалістю 10 с сприяло зростанню середньої швидкості росту міцелію для усіх досліджуваних штамів цього виду від 10,6 до 30,3% відповідно. Швидкість росту міцелію за дії лазерного опромінення тривалістю 5 с червоним (635 нм), синім (405 нм) та зеленим (532 нм) світлом з енергією опромінення 25,05 мДж/см<sup>2</sup> зростала від 15,1 до 25,7% для усіх досліджуваних штамів.. Опромінення протягом 15 с та 20 с червоним, синім та зеленим світлом з енергією опромінення 77,3 та 102,5 мДж/см<sup>2</sup> відповідно суттєво не впливало на середню швидкість радіального росту, а навпаки, пригнічувало ріст міцелію усіх досліджуваних штамів *L. sulphureus* (рис. 2, А, В, С). Для подальших досліджень було відібрано штам Ls-16 гриба *L. sulphureus*, швидкість

росту якого при опроміненні зеленим світлом (енергія опромінення 51,1 мДж/см<sup>2</sup>) тривалістю 10 с зростала на 66,7% відносно контролю.

Отримані нами дані дещо відрізняються від результатів досліджень Дзигун (Dzyhun, 2004) та Сашенкової зі співавторами (Sashenkova et al., 2005). Зокрема, швидкість росту неопроміненого міцелію, культивованого на КГА, в нашому досліді становила 6,4–6,6 мм/добу. За дії лазерного опромінення міцелію зеленим (532 нм), синім (405 нм) та червоним (635 нм) світлом протягом 10 с нами було отримано значно вище значення швидкості росту міцелію.

Культурально-морфологічні особливості міцеліальних колоній штамів *L. sulphureus* на агаризованому живильному середовищі (КГА) були типовими для цього виду і відповідали описаним в літературі (Sashenkova et al., 2005; Ozerova, 2006). Для всіх досліджуваних нами штамів *L. sulphureus* характерним був повстяно-борошнистий тип колоній. За кольоровою шкалою Бондарцева (Bondartsev, 1954) для штамів *L. sulphureus* було встановлено блідо-пісочне забарвлення міцелію. В усіх досліджуваних штамів за дії лазерного опромінення протягом 5 та 10 с спостерігали зональність росту колоній міцелію. Інокулом та центральна зона колонії навколо нього за дії протягом 10 с опромінення довжиною хвилі 532 нм (зелене світло) утворювали більш щільний та високий міцелій, забарвлений в блідо-пісочний колір. Далі від центру інокулюму до краю колонії розходилися концентричні кола менш щільного та більш високого міцелію, забарвлення якого було світлішим, ближче до світло-кремового кольору. Субстратний міцелій по краю колонії був також світло-кремовий. Колонії міцелію за дії опромінення червоним (635 нм) та синім (405 нм) світлом упродовж 5 та 10 с і зеленим (532 нм) протягом 5 с мали слабо виражену концентричну зональність та досить щільний шар міцелію ближче до центру інокулюму, а край колонії був менш щільним та блідо забарвленим. У контрольному варіанті досліді та за дії опромінення міцелію протягом 15 та 20 с зональність колонії не була відмічена. Реверзум колонії в усіх досліджуваних штамів *L. sulphureus* був однаковим, пігментації в товщу живильного середовища не відбувалося (рис. 3).

Отримані нами результати можна пояснити з точки зору теорії про універсальність механізмів фотоіндукції (Karu, 2008), згідно з якою первинні хімічні реакції супроводжуються появою вільних радикалів, які запускають окислювальні процеси,

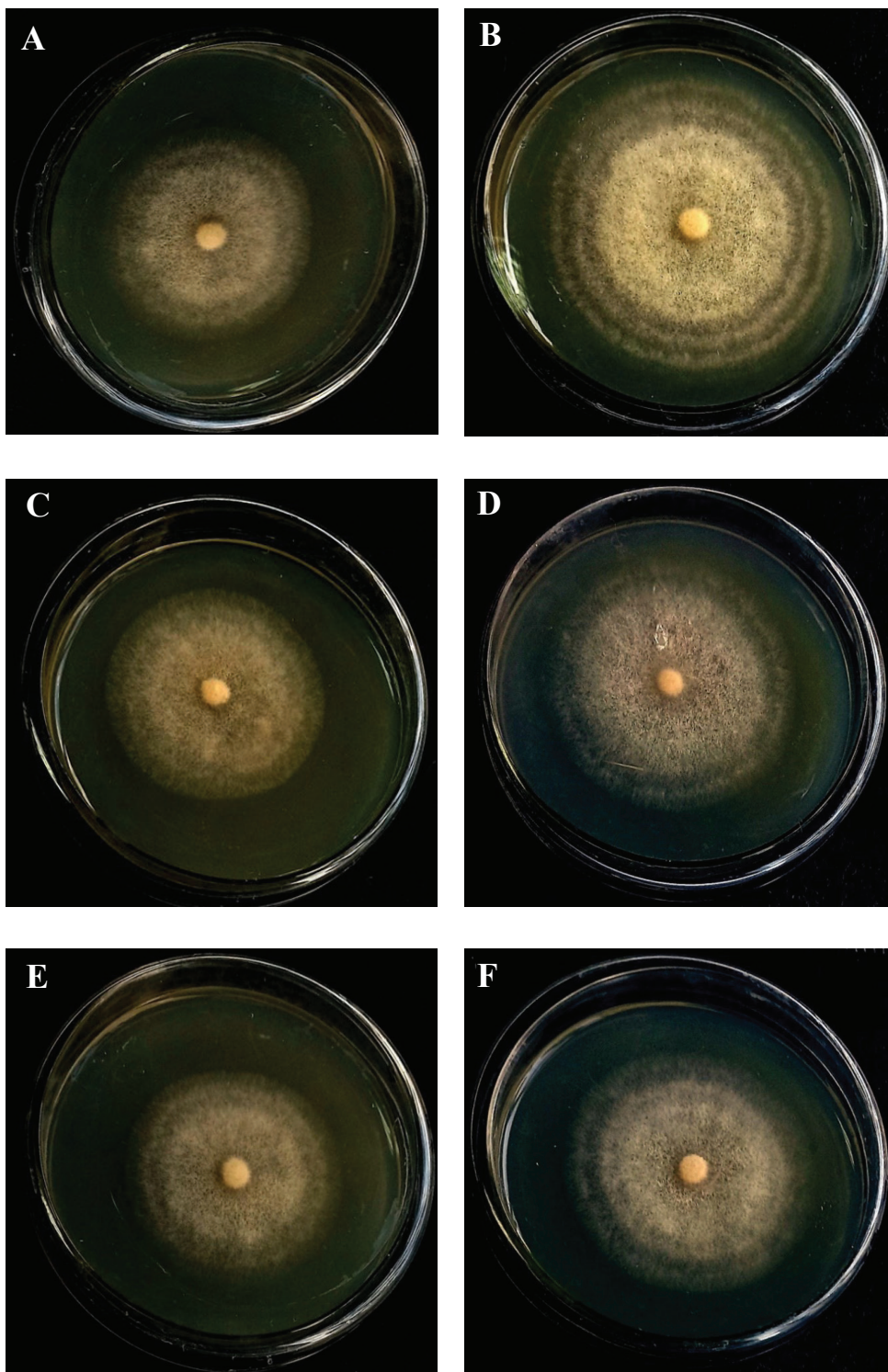


Рис. 3. Колонії гриба *Laetiporus sulphureus* (штам Ls-16) на агаризованому живильному середовищі (КГА) впродовж 5 діб за дії лазерного опромінення. А: 532 нм, 5 с; В: 532 нм, 10 с; С: 405 нм, 5 с; D: 405 нм, 10 с; Е: 635 нм, 5 с; F: 635 нм, 10 с

Fig. 3. Colonies of the *Laetiporus sulphureus* strain Ls-16 on agar nutrient medium (PGA) (5 days) under the influence of laser irradiation: A: 532 nm, 5 s; B: 532 nm, 10 s; C: 405 nm, 5 s; D: 405 nm, 10 s; E: 635 nm, 5 s; F: 635 nm, 10 s



що мають ланцюговий характер. Відповідно зміни, викликані світлом в фотоакцепторних молекулах, супроводжуються каскадом біохімічних реакцій у клітинах, які не вимагають подальшої активізації світлом. Цим фактом пояснюється механізм багаторазового посилення первинного ефекту опромінення. Отже, можна припустити, що основу механізму впливу LED-лазерів на клітини становлять процеси, що відбуваються на клітинному та молекулярному рівнях. Крім того, відомо, що лазерне опромінення стимулює метаболічну активність клітин. Відповідно, стимулювання біосинтетичних процесів може визначати дію опромінення на процеси життєдіяльності та регенерації клітин і тканин.

## Висновки

Нами вперше отримано показники швидкості радіального росту міцелію та вивчено культурально-морфологічні особливості колоній культур у трьох штамів *L. sulphureus* за дії лазерного опромінення на агаризованому живильному середовищі КГА. Статистично достовірну максимальну швидкість радіального росту міцелію – 11 мм/добу, було встановлено для штаму Ls-16 за дії лазерного опромінення міцелію впродовж 10 с зеленим світлом (532 нм). Культурально-морфологічні особливості міцеліальних колоній штамів *L. sulphureus* на агаризованому живильному середовищі (КГА) були типовими для цього виду, проте різнилися залежно від тривалості опромінення та довжини хвилі світла. Слід зазначити, що за дії опромінення зеленим світлом (532 нм) упродовж 10 с інкулюм та центральна зона міцеліальної колонії навколо нього утворювали найщільніший та найвищий міцелій.

## Подяки

Робота виконана в рамках проекту НДР № 0120U102962 "Розробка способів підвищення продуктивності рослин і грибів за допомогою LED лазерних систем".

## Список посилань

Bhattacharjya D.K., Paul R.K., Miah Md.N., Ahmed K.U. 2015. Comparative study on nutritional composition of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus* Fr.) cultivated on

different sawdust substrates. *BioResearch Communications*, 1(2): 93–98.

Bilay V.I. 1984. *Metody eksperimentalnoy mikologii*. Kyiv: Naukova Dumka, 545 pp. [Билай В.И. 1984. *Методы экспериментальной микологии*. Киев: Наукова думка, 545 с.].

Bisko N.A., Babitskaya V.G., Buchalo A.S., Krupoderova T.A., Lomberg M.L., Mykhaylova O.B., Puchkova T.A., Solomko E.F., Shcherba V.V. 2012. *Biological features of medicinal macromycetes in culture*, vol. 2. Ed. S.P. Wasser. Sumy: Liaposchenko O.V., 459 pp. [Бисько Н.А., Бабицкая В.Г., Бухало А.С., Круподерова Т.А., Ломберг М.Л., Михайлова О.Б., Пучкова Т.А., Соломко Э.Ф., Щерба В.В. 2012. *Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре*, т. 2. Под ред. С.П. Вассера. Суми: Ляпощенко О.В., 459 с.].

Bondartsev A.S. 1954. *Shkala tsvetov*. Moscow: Izdatelstvo AN SSSR, 27 pp. [Бондарцев А.С. 1954. *Шкала цветов*. Москва: Издательство АН СССР, 27 с.].

Buchalo A.S. 1988. Higher edible *Basidiomycetes* in pure culture. Kyiv: Naukova Dumka, 144 pp. [Бухало А.С. 1988. *Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре*. Киев: Наукова думка, 144 с.].

Buchalo A.S., Babitskaya V.G., Bisko N.A., Wasser S.P., Dudka I.A., Mitropolskaya N.Yu., Mikhaylova O.B., Negreyko A.M., Poedinok N.L., Solomko E.F. 2011. *Biological features of medicinal macromycetes in culture*, vol. 1. Ed. S.P. Wasser. Kyiv: Alterpress, 212 pp. [Бухало А.С., Бабицкая В.Г., Бисько Н.А., Вассер С.П., Дудка И.А., Митропольская Н.Ю., Михайлова О.Б., Негрейко А.М., Поединок Н.Л., Соломко Э.Ф. 2011. *Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре*, т. 1. Под ред. С.П. Вассера. Киев: Альтерпрес, 212 с.].

Dzyhun L.P. 2004. *Ukrainian Botanical Journal*, 61(1): 100–105. [Дзигун Л.П. 2004. Культуральні особливості дереворуйнівного базидіомицета *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill. *Український ботанічний журнал*, 61(1): 100–105].

Figlas N.D., Matute G., Curvetto N. 2016. Sunflower seed hull: its value as a broad mushroom substrate. *Annals of Food Processing and Preservation*, 1(1): 1002.

Galagan J.E., Calvo S.E., Borkovich K.A., Selker E.U., Read N.D., Jaffe D., Fitzhugh W., Ma L.-J., Smirnov S., Purcell S., Rehman B., Elkins T., Engels R., Wang Sh., Nielsen C.B., Butler J., Endrizzi M., Qui D., Ianakiev P., Bell-Pedersen D., Nelson M.A., Werner-Washburne M., Selitrennikoff C.P., Kinsey J.A., Braun E.L., Zelter A., Schulte U., Kothe G.O., Jedd G., Mewes W., Staben Ch., Marcotte E., Greenberg D., Roy A., Foley K., Naylor J., Stange-Thomann N., Barrett R., Gnerre S., Kamal M., Kamvysselis M., Mauceli E., Bielke C., Rudd S., Frishman D., Krystofova S., Rasmussen C., Metznerberg R.L., Perkins D.D., Kroken S., Cogoni C., Macino G., Catcheside D., Li W., Pratt R.J., Osmani S.A., DeSouza C.P.C., Glass L., Orbach M.J., Berglund J.A., Voelker R., Yarden O., Plamann M., Seiler S., Dunlap J., Radford A., Aramayo R., Natvig D.O., Alex L.A.,



- Mannhaupt G., Ebbole D.J., Freitag M., Paulsen I., Sachs M.S., Lander E.S., Nusbaum Ch., Birren B. 2003. The genome sequence of the filamentous fungus *Neurospora crassa*. *Nature*, 422(6934): 859–868. <https://doi.org/10.1038/nature01554>
- Gvozdkova T.S., Mishin L.T., Chernook T.V., Plenina L.V., Kapich A.N. 2003. *Advances in Medical Mycology*, 3: 218–220. [Гвоздкова Т.С., Мишин Л.Т., Черноок Т.В., Пленина Л.В., Капич А.Н. 2003. Глубинный мицелий ксантофиллсодержащего гриба *Laetiporus sulphureus* основа новой биологически активной добавки. *Успехи медицинской микологии*, 3: 218–220].
- Herrera-Estrella A., Horwitz B. A. 2007. Looking through the eyes of fungi: molecular genetics of photoreception. *Molecular Microbiology*, 64(1): 5–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2007.05632.x>
- Kamada T., Sano H., Nakazawa T., Nakahori K. 2010. Regulation of fruiting body photomorphogenesis in *Coprinopsis cinerea*. *Fungal Genetics and Biology*, 11: 917–921. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2010.05.003>
- Kapits A.N., Gvozdkova T.S., Kvatseva Z.B., Nikolaeva S.N., Shishkina L. N., Galkin S., Khatakka A., Konoplya E.F., Vereshchako G.G., Khodosovskaya A.M., Rutkovskaya Zh.A. 2004. *Advances in Medical Mycology*, 3: 146–148. [Капич А.Н., Гвоздкова Т.С., Квацева З.Б., Николаева С.Н., Шишкина Л.Н., Галкин С., Хатакка А., Конопля Е.Ф., Верещако Г.Г., Ходосовская А.М., Рутковская Ж.А. 2004. Антиоксидантные, радио-защитные и противовирусные свойства экстрактов мицелия гриба *Laetiporus sulphureus* в условиях глубинного культивирования. *Успехи медицинской микологии*, 3: 146–148].
- Karu T.Y. 2008. In: *Holography: basic research, innovative projects and nanotechnology: materials of XXVI school on coherent optics and holography*. Irkutsk, pp. 156–175. [Кару Т.Й. 2008. Универсальный клеточный механизм лазерной биостимуляции: фотоактивация фермента дыхательной цепи цитохромоксидазы. В кн.: *Голография: фундаментальные исследования, инновационные проекты и нанотехнологии: материалы XXVI школы по когерентной оптике и голографии*. Иркутск, с. 156–175].
- Maslova R.A. 1972. *The growth and development of some aphyllorphous fungi on various nutrient media*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Leningrad, Penza State Agricultural Academy, 25 pp. [Маслова Р.А. 1972. *Рост и развитие некоторых афиллофоровых грибов на различных питательных средах*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.101 "Физиология растений". Ленинград, Пензенская государственная сельскохозяйственная академия, 25 с.].
- Nakano Y., Fujii N., Kojima M. 2010. Identification of blue-light photoreponse genes in oyster mushroom mycelia. *Bioscience Biotechnology Biochemistry*, 10: 2160–2165. <https://doi.org/10.1271/bbb.100565>
- Ozerova N.S. 2006. *Ecological characteristics of xylophilic basidiomycetes of the genera Laetiporus Murrill and Ganoderma P. Karst. Penza region*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Moscow, Penza State Agricultural Academy, 23 pp. [Озерова Н.С. 2006. *Экологические особенности ксилотрофных базидиомицетов родов Laetiporus Murrill и Ganoderma P. Karst. Пензенской области*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.24 "Микология". Москва, Пензенская государственная сельскохозяйственная академия, 23 с.].
- Prysedskyi Yu.H. 1999. *Statystychna obrobka rezultativ biolohichnykh eksperymentiv*. Donetsk: Kassyopeia, 210 pp. [Приседский Ю.Г. 1999. *Статистична обробка результатів біологічних експериментів*. Донецьк: Кассіопея, 210 с.].
- Prysedskyi Yu.H. 2005. *Paket proqram dlia provedennia statystychnoi obrobky rezultativ biolohichnykh eksperymentiv*. Donetsk: DonNU, 84 pp. [Приседский Ю.Г. 2005. *Пакет програм для проведення статистичної обробки результатів біологічних експериментів*. Донецьк: ДонНУ, 84 с.].
- Purschwitz J., Muller S, Kastner C, Fischer R. 2006. Seeing the rainbow: light sensing in fungi. *Current Opinion in Microbiology*, 9: 566–571. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2006.10.011>
- Reshetnyk K.S. 2019. *Scientific Reports of Nules of Ukraine. Biological Series*, 81(5): 1–8. [Решетник К.С. 2019. Вплив LED лазерів на ростові процеси макроміцета *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. *Наукові доповіді НУБіП України. Серія біологічна*, 81(5): 1–8].
- Reshetnyk K.S., Yuskov D.S. 2020. *Agroecological Journal*, 2: 106–111. [Решетник К.С., Юськов Д.С. 2020. Інтенсифікація росту базидієвого гриба *Schizophyllum commune* за допомогою лазерного опромінення. *Агроекологічний журнал*, 2: 106–111].
- Reshetnyk K., Prysedsky Yu., Yuskov D. 2019. The influence of laser irradiation on the development of vegetative micelium *Pleurotus ostreatus*. *Biologija*, 65(4): 243–250.
- Sashenkova S.A., Iliina G.V., Kozyireva N.S., Ivanov A.I. 2005. *Mikologiya i Phytopatologiya*, 39(1): 35–40. [Сашенкова С.А., Ильина Г.В., Козырева Н.С., Иванов А.И. 2005. Рост и морфологические особенности мицелия чистых культур трутовика серно-желтого *Laetiporus sulphureus* в зависимости от условий культивирования. *Микология и фитопатология*, 39(1): 35–40].
- Stalpers J.A. 1978. Identification of wood-inhabiting *Aphyllorphales* in pure culture. *Studies in Mycology*, 16: 1–248.
- Yu Z., Fischer R. 2019. Light sensing and responses in fungi. *Nature Reviews Microbiology*, 17(1): 25–36. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0109-x>

Рекомендує до друку М.М. Сухомлин



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.480>

## Білкові тілця ендоплазматичного ретикулуму у *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*): походження, структурно-біохімічні особливості та функціональне значення

Світлана М. РОМАНЧУК

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна  
[rrsm@ukr.net](mailto:rrsm@ukr.net)

Romanchuk S.M. 2020. **Protein bodies of the endoplasmic reticulum in *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*): origin, structural and biochemical features, functional significance.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(6): 480–494.

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

**Abstract.** History of the discovery, formation, structural and biochemical traits of the protein bodies, derivatives of the granular endoplasmic reticulum (GER) that are known as ER-bodies, are reviewed. The functions of ER-bodies in cell vital activity mainly in *Arabidopsis thaliana* are reported. The highly specific component of ER-bodies,  $\beta$ -glucosidase enzyme, is described and its protecting role for plants under effect of abiotic and biotic factors is characterized. Based on the analytical review of the literature, it is shown that ER-bodies and the transcription factor NAI2 are unique to species of the family *Brassicaceae*. The specificity of the system GER – ER-bodies for *Brassicaceae* and thus the fundamental and applied importance of future research of mechanisms of its functioning in *A. thaliana* and other *Brassicaceae* species are emphasized.

**Keywords:** *Brassicaceae*, *Brassicales*,  $\beta$ -glucosidase, cell defenses, ER-bodies, NAI2, PYK10

Submitted 07 August 2020. Published 24 December 2020

Романчук С.М. 2020. **Білкові тілця ендоплазматичного ретикулуму у *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*): походження, структурно-біохімічні особливості та функціональне значення.** *Український ботанічний журнал*, 77(6): 480–494.

**Реферат.** В огляді висвітлено історію відкриття, особливості формування, структурні та біохімічні характеристики ЕР-тілць – похідних гранулярного ендоплазматичного ретикулуму (ЕЕР); описано їхні функції у забезпеченні життєдіяльності клітин (переважно на прикладі *Arabidopsis thaliana*). Описаний високоспецифічний компонент ЕР-тілць – ензим  $\beta$ -глюкозидаза та охарактеризовано її роль у захисті рослин від абіотичних і біотичних чинників. На основі аналізу огляду літератури показано, що ЕР-тілця і транскрипційний фактор NAI2 разом притаманні виключно видам родини *Brassicaceae*. Підкреслено особливість системи ЕЕР – ЕР-тілця для родини *Brassicaceae*, а отже, фундаментальне та прикладне значення майбутнього дослідження механізмів її функціонування у *A. thaliana* та інших видів родини *Brassicaceae*.

**Ключові слова:** *Brassicaceae*, *Brassicales*, NAI2, PYK10,  $\beta$ -глюкозидаза, ЕР-тілця, захисні реакції клітини

Ендоплазматичний ретикулум (ЕР) вперше був описаний у культурі клітин фібробластів, отриманих із ембріонів курей, як тонкий "шнурок", що простягається по всій цитоплазмі, може утворювати мережеву сітку, контактує із ядерною мембраною та плазмалемою, має розширення у вигляді "нерівних точок", "пальцеподібних утворень" та "везикул", місцями "шнурок" покритий гранулами (Porter et al., 1945).

Пізніше уявлення щодо структури ЕР і його основних функцій були істотно розширені завдяки методам електронної та конфокальної мікроскопії (Buvat, 1963; Hawes et al., 1981; Quander, 1990), прижиттєвого вивчення клітин в УФ-спектрі та відеозйомки (Quander, Schnepf, 1986; Lichtscheidl, Weiss, 1988), заморожування-сколювання тощо (Stachelin, Chapman, 1987; Fernandez, Stachelin, 1987). Суттєво поглибили уявлення щодо просторової організації ЕР одержані тривимірні зображення у нативному стані (Mitsubishi et al., 2000; Kamigaki et al., 2009). Структурно виділяють агранулярний (АЕР) та гранулярний (ГЕР) ретикулуми, на зовнішній поверхні мембран останнього містяться рибосоми (Stachelin, 1997). Площа мембран ЕР складає більше половини загальної площі всіх мембран клітини. В клітині ЕР представлений динамічною системою з'єднаних між собою плоских та/або розширених цистерн і циліндричних трубочок (Lai et al., 2014; Wang et al., 2014; McFarlane et al., 2017). ЕР бере безпосередню участь в утворенні зовнішньої мембрани ядерної оболонки під час поділу клітини (Maison et al., 1993; Voeltz et al., 2006). Встановлено, що основні функції ЕР полягають у біосинтезі та метаболізмі речовин, зокрема білків, ліпідів, вуглеводів, побудові інших мембранних структур клітини і продукуванні вакуоль та білкових тілець (Howell, 2013; Angelos et al., 2017; Stefano, Brandizzi, 2018; Balla et al., 2019).

Білкові тільця в ендоспермі та зародках насінин, які є похідними ГЕР, містять запасні білки та дуже різноманітні за складом, структурою та функцією рослин з різних таксономічних груп, зокрема злаків і бобових (Zhou et al., 2013). Наприклад, білкові тільця *Zea mays* L. (*Poaceae*,) містять зеїн, *Sorghum bicolor* (L.) Moench (*Poaceae*) та *Oryza sativa* L. (*Poaceae*) – проламін (Okita, Rogers, 1996; Herman, Larkins, 1999; Nagamine et al., 2011; Kumar et al., 2012), *Triticum aestivum* L. (*Poaceae*) – гліadini і глютеніни (Rosenberg et al., 1993; Tosi et al., 2011), а *Vigna mungo* (L.) Hepper та *V. radiata* (L.) R. Wilczek

(*Fabaceae*) – цистеїнову ендопептидазу (Okamoto, Minamikawa, 1998; Toyooka et al., 2000). В клітинах вегетативних органів видів родини *Brassicaceae* Juss. описано білкові тільця, які містять фермент β-глюкозидазу та притаманні лише цій родині (Hayashi et al., 2001; Matsushima et al., 2003a, b; Nakano et al., 2014; Wang et al., 2017; Nakazaki et al., 2019; Yamada et al., 2020).

## Походження ЕР-тілець

Білкові тільця у рослин видів родини *Brassicaceae* за допомогою методів фазово-контрастної та електронної мікроскопії вперше було виявлено в клітинах кореня *Raphanus sativus* L. як розширені цистерни ГЕР, які заповнені речовиною середньої електронної щільності (Bonnett, Newcomb, 1965), і пізніше названі "бонетками" на честь Н.Т.Т. Bonnett. Оскільки вміст і функції цих структур були невідомі, їх назвали "таємничими органелами" ("mystery organelles") (Gunning, 1998) і широко досліджували впродовж 1960–1990 рр. *in vivo* та *in vitro* в інших видів родини *Brassicaceae* (Iversen, 1970a; Behnke, Eschbeck, 1978; Gailhofer et al., 1979; Jørgensen, 1981). Зокрема, подібні тільця було ідентифіковано в клітинах кореневого чохла та зони розтягування коренів проростків *Lepidium sativum* L. (Iversen, Flood, 1969), *Cardamine hirsuta* L., *Arabis alpina* L., *Sinapis alba* L. (Iversen, 1970b), *Thlaspi arvense* L. (Hoefert, 1975), *A Armoracia rusticana* G. Gaertn. (Jørgensen et al., 1977) та *Brassica chinensis* L. (Bones et al., 1989). В клітинах апікальної меристеми кореня тілець не спостерігали. Згодом подібні тільця, похідні від ГЕР, було описано в коренях трансгенних рослин *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., які містили зелений флуоресцентний білок (green fluorescent protein, GFP), (Haseloff et al., 1997; Gunning, 1998; Ridge et al., 1999; Mitsubishi et al., 2000; Hawes et al., 2001; Hayashi et al., 2001) та названо ЕР-тільцями, (Hayashi et al., 2001), хоча їх ще деякий час називали "таємничими органелами" (Hawes et al., 2001) або "веретенноподібними тільцями" ("fusiform bodies") (Nelson et al., 2004). За останні роки ЕР-тільця достовірно ідентифіковані у *B. rapa* L. (Kalinina, 2007), *Arabis alpina*, *Crucihimalaya lasiocarpa* (Hook.f. & Thomson) Al-Shehbaz, *Olimarabidopsis pumila* (Stephan) Al-Shehbaz, *Cardamine hirsuta*, *Thellungiella salsuginea* O.E. Schulz, *Sisymbrium irio* L. та *Capsella rubella* (Nakano et al., 2017).

## Структурно-біохімічні особливості ER-тілець

ER-тілець, які містять  $\beta$ -глюкозидазу, є унікальними для видів родини *Brassicaceae*, досі вони не виявлені як у видів з інших родин з порядку *Brassicales*, зокрема, *Resedaceae* і *Tovariaceae* (Iversen 1970b; Behnke, Eschlbeck, 1978; Bones et al., 1989), так і у видів з родин *Papaveraceae* і *Fumariaceae* (*Rhoeadales*) (Iversen, 1970b; Bones et al., 1989), *Fabaceae* (*Fabales*) (Esau, 1975), *Solanaceae* (*Solanales*) (Hawes et al., 2001) тощо (Iversen, 1970a; Esau, 1975; Thangstad et al., 1990, 1991; Schmid et al., 1999; Okamoto et al., 2003; Senatore et al., 2009; Nakano et al., 2017). Питання щодо участі мікротілець у метаболізмі глюкозинолатів ( $\beta$ -тіоглюкозид-N-гідроксисульфатів) – вторинних метаболітів, які є специфічними для *Brassicales* (Halkier, Gershenzon, 2006), залишалось невирішеним упродовж кількох десятиліть. Розглядалась можливість присутності в ER-тілець мірозинази, яка мала активність щодо синігрину (аліфатичного глюкозинолату) (Iversen, 1970a; Nitz et al., 2001). Але цю гіпотезу було спростовано та встановлено, що основним ферментом ER-тілець є  $\beta$ -глюкозидаза (Matsushima et al., 2003a).

За допомогою аналізу транскриптому та протеому *A. thaliana* дикого типу, трансгенних рослин і мутантів *coil*, *etr1-4*, *tsal*, *nai1*, *nai1-1*, *nai1-2*, *nai2*, *leb*, *pyk10*, *lec1*, *meb1*, *meb2*, *meb1 meb2 at4g27870*, *bglu18 pyk10*, *naip1*, *naip2* та *naip3* ідентифіковано основні гени та білки, які залучені до процесів формування та функціонування ER-тілець (Dunkley et al., 2006; Yamada et al., 2011; Nakano et al., 2014). Використання мутантів *nai1-1* ("nai" – "відсутність" у перекладі з японської мови), *nai1-2* (Matsushima et al., 2004) та *nai2* (Yamada et al., 2008, 2020) дозволило встановити, що формування ER-тілець контролюється факторами транскрипції NAI1 та NAI2. Важливо відмітити, що NAI2 притаманний лише *Brassicales* (Yamada et al., 2008, 2020) та ідентифікований у геномі всіх видів *Brassicaceae*, тоді як в інших родин цього порядку він трапляється не завжди (Nakano et al., 2017; Yamada et al., 2020). На прикладі мутанта *tsal* (TONSOKU 1) визначено, що білок TSA1 (TSA-associating protein 1), який є близьким гомологом NAI2, відіграє важливу роль у формуванні ER-тілець внаслідок, поранення рослини та дії фітогормону метилжасмонату (Geem et al., 2019). У нокаут-мутанта *coil* (coronatine-insensitive protein 1), нечутливого до екзогенної дії метилжасмонату, та нокаут-мутанта *etr1-4* (ethylene receptor 1-4), нечутливого до дії етилену (Matsushima

et al., 2002), ER-тілець не утворювалися. Мутант *leb-1* (long ER-body) і подвійний мутант *bglu21-1 pyk10-1* з порушеною роботою гена *PYK10* містили ER-тілець в меншій кількості, але більшого розміру та значно видовженої або атипової форми порівняно з такими у дикого типу (Nagano et al., 2009). Абревіатура *PYK10* дослівно не розшифровується, а пояснюється як "бета-глюкозидазний комплекс" ("beta-glucosidase complex"), хоча таке пояснення є не зовсім коректним.

Конструювання нокаут-мутанта *nai2* дозволило ідентифікувати специфічні білки мембрани ER-тілець (Yamada et al., 2013). Аналіз білкового складу нокаут-мутантів *meb1* (membrane of ER-body), *meb2* та потрійного мутанта *meb1 meb2 at4g27870* показав, що відсутність одного зі структурних білків мембрани ER-тілець не впливає на їхнє утворення та накопичення в них  $\beta$ -глюкозидази; кількість ER-тілець у цих мутантів була такою, як і в дикого типу. Видалення декількох білків у подвійного мутанта *meb1 meb2* викликало порушення формування та морфології ER-тілець (Yamada et al., 2013). На моделі подвійного мутанта *bglu18 pyk10* ( $\beta$ -glucosidase 18) показано захисну функцію ER-тілець при поїданні рослини травоядними тваринами (Nakazaki et al., 2019). Вивчення одиничних, подвійних та потрійних мутантів *naip1* (NAI2-interacting proteins), *naip2* і *naip3* дало можливість ідентифікувати білки, які відіграють вирішальну роль у біогенезі ER-тілець (Wang et al., 2019).

Основний фермент ER-тілець  $\beta$ -глюкозидаза (глюкозид-глюкогідролаза, КФ 3.2.1.21) каталізує гідроліз арил- та алкіл- $\beta$ -D-глюкозидів, а також глюкозидів із вуглеводним фрагментом (Esen, 1993). Встановлено, що  $\beta$ -глюкозидаза *PYK10* у клітині трапляється в двох станах: активному нерозчинному та неактивному розчинному (Nagano et al., 2005). Геном *A. thaliana* кодує 47  $\beta$ -глюкозидаз (BGLU) (Xu et al., 2004), 40 із них містять сигнальну послідовність на N-кінці поліпептидного ланцюга і 8 – сигнальний елемент утримання в компартментах ER на C-кінці (Nakano et al., 2014). До останніх належать білки: BGLU18, BGLU19, BGLU20, BGLU21, BGLU22, *PYK10* / BGLU23 (далі – *PYK10*), BGLU24 та BGLU25. Встановлено, що білок *PYK10* масою 65 кДа є основним компонентом ER-тілець та накопичується лише в цих структурах (Matsushima et al., 2003a; Matsushima et al., 2004). Використання трансгенних рослин із застосуванням мітки GFP дозволило чітко відізнати ER-тілець, що містять фермент *PYK10* (Mitsuhashi et al., 2000; Hawes et al., 2001; Hayashi



et al., 2001; Matsushima et al., 2002, 2003a, b, 2004; Hara-Nishimura et al., 2004), від інших білкових тілець у клітинах (Schmid et al., 1998; Toyooka et al., 2000; Herman, 2008; Yasuda et al., 2009; Kumamaru et al., 2010; Satoh-Cruz et al., 2010; Nagamine et al., 2011). Білок РYК10 належить до родини глюкозид гідролаз 1 (glucoside hydrolases 1, GH1) (Xu et al., 2004), тоді як інші  $\beta$ -глюкозидази належать до родин GH3, GH5, GH9 або GH30 (Henrissat, 1991; Ketudat Cairns, Esen, 2010). Послідовність DGPVXPPSNKLARASFP (X – невизначено) на N-кінці РYК10 забезпечує вивільнення цього білка (Matsushima et al., 2003a). На C-кінці РYК10 розташований сигнальний елемент утримання KDEL, який відповідає за акумулювання ферменту в межах компартментів ЕР та відповідно ЕР-тілець (Denecke et al., 1992; Matsushima et al., 2003a) і запобігає його секреції з ЕР, а у разі випадкового виходу білка забезпечує його повернення до ЕР (Pagny et al., 1999; Stornaiuolo et al., 2003). Абревіатура KDEL складена за відповідними маркувальними літерами до кожної амінокислоти, які входять у цю послідовність: К – лизин (lysine, Lys), D – аспарагінова кислота (aspartic acid, Asp), Е – глутамінова кислота (glutamic acid, Glu) і L – лейцин (leucine, Leu).

Під впливом абіотичних або біотичних чинників в ЕР-тілях, окрім РYК10, додатково можуть бути присутні ще три ізоформи  $\beta$ -глюкозидази. Так, після механічного пошкодження або поїдання травоядними тваринами сім'ядольних листків та листків розетки *A. thaliana* відбувався синтез і накопичення в ЕР-тілях BGLU18 (Ogasawara et al., 2009; Nakazaki et al., 2019), а після дії метилжасмонату або травмування органів проростків цих рослин виявлялися мізерні кількості BGLU21 та BGLU22 (Nagano et al., 2008; Yamada et al., 2011). BGLU18 у малій кількості також була присутня в ЕР-тілях клітин листків розетки за нормальних умов росту рослин (Yamada et al., 2011; Nakazaki et al., 2019) на відміну від таких у клітинах кореня (Nakano et al., 2014). Показано, що до складу ЕР-тілець іноді, зокрема в умовах осмотичного стресу, можуть входити протеази у VPE (vacuolar processing enzyme) та RD21 (responsive to desiccation-21), на C-кінці яких немає сигнального елемента утримання ЕР (Hayashi et al., 2001).

Встановлено, що мембрана ЕР-тілець, на відміну від ЕР, містить у своєму складі два специфічні інтегральні білки – МЕВ1 та МЕВ2 (membrane protein of endoplasmic reticulum body 1, 2), які, на думку авторів досліджень, виконують значну роль

у функціонуванні ЕР-тілець (Yamada et al., 2013; Nakano et al., 2014). До складу сформованих ЕР-тілець також входить білок NAI2 (Yamada et al., 2009, 2011; Nakano et al., 2014), який відповідає за накопичення РYК10 (Yamada et al., 2008) та організацію білків МЕВ1 і МЕВ2 (Yamada et al., 2013), а також білки NAI1, NAI2 і NAI3, що визначають розмір ЕР-тілець (Wang et al., 2019). Також розмір ЕР-тілець залежить від наявної кількості РYК10, в окремих випадках – від BGLU21 (Nagano et al., 2009). NAI2 і NAI1 входять до складу ЕР-тілець клітин кореня, гіпокотила та сім'ядольних листків *A. thaliana*, тоді як NAI2 і NAI3 знаходять ще й в листках розетки (Wang et al., 2019).

За несприятливих для рослини умов у функціонуванні ЕР-тілець додатково виявляються шість білків JALs (jacalin-related lectin) – РВР1 (РYК10-binding protein 1) (Matsushima et al., 2003b, 2004), JAL22, JAL23, JAL31, JAL33 і РВР1/JAL30, три білки GLLs (GDSL lipase-like protein) – GLL22, GLL23 і GLL25 (Nagano et al., 2005, 2008), а також білки ML3 (MD2-related lipid recognition protein 3) (Hakenjos et al., 2013), ERMO3 (endoplasmic reticulum morphology 3) (Nakano et al., 2009, 2012) та MATH (Meprin and TRAF homology domain-containing proteins) (Yamada et al., 2008; Nakano et al., 2012), які не входять до їхнього складу, а знаходяться в цитозолі, цитоскелеті, вакуолях, плазмалемі або апопласті. Ці білки разом із РYК10 беруть участь у відповіді ЕР-тілець на дію стресових чинників (Nagano et al., 2008), більшість із них, зокрема РВР1 (Nagano et al., 2005), сприяють підвищенню активності  $\beta$ -глюкозидази. Припускається, що за таких умов у функціонуванні ЕР-тілець можуть брати участь білки GNLI (GNOM-like 1), SEC24a (endoplasmic reticulum morphology 2) (Faso et al., 2009; Nakano et al., 2009), PR1 (pathogenesis-related) та PDF1.2 (plant defensin 1.2) (Nakano et al., 2014), які локалізовані в інших компартментах клітини. РYК10 також взаємодіє з білками NSP1 (nitrile specifier proteins), NSP3, NSP4, ESP (epithiospecifier protein) та ESM1 (epithiospecifier modifier 1), які впливають на кінцеві продукти метаболізму глікозинолатів (Nakano et al., 2017). Схема процесу утворення ЕР-тілець, а також компоненти, які беруть участь у цьому процесі та подальшому функціонуванні ЕР-тілець, наведені на рис. 1.

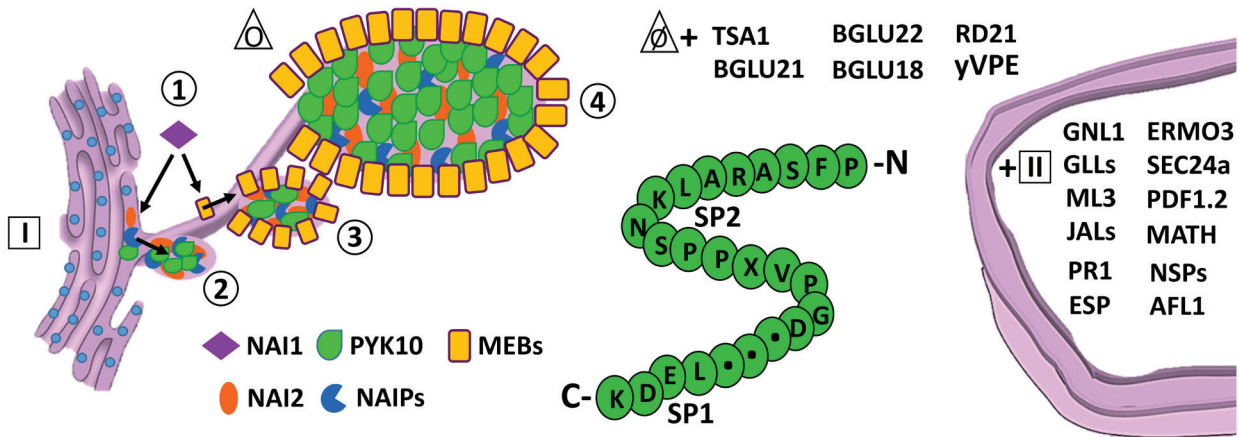


Рис. 1. Схема формування ER-тілець у клітинах епідермісу сім'ядолей *Arabidopsis thaliana*. O: нормальні умови росту рослин; Ø: несприятливі умови росту рослин; I – гранулярний ендоплазматичний ретикулум; II – інші компартменти рослинної клітини; 1 – трансляція: NAI1 експресується та індукує експресію *PYK10*, *NAI2*, *NAIPs*, *MEB1* і *MEB2*; 2 – початок формування: *PYK10*, *NAI2* і *NAIPs* можуть взаємодіяти між собою для визначення форми та розміру ER-тілець; 3 – специфікація мембрани: *NAI2* утворює комплекс з *MEB1* і *MEB2*, а потім залучає їх до утворення специфічної мембрани ER-тілець; 4 – завершення формування; C- і N- кінці амінокислотної послідовності β-глюкозидази відповідно; SP1 – сигнальний елемент утримання в межах ендоплазматичного ретикулуму; SP2 – сигнальна послідовність, яка відповідає за вивільнення β-глюкозидази. За Nakano et al. (2014) в модифікації Romanchuk (2020)

Fig. 1. Scheme of ER-body formation in *Arabidopsis thaliana* cotyledon epidermal cells. O: normal growth conditions; Ø: impact of abiotic or biotic factors; I – granular endoplasmic reticulum; II – other compartments of a cell; 1 – translation: NAI1 is expressed and induces the expression of *PYK10*, *NAI2*, *NAIPs*, *MEB1* and *MEB2*; 2 – start of formation: *PYK10*, *NAI2* and *NAIPs* can interact with each other to determine the shape and size of the ER-body; 3 – membrane specification: *NAI2* forms a complex with *MEB1* and *MEB2*, and then involves them in the formation of a specific membrane of the ER-body; 4 – completion of the ER-body formation; C-, N- – C- and N-terminus of the amino acid sequence of β-glucosidase, respectively; SP1 – signal peptide that is responsible for the release of β-glucosidase. After Nakano et al. (2014), modified by Romanchuk (2020)

## Функціональне значення ER-тілець

Припускається, що функціонування ER-тілець у рослинних клітинах пов'язане із метаболізмом глюкозинолатів (Nakano et al., 2017). Зокрема, *A. thaliana* містить аліфатичні, бензильні та індольні глюкозинолати (Brown et al., 2003), тоді як спільною для *Brassicales* є наявність лише бензильних глюкозинолатів (Nakano et al., 2017). В свою чергу, індольні глюкозинолати у видів *Brassicaceae* представлені такими речовинами, як індол-3-у-метил-, 1-метоксіндол-3-у-метил-, 4-гідроксіндол-3-у-метил- та 4-метоксіндол-3-у-метил-глюкозинолатами (Nakano et al., 2017). При пошкодженні тканин рослини та потрапленні патогенів *PYK10* гідролізує індольні глюкозинолати, внаслідок чого утворюються хімічно активні сполуки, зокрема ізотіоціанати та нітрили (Halkier, Gershenzon, 2006), які є токсичними для збудників

та травоядних тварин (Nakano et al., 2017). Існує думка, що під час цього процесу *PYK10*, *BGLU18*, *BGLU21* і *BGLU22* іноді можуть виконувати функцію притаманну мірозидази (Xu et al., 2004; Hopkins et al., 2009; Nakano et al., 2017; Yamada et al., 2020). І на сьогодні деякі автори відносять *PYK10* до мірозидаз (Wang et al., 2017, 2019), хоча встановлено, що він має спорідненість до них лише на 45% (Matsushima et al., 2003a) і всі ідентифіковані мірозидази не мають сигнального елемента утримання в ER. Мірозидази (тіоглюкозид-глюкогідролази, КФ 3.2.1.147) – це родина ферментів, які беруть участь у захисті рослин від впливу стресових чинників (Henrissat, Davies, 2000).

З'ясовано, що за нормальних умов росту ER-тілець у великій кількості присутні в клітинах епідермісу коренів проростків *A. thaliana* (віком до 14 діб). В епідермісі гіпокотила та сім'ядольних листків таких проростків кількість ER-тілець незначна,

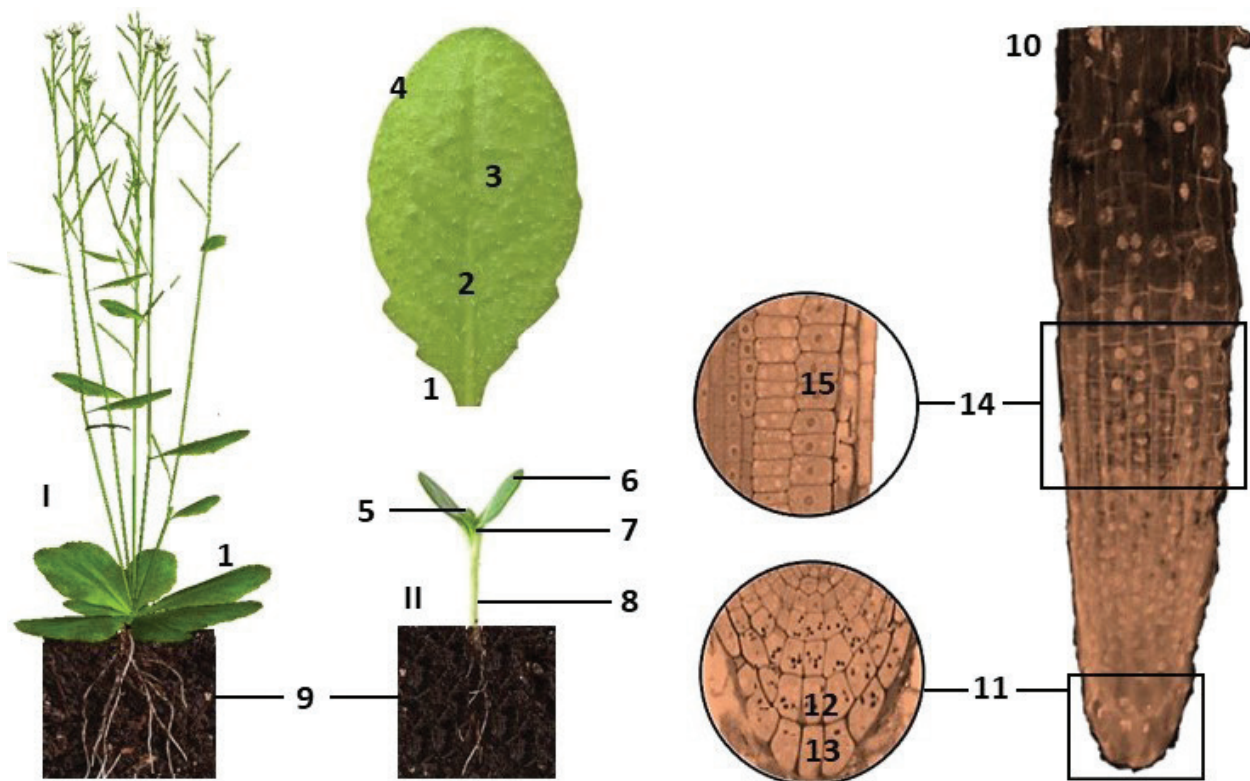


Рис. 2. Схема локалізації ЕР-тілець у клітинах тканин різних органів *Arabidopsis thaliana*. I: зріла рослина; II: проросток; 1 – листок розетки, 2 – центральна жилка, 3 – пластинка листка, 4 – край листової пластинки, 5 – ювенільний листок, 6 – сім'ядольний листок, 7 – черешок, 8 – гіпокотиль, 9 – корінь, 10 – кінчик кореня, 11 – кореневий чохлак, 12 – статоцити, що переходять до секреції, 13 – секреторні клітини, 14 – дистальна зона розтягування, 15 – клітини епідермісу. За Nakano et al. (2014), Han et al. (2019), Nakazaki et al. (2019) в модифікації Romanchuk (2020)

Fig. 2. Scheme of the localization of ER-bodies in *Arabidopsis thaliana*. I – mature plant; II – young seedling; 1 – rosette leaf, 2 – midrib, 3 – lamina, 4 – edge of the leaf blade, 5 – juvenile leaf, 6 – cotyledon leaf, 7 – petiole, 8 – hypocotyl, 9 – root, 10 – root apex, 11 – root cap, 12 – statocytes transient to secretion, 13 – secretory cells, 14 – distal elongation zone, 15 – epidermal cells. After Nakano et al. (2014), Han et al. (2019), Nakazaki et al. (2019), modified by Romanchuk (2020)

а в листках розетки вони здебільшого відсутні, і трапляються переважно на краю листової пластинки та центральній жилки. У молодих рослин (віком від 15 до 19 діб) ЕР-тілець постійно присутні в клітинах кореня і рідше гіпокотіля, тоді як, починаючи від 21-ї доби, ЕР-тілець присутні лише в клітинах кореня (Matsushima et al., 2002, 2003a, b; Hara-Nishimura, 2004; Yamada et al., 2011; Nakano et al., 2014; Han et al., 2019; Nakazaki et al., 2019) (рис. 2). Поступове зникнення ЕР-тілець у клітинах сім'ядолей, починаючи від проростків віком у 7 діб, відбувається в напрямі від базальної частини сім'ядолі до її кінчика (Matsushima et al., 2002). Такі зміни у наявності ЕР-тілець в клітинах органів рослин різного віку були описані також в інших видів *Brassicaceae*, зокрема у *Brassica chinensis* (Bones et al., 1989).

Український ботанічний журнал, 2020, 77(6)

ЕР-тілець, які відсутні в клітинах центральній статенхіми (статоцитах) кореневого чохлака *A. thaliana*, формуються при їхньому переході до секреції та присутні у великій кількості в секреторних клітинах (Romanchuk, 2020). У дистальній зоні розтягування кореня ЕР-тілець наявні лише в клітинах епідермісу (Matsushima et al., 2002; Bulavin, 2017; Romanchuk, 2020) (рис. 2). Середня площа ЕР-тілець та їхня кількість 8–9 од. на зріз клітини залишаються постійними впродовж перших 7 діб росту проростка і збільшуються вдвічі на 13-ту добу (Romanchuk, 2020). У *A. thaliana*, як і в інших видів *Brassicaceae*, ЕР-тілець мають округлу або овальну форму та містять тонкофібрилярну речовину середньої електронної щільності (Hayashi et al., 2001; Romanchuk, 2010, 2020; Nakano et al., 2017) (рис. 3).



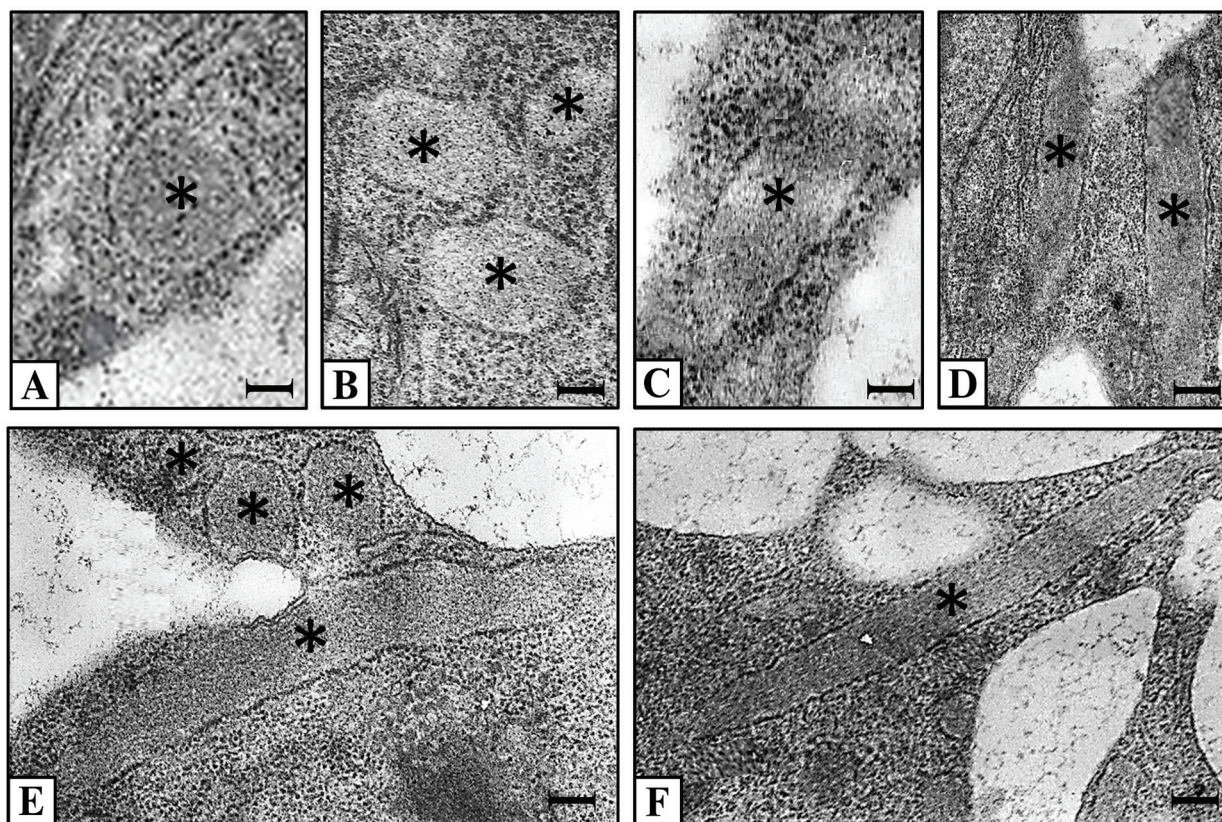


Рис. 3. ЕР-тілця (позначено зірочками) у клітинах епідермісу дистальної зони розтягування коренів проростків *Arabidopsis thaliana* в стаціонарних умовах росту (А), під впливом іонізуючої радіації в дозах 2 Гр (В), 6 Гр (С) і 8 Гр (D) та кліностагування впродовж 5 (Е) та 7 (F) діб. Трансмісійна електронна мікроскопія; масштаб: 200 нм (А–С, Е), 500 нм (D, F)

Fig. 3. ER-bodies (marked with asterisks) in epidermal cells of the root distal elongation zone of *Arabidopsis thaliana* seedlings in stationary growth conditions (A), under the influence of ionizing radiation at doses of 2 Gy (B), 6 Gy (C) and 8 Gy (D), and clinorotation for 5 (E) and 7 (F) days. Bars: 200 nm (A–C, E), 500 nm (D, F).

Є повідомлення про наявність ЕР-тілець у клітинах кори та епідермісу дистальної зони розтягування кореня *R. sativus* (Bonnett, Newcomb, 1965) і *B. rapa* (Kalinina, 2007), а також у клітинах ендодерми кореня трансгенних рослин *A. thaliana* (Nakano et al., 2014). Однак інформація щодо їхньої кількості в окремих тканинах відсутня. Припускається, що локалізація ЕР-тілець пов'язана із функціями клітини та видом рослини. Так, відомо, що в корені індольні глюкозинолати (основні субстрати РҮК10) накопичуються в колумелі, епідермі, корі, ендодермі та центральному циліндрі (Moussaieff et al., 2013), але, можливо у вакуолях (Nakano et al., 2014).

Такі дані вказують на те, що за нормальних для рослини умов росту, РҮК10 та глюкозинолати одночасно знаходяться в різних компартментах

одних і тих самих клітин. Тканинної специфічності акумулювання глюкозинолатів у листках розетки не наведено (Bednarek et al., 2011).

У *A. thaliana* вміст РҮК10 значно збільшується під час проростання насінини (Gallardo et al., 2001) і тримається на високому рівні впродовж перших 5 діб росту проростків, потім лінійно знижується (Matsushima et al., 2002; Matsushima et al., 2003a; Yamamoto et al., 2014).

Процес формування ЕР-тілець опосередковується дією таких фітогормонів, як етилен, жасмонова кислота і метилжасмонат. Два останні сприяють захисту рослин від пошкоджень (Reymond et al., 2000) та поїдання травоядними тваринами (McConn et al., 1997; Wasternack, Parthier, 1997). В експериментах листки розетки 15- і 16-добових проростків *A. thaliana*



дикого типу і трансгенних рослин поміщали в окремі ванни з 50 мкМ розчином метилжасмонату та води (контроль). За дії вказаного гормону ЕР-тілець утворювалися в клітинах епідермісу після 37–38 год, тоді як вода не впливала на їхнє формування (Matsushima et al., 2002). При обробці листків розетки проростків трансгенних рослин розчином метилжасмонату в герметичній камері, наповненій етиленом, ЕР-тілець не формувалися, тобто етилен проявляв антагоністичну дію щодо даного гормону і як наслідок, блокував утворення ЕР-тілець (Matsushima et al., 2002). Така сама інформація була отримана в аналогічних дослідженнях з використанням мутантів *coil*, *etr1-4* (Matsushima et al., 2002), *nail*, *nail-1* та *nail-2* (Matsushima et al., 2004), *nai2*, *tsal* і *nai2 tsal* (Geem et al., 2019).

Встановлено вагому роль β-глюкозидази ЕР-тілець *A. thaliana* у захисті рослин від шкідників різної природи, зокрема, при гіперінфекції ендоефітним грибом *Piriformospora indica* (Sherameti et al., 2008), колонізації коренів бактеріями *Pseudomonas fluorescens* (Poza et al., 2009), при паразитуванні нематоди *Heterodera schachtii* (Nitz et al., 2001), поїданні травоядними тваринами *Armadillidium vulgare* (Nakazaki et al., 2019), що відбувається внаслідок активності двох β-глюкозидаз РYK10 та BGLU18. Ці ферменти розщеплюють 4-метоксиіндол-3-у-метил-глюкозинолат, і таким чином зменшують навантаження на пошкоджені тканини (Nakazaki et al., 2019). Показано також, що в цьому процесі задіяна BGLU21 (Yamada et al., 2020). Так особини *A. vulgare* активно поїдали листки подвійного мутанта *bglu23 bglu21*, позбавленого β-глюкозидази, та чотирикратного мутанта *b28 myb29 sup79b2 sup79b3*, позбавленого індольних глюकोзинолатів (Sun et al., 2009), тоді як до рослин дикого типу була пасивною. Такі результати вказують на те, що тварини реагують на токсичні речовини, в даному випадку – ізотіоціанати, які утворюються при взаємодії глюкозинолатів та β-глюкозидази (Yamada et al., 2020). Також у вказаній роботі було остаточно встановлено, що специфічний білок NAI2 є унікальним для *Brassicaceae*, при вилученні якого ЕР-тілець не утворювалися, внаслідок чого рослини втрачали стійкість до поїдання тваринами.

Вивчено реакцію ЕР-тілець на механічне пошкодження рослини. Показано, що після проколвання зубочисткою відокремлених листових пластинок 16-добових трансгенних рослин *A. thaliana* ЕР-тілець формувалися впродовж

44–66 год у клітинах епідермісу безпосередньо навколо місця пошкодження. Індукція утворення ЕР-тілець залежала від способу поранення, оскільки при затисненні листової пластинки металевим пінцетом їх не спостерігали (Matsushima et al., 2002).

При дії засолення та посухи на рослини *A. thaliana* кількість ЕР-тілець збільшувалася та рівень BGLU18 підвищувався. Активація даної β-глюкозидази, в свою чергу, мала опосередкований вплив на посилення синтезу абсцизової кислоти – стресового фітогормону, який забезпечує стійкість рослин до впливу несприятливих зовнішніх чинників (Han et al., 2019). Також припускається, що білок ЕР-тілець NAI2, так само як і шаперон ЕР PDI5 (protein disulfide isomerase 5), при взаємодії з мембранним білком AFL1 (membrane-associated protein At14a-like 1) може брати участь у відповідях клітин *A. thaliana* на посуху, виконуючи функцію негативного регулятора росту та індуктора накопичення проліну, який є потужним осмопротектором (Kumar et al., 2015).

Припускається залучення ЕР-тілець до клітинних відповідей на оксидативний стрес, оскільки було показано, що в ЕР-тілець клітин проростків *Brassica oleracea* var. *gemmifera* (DC.) Zenker, окрім основних компонентів, накопичується хлорофіл-зв'язуючий білок BoWSCP (*Brassica oleracea* water-soluble Chl-binding protein), який при пошкодженні клітин вивільнюється із ЕР-тілець та сприяє зниженню активних форм кисню (Takahashi et al., 2012).

Обговорено опосередковану участь ЕР-тілець у відповідях клітин *A. thaliana* на стрес, викликаний іонами металів, зокрема заліза та марганцю. Пригнічення токсичної дії вказаних металів здійснюється за участі білків МЕВ1 і МЕВ2 мембрани ЕР-тілець (Yamada et al., 2013) та їхнього ферменту β-глюкозидази РYK10 (Fourcroy et al., 2014; Schmid et al., 2014).

Встановлено чутливість ЕР-тілець до основних чинників космічного польоту – мікрогравітації та іонізуючої радіації. Кількість ЕР-тілець збільшувалася в клітинах кореневих кінчиків *B. rapa* та *A. thaliana* за впливу модельованої мікрогравітації (кліностатування) (Kalinina, 2007; Romanchuk, 2010, 2020; Romanchuk, Kordyum, 2013; Bulavin, 2017) та Х-опромінення (Romanchuk, Kordyum, 2014; Romanchuk, 2019). Також виявлено гетерогенність клітинної популяції ЕР-тілець за формою і розмірами за дії цих чинників. Ступінь змін залежить від

тривалості кліностатування та дози радіації (Romanchuk, 2020) (рис. 3).

Є відео, на якому видно, що ЕР-тілець досить швидко рухаються в гіялоплазмі (The Plant Organelles Database 2, [http://podb3.nibb.ac.jp/Organelle/Organelle/pic/Movie-kyamada\\_nibb-ac-jp-20080723112538-1.mp4](http://podb3.nibb.ac.jp/Organelle/Organelle/pic/Movie-kyamada_nibb-ac-jp-20080723112538-1.mp4)) (Mano et al., 2011). Така мобільність цих структур, вірогідно, забезпечує транспортування  $\beta$ -глюкозидази та інших компонентів ЕР-тілець саме в ті ділянки клітини, де їхня участь є необхідною.

Особливості розподілу ЕР-тілець у листковій пластинці скоріше за все пов'язані з поїданням листків травоядними тваринами, так як зазвичай шкідники починають живлення із краю листової пластинки та її випуклих ділянок, тобто жилок. Таке розташування ЕР-тілець має захисну функцію проти патогенів (Hoefert, 1975), які можуть проникати в пошкоджені ділянки рослини. Це припущення підтверджується тим, що після механічного травмування листової пластинки ЕР-тілець утворюються в непритаманних для них тканинах локально – лише навколо місця пошкодження.

Оскільки ЕР-тілець є конститутивними в клітинах кореня, їхня захисна функція на дію несприятливих чинників у ґрунті виявляється багатогранною. В умовах посухи та засолення як природних ландшафтів, так і окультурених угідь, непряма осмопротекторна функція ЕР-тілець, можливо, займає вагоме місце у зростанні рослин за таких умов. Наявність ЕР-тілець в клітинах кореневого чохла та поверхневих клітинах зони росту кореня може бути пов'язана із тісним контактуванням цих найбільш чутливих ділянок кореня із ґрунтом.

Родина *Brassicaceae* включає ряд важливих сільськогосподарських культур, таких як *Armoracia rusticana*, *B. napobrassica* Mill., *B. oleracea* var. *capitata*, *B. rapa* subsp. *rapa*, *Sinapis alba*, *Crambe abyssinica* Hochst. ex R.E.Fr. тощо. Представники родини мають високу харчову цінність, містять велику кількість корисних речовин (глікозидів, вітамінів, мікро- і макроелементів тощо) та мають лікувальні властивості. Цікаво відміти, що більшість овочевих культур, запропонованих для вирощування в біореєнеративних системах життєзабезпечення екіпажу в тривалих космічних місіях, належать до родини *Brassicaceae*, а саме: *B. oleracea* L., *B. rapa*, *R. sativus* var. *radicula*, *R. sativus* var. *sativus*, *R. sativus* subsp. *acanthiformi* та *Lepidium sativum*. Встановлені закономірності стосовно відповіді ЕР-тілець на дію

іонізуючої радіації та мікрогравітації відкривають нові підходи до планування та проведення космічних і наземних експериментів щодо тестування стійкості овочевих культур до умов космічного польоту.

Звичайно, для повної оцінки ролі ЕР-тілець у захисних реакціях рослинної клітини важливе значення має розуміння принципу взаємодії  $\beta$ -глюкозидази та глюकोзинолатів. На сьогодні механізм такої взаємодії вивчений недостатньо, тому запропоновано використовувати принцип "гірчично-олійної бомби" ("mustard-oil bomb") (Yamada et al., 2011; Nakazaki et al., 2019), який спрацьовує при активності інших ферментів, зокрема PEN2 (penetration 2) або BGLU26 (Lipka et al., 2005; Bednarek et al., 2009; Fuchs et al., 2016). Суть цієї моделі полягає в тому, що за звичайних для рослини умов росту  $\beta$ -глюкозидаза зберігається в ЕР-тілцях, а глюкозинолати – у вакуолях в межах однієї клітини. За дії стресового чинника ці компоненти вивільнюються із відповідних компартментів і вступають у реакцію гідролізу (Nakano et al., 2014, 2017; Wang et al., 2017). Такий механізм описаний при поїданні рослин травоядними комахами та молюсками (Borek et al., 1997; Falk et al., 2014), при ураженні нематодами (Lazzeri et al., 2004) та патогенними грибами (Adie et al., 2007; Hiruma et al., 2010; Frerigmann et al., 2016). Проте існує висока вірогідність того, що такий механізм також може спрацьовувати при дії інших негативних чинників завдяки присутності  $\beta$ -глюкозидази і глюкозинолатів у коренях та листках.

Таким чином, ЕР-тілець видів родини *Brassicaceae* беруть участь в адаптивних та/або захисних реакціях рослинних клітин шляхом інтенсифікації їхнього утворення в клітинах, яким вони притаманні в нормі, та появи *de novo* у клітинах, в яких вони зазвичай відсутні. Більшість захисних функцій ЕР-тілець здійснюються завдяки ферментативній активності наявних в них  $\beta$ -глюкозидаз, основна з яких – РYK10 – накопичується у великій кількості в корені, тоді як три інші – BGLU18, BGLU21 та BGLU22 – можуть синтезуватися лише в наземних органах рослини, зокрема листках розетки. Присутність ЕР-тілець у клітинах епідермісу різних органів рослини не випадкова, оскільки поверхневі тканини є первинною мішенню для впливу зовнішніх чинників.

Утворення та функціонування ЕР-тілець – унікальної структури клітин видів *Brassicaceae* – детально досліджено лише на модельному об'єкті *A. thaliana*, однорічної мезофітної рослини. До складу цієї родини входять види, які значно

відрізняються за біологією та екологією, зокрема економічно важливі *Brassica napus* L., *Brassica rapa* subsp. *rapifera* Metzg., *Cochlearia pyrenaica* DC., *Arabidopsis neglecta* (Schult.) O'Kane & Al-Shehbaz, *Armoracia macrocarpa* (Waldst. & Kit. ex Willd.) Kit. ex Baumg. Тому актуальними є дослідження системи ГЕР – ЕР-тілця в усьому різноманітті біологічних та екологічних особливостей видів *Brassicaceae* для подальшого пізнання механізмів утворення, функціонування та ролі ЕР-тілць у життєдіяльності клітин у нормі та за стресових умов. Особливої уваги заслуговує ідентифікація та модифікація генів, які кодують β-глюкозидазу; та транскрипційний фактор NAI2.

## Подяки

Робота виконана в рамках програми НДР 432 "Стійкість онтогенезу рослин, різних за екологією, до водного стресу: клітинні та молекулярні аспекти", фінансованої НАН України з державного бюджету, № ДР 0110U000087 (2015–2019 рр.).

## Список посилань

- Adie B.A.T., Pérez-Pérez J., Pérez-Pérez M.M., Godoy M., Sánchez-Serrano J.-J., Schmelz E.A., Solano R. 2007. ABA is an essential signal for plant resistance to pathogens affecting JA biosynthesis and the activation of defenses in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 19(5): 1665–1681. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.048041>
- Angelos E., Ruberti C., Kim S.J., Brandizzi F. 2017. Maintaining the factory: the roles of the unfolded protein response in cellular homeostasis in plants. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 90(4): 671–682. <https://doi.org/10.1111/tbj.13449>
- Balla T., Kim Y.J., Alvarez-Prats A., Pemberton J. 2019. Lipid dynamics at contact sites between the endoplasmic reticulum and other organelles. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 35: 85–109. <https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-100818-125251>
- Behnke H.-D., Eschlbeck G. 1978. Dilated cisternae in Capparales – an attempt towards the characterization of a specific endoplasmic reticulum. *Protoplasma*, 97: 351–363. <https://doi.org/10.1007/BF01276292>
- Bednarek P., Pislewska-Bednarek M., Svatos A., Schneider B., Doubsky J., Mansurova M., Humphry M., Consonni C., Panstruga R., Sanchez-Vallet A., Molina A., Schulze-Lefert P. 2009. A glucosinolate metabolism pathway in living plant cells mediates broad-spectrum antifungal defense. *Science*, 323(5910): 101–106. <https://doi.org/10.1126/science.1163732>

- Bones A.M., Iversen T.-H. 1985. Myrosin cells and myrosinase. *Israel Journal of Botany*, 34(2): 351–376. <https://doi.org/10.1080/0021213X.1985.10677030>
- Bones A.M., Evjen K., Iversen T.-H. 1989. Characterization and distribution of dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in intact plants, protoplasts, and calli of *Brassicaceae*. *Israel Journal of Plant Sciences*, 38: 177–192. <https://doi.org/10.1080/0021213X.1989.10677121>
- Bonnett H.T.J., Newcomb E.H. 1965. Polyribosomes and cisternal accumulations in root cells of radish. *The Journal of Cell Biology*, 27(2): 423–432. <https://doi.org/10.1083/jcb.27.2.423>
- Borek V., Elberson L.R., McCaffrey J.P., Morra M.J. 1997. Toxicity of rapeseed meal and methyl isothiocyanate to larvae of the black vine weevil (*Coleoptera: Curculionidae*). *Journal of Economic Entomology*, 90(1): 109–112. <https://doi.org/10.1093/jee/90.1.109>
- Brown P.D., Tokuhisa J.G., Reichelt M., Gershenzon J. 2003. Variation of glucosinolate accumulation among different organs and developmental stages of *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*, 62(3): 471–481. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(02\)00549-6](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(02)00549-6)
- Bulavin I.V. 2017. *Peculiarities of root morphogenesis of Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. in vitro culture under clinorotation*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, Institute of Food Biotechnology and Genomics NAS of Ukraine, 20 pp. [Булавін І.В. 2017. *Особливості морфогенезу коренів Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. в культурі in vitro в умовах кліностатування*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.11 "Цитологія, клітинна біологія, гістологія". Київ, ДУ "Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України", 20 с.]
- Buvat R. 1963. Electron microscopy of plant protoplasm. *International Review of Cytology*, 14: 41–155. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)60021-2](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)60021-2)
- Denecke J., De Rycke R., Botterman J. 1992. Plant and mammalian sorting signals for protein retention in the endoplasmic reticulum contain a conserved epitope. *The EMBO Journal*, 11(6): 2345–2355. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1992.tb05294.x>
- Dunkley T.P., Hester S., Shadforth I.P., Runions J., Weimar T., Hanton S.L., Griffin J.L., Bessant C., Brandizzi F., Hawes C., Watson R.B., Dupree P., Lilley K.S. 2006. Mapping the *Arabidopsis* organelle proteome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(17): 6518–6523. <https://doi.org/10.1073/pnas.0506958103>
- Esau K. 1975. Dilated endoplasmic reticulum cisternae in differentiating xylem of minor veins of *Mimosa pudica* L. leaf. *Annals of Botany*, 39(2): 167–174. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084926>
- Esen A. 2003. β-Glucosidases. In: *Handbook of food enzymology*. Eds J.R. Whitaker, A.G.J. Voragen, D.W.S. Wong. New York: Marcel Dekker Inc., pp. 791–804.
- Falk K.L., Kästner J., Bodenhausen N., Schramm K., Paetz C., Vassão D.G., Reichelt M., Von Knorre D., Bergelson J., Erb M., Gershenzon J., Meldau S. 2014. The role of glucosinolates and the jasmonic acid pathway in

- resistance of *Arabidopsis thaliana* against molluscan herbivores. *Molecular Ecology*, 23(5): 1188–1203. <https://doi.org/10.1093/10.1111/mec.12610>
- Faso C., Chen Y.N., Tamura K., Held M., Zemelis S., Marti L., Saravanan R., Hummel E., Kung L., Miller E., Hawes C., Brandizzi F. 2009. A missense mutation in the *Arabidopsis* COPII coat protein Sec24A induces the formation of clusters of the endoplasmic reticulum and Golgi apparatus. *The Plant Cell*, 21(11): 3655–3671. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.068262>
- Fernandez D.E., Staehelin L.A. 1987. Does gibberellic acid induce the transfer of lipase from protein bodies to lipid bodies in barley aleurone cells? *Plant Physiology*, 85(2): 487–496. <https://doi.org/10.1104/pp.85.2.487>
- Fourcroy P., Siso-Terraza P., Sudre D., Saviron M., Reyt G., Gaymard F., Abadia A., Abadia J., Alvarez-Fernandez A., Briat J.F. 2014. Involvement of the ABCG37 transporter in secretion of scopoletin and derivatives by *Arabidopsis* roots in response to iron deficiency. *The New Phytologist*, 201(1): 155–167. <https://doi.org/10.1111/nph.12471>
- Frerigmann H., Piślewska-Bednarek M., Sánchez-Vallet A., Molina A., Glawischnig E., Gigolashvili T., Bednarek P. 2016. Regulation of pathogen-triggered tryptophan metabolism in *Arabidopsis thaliana* by MYB transcription factors and indole glucosinolate conversion products. *Molecular Plant*, 9(5): 682–695. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.01.006>
- Fuchs R., Kopsischke M., Klapprodt C., Hause G., Meyer A.J., Schwarzlander M., Fricker M.D., Lipka V. 2016. Immobilized subpopulations of leaf epidermal mitochondria mediate PEN2-dependent pathogen entry control in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 28(1): 130–145. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00887>
- Gailhofer M., Thaler I., Rucker W. 1979. Dilated ER in callus cells and in cells from *Armoracia* plants cultivated *in vitro*. *Protoplasma*, 98: 263–274. <https://doi.org/10.1007/BF01281443>
- Gallardo K., Job C., Groot S.P.C., Puype M., Demol H., Vandekerckhove J., Job D. 2001. Proteomic analysis of *Arabidopsis* seed germination and priming. *Plant Physiology*, 126: 838–848. <https://doi.org/10.1104/pp.126.2.835>
- Geem K.R., Kim D.H., Lee D.W., Kwon Y., Lee J., Kim J.H., Hwang I. 2019. Jasmonic acid-inducible TSA1 facilitates ER body formation. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 97(2): 267–280. <https://doi.org/10.1111/tj.14112>
- Gunning B.E.S. 1998. The identity of mystery organelles in *Arabidopsis* expressing GFP. *Trends in Plant Science*, 3(11): 417. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(98\)01336-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01336-3)
- Hakenjos J.P., Bejai S., Ranftl Q., Behringer C., Vlot A.C., Absmanner B., Hammes U., Heinzlmeir S., Kuster B., Schwechheimer C. 2013. ML3 is a NEDD8- and ubiquitin-modified protein. *Plant Physiology*, 163(1): 135–149. <https://doi.org/10.1104/pp.113.221341>
- Halkier B.A., Gershenzon J. 2006. Biology and biochemistry of glucosinolates. *Annual Review of Plant Biology*, 57: 303–333. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105228>
- Han Y., Watanabe S., Shimada H., Sakamoto A. 2019. Dynamics of the leaf endoplasmic reticulum modulate  $\beta$ -glucosidase-mediated stress-activated ABA production from its glucosyl ester. *Journal of Experimental Botany*, 71(6): 2058–2071. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz528>
- Hara-Nishimura I., Matsushima R., Shimada T., Nishimura M. 2004. Diversity and formation of endoplasmic reticulum-derived compartments in plants. Are these compartments specific to plant cells? *Plant Physiology*, 136(3): 3435–3439. <https://doi.org/10.1104/pp.104.053876>
- Haseloff J., Siemerling K.R., Prasher D.C., Hodge S. 1997. Removal of a cryptic intron and subcellular localization of green fluorescent protein are required to mark transgenic *Arabidopsis* plants brightly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(6): 2122–2127. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.6.2122>
- Hawes C.R., Juniper B.E., Horne J.C. 1981. Low and high voltage electron microscopy of mitosis and cytokinesis in maize roots. *Planta*, 152: 397–407. <https://doi.org/10.1007/BF00385355>
- Hawes C., Saint-Jore C., Martin B., Zheng H.-Q. 2001. ER confirmed as the location of mystery organelles in *Arabidopsis* plants expressing GFP. *Trends in Plant Science*, 6(6): 245–246. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)01980-x](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)01980-x)
- Hayashi Y., Yamada K., Shimada T., Matsushima R., Nishizawa N.K., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2001. A proteinase-storing body that prepares for cell death or stresses in the epidermal cells of *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology*, 42: 894–899. <https://doi.org/10.1093/pcp/pce144>
- Henrissat B. 1991. A classification of glycosyl hydrolases based on amino acid sequence similarities. *The Biochemical Journal*, 280(2): 309–316. <https://doi.org/10.1042/bj2800309>
- Henrissat B., Davies J.G. 2000. Glycoside hydrolases and glycosyltransferases: families, modules, and implications for genomics. *Plant Physiology*, 124 (4): 1515–1519. <https://doi.org/10.1104/pp.124.4.1515>
- Herman E., Larkins B. 1999. Protein storage bodies and vacuoles. *Plant Cell*, 11: 601–614. <https://doi.org/10.1105/tpc.11.4.601>
- Herman E.M. 2008. Endoplasmic reticulum bodies: solving the insoluble. *Current Opinion in Plant Biology*, 11(6): 672–679. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.08.004>
- Hiruma K., Onozawa-Komori M., Takahashi F., Asakura M., Bednarek P., Okuno T., Schulze-Lefert P., Takano Y. 2010. Entry mode-dependent function of an indole glucosinolate pathway in *Arabidopsis* for nonhost resistance against anthracnose pathogens. *The Plant Cell*, 22(7): 2429–2443. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.074344>
- Hoefert L.L. 1975. Tubules in dilated cisternae of endoplasmic reticulum of *Thlaspi arvense* (*Cruciferae*). *American Journal of Botany*, 62(7): 756–760. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1975.tb14110.x>
- Hopkins R.J., Van Dam N.M., Van Loon J.J.A. 2009. Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic



- interactions. *Annual Review of Entomology*, 54: 57–83. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.54.110807.090623>
- Howell S.H. 2013. Endoplasmic reticulum stress responses in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 64: 477–499. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120053>
- Iversen T.-H., Flood P.R. 1969. Rod-shaped accumulations in cisternae of the endoplasmic reticulum in root cells of *Lepidium sativum* seedlings. *Planta*, 86: 295–298. <https://doi.org/10.1007/BF00386462>
- Iversen T.-H. 1970a. Cytochemical localization of myrosinase ( $\beta$ -thioglucosidase) in root tips of *Sinapis alba*. *Protoplasma*, 71: 451–466. <https://doi.org/10.1007/BF01279688>
- Iversen T.-H. 1970b. The morphology, occurrence, and distribution of dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in tissues of plants of the *Cruciferae*. *Protoplasma*, 71(4): 467–477. <https://doi.org/10.1007/BF01279689>
- Jørgensen L.B., Behnke H.D., Mabry T.J. 1977. Protein-accumulating cells and dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in three glucosinolate containing genera: *Armoracia*, *Capparis*, *Drypetes*. *Planta*, 137: 215–224. <https://doi.org/10.1007/BF00388153>
- Jørgensen L.B. 1981. Myrosin cells and dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in the order *Capparales*. *Nordic Journal of Botany*, 1: 433–445. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1981.tb00709.x>
- Kalinina Ia.M. 2007. *Root tip cell growth and differentiation in Brassica rapa seedlings under microgravity and clinorotation conditions*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, Institute of Cell Biology and Genetic Engineering NAS of Ukraine, 19 pp. [Калініна Я.М. 2007. *Ріст та диференціація клітин кореня Brassica rapa в умовах мікрогравітації та кліностатування*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.11 "Цитологія, клітинна біологія, гістологія". Київ, Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 19 с.].
- Kamigaki A., Kondo M., Mano S., Hayashi M., Nishimura M. 2009. Suppression of peroxisome biogenesis factor 10 reduces cuticular wax accumulation by disrupting the ER network in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 50(12): 2034–2046. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp152>
- Ketudat Cairns J.R., Esen A.  $\beta$ -Glucosidases. 2010. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 67(20): 3389–3405. <https://doi.org/10.1007/s00018-010-0399-2>
- Kumamaru T., Uemura Y., Inoue Y., Takemoto Y., Siddiqui S.U., Ogawa M., Hara-Nishimura I., Satoh H. 2010. Vacuolar processing enzyme plays an essential role in the crystalline structure of glutelin in rice seed. *Plant and Cell Physiology*, 51(1): 38–46. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp165>
- Kumar T., Dweikat I., Sato S., Ge Z., Nersesian N., Chen H., Elthon T., Bean S., Ioerger B.P., Tilley M., Clemente T. 2012. Modulation of kernel storage proteins in grain sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). *Plant Biotechnology Journal*, 10(5): 533–544. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2012.00685.x>
- Kumar M.N., Hsieh Y.F., Verslues P.E. 2015. At14a-Like1 participates in membrane-associated mechanisms promoting growth during drought in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(33): 10545–10550. <https://doi.org/10.1073/pnas.1510140112>
- Lai Y.S., Stefano G., Brandizzi F. 2014. ER stress signaling requires RHD3, a functionally conserved ER-shaping GTPase. *Journal of Cell Science*, 127: 3227–3232. <https://doi.org/10.1242/jcs.147447>
- Lazzeri L., Curto G., Leoni O., Dallavalle E. 2004. Effects of glucosinolates and their enzymatic hydrolysis products via myrosinase on the rootknot nematode *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White) Chitw. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(22): 6703–6707. <https://doi.org/10.1021/jf030776u>
- Lichtscheidl I.K., Weiss D.G. 1988. Visualization of submicroscopic structures in the cytoplasm of *Allium cepa* inner epidermal cells by video-enhanced contrast light microscopy. *European Journal of Cell Biology*, 46: 378–382. <https://doi.org/10.1007/BF01322653>
- Lipka V., Dittgen J., Bednarek P., Bhat R., Wiermer M., Stein M., Landtag J., Brandt W., Rosahl S., Scheel D., Llorente F., Molina A., Parker J., Somerville S., Schulze-Lefert P. 2005. Pre- and postinvasion defenses both contribute to nonhost resistance in *Arabidopsis*. *Science*, 310(5751): 1180–1183. <https://doi.org/10.1126/science.1119409>
- Mano S., Miwa T., Nishikawa S., Mimura T., Nishimura M. 2011. The Plant Organelles Database 2 (PODB2): an updated resource containing movie data of plant organelle dynamics. *Plant and Cell Physiology*, 52(2): 244–253. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq184>
- Matsushima R., Hayashi Y., Kondo M., Shimada T., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2002. An endoplasmic reticulum-derived structure that is induced under stress conditions in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 130: 1807–1814. <https://doi.org/10.1104/pp.009464>
- Matsushima R., Kondo M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2003a. A novel ER-derived compartment, the ER body, selectively accumulates a beta-glucosidase with an ER-retention signal in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 33(3): 493–502. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01636.x>
- Matsushima R., Hayashi Y., Yamada K., Shimada T., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2003b. The ER body, a novel endoplasmic reticulum-derived structure in *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology*, 44: 661–666. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcg089>
- Matsushima R., Fukao Y., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2004. NAI1 gene encodes a basic-helix-loop-helix-type putative transcription factor that regulates the formation of an endoplasmic reticulum-derived structure, the ER body. *The Plant Cell*, 16(6): 1536–1549. <https://doi.org/10.1105/tpc.021154>
- Maison C., Horstmann H., Gleorgatos S.D. 1993. Regulated docking of nuclear membrane vesicles to vimentin filaments during mitosis-1. *The Journal of Cell Biology*, 123: 1491–1505. <https://doi.org/10.1083/jcb.123.6.1491>

- McConn M., Creelman R.A., Bell E., Mullet J.E., Browse J. 1997. Jasmonate is essential for insect defense in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(10): 5473–5477. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.10.5473>
- McFarlane H.E., Lee E.K., Van Bezouwen L.S., Ross B., Rosado A., Samuels A.L. 2017. Multiscale structural analysis of plant ER-PM contact sites. *Plant and Cell Physiology*, 58: 478–484. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcw224>
- Mitsuhashi N., Shimada T., Mano S., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2000. Characterization of organelles in the vacuolar-storing pathway by visualization with GFP in Tobacco BY-2 cells. *Plant and Cell Physiology*, 41(9): 993–1001. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcd040>
- Moussaieff A., Rogachev I., Brodsky L., Malitsky S., Toal T.W., Belcher H., Yativ M., Brady S.M., Benfey P.N., Aharoni A. 2013. High-resolution metabolic mapping of cell types in plant roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(13): E1232–E1241. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302019110>
- Nagamine A., Matsusaka H., Ushijima T., Kawagoe Y., Ogawa M., Okita T.W., Kumamaru T. 2011. A role for the cysteine-rich 10 kDa prolamin in protein body I formation in rice. *Plant and Cell Physiology*, 52(6): 1003–1016. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr053>
- Nagano A.J., Matsushima R., Hara-Nishimura I. 2005. Activation of an ER body-localized  $\beta$ -glucosidase via a cytosolic binding partner in damaged tissues of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 46(7): 1140–1148. <https://doi.org/10.1093/pcp/pci126>
- Nagano A.J., Fukao Y., Fujiwara M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2008. Antagonistic jacalin-related lectins regulate the size of ER body-type  $\beta$ -glucosidase complexes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 49: 969–980. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcn075>
- Nagano A.J., Maekawa A., Nakano R.T., Miyahara M., Higaki T., Kutsuna N., Hasezawa S., Hara-Nishimura I. 2009. Quantitative analysis of ER body morphology in an *Arabidopsis* mutant. *Plant and Cell Physiology*, 50(12): 2015–2022. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp157>
- Nakano R.T., Matsushima R., Ueda H., Tamura K., Shimada T., Li L., Hayashi Y., Kondo M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2009. GNOM-LIKE1/ERMO1 and SEC24a/ERMO2 are required for maintenance of endoplasmic reticulum morphology in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 21(11): 3672–3685. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.068270>
- Nakano R.T., Matsushima R., Nagano A.J., Fukao Y., Fujiwara M., Kondo M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2012. ERMO3/MVP1/GOLD36 is involved in a cell type-specific mechanism for maintaining er morphology in *Arabidopsis thaliana*. *Public Library of Science one*, 7(11): e49103. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049103>
- Nakano R.T., Yamada K., Bednarek P., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2014. ER bodies in plants of the Brassicales order: biogenesis and association with innate immunity. *Frontiers in Plant Science*, 5(73). Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2014.00073/full> (Accessed 10 March 2014). <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00073>
- Nakano R.T., Pislewska-Bednarek M., Yamada K., Edger P.P., Miyahara M., Kondo M., Böttcher C., Mori M., Nishimura M., Schulze-Lefert P., Hara-Nishimura I., Bednarek P. 2017. PYK10 myrosinase reveals a functional coordination between endoplasmic reticulum bodies and glucosinolates in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 89(2): 204–220. <https://doi.org/10.1111/tpj.13377>
- Nakazaki A., Yamada K., Kunieda T., Sugiyama R., Hirai M.Y., Tamura K., Hara-Nishimura I., Shimada T. 2019. Leaf endoplasmic reticulum bodies identified in *Arabidopsis* rosette leaves are involved in defense against herbivory. *Plant Physiology*, 179(4): 1515–1524. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00984>
- Nelson B.K., Cai X., Nebenfuhr A. 2004. A multicolored set of *in vivo* organelle markers for co-localization studies in *Arabidopsis* and other plants. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 51(6): 1126–1136. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03212.x>
- Nitz I., Berkefeld H., Puzio P.S., Grundler F.M.W. 2001. PYK10, a seedling and root specific gene and promoter from *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, 161(2): 337–346. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(01\)00412-5](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(01)00412-5)
- Ogasawara K., Yamada K., Christeller J.T., Kondo M., Hatsugai N., Hara Nishimura I., Nishimura M. 2009. Constitutive and inducible ER bodies of *Arabidopsis thaliana* accumulate distinct  $\beta$ -glucosidases. *Plant and Cell Physiology*, 50(3): 480–488. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp007>
- Okamoto T., Minamikawa T. 1998. A vacuolar cysteine endopeptidase (SH-EP) that digests seed storage globulin: characterization, regulation of gene expression, and post-translational processing. *Journal of Plant Physiology*, 152(6): 675–682. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(98\)80029-1](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(98)80029-1)
- Okamoto T., Shimada T., Hara-Nishimura I., Nishimura M., Minamikawa T. 2003. C-terminal KDEL sequence of a KDELtailed cysteine proteinase (sulfhydryl-endopeptidase) is involved in formation of KDEL vesicle and in efficient vacuolar transport of sulfhydryl-endopeptidase. *Plant Physiology*, 132(4): 1892–1900. <https://doi.org/10.1104/pp.103.021147>
- Okita T.W., Rogers J.C. 1996. Compartmentation of proteins in the endomembrane system of plant cells. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47: 327–350. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.327>
- Pagny S., Lerouge P., Faye L., Gomord V. 1999. Signals and mechanisms for protein retention in the endoplasmic reticulum. *Journal of Experimental Botany*, 50(331): 157–158. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.331.157>
- Porter K.R., Claude A., Fullam E.F. 1945. A study of tissue culture cells by electron microscopy. *Journal of Experimental Medicine*, 81(3): 233–246. <https://doi.org/10.1084/jem.81.3.233>

- Porter K.R. 1953. Observations on a submicroscopic basophilic component of cytoplasm. *Journal of Experimental Medicine*, 97(5): 727–750. <https://doi.org/10.1084/jem.97.5.727>
- Pozo M.G., Van Der Ent S., Van Loon L.C., Pieterse C.M.J. 2008. Transcription factor MYC2 is involved in priming for enhanced defense during rhizobacteria-induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana*. *The New Phytologist*, 180: 511–523. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02578.x>
- Quander H., Schnepf E. 1986. Endoplasmic reticulum and cytoplasmic streaming: Fluorescence microscopical observations in adrenal epidermis cells of onion bulb scales. *Protoplasma*, 131: 250–252. <https://doi.org/10.1007/BF01282989>
- Quander H. 1990. Formation and disintegration of cisternae of the endoplasmic reticulum visualized in live cells by conventional fluorescence and confocal laser scanning microscopy: Role of calcium and the cytoskeleton. *Protoplasma*, 151: 167–170. <https://doi.org/10.1007/BF01322626>
- Reymond P., Weber H., Damond M., Farmer E.E. 2000. Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 12: 707–720. <https://doi.org/10.1105/tpc.12.5.707>
- Ridge R.W., Uozumi Y., Plazinski J., Hurley U., Williamson R.E. 1999. Developmental transitions and dynamics of the cortical ER of *Arabidopsis* cells seen with green fluorescent protein. *Plant and Cell Physiology*, 40: 1253–1261. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029513>
- Romanchuk S.M. 2010. Ultrastructure of the statocytes and cells of the distal elongation zone of *Arabidopsis thaliana* under the conditions of clinorotation. *Cytology and Genetics*, 44(6): 329–333. <https://doi.org/10.3103/S0095452710060010>
- Romanchuk S.M., Kordyum E.L. 2013. The role of ER-bodies in *Brassicaceae* resistance under clinorotation. "Life in Space for Life on Earth", Proceedings of the conference held at Aberdeen, UK, 2013. ESA-SP 706. Id. 44. Available at: <http://articles.adsabs.harvard.edu/pdf/2013ESASP.706E..44R> (Accessed January 2013).
- Romanchuk S.N., Kordyum E.L. 2014. ER bodies in *Arabidopsis thaliana* seedlings are sensitive to simulated microgravity and ionizing radiation. *Newsletter of the European Low Gravity Research Association*, 9: 10–11.
- Romanchuk S. 2019. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology*, 1(77): 61–67. [Романчук С. 2019. Ультраструктура ЕР-тілець у статочитах і клітинах дистальної зони розтягу кореневих апексів *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. під дією Х-опромінення. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*, 1(77): 61–67.]. [https://doi.org/10.17721/1728\\_2748.2019.77.61-67](https://doi.org/10.17721/1728_2748.2019.77.61-67)
- Romanchuk S.M. 2020. *Expression of the  $\beta$ -glucosidase gene and ultrastructure of endoplasmic reticulum bodies in root cells of *Arabidopsis thaliana* under the influence of clinorotation and ionizing radiation*: Cand. Sci. Diss. Kyiv, Institute of Food Biotechnology and Genomics NAS of Ukraine, 180 pp. (manuscript). [Романчук С.М. 2020. *Експресія гена  $\beta$ -глюкозидази та ультраструктура тілець ендоплазматичного ретикулуму в клітинах кореня *Arabidopsis thaliana* під впливом кліностатування та іонізуючої радіації*: дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.11 "Цитологія, клітинна біологія, гістологія". Київ, ДУ "Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України", 180 с. (рукопис)].
- Rosenberg N., Shimoni Y., Altschuler Y., Levanony H., Volokita'M., Calili C. 1993. Wheat (*Triticum aestivum* L.)  $\gamma$ -gliadin accumulates in dense protein bodies within the endoplasmic reticulum of yeast'. *Plant physiology*, 102(1):61–69. <https://doi.org/10.1104/pp.102.1.61>
- Satoh-Cruz M., Crofts A.J., Takemoto-Kuno Y., Sugino A., Washida H., Crofts N., Okita T.W., Ogawa M., Satoh H., Kumamaru T. 2010. Protein disulfide isomerase like 1-1 participates in the maturation of proglutelin within the endoplasmic reticulum in rice endosperm. *Plant and Cell Physiology*, 51(9): 1581–1593. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq098>
- Schmid M., Simpson D., Kalousek F., Gietl C. 1998. A cysteine endopeptidase with a C-terminal KDEL motif isolated from castor bean endosperm is a marker enzyme for the ricinosome, a putative lytic compartment. *Planta*, 206(3): 466–475. <https://doi.org/10.1007/s004250050423>
- Schmid M., Simpson D., Gietl C. 1999. Programmed cell death in castor bean endosperm is associated with the accumulation and release of a cysteine endopeptidase from ricinosomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(24): 14159–14164. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.24.14159>
- Schmid N.B., Giehl R.F., Doll S., Mock H.P., Strehmel N., Scheel D., Kong X., Hider R.C., Von Wiren N. 2014. Feruloyl-CoA 6'-Hydroxylase1-dependent coumarins mediate iron acquisition from alkaline substrates in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 164(1): 160–172. <https://doi.org/10.1104/pp.113.228544>
- Senatore A., Trobacher C.P., Greenwood J.S. 2009. Ricinosomes predict programmed cell death leading to anther dehiscence in tomato. *Plant Physiology*, 149(2): 775–790. <https://doi.org/10.1104/pp.108.132720>
- Sherameti I., Venus Y., Drzewiecki C., Tripathi S., Dan V.M., Nitz I., Varma A., Grundler F.M., Oelmüller R. 2008. PYK10, a  $\beta$ -glucosidase located in the endoplasmic reticulum, is crucial for the beneficial interaction between *Arabidopsis thaliana* and the endophytic fungus *Piriformospora indica*. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 54(3): 428–439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03424.x>
- Stachelin L.A., Chapman R.L. 1987. Secretion and membrane recycling in plant cells: novel intermediary structures visualized in ultrarapidly frozen sycamore and carrot suspension-culture cells. *Planta*, 171(1): 43–57. <https://doi.org/10.1007/BF00395066>
- Stachelin L.A. 1997. The plant ER: a dynamic organelle composed of a large number of discrete functional domains. *Plant Journal for Cell and*



- Molecular Biology*, 11(6): 1151–1165. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1997.11061151.x>
- Stefano G., Brandizzi F. 2018. Advances in plant ER architecture and dynamics. *Plant and Cell Physiology*, 176: 178–186. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01261>
- Stornaiuolo M., Lotti L.V., Borgese N., Borgese N., Torrisi M.-R., Mottola G., Martire G., Bonatti S. 2003. KDEL and KKXX retrieval signals appended to the same reporter protein determine different trafficking between endoplasmic reticulum, intermediate compartment, and Golgi complex. *Molecular Biology of the Cell*, 14(3): 889–902. <https://doi.org/10.1091/mbc.E02-08-0468>
- Sun J.Y., Sønderby I.E., Halkier B.A., Jander G., Be Vos M. 2009. Non-volatile intact indole glucosinolates are host recognition cues for ovipositing *Plutella xylostella*. *Journal of Chemical Ecology*, 35(12): 1427–1436. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9723-4>
- Takahashi S., Yanai H., Nakamaru Y., Uchida A., Nakayama K., Satoh H. 2012. Molecular cloning, characterization and analysis of the intracellular localization of a water-soluble Chl-binding protein from *Brussels sprouts* (*Brassica oleracea* var. *gemmifera*). *Plant and Cell Physiology*, 53(5): 879–891. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs031>
- Tosi P., Gritsch C.S., He J., Shewry P.R. 2011. Distribution of gluten proteins in bread wheat (*Triticum aestivum*) grain. *Annals of Botany*, 108(1): 23–35. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr098>
- Toyooka K., Okamoto T., Minamikawa T. 2000. Mass transport of proform of a KDEL-tailed cysteine proteinase (SH-EP) to protein storage vacuoles by endoplasmic reticulum-derived vesicle is involved in protein mobilization in germinating seeds. *Journal of Cell Biology*, 148: 453–464. <https://doi.org/10.1083/jcb.148.3.453>
- Thangstad O.P., Iversen T.-H., Slupphaug G., Bones A. 1990. Immunocytochemical localization of myrosinase in *Brassica napus* L. *Planta*, 180: 245–248. <https://doi.org/10.1007/BF00194003>
- Thangstad O.P., Evjen K., Bones A. 1991. Immunogold-EM localization of myrosinase in *Brassicaceae*. *Protoplasma*, 161: 85–93. <https://doi.org/10.1007/BF01322721>
- Voeltz G.K., Prinz W.A., Shibata Y., Rist J.M., Rapoport T.A. 2006. A class of membrane proteins shaping the tubular endoplasmic reticulum. *Cell*, 124: 573–586. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2005.11.047>
- Wang P., Hawkins T.J., Richardson C., Cummins I., Deeks M.J., Sparkes I., Hawes C., Hussey P.J. 2014. The plant cytoskeleton, NET3C, and VAP27 mediate the link between the plasma membrane and endoplasmic reticulum. *Current Biology*, 24(12): 1397–1405. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.05.003>
- Wang J.Z., Li B., Xiao Y., Ni Y., Ke H., Yang P., De Souza A., Bjornson M., He X., Shen Z., Balcke G.U., Briggs S.P., Tissier A., Kliebenstein D.J., Dehesh K. 2017. Initiation of ER body formation and indole glucosinolate metabolism by the plastidial retrograde signaling metabolite. *Molecular Plant*, 10(11): 1400–1416. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.09.012>
- Wang Z., Li X., Liu N., Peng Q., Wang Y., Fan B., Zhu C., Chen Z. 2019. A family of NAI2-interacting proteins in the biogenesis of the ER body and related structures. *Plant Physiology*, 180(1): 212–227. <https://doi.org/10.1104/pp.18.01500>
- Wasternack C., Parthier B. 1997. Jasmonate-signalled plant gene expression. *Trends in Plant Science*, 2(8): 302–307. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(97\)89952-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(97)89952-9)
- Yamada K., Nagano A.J., Nishina M., Hara-Nishimura I., Nishimura M. 2008. NAI2 is an endoplasmic reticulum body component that enables ER body formation in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 20: 2529–2540. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.059345>
- Yamada K., Nagano A.J., Ogasawara K., Hara-Nishimura I., Nishimura M. 2009. The ER body, a new organelle in *Arabidopsis thaliana*, requires NAI2 for its formation and accumulates specific  $\beta$ -glucosidases. *Plant Signaling and Behavior*, 4(9): 849–852. <https://doi.org/10.4161/psb.4.9.9377>
- Yamada K., Hara-Nishimura I., Nishimura M. 2011. Unique defense strategy by the endoplasmic reticulum body in plants. *Plant and Cell Physiology*, 52(12): 2039–2049. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr156>
- Yamada K., Nagano A.J., Nishina M., Hara-Nishimura I., Nishimura M. 2013. Identification of two novel endoplasmic reticulum body-specific integral membrane proteins. *Plant Physiology*, 161: 108–120. <https://doi.org/10.1104/pp.112.207654>
- Yamada K., Goto-Yamada S., Nakazaki A., Kunieda T., Kuwata K., Nagano A.J., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2020. Endoplasmic reticulum-derived bodies enable a single-cell chemical defense in Brassicaceae plants. *Communications Biology*, 3(21). <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0739-1>
- Yamamoto A., Yoshii M., Murase S., Fujita M., Kurata N., Hobo T., Kagaya Y., Takeda S., Hattori T. 2014. Cell-by-cell developmental transition from embryo to post-germination phase revealed by heterochronic gene expression and ER body formation in *Arabidopsis* leafy cotyledon mutants. *Plant and Cell Physiology*, 55(12): 2112–2125. <http://doi.org/10.1093/pcp/pcu139>
- Yasuda H., Hirose S., Kawakatsu T., Wakasa Y., Takaiwa F. 2009. Overexpression of BiP has inhibitory effects on the accumulation of seed storage proteins in endosperm cells of rice. *Plant and Cell Physiology*, 50(8): 1532–1543. <http://doi.org/10.1093/pcp/pcp098>
- Xu Z., Escamilla-Trevino L., Zeng L., Lalgondar M., Bevan D., Winkel B., Mohamed A., Cheng C.-L., Shih M.-C., Poulton J., Esen A. 2004. Functional genomic analysis of *Arabidopsis thaliana* glycoside hydrolase family 1. *Plant Molecular Biology*, 55: 343–367. <https://doi.org/10.1007/s11103-004-0790-1>
- Zhou K., Slavin M., Lutterodt H., Whent M., Eskin N.A.M., Yu L. 2013. Cereals and legumes. In: *Biochemistry of Foods (Third Edition)*. Eds N.A.M. Eskin, F. Shahidi. San Diego, CA: Elsevier Inc., pp. 4–48.

Рекомендує до друку І.В. Косаківська





**Михайло Андрійович ГОЛУБЕЦЬ**  
(до 90-річчя від дня народження)

*"...він оберігав Карпати,  
творив державність  
і наближав ноосферу..."*  
проф. Степан Вовканич



30 жовтня 2020 року минуло 90 років від дня народження відомого вченого в галузі геоботаніки, лісової типології, екосистемології, геосоціосистемології та середовищознавства – академіка НАН України Михайла Андрійовича Голубця.

М.А. Голубець народився 1930 року в с. Великий Любінь, нині Городоцького району Львівської області. Його дитинство та юність проходили на тлі складних для України історичних подій – Друга світова війна, радянська й німецька окупації, важкий повоєнний час, радянський період історії України. Проте, завдяки особистій наполегливості, цілеспрямованості та працьовитості, Михайло Голубець зумів стати видатним ученим, організатором науки, громадським

і політичним діячем, фундатором наукової школи екосистемології, а також зробити вагомий внесок у державотворення.

Після закінчення середньої школи у 1948 р. Михайло Голубець розпочав навчання у Львівському сільськогосподарському інституті, який закінчив у 1953 р., отримавши диплом інженера лісового господарства. Того ж року вступив до аспірантури й невдовзі розпочав педагогічну діяльність у Львівському сільськогосподарському й Львівському лісотехнічному інститутах. Працював науковим співробітником у відділі меліорації та боротьби з ерозією ґрунтів Науково-дослідного інституту землеробства і тваринництва західних регіонів України. Наукові праці М. Голубця кінця 1950-х – початку 1960-х років стосуються водної та вітрової ерозії ґрунтів, розроблення протиерозійного захисту еродованих земель західних областей України. Він робить узагальнення щодо теоретичних і практичних питань росту, продуктивності, особливостей вирощування культур ялини європейської в рівнинній частині заходу України. Саме ці матеріали стали основою його дисертації на тему "Ель в культурах рівнинної частини західних областей України", яку М. Голубець захистив у 1960 р., здобувши науковий ступінь кандидата сільськогосподарських наук. Від 1962 р. М. Голубець працює в наукових установах Академії наук УРСР – спочатку старшим науковим співробітником Науково-природознавчого музею, згодом старшим науковим співробітником відділу експериментальної екології й біоценології Інституту ботаніки АН УРСР, завідувачем відділу та одночасно директором Державного природознавчого музею. Роботи М.А. Голубця 1960-х років стали вагомим внеском у розвиток вітчизняної ботаніки та геоботаніки. Він уперше для території Українських Карпат

склав карти теперішнього й корінного (первинного) рослинного покривів, що дало змогу оцінити глибину його антропогенних змін, запропонувати наукові підходи для аналізу висотно-зональної диференціації природно-територіальних комплексів. На підставі використання основних положень вітчизняних лісівничо-екологічної, фітоценологічної та еколого-флористичної класифікацій рослинних угруповань, територіального поширення антропогенних сукцесій лісового покриву Михайло Андрійович, у співпраці з професором К.А. Малиновським, розробив принципи еколого-фітоценологічної класифікації рослинності та геоботанічне районування Українських Карпат. Значне місце серед робіт цього періоду займають дослідження історії виникнення та еволюції ялини європейської. Отримані результати були узагальнені в докторській дисертації під назвою "Еловые леса Украинских Карпат", яку М.А. Голубець захистив у 1969 р., а згодом опублікував монографію "Ельники Украинских Карпат" (1978).

Від 1974 р. Михайло Андрійович був заступником директора з наукової роботи Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР і керівником Львівського відділення цього Інституту, а від 1991 до червня 2007 р. – директором Інституту екології Карпат НАН України та до серпня 2016 р. – почесним директором цього самого Інституту. В 1978 р. М.А. Голубець отримав звання професора й був обраний членом-кореспондентом, а в 1990 р. – академіком НАН України.

Починаючи від 1970-х років, свою наукову діяльність Михайло Андрійович пов'язав із особливо актуальною галуззю біології – екологією та біогеоценологією, став ініціатором та організатором комплексних досліджень структурно-функціональної організації наземних екосистем, запропонував нові методи раціонального природокористування. Значної уваги було надано висвітленню змісту та подальшого розвитку наукових основ біогеоценології та вчення про екосистеми. Ці питання узагальнені у монографії "Актуальные вопросы современной экологии" (1982). Підсумком досліджень відділу біогеоценології стала колективна монографія "Биогеоценологический покров Бескид и его динамические тенденции" (1983).

Наступні десятиріччя стали періодом розвитку вчення В.І. Вернадського про біосферу та ноосферу. Зі створенням Інституту екології Карпат у 1991 р. М.А. Голубець стає на чолі новоствореного інституту та завідує відділом екосистемології. На підставі наукових досліджень відділу публікує

колективну монографію "Антропогенні зміни біогеоценологічного покриву в Карпатському регіоні" (1994). Підсумком розвитку вчення В. Вернадського стали монографії "Від біосфери до соціосфери" (1997) та "Плівка життя" (1997).

Як фундатор наукової школи екосистемології М.А. Голубець обґрунтовує необхідність, поряд з аутоекологією, демекологією та синекологією, виділення четвертого розділу екології – екосистемології та публікує монографію "Екосистемологія" (2000), яка стала підручником для аспірантів і вже була перевидана (2015) на прохання викладачів багатьох університетів України.

Очолований академіком НАН України М.А. Голубцем відділ екосистемології проводить комплексні екосистемологічні дослідження, які відображені в колективній монографії "Екологічна ситуація на північно-східному макросхилі Українських Карпат" (2001). А вже в 2007 р. колектив відділу видає друком монографію "Концептуальні засади сталого розвитку гірського регіону", в якій проаналізовано суть і перспективи сталого розвитку в українських реаліях.

На підставі узагальнень власного та світового досвіду М.А. Голубець у монографіях "Вступ до геосоціосистемології" (2005), "Середовищезнавство (інвайронментологія)" (2010) та "Геосоціосистемологія" (2013) обґрунтовує потребу нових наукових напрямів – геосоціосистемології та середовищезнавства як теоретичної основи сталого розвитку та керування еколого-соціально-економічними системами. Підсумком багаторічного вивчення лісових екосистем Українських Карпат стала монографія "Основи відновлення функціональної суті карпатських лісів" (2016), де обґрунтовано засади відтворення їхніх водорегуляційної, ґрунтозахисної, кліматотворної, захисної й рекреаційної функцій.

За час наукової діяльності академік М. Голубець опублікував понад 500 наукових праць, у тому числі 29 монографій, був редактором 70 колективних монографій, членом редколегій періодичних видань. Під його керівництвом захищено 5 докторських і 17 кандидатських дисертацій. Він також був українським куратором проекту МАБ-6а програми ЮНЕСКО "Людина і біосфера", головою секцій "Фундаментальні та прикладні проблеми екології" Наукової ради з проблем навколишнього середовища і сталого розвитку НАН України та "Екологія, загальна біологія та охорона природи" ДЗНЦ НАН України та МОН України, членом спеціалізованих

рад з ботаніки, лісознавства, екології, дійсним членом Наукового Товариства імені Шевченка, головою Львівського відділення Українського ботанічного товариства та членом Бюро відділення загальної біології НАН України.

М.А. Голубець був також відомим на теренах України громадським діячем, активним борцем за чистоту української мови. Дуже важливими для формування уявлення про державотворення та збереження української мови стали публіцистичні праці про Народний Рух України (1998), Біловезьку зустріч глав держав Білорусі, Росії та України (2001), наслідки русифікації української мови "Русифікація. Люмпенізація. Вульгаризація" (2006), "На захист рідної мови й культури мовлення" (2011) та книга спогадів "Дерево життя" (2008). Серед найважливіших віх його громадсько-політичної роботи слід відзначити періоди, упродовж яких він був членом Народного Руху України за перебудову, членом президії і співголовою Львівської крайової організації НРУ (1989–1990) та народним депутатом Верховної Ради України першого демократичного скликання, головою підкомісії з питань екології та охорони навколишнього природного середовища;

заступником голови Львівської Крайової організації Конгресу української інтелігенції (1990–1994). У грудні 1991 р. брав участь у Біловезькій зустрічі глав держав Білорусі, Росії та України, під час якої було припинено існування СРСР. М.А. Голубець був Лауреатом державної премії в галузі науки і техніки України (2005), нагороджений Почесною грамотою Президії Верховної Ради УРСР (1980) та орденом "За заслуги" III ступеня (1998).

Михайло Андрійович Голубець був фундатором наукової школи екосистемології, послідовниками якої натеper є його учні – висококваліфіковані фахівці-екологи відділу екосистемології Інституту екології Карпат НАН України. Вони продовжують ідеї свого вчителя за двома науковими напрямками: еколого-зоологічних та ґрунтово-екологічних досліджень. Їхня тісна співпраця забезпечує успішне вивчення структурно-функціональних особливостей екосистем західних регіонів України, знання про які необхідні для прийняття управлінських рішень задля збереження біорізноманіття та охорони довкілля.

І.М. ШПАКІВСЬКА, О.О. КАГАЛО,  
О.О. МАРИСКЕВИЧ, І.М. ДАНИЛИК



**Пам'яті Степана Михайловича Стойка –  
легендарної Людини, Особистості, Вченого, Учителя, Природоохоронця**



Здається, то було лише вчора... Святкування 100-річного ювілею, урочисте засідання Вченої ради Інституту екології Карпат НАН України, наукова доповідь ювіляра, обговорення нової монографії професора, яка вже в друці... Але доля невблаганна і життя кожної людини колись добігає свого кінця...

22 жовтня 2020 року, на 101 році життя, завершив свій земний шлях Степан Михайлович Стойко – видатний український вчений в галузі екології і лісівництва, геоботаніки та охорони природи, легендарний творець безлічі природоохоронних об'єктів, ветеран Національного лісотехнічного університету України та Львівського національного університету імені Івана Франка, головний науковий співробітник Інституту екології Карпат НАН України, доктор біологічних наук, професор, лауреат Державної премії України в галузі науки

і техніки, доктор Honoris Causa Зволєнського технічного університету (Словаччина) та Львівського державного університету безпеки життєдіяльності ДСНС України, єдиний в Україні нагороджений Золотою медаллю імені Петера Й. Ленне Фундації імені Й.Ф. Гете від Європейської Комісії (за успіхи у налагодженні міжнародної співпраці в галузі охорони природи), академік Лісівничої Академії наук України, Почесний лісівник України, Почесний член Українського ботанічного товариства та Дійсний член Наукового товариства ім. Шевченка, Почесний член Асоціації карпатських національних парків.

Як засновник наукової школи територіальної созології, будучи впродовж понад 20 років керівником створеного ним 1970 року відділу охорони природних екосистем Інституту екології Карпат НАН України, Степан Михайлович доклав багато зусиль для інтеграції України в європейський природоохоронний простір як у науково-теоретичному, так і практичному контексті. Йому належить розробка концепції нової галузі науково-дослідної та прикладної природоохоронної діяльності – созології (геосозології), чинної нині категоризації об'єктів природно-заповідного фонду України, обґрунтування концепції Зеленої книги України та, фактично, реалізація її першого видання, категоризація раритетних об'єктів природного фітогено- та фітоценофонду й багато інших.

Степан Михайлович народився 14 березня 1920 р. у родині священика в с. Кричево Тячівського району Закарпатської області. У м. Хуст закінчив класичну гімназію, в якій приділяли належну увагу природничим наукам та іноземним мовам, де й одержав атестат зрілості. Уже в гімназії чеський професор Антонін Шірмер прищепив учню любов до природничих наук, яка супроводжувала його все життя.

У 1938–1939 рр. старовинне місто Хуст, засноване в XI столітті, стало столицею Карпатської України. Молода Українська держава потребувала вчителів. Міністерством освіти Карпатської України С.М. Стойко був призначений на посаду



вчителя в с. Новоселиця. Разом з іншими вчителями займався просвітницькою діяльністю. Але самостійна Карпатська Україна проіснувала недовго. У березні 1939 р. вона була окупована Угорщиною та включена до її складу.

У 1940 р. С.М. Стойка перевели на адміністративну роботу в Угорщину, де він працював у різних установах. У 1943–1944 рр. він – студент-заочник юридичного факультету університету в м. Печ, наприкінці війни працював перекладачем угорської мови у військовій частині 51549 4-го Українського фронту. В 1945 р. призначений референтом відділу соціального забезпечення в Народній Раді Закарпатської України в Ужгороді, звідки був відправлений на навчання до Львова.

У 1949 р. закінчив лісогосподарський факультет Львівського сільськогосподарського інституту за спеціальністю "Лісове господарство", здобувши кваліфікацію "Інженер лісового господарства". В інституті вчителями С.М. Стойка були професори А.С. Лазаренко, І.О. Журбін, М.В. Давидов, М.М. Горшенін, доцент Ю.Д. Третяк. Після закінчення вишу молодий спеціаліст був скерований на роботу до Ужгородського лісгоспу, де два роки працював інженером лісового господарства та лісничим, розширивши свої знання в практичному лісівництві.

Протягом 1952–1954 років С.М. Стойка навчався в аспірантурі Інституту лісу АН УРСР, де мав можливість спілкуватися з професорами Д.В. Воробйовим, Д.Д. Лавриненком, Б.Й. Логіновим, П.Г. Кроткевичем та іншими видатними лісівниками. Після захисту кандидатської дисертації в Інституті ботаніки АН УРСР протягом дванадцяти років читав курс ботаніки на лісогосподарському факультеті своєї Альма Матер.

Упродовж 1955–1964 рр. С.М. Стойка працював на кафедрі ботаніки й дендрології Львівського лісотехнічного інституту (нині Національний лісотехнічний університет України) та викладав загальний курс ботаніки на лісогосподарському факультеті. Разом із завідувачем кафедри доцентом Ю.Д. Третяком виконував кафедральну тему "Дослідження ценотичної структури букових лісів Карпат", опублікував у співавторстві кілька наукових статей. Бажаючи продовжити в Карпатах екологічні дослідження дубових лісів, С.М. Стойка в 1964 р. перейшов на посаду старшого наукового співробітника до Державного природознавчого музею АН України у Львові, який на той час очолював

відомий знавець флори Карпат, кандидат біологічних наук К.А. Малиновський.

У музеї були сприятливі умови для наукових досліджень, тут С.М. Стойко почав вивчати дубові ліси Карпат, які протягом агрокультурного періоду зазнали значних кількісних і якісних змін. Він досліджував поширення дубових лісів не лише в Українських Карпатах, а й на теренах Словацьких і Румунських Карпат, видовий склад яких значно багатший. У передгір'ї Закарпаття, на андезитових горбогір'ях С.М. Стойко виявив острівні локалітети трьох нових для флори України південно-європейських видів роду *Quercus* – дуба бургундського (*Quercus cerris* L.), д. багатоплідного (*Q. polycarpa* Schur) та д. Далешампе (*Q. dalechampii* Ten.). Маючи багатий науковий матеріал про історію розвитку дубових лісів у третинний та четвертинний періоди, про філогенез роду *Quercus*, дані про сучасний ареал і висотне поширення видів дуба в Карпатах, про ценотичну структуру фітоценозів, С.М. Стойко підготував докторську дисертацію на тему "Дубові ліси Карпатської гірської системи", яку в 1969 р. успішно захистив на Об'єднаній Раді біологічних наук АН УРСР.

Унаслідок широкомасштабного вирубування гірських лісів Карпат, зміни їхньої природної ценотичної структури в регіоні стали періодично повторюватися негативні екологічні процеси: ерозія ґрунтів, вітровали лісів, катастрофічні повені. Несприятливий екологічний стан був також у лісах Розточчя, Поділля. Для розв'язання наукових питань щодо поліпшення екологічної ситуації в західних регіонах у 1970 р. в Державному природознавчому музеї АН України під керівництвом проф. С.М. Стойка був створений відділ охорони природних екосистем. Це був перший в Україні науковий підрозділ, який займався питаннями охорони природного середовища на екосистемному рівні. С.М. Стойко очолював його до 1991 р., коли відділ увійшов до складу новоорганізованого Інституту екології Карпат НАН України.

Зважаючи на екологічну ситуацію в Карпатах та інших природно-географічних регіонах заходу України, у відділі був визначений пріоритетний науковий напрям: охорона унікальних природних територіальних комплексів, їхнього біотичного, екосистемного, ландшафтного різноманіття та створення мережі природних заповідників, національних природних парків, біосферних резерватів та інших об'єктів природно-заповідного

фонду. Завдяки зусиллям співробітників відділу охорони природних екосистем були створені перші в Україні природні парки – Карпатський та Шацький. У колишньому СРСР термін "національний" ототожнювався з терміном "націоналістичний", тому не було можливості створювати національні парки, які існували в більшості країн світу. Лише після проголошення незалежності України згадані охоронні об'єкти отримали статус національних природних парків. У відділі було опубліковано низку монографій, присвячених охороні національних парків та інших об'єктів природно-заповідного фонду.

Професор С.М. Стойко був також ініціатором збереження раритетних фітоценозів і видання Зеленої книги України, як офіційного документу. Співробітники відділу провели дослідження екологічного стану раритетних фітоценозів у Карпатах, на Волино-Поділлі, Поліссі й в монографії "Раритетний фітоценофонд західних регіонів України" (2004) обґрунтували екологічні засади їхнього збереження.

У сучасну добу науково-технічної революції антропогенний / техногенний вплив проявляється в межах усієї біосфери, у багатьох випадках маючи незворотні екологічні наслідки. Базуючись на вченні В.І. Вернадського про біосферу й ноосферу, проф. С.М. Стойко обґрунтував наукові засади геосозології – нової природоохоронної дисципліни. Вони викладені в наукових статтях "Нова галузь науки – охорона біосфери та її завдання на Україні" (Вісник АН УРСР, т. 7, 1973), "Ochrana biosféry ako nové odvetvie prírodných vied, jej teoretické zaklady i hlavné smery skúmania" (Ochrana prírody Bratislava, No 1, 1980), "Konceptualne zasady (Principles) geosozologii – nauki o ochronie przyrody" (Infrastruktura i ekologia terenów wiejskich. Kraków, No 2, 2008) та в інших наукових публікаціях.

Загалом, нині можна однозначно стверджувати, що завдяки багатьом оригінальним ідеям Степана Михайловича, очолюваний ним відділ багато в чому випередив час науковими природоохоронними розробками. Це дало змогу відділу вже наприкінці 90-х років минулого століття й на початку нинішнього активно включитися в сучасні напрями територіальної охорони природи й збереження біорізноманіття на засадах розбудови екологічної мережі, запровадження принципів оселищної концепції збереження біорізноманіття та переходу до впровадження принципів активного природоохоронного менеджменту в практику

природоохоронних установ – національних природних та регіональних ландшафтних парків, природних і біосферних заповідників та біосферних резерватів. Нині відділ посідає чільне місце у цих напрямах не лише в регіоні, а й країні загалом. І Степану Михайловичу належить значна заслуга в забезпеченні підвалин цих можливостей.

Професор С. Стойко успішно поєднував наукову діяльність з викладацькою. На запрошення проф. К.І. Геренчука, читав лекції з нормативного курсу "Охорона природи" на географічному факультеті Львівського національного університету імені Івана Франка. У 1978 р. за ініціативи професорів К.І. Геренчука, Г.П. Міллера і С.М. Стойка на кафедрі фізичної географії було впроваджено нову спеціалізацію – "Рациональне використання природних ресурсів і охорона природи", на базі якої в 1988 р. було створено кафедру (яку очолював професор Юрій Юрійович Туниця), де Степан Стойко працював багато років на посаді професора.

Під його керівництвом було захищено 12 дисертаційних робіт, а чимало його учнів стали докторами наук та професорами. Загальний науковий доробок Степана Михайловича становить понад 500 наукових публікацій, з них близько 20 монографій і понад 100 статей у зарубіжних виданнях.

Поряд із науковими роботами проф. С.М. Стойком і доцентом кафедри геоморфології Ю.П. Єрмоленком були підготовлені гарно ілюстровані науково-популярні краєзнавчо-географічні монографії "Карпати очима допитливих" (1976, 1980).

Вчений отримав низку нагород за кордоном та в Україні. В 1991 р. за розроблення наукових основ в галузі охорони природного середовища проф. С.М. Стойко одержав Золоту відзнаку Міністерства охорони середовища й природних ресурсів Польщі. За наукові праці в галузі охорони природи та за створення мережі природних заповідників і біосферних резерватів у Карпатах в 1995 р. у Раді Європи в Страсбурзі нагороджений Фондацією Й.В. Гете Золотою медаллю Петера Й. Ленне. На XII Конгресі міжнародної Асоціації "Космос і філософія" (Греція, 2001 р.) отримав почесний сертифікат. За цикл наукових праць "Розроблення наукових засад і практичних рекомендацій щодо збереження біорізноманіття в контексті сталого розвитку України" професор С.М. Стойко в 2005 р. став лауреатом Державної премії України в галузі науки і техніки. За багаторічну співпрацю з польськими натуралістами в галузі територіальної охорони природи та

екологічної освіти Науковою радою Бещадського Парку Народового в 2007 р. професора С.М. Стойка нагороджено відзнакою "Бещадський ведмідь". За вагомий внесок у розвиток лісового господарства та охорони природи України Держкомлісгосп України нагородив у 2010 р. професора С.М. Стойка відзнакою "Почесний лісівник України".

За наукові досягнення в галузі лісознавства та охорони природи деканат факультету лісознавства та технології деревини Аграрного та лісового університету імені Г. Менделя у м. Брно нагородив у 2010 р. професора С.М. Стойка пам'ятною медаллю Грегора Менделя.

У 2010 р. Стойка Степана Михайловича нагороджено Орденом "За заслуги" III ступеня, а 2020 року Орденом Ярослава Мудрого V ступеня.

З нагоди 100-річного ювілею в 2020 р. Президія НАН України нагородила Степана Михайловича відомчою відзнакою найвищого ступня – нагрудним знаком "За наукові та освітні досягнення".

Тривалий період професор С.М. Стойко очолював Президію Львівського обласного товариства охорони природи та Наукову раду Львівського будинку вчених. Був членом Ради Українського ботанічного товариства. Як заступник голови Ради з проблем біосфери Західного Наукового Центру АН УРСР брав активну участь в обґрунтуванні заходів щодо охорони природи в західному регіоні України.

Після виходу на заслужений відпочинок проф. С.М. Стойко продовжував плідно працювати в галузі геосозології й брати активну участь у наукових конференціях. Він залишався головним науковим співробітником Інституту екології Карпат НАН України на громадських засадах. 14 березня 2020 р., у день свого сторіччя, на розширеному засіданні Вченої ради (урочистій академії) в Інституті екології Карпат НАН України професор С.М. Стойко за участі науковців установ, в яких він працював, зробив доповідь "Охорона природи в науковому та історичному дискурсі". Напередодні свого 100-річного ювілею Степан Михайлович передав до друку свої монографії "Незворотні екологічні процеси в біосфері та її збереження" та "Заповідні території Лемківщини". Однак, на жаль, авторові вже не судилося потримати в руках видруковані книги...

Степан Михайлович пішов з життя, лишаючись при своїй улюбленій праці, буквально на кілька годин відійшовши від комп'ютера, за яким працював... Велике життя Великої Людини було плідним, науковим нащадкам залишився багатий спадок ідей і напрацювань, які мають бути розвинені й наповнені новим змістом.

Степан Михайлович назавжди залишиться в пам'яті й серцях своїх рідних, учнів, колег і друзів. Вічна пам'ять!

О.О. КАГАЛО, П.Т. ЯЩЕНКО, М.П. ЖИЖИН,  
Л.О. ТАСЄНКЕВИЧ, П.Р. ТРЕТЯК, О.О. АНДРЕЄВА

# Ценотичне різноманіття букових пралісів Карпат, їхнє поліфункціональне значення та збереження\*

Степан М. СТОЙКО

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

Stojko S.M. 2020. **Coenotic heterogeneity of primeval beech forests in the Carpathians: polyfunctional significance and conservation.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(6): 502–511.

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

**Abstract.** The development of beech forests in epy post-glacial period (Holocene) and their modern distribution are clarified. Anthropogenic causes of the decrease in the area of natural beech forests and their ecological consequences have been established. Ecological-cenotic criteria for determining and defining beech forests are substantiated. The coenotic structure of climax (monodominant), polydominant and undersized beech forests is demonstrated. The multifaceted scientific, natural and practical significance of primeval ecosystems is emphasized.

**Keywords:** florocenogenesis, primeval ecosystems, homeostasis, natural forestry

Submitted 11 November 2019. Published 24 December 2020

Стойко С.М. 2020. **Ценотичне різноманіття букових пралісів Карпат, їхнє поліфункціональне значення та збереження.** *Український ботанічний журнал*, 77(6): 502–511.

**Реферат.** Показано розвиток формації букових лісів у післяльодовиковий період, з'ясовано їхнє сучасне поширення. Визначено антропогенні причини скорочення площі природних букових фітоценозів та їхні екологічні наслідки. Обґрунтовані еколого-ценотичні критерії визначення букових пралісів. Показана ценотична структура клімаксових (монодомінантних), змішаних і низькорослих бучин. Встановлено багатогранне науково-природниче та практичне значення пралісів.

**Ключові слова:** гомеостаз, натуральне лісівництво, пралісові екосистеми, філоценогенез

## Вступ

На підставі палеоботанічних досліджень встановлено, що в пізньому голоцені (4 тис. років тому) у Карпатах настав теплий і вологий клімат, в якому були сприятливі екологічні умови для розвитку формації букових лісів. Відбулася природна сукцесія дубових (*Querceta roboris*, *Q. petraeae*) та ялинових (*Piceeta abietis*) лісів на бучини (*Fageta sylvaticae*). На теренах України проходить східноєвропейська межа поширення букових лісів (*Fageta sylvaticae*), тому збереження їхнього фітоценотичного різноманіття є важливим екологічним завданням. У Закарпатті

бучини утворюють висотний пояс у межах 300–1280 (1380) м н.р.м. На Розточчі на піщаних ґрунтах локально поширені природні сосново-букові фітоценози (*Pineto sylvestris-Fagetum*), а на Опіллі – дубово-букові з дубом звичайним (*Querceto roboris-Fagetum*). Локалітети дубово-букових лісів збереглися на Поділлі. З метою їхнього збереження в Хмельницькій області в околицях Сатанова, створено буковий лісовий заказник площею 1770,8 га, який нині належить до складу НПП "Подільські Товтри".

Упродовж останніх століть у букових лісах відбулися значні територіальні зміни як в Україні, так і західноєвропейських країнах, які негативно

\* Наприкінці 2019 року редакція "Українського ботанічного журналу" отримала цей рукопис статті від Степана Михайловича Стойка. На жаль, стаття не встигла пройти повний редакційний цикл і бути опублікованою ще за життя автора. Проте, тепер цей текст вже належить не лише нашій науці, але й історії науки в Україні загалом. На знак пошани до постаті видатного науковця ми публікуємо статтю в останній авторській редакції, лише з мінімальними редакційними змінами.





Рис. 1. Суха перегонка деревини бука для одержання вугілля. Ужгородський держлісгосп, 1952 р. Фото Ю.Д. Третяка

позначилися на їхньому ценотичному й біологічному різноманітті та природному поширенні. У деревині бука, на відміну від деревини дуба, немає дубильних речовин, вона швидко піддається гниттю, тому не має промислового значення й у минулому використовувалася здебільшого на паливо. Завдяки багатому на зольні речовини відпаду, в букових лісах сформувалися родючі буроземні ґрунти. Після завезення з Америки картоплі й кукурудзи в багатьох західноєвропейських країнах на місці природних бучин стали вирощувати ці економічно вигідні важливі для харчування просапні культури. Їх широко вирощували в гірських районах Карпат, де обмежений земельний фонд, придатний для сільського господарства. Деревину бука використовували для виготовлення поташу, селітри та "сухої перегонки", щоб одержати вугілля для камінів і різних галузей промисловості (рис. 1). Ці продукти з букової деревини поставлялися із Закарпаття на зарубіжні ринки.

Наприкінці XIX ст. у західноєвропейських країнах почався розвиток лісохімічної промисловості. На заводах, збудованих швейцарсько-німецькою компанією, у Перечині й Великому Бичкові на Закарпатті щороку переробляли до 100 тис. м<sup>3</sup> букової деревини для виробництва різних хімічних продуктів. На місці бучин лісівники створювали швидкорослі й продуктивні ялинові монокультури. Внаслідок згаданих антропогенних і техногенних причин у формації букових лісів відбулися істотні територіальні й ценотичні зміни. У Карпатах їхня площа зменшилася на 272 тис. га (на 40%), а площа ялинових лісів зросла з 126 до 325 тис. га (Holubets,

1978). Така масштабна трансформація в природних букових фітоценозах призвела до збіднення їхньої біологічної та ценотичної різноманітності.

Українські Карпати – гумідний екорегіон, де випадає від 800 до 1500 мм річних атмосферних опадів, тому в гідрмережі гірських річок періодично відбуваються небезпечні повені. В зоні поширення букових лісів беруть початок річки Сян (басейн Балтійського моря) та Дністер, Прут, Серет, Тиса (басейн Чорного моря). Гірські букові ліси мають важливе значення в регулюванні гідрологічного режиму згаданих водних артерій і зменшенні небезпеки повеней. Отже, збереження природних бучин і збільшення лісистості в Карпатах є важливим економічним, екологічним і природоохоронним завданням.

У віддалених гірських районах Закарпаття, де не було вузькоколіїних залізниць та інших доріг для транспортування деревини, збереглися природні букові ліси – *праліси*, які привертали увагу геоботаніків для дослідження спонтанного лісотвірного процесу та прямих і зворотних екологічних зв'язків між фітоценозом та педосферою. Чеський професор А. Златнік у 30-х роках минулого століття заклав стаціонарні дослідні ділянки на горі Стужиця в Бескидах, на яких провів дослідження ґрунтів і вікової та ценотичної структури букових пралісів (Zlatnik, 1936). На лівобережжі Ужа на горі Явірник вчений створив буковий резерват, в якому провів аналогічні дослідження. На південному макросхилі гори Поп Іван Мармароський він вивчав на стаціонарних ділянках ценотичну й вікову структуру буково-ялицево-ялинових (*Fageto-Abieto-Piceetum*) пралісів, в яких за оптимальних екологічних умов запас деревини на одному гектарі становив 946 м<sup>3</sup>. Результати досліджень опубліковані в фундаментальній монографії "Дослідження природних лісів на Підкарпатській Русі. Рослинність та середовище резерватів Стужиця, Явірник й Піп Іван" (Zlatnik, 1938). Професор Зволеньського технічного інституту І. Волощук через 75 років провів на цих дослідних ділянках повторні дослідження та встановив цікаві зміни в ценотичній і віковій структурах природних лісів. Гірський масив Попа Івана Мармароського належить тепер Карпатському біосферному заповіднику. Наявні там дослідні ділянки є місцем цікавого екологічного моніторингу для встановлення природних сукцесій в буково-ялицево-ялинових пралісах у зв'язку з глобальною зміною клімату.

Таблиця 1. Еколого-ценотичні критерії визначення природного стану букових лісів

Критерії визначення	Категорії природних лісів	
	Природні ліси (праліси)	Умовно природні ліси (квазі-праліси)
Вікові стадії дендрофлори: регенеративна, ювенільна, віргінільна, матурна, сенільна (стадія розпаду деревостану)	виразні	виразні
Природний стан педосфери	непорушений	локально порушений
Природний розпад деревних порід (наявність мертвої деревини)	нормальний	відсутність мертвої деревини
Наявність аборигенної фауни	фауна аборигенна	можливі інтродуковані види
Наявність аборигенної флори	флора аборигенна	можливі алохтонні види
Здатність до ренатуралізації фітоценозу (тривалість, роки)	–	відновлення впродовж 20 років

## 1. Еколого-ценотичні критерії визначення букових пралісів і заходи щодо їхнього збереження

Залежно від натурального стану формації бучин, доцільно виділити природні та умовно-природні фітоценози. Ступінь їхньої натуральності визначено на підставі шести найхарактерніших екологічних ознак (табл. 1).

Природними слід вважати букові ліси, в яких представлені всі згадані вікові стадії дендрофлори та непорушені взаємовідносини між автотрофним і гетеротрофним ценокомпонентами й педосферою. Впродовж фітоценогенезу в пралісових екосистемах виробилася здатність до самовідновлення, саморегуляції, самозахисту від інвазії біошкідників, і тому вони функціонують як *гомеостазні екосистеми* (рис. 1, 2). Для лісівничої науки вони мають екомодельне значення під час створення лісових культур та формування лісів, близьких до природних.

У 1972 р. в Парижі відбулася міжнародна конференція МАБ ЮНЕСКО з питань збереження унікальних культурних і природних об'єктів. На ній була прийнята Конвенція щодо збереження культурної та природної спадщини світового значення (*Convention Concerning the Protection of the World Cultural and Natural Heritage*), яку ратифікувала 191 країна, у т.ч. Україна. В Конвенції відзначено, що в сучасний техногенний час культурній і природній спадщині загрожує небезпека, зумовлена не лише традиційними причинами використання обмежених природних ресурсів у біосфері, але й розвитком соціальної та економічної інфраструктури глобальної спільноти. Учасники конференції констатували, що знищення об'єктів культурної та природної спадщини в окремих країнах може бути причиною їхнього збіднення в усьому світі.



Рис. 2. Сенільна стадія зубницевої бучини (*Dentario-Fagetum*) на висоті 800 м н.р.м. на горі Стужиця. Вік стовбура бука близько 200 р. Ужанський національний природний парк





Рис. 3. Бучина зубницева (*Dentario-Fagetum*). Локальна ділянка природного розпаду фітоценозу. Ужанський національний природний парк

Згідно з Другою статтею Конвенції, під поняттям "природної спадщини" маються на увазі: а) геологічні й геоморфологічні об'єкти, які відзначаються науково-природничою цінністю; б) визначні природні об'єкти, що мають універсальну цінність з науково-природничої або ландшафтно-естетичної точки зору. В 161 країні до списку світової спадщини було включено 1007 об'єктів, серед яких 779 об'єктів культурної спадщини, 197 – природної та 31 об'єкт культурної та природної спадщини.

Згадані вище види антропогенного й техногенного впливу спричинили істотні територіальні зміни у формації букових лісів у країнах Західної Європи, які позначилися негативно на їхньому природному різноманітті й збереженні генофонду органічного світу. Тому Комітет культурної та природної спадщини ЮНЕСКО включив до списку природних об'єктів світового значення також локалітети букових пралісів (*Fageta sylvaticae*). Найбільший масив природних бучин зберігся в Закарпатті в гірських масивах Менчул (1501 м н.р.м.) і Красна, розташованих у басейнах річок Мала й Велика Уголька – лівих приток річки Тересви та в басейні річки Лужанки – правої притоки Тересви (рис. 4, 5). З метою їхнього збереження та збереження буково-ялицево-ялинових та ялинових пралісів у Ясіньському й Рахівському лісгоспах у Чорногірському масиві у 1968 р. був створений Карпатський природний заповідник. Співробітники тодішнього Львівського відділення Інституту ботаніки АН УРСР – С.М. Стойко, К.А. Малиновський, Л.О. Тасенкевич, Л.І. Мілкіна, П.Р. Третяк провели на його території природоохоронні дослідження, результати яких опубліковані в 1982 р. у монографії "Флора і рослинність Карпатського

заповідника" (Stoyko et al., 1982a, b). На теренах Угольського й Широколужанського заповідних масивів М.П. Слободян провів лісовпорядкування та склав карти рослинності (рис. 4, 5). У згаданих гірських масивах вкрита лісом площа становила 10 051 га, площа букових лісів – 9 832 га, з них букових пралісів – 8 585 га (87%) (Stoyko et al., 1982a). Це найбільший осередок природних букових лісів у країнах Західної та Південної Європи. На картосхемах показано ценотичне різноманіття формації бучин, збереження яких важливе як з національних, так і загальноєвропейських міркувань.

Згадані гірські масиви тепер належать до Карпатського біосферного заповідника та включені в його охоронну (ядрову) зону. Букові праліси збереглися також у Чорногірському масиві, Мармароському Попі Івані, на південному макросхилі Свидовця, в національних природних парках – Ужанському, "Синевир". У Словацьких Карпатах букові праліси виявлені на площі 5 696 га. Свого часу дирекція Карпатського біосферного заповідника та Зволеньський технічний університет подали в Комітет Світової спадщини ЮНЕСКО спільну номінацію щодо внесення природних букових лісів Українських і Словацьких Карпат до Списку природних об'єктів світового значення. Номінація включала 29 278 га букових пралісів (заповідне ядро) і захисну буферну зону – 48 692 га, загалом – 77 971 га. Комітет ЮНЕСКО на засіданні, проведеному в 2007 р. у Новій Зеландії, включив ці природні букові ліси та буферну зону до Списку світової природної спадщини. Історія виявлення букових пралісів в Українських Карпатах, їхня інвентаризація, наукове обґрунтування необхідності збереження висвітлені в монографії Ф. Гамора (Hamor, 2017).

Локалітети природних і старовікових букових фітоценозів збереглися і в інших країнах Західної й Південної Європи. У 2011 р. Комітет культурної та природної спадщини ЮНЕСКО включив до Списку природної спадщини світового значення старовікові букові ліси Німеччині (Beech Forests..., 2015), а в 2017 р. – старовікові бучини, які збереглися в 12 країнах Західної та Південної Європи. Згідно з даними президента Європейської мережі букових пралісів (EBFN) професора Ганнеса Кнаппа, нині на нашому континенті букові праліси охороняються на площі 92 023 га та оточені буферною зоною площею 253 815 га. Він відзначив, що європейський проект щодо їхнього збереження розпочався з Карпатського біосферного заповідника.

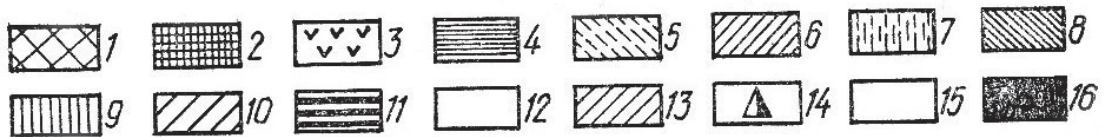
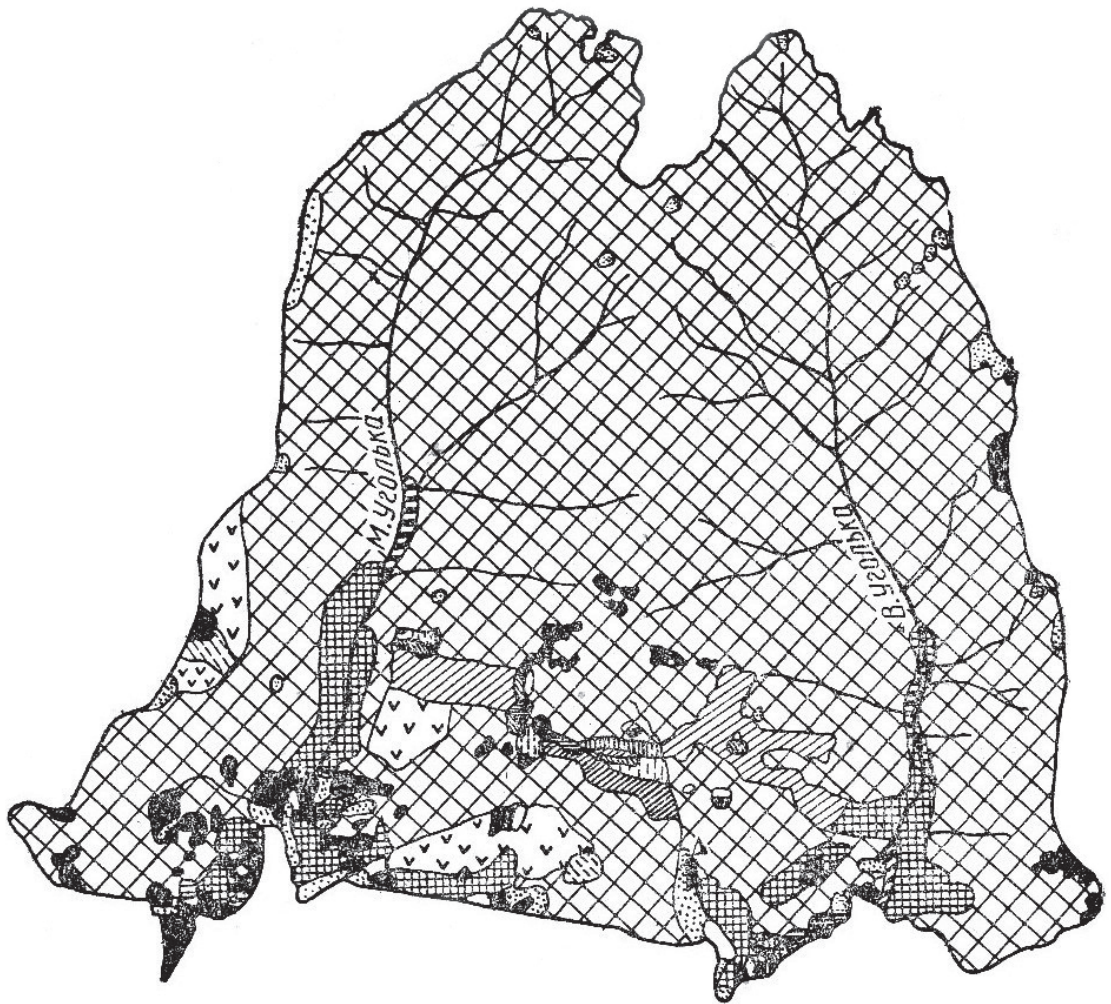


Рис. 4. Картохема рослинності Угольського масиву букових лісів:

1 – *Fageta sylvaticae*, 2 – *Carpineto-Fagetum*, 3 – *Fageto-Quercetum petraeae*, 4 – *Fraxineta excesioris*, 5 – *Querceta petraeae*, 6 – *Acereto pseudoplatani-Fagetum*, 7 – *Fageto-Aceretum pseudoplatani*, 8 – *Ulmeto-Fraxineto-Aceretum pseudoplatani*, 9 – *Fageto-Tilietum platyphyllae*, 10 – *Alneta incanae*, 11 – *Petasieta kablikiani*, 12 – *Festuceta valesiaca*, 13 – *Thelyptereta*, 15 – сінокоси й пасовища, 16 – культурфітоценози



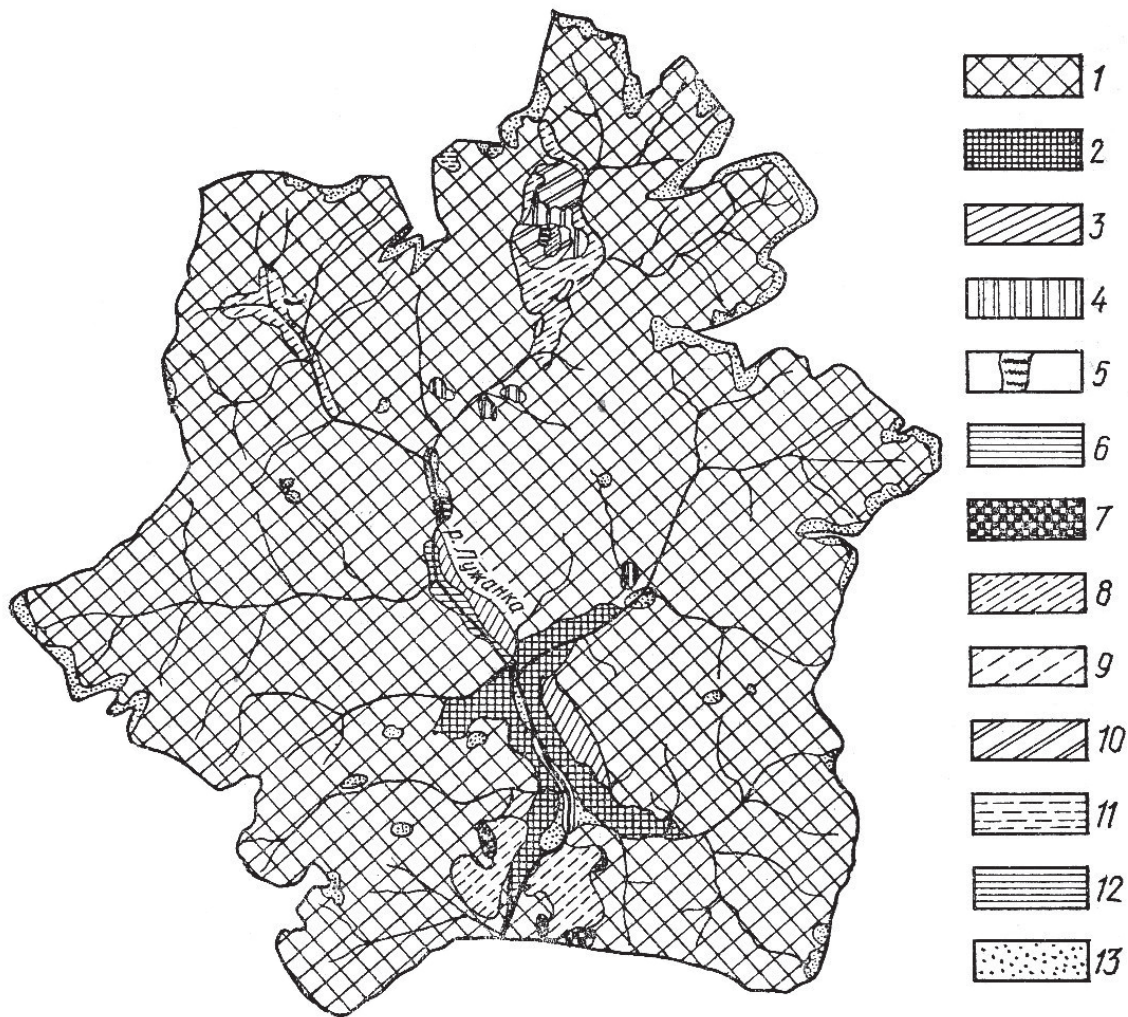


Рис. 5. Картохема рослинності Широко-Лужанського масиву букових лісів: 1 – *Fageta sylvaticae*, 2 – *Carpineto-Fagetum*, 3 – *Acereto pseudoplatani-Fagetum*, 4 – *Abieto-Fagetum*, 5 – *Abieto-Fageto-Piceetum*, 6 – *Alneta incanae*, 7 – *Betuleta pendulae*, 8 – *Piceeta abietis*, 9 – *Fageto-Abietum*, 10 – *Piceeto-Abieto-Fagetum*, 11 – *Duschekieta viridis*, 12 – *Petasiteta kablikiani*, 13 – сінокоси та пасовища

## 2. Ценотична структура букових пралісів Українських Карпат

Ценотична структура природних букових лісів формувалася в сприятливих для них кліматичних і ґрунтових умовах у пізньому голоцені й залежить від біологічних властивостей бука та екологічних умов у межах його природного ареалу. Бук лісовий – досить довговічна деревна порода. П. Третяк та Ю. Черневий досліджували процес росту деревних порід в екорегіоні Карпат у басейні Дністра. Вони констатували, що окремі особини бука досягають віку 250–300 років (Третяк, 2018). Бук належить до тіневитривалих деревних порід. Ш. Корпель (Korpel, 2018) встановив, що в лісах Словаччини деякі особини можуть знаходитися у високоповнотному деревостані до 40 років і після освітлення нормально рости. Тому важко визначити вік таких дерев за показниками товщини стовбура.

На теренах Українських Карпат, залежно від висоти над рівнем моря, кліматичних і ґрунтових умов, сформувалися три, відмінні за ценотичною структурою типи бучин: *монодомінантні клімаксові бучини*, *полідомінантні бучини* (змішані), *низькорослі бучини*, поширені на верхній межі лісу. Поняття клімаксу як заключної фази розвитку фітоценозу на певній території обґрунтував американський біолог Клементс (Clements, 1936). Ценотична стадія клімаксу виправдана для формації бучин Закарпаття. В оптимальних ґрунтових і кліматичних умовах бук як потужний едифікатор формує ценотично стабільні монодомінантні деревостани. Клімаксові бучини поширені на висоті 600–800 м н.р.м. на родючих буроземних ґрунтах і здебільшого на північних мегасхилах, мало придатних для інших, вибагливих до світла деревних порід. Найхарактернішою для клімаксових деревостанів є бучина зубницева (*Dentario-Fagetum*).

Дослідження клімаксової бучини (ass. *Dentario-Fagetum*) проведено в Широко-Лужанському лісовому масиві, розташованому у верхів'ї однойменного потоку. За сприятливих для бука едафічних умов тут сформувалися суцільні букові ліси на площі понад 5 тис. га. Дослідна ділянка площею 1 га розташована на висоті 740–750 м н.р.м., мезорельєф – випукла частина південно-західного та південно-східного схилів крутизною 15°, ґрунт бурий лісовий, середньосуглинний на слювіо-делювії флішу. У трав'яному покриві (5%) переважають такі евтрофні види: *Dentaria bifera* (1), *Oxalis acetosella* (+), *Symphytum*

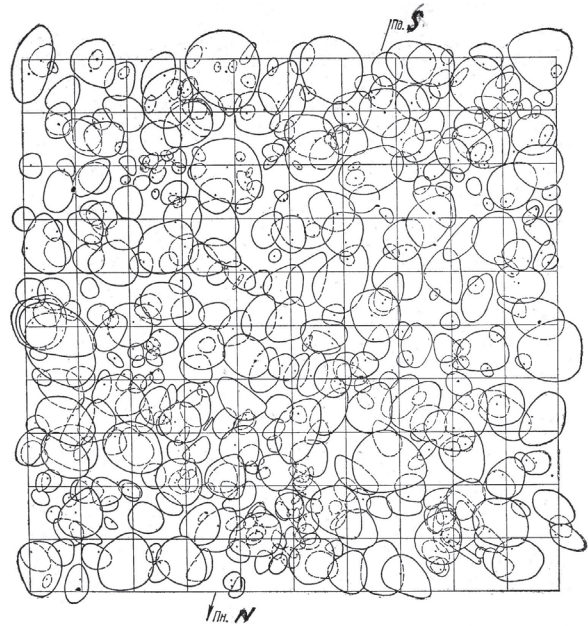


Рис. 6. Горизонтальна проекція крон на дослідній ділянці площею 1 га

*cordatum* (–), *Galeobdolon luteum* (–), *Asperula odorata* (–), *Rubus hirtus* (+). Середня висота деревостану становить 31 м (5–48 м), середній діаметр – 36 см (6–102 см), повнота – 1,0, зімкнутість крон – 0,90 (рис. 6).

Монодомінантні бучини відзначаються високою повнотою, малим проективним вкриттям трав'яного покриву з переважанням тіневитривалих видів, наявністю потужної підстилки (понад 5 см) і загальмованим процесом її розпаду. При високій повноті й зімкнутості крон деревостану підріст бука зберігається лише на прогалинах після відмирання сенильних стовбурів. Монодомінантні бучини доволі високопродуктивні. На дослідній ділянці запас деревини становив 677 м<sup>3</sup> на один гектар. У табл. 2 подано розподіл кількості стовбурів бука й запасів деревини залежно від їхньої товщини.

Аналіз даних табл. 2 свідчить про те, що запас деревини та продуктивність у монодомінантному деревостані починає збільшуватися за наявності стиглих стовбурів із площею перетину понад 50 см, що відповідає середньому віку деревостану. У віці понад 80 років зменшується кількість сенильних стовбурів і знижується приріст деревини в них. Монодомінантні бучини ценотично стабільні, здатні до самовідновлення, саморегуляції. Вони є екологічними моделями для лісівництва при

Таблиця 2. Розподіл стовбурів бука за товщиною та їхнім запасом

Товщина стовбура (см)	Кількість стовбурів (N) та їхній відсоток		Запас деревини	
	N	%	м <sup>3</sup>	%
8	141	30,6	3,24	0,4
12	57	12,4	3,76	0,6
16	42	9,1	6,30	0,9
20	26	5,6	6,76	1,0
24	22	4,8	9,46	1,4
28	22	4,8	14,08	2,1
32	13	3,3	13,03	2,0
36	14	3,0	17,36	2,6
40	14	3,1	22,40	3,3
44	11	2,4	21,93	3,2
48	11	2,4	27,50	4,1
52	13	2,8	39,26	5,8
56	13	2,8	46,67	6,9
60	8	1,7	33,60	5,0
64	7	1,5	34,16	5,0
68	11	2,4	61,16	6,9
72	6	1,3	37,98	5,6
76	6	1,3	42,54	6,3
80	3	0,7	23,82	3,5
84	7	1,5	61,39	9,0
88	1	0,2	9,66	1,4
92	5	1,1	58,15	8,6
96	2	0,4	25,36	3,7
100	2	0,4	27,54	4,1
104	2	0,4	29,80	4,4
Усього	461	100,0	677,81	100,0

формуванні деревостанів у відповідних едафічних умовах.

Значно більшу площу у формації природних бучин Карпат займають полідомінантні (змішані) бучини, які поширені в менш сприятливих для бука едафічних умовах. Залежно від висоти над рівнем моря й родючості ґрунту їхніми співведикаторами є дуб скельний (*Quercus petraea*), явір (*Acer pseudoplatanus*), граб (*Carpinus betulus*), ялиця (*Abies alba*) і зрідка – ясен звичайний (*Fraxinus excelsior*), липа широколиста (*Tilia platyphyllos*), в'яз голий (*Ulmus glabra*). В Угольському масиві в мезотрофних едафічних умовах часто трапляються яворові бучини (*Acereto pseudoplatani-Fagetum*). На південних схилах гір Вежа й Погар локально поширені дубові бучини з дуба (*Querceto petraeae-Fagetum*). В урочищі Копиця на карбонатних ґрунтах є локалітет липової бучини з липою широколистою (*Fageto-Tilietum platyphyllo*).

З фітоценотичної точки зору заслуговують на увагу грабові бучини (*Carpineto-Fagetum spiraeosomercurialidosum*), поширені на площі понад 15 га на південному схилі урочища Великий Гребінь на

щербенистих буроземних ґрунтах. Це реліктовий локалітет, який зберігся правдоподібно з раннього періоду пізнього голоцену. За оліготрофних едафічних умов обидві породи ростуть повільно, у віці 100–150 років досягають висоти 12–15 м. У формації бучин грабові діброви є новою субформацією. В класифікації Браун-Бланке їх доцільно виділяти як союз (*Union*) *Carpineto-Fagetum*.

Серед зонально поширених букових лісів у Великій Угольці в урочищах Гребінь і Чурь на скелястих вапнякових едатопах локально трапляються тисові бучини (*Fagetum taxosum baccatae*), а в їхньому трав'яному покриві такі кальцефільні види, як плющ (*Hedera helix*), кадило мелісолисте (*Melittis melisophyllum*), порізняк гірський (*Libanotis montana*) та ін. Меліоративна роль багатого на органічні речовини відпаду бука позитивно впливає на ріст і продуктивність компонентів полідомінантних бучин. Характерною особливістю цих фітоценозів є краще природне відновлення бука ніж інших порід. Окремі його особини витримують навіть 30–40-річне притінення. Через високу вітальність бука полідомінантні деревостани ценотично нестабільні. Тому потрібно лісівничими заходами регулювати взаємовідносини деревних порід у їхньому ценотичному складі.

До третьої ценотичної категорії формації бучин у Карпатах належать низькорослі бучини (*Fagetum sylvaticae humile*). Вони сформувалися на верхній межі лісу на гребенях гірських хребтів під впливом *анемо-орографічного фактора*. Тут мається на увазі інтегральна дія на гірських хребтах швидкості вітру в поєднанні з орографією місцевості, яка впливає на ріст деревних порід та їхній морфологічний стан. Чим складніша орографічна будова гірської місцевості та різноманітніші кліматичні умови, тим виразніше проявляється екологічна дія *анемо-орографічного фактора*, яку потрібно враховувати при вирощуванні в гірських регіонах стабільних проти вітровалів деревостанів. Низькорослі букові деревостани раніше були поширені в гірських масивах, де їхня природна верхня межа контактувала з субальпійськими луками. Внаслідок тривалого пасторального впливу на полонинах низькорослі деревостани поступово зникали. Їхні фрагменти збереглися на верхній межі бучин на висотах 1200–1300 м н.р.м. на вершині гори Кременець в Ужанському НПП, на полонині Красна в околицях Усть-Чорної, на південному мегасхилі Чорногірського масиву в околицях с. Богдан.





Рис. 7. Низькоросла бучина (*Fagetum myrtillosum humile*) на висоті 1200 м н.р.м. на вершині гори Кременець, Ужанський національний природний парк

На навітряному схилі вершини гори Кременець (1221 м н.р.м.) низькорослі бучини (*Fagetum myrtillosum humile*) утворюють смугу шириною 30–40 м і довжиною кілька десятків метрів. У 100-річному віці їхня середня висота становить 6 м, середній діаметр – 16 см (рис. 7). У трав'яно-моховому покриві переважають *Vaccinium myrtillus*, *Lycopodium clavatum*, *Poa nemoralis*, *Luzula nemorosa*, *Politrichum commune* та інші оліготрофні види.

Незважаючи на таку морфологічну форму стовбурів, у роки плодоношення бука в них спостерігається нормальний урожай. На верхній межі лісу низькорослі бучини мають важливе ґрунтозахисне й снігозатримуюче значення та включені до захисної зони національного природного парку

### 3. Науково-природниче й лісівниче значення букових та інших пралісів

*Наукове значення.* В пралісових екосистемах акумульована цікава інформація про прямі й зворотні зв'язки між фітоценозом, зооценозом і педосферою, тому вони мають значення для фітоценології, екології та інших природничих наук. В Угольському заповідному масиві серед букових пралісів збереглися реліктові фітоценози дуба скельного, у Широко-Лужанському масиві – ялини європейської. Вони важливі для дослідження розвитку рослинності в післяльодовиковому періоді.

*Значення для дослідження потенціальних змін у ценотичній структурі лісових екосистем у зв'язку із глобальною зміною клімату.* На верхній межі лісу в Ужанському НПП на значній площі збереглися

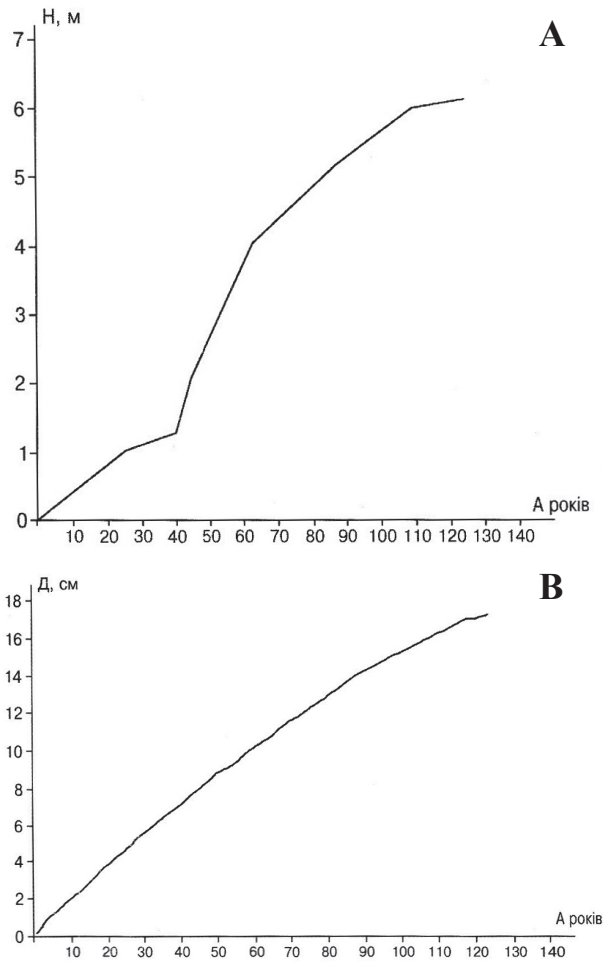


Рис. 8. Ріст стовбура бука за висотою (А) та діаметром (В)

природні бучини, у Чорногірському масиві Карпатського біосферного заповідника – природні ялинові ліси, в Угольському масиві – природні букові ліси. Вони придатні для екологічного моніторингу адаптації деревостанів до глобального потепління клімату.

*Значення для збереження біологічного й генетичного різноманіття.* В пралісових букових екосистемах локально поширені реліктові, ендемічні та інші раритетні види – тис ягідний, ялівець козацький, бузок угорський, дикі плодові дерева й чагарники, генотипи й фенотипи яких будуть збережені при збереженні їхніх популяцій.

*Екологічне значення для лісівництва.* Впродовж філоценогенезу пралісові екосистеми виробили здатність до самовідновлення, саморегуляції, самозахисту від біологічних шкідників. Ці системи мають екомодельне значення для дослідження



лісотвірного процесу й формування лісів, близьких до природних. На базі пралісів потрібно проводити екологічні семінари.

*Значення для дендрохронології.* У пралісових екосистемах Карпат окремі стовбури дуба й бука досягають віку 250–300 років, ялини – 160, ялиці – 240, сосни кедрової – 320 років. Тому вони мають значення для дендрохронологічних досліджень впливу клімату на їхні прирости в різні періоди.

*Ландшафтно-естетичне значення.* Соціально-економічний розвиток людської спільноти проходив у безпосередньому зв'язку з навколишнім природним оточенням, яке мало вплив і на духовну та інтелектуальну сферу людини. У сучасному техногенному віці спостерігається процес денатуралізації природних ландшафтів. Ландшафти, в яких збереглися пралісові екосистеми, мають значення для духовних емоцій людини й різних видів мистецтва. Тому потребують збереження з ландшафтно-естетичних мотивів.

## Висновки

Україна ратифікувала Конвенцію ЮНЕСКО про збереження Всесвітньої культурної та природної спадщини, до якої належать і букові праліси. Кабінет Міністрів України видав 21 листопада 2018 р. спеціальне Розпорядження, в якому розглянуті питання збереження української частини букових пралісів, включених до Всесвітньої природної спадщини. Впродовж двох минулих століть у формації природних букових лісів відбулися значні територіальні зміни. На їхньому місці на площі понад 200 тис. га були створені ялинові монокультури, які виявилися нестійкими до вітровалів. У сучасних кліматичних умовах букові ліси відзначаються високим віталітетом. Тому потрібно поступово трансформувати похідні ялинники в екологічно стабільні букові та ялицево-букові природні деревостани.

Екорегіон Карпат розташований у зоні гумідного клімату, тому на гірських річках періодично відбуваються небезпечні повені. Збільшення площі букових лісів матиме значення для оптимізації екологічного стану в екорегіоні, регуляції гідрологічного режиму водних артерій, а отже сприятиме зменшенню ризику повеней. Потрібно продовжувати екологічні дослідження в букових

пралісах і застосовувати отримані результати для формування лісів, близьких до природних.

У мальовничих гірських ландшафтах у національних природних парках – Карпатському, Вижицькому, "Гуцульщина", "Сколівські Бескиди", Ужанському, "Синевир" збереглися букові та ялинові праліси, привабливі для екологічного туризму. Розвиток туристичної інфраструктури матиме й певне економічне значення для розташованих тут гірських населених пунктів.

## Список посилань

- Beech Forests – UNESCO World Natural Heritage.* 2015. Frankfurt: Germany Federal Ministry for Environment, 37 pp.
- Clements F.E. 1936. Nature and Structure of the Climax. *Journal of Ecology*, 6(24): 35–48.
- Hamor F. 2017. *Vsesvitnye vyznannya bukovykh pralisiv Karpat: istoriya ta menedzhment.* Lviv: Vyd-vo Sabov A.M. 248 pp. [Гамор Ф. *Всесвітнє визнання букових пралісів Карпат: історія та менеджмент.* Львів: Вид-во Сабов А.М., 248 с.].
- Holubets M.A. 1978. *Elnyky Ukraynyskykh Karpat.* Kyiv: Naukova Dumka, 265 pp. [Голубець М.А. 1978. *Ельники Українських Карпат.* Київ: Наукова думка, 265 с.].
- Korpeľ Š. 1989. *Pralesy Slovenska.* Bratislava, 328 pp.
- Stoyko S.M., Tasyenkevych L.O., Milkina L.I., Malynovskyi K.A. 1982a. *Flora i roslynnist Karpatskoho zapovidnyka.* Kyiv: Naukova Dumka, 216 pp. [Стойко С.М., Тасенкевич Л.О., Мілкіна Л.І., Малиновський К.А. 1982а. *Флора і рослинність Карпатського заповідника.* Київ: Наукова думка, 216 с.].
- Stoyko S.M., Tsuryk Ye.I., Tretyak P.R., Tasyenkevych L.O. 1982b. Морфологічна структура bukovykh pralisiv. In: *Flora i roslynnist Karpatskoho zapovidnyka.* Kyiv: Naukova Dumka, pp. 178–190. [Стойко С.М., Цурик Є.І., Третяк П.Р., Тасенкевич Л.О. 1982b. Морфологічна структура букових пралісів. В кн.: *Флора і рослинність Карпатського заповідника.* Київ: Наукова думка, с. 178–190].
- Tretyak P., Chernevyy Yu. 2018. *Rist derev karpatskykh lisiv (u baseyni riky Dnister).* Lviv: Vyd-vo Lvivskoi politekhniky, 235 pp. [Третяк П., Черневий Ю. 2018. *Ріст дерев карпатських лісів (у басейні ріки Дністер).* Львів: Вид-во Львівської політехніки, 235 с.].
- Zlatník A. 1936. *"Lužanský prales" na Podkarpatské Rus, největší Československá pralesová rezervace.* Krása našeho Domova, vol. 28, pp. 110–117.
- Zlatník A. 1938. *Prozkum přirozených lesů na Pokarpatské Rusi Vegetace a stanoviště přírodních rezervací Sužica, Javorník a Pop Ivan.* Brno, 524 pp.



*Український ботанічний журнал* публікує оригінальні статті з усіх напрямів ботаніки та мікології, а саме: загальних проблем, флористики, геоботаніки, систематики, екології, еволюції, географії, морфології, анатомії, ембріології, фізіології, біохімії, клітинної та молекулярної біології рослин і грибів, історії науки, ботанічного ресурсознавства й охорони фіто- та мікобіоти.

Рукописи приймаються українською та англійською мовами.

**Редакційна колегія** *Українського ботанічного журналу* у своїй діяльності дотримується принципів видавничої етики та керується положеннями з етики наукових публікацій (*Committee on Publication Ethics (COPE)* – <http://publicationethics.org/>, *White Paper on Publication Ethics* – [http://www.councilscienceeditors.org/wp-content/uploads/entire\\_whitepaper.pdf](http://www.councilscienceeditors.org/wp-content/uploads/entire_whitepaper.pdf)).

Автори при поданні рукопису несуть відповідальність за розкриття своїх прямих або непрямих фінансових і інших **конфліктних інтересів**, здатних вплинути на їхню роботу. У рукописі мають бути згадані всі особи й організації, що надали фінансову підтримку, а також брали у роботі особисту участь. **Зокрема, повинні бути вказані програми та/або гранти, в рамках яких автори виконували дослідження.** Автори можуть надавати імена тих, кому, на їхню думку, не слід направляти рукопис на рецензію в зв'язку з можливим, як правило, професійним, конфліктом інтересів. **Інформацію щодо наявності конфлікту інтересів редколегія може брати за основу при ухваленні редакційних рішень.**

**Фальсифікація та фабрикація даних, плагіат, а також інші порушення наукової етики є неприпустимими.**

**Матеріали, подані до друку в інші видання чи вже опубліковані (повністю або частково), не приймаються і не розглядаються.** Виключення може бути зроблене лише для оглядових статей, або якщо для поширення наукових знань є доцільною публікація в різних журналах чи іншими мовами; в усіх таких випадках потрібні: 1) згода всіх співавторів (якщо вони є); 2) підтверджене погодження редакторів усіх залучених видань; 3) належні посилання на оригінальні публікації.

**При використанні опублікованих в *Українському ботанічному журналі* матеріалів посилання на публікацію в *Українському ботанічному журналі* є обов'язковим.**

До редколегії *Українського ботанічного журналу* на адресу редакції *secretary\_ubzh@ukr.net* окремими файлами потрібно надіслати: ✓ повний текст статті (включно з рисунками, таблицями, рефератами) у форматах .doc, .docx або .rtf; ✓ матеріали для електронного додатку (за необхідності); ✓ супровідну інформацію.

Рукописи повинні відповідати стилю та редакційним стандартам *Українського ботанічного журналу*. При підготовці рукопису просимо керуватися, крім наведених правил, публікаціями в останніх номерах журналу і точно дотримуватися зазначених вимог щодо форматування.

**1. До розгляду приймаються різні за обсягом статті.** Таблиці (синоптичні тощо), рисунки (зображення гербарних зразків тощо), додаткові матеріали (список досліджених гербарних зразків, флористичні списки) значного розміру можуть бути опубліковані в електронному варіанті журналу як **електронні додатки до статті**, з посиланням на них у друкованій версії.

**2. Розміщення матеріалу статті:** ✓ назва статті (напівжирним, звичайним за розміром шрифтом); ✓ ім'я повністю, ініціал по батькові або ініціал другого імені (за потреби) та прізвище автора/авторів (великими літерами, звичайним за насиченістю шрифтом); ✓ повна назва установи, де виконане дослідження, її повна

поштова адреса, електронні адреси авторів (останні курсивом, без підкреслення); якщо автори працюють у різних установах, цифровим надрядковим індексом пов'язати прізвище автора і місце його роботи; ✓ реферат і ключові слова англійською мовою; ✓ реферат і ключові слова українською мовою; ✓ текст статті; ✓ список посилань.

**3. Структурно** стаття має складатися з таких розділів: **Вступ, Матеріали та методи, Результати та обговорення** (або **Результати, Обговорення**), **Висновки**, за потреби – **Подяки**; наприкінці мають бути вказані **програми** та/або **гранти**, в рамках яких виконувалось дослідження. В окремих випадках можлива модифікація розділів. Таксономічні, флористичні, проблемно-теоретичні статті та короткі повідомлення можуть бути цілісними, без виділених розділів.

**4. Виклад тексту** має бути чітким та стислим, без довгих екскурсів і повторень.

Текст надавати у редакторі Microsoft Word: шрифт Times New Roman; кегль 12; міжрядковий інтервал – 1,5; без переносів і вирівнювання за правим краєм; усі поля – 2 см; сторінки рукопису позначаються наскрізною нумерацією.

Фізичні величини слід наводити в одиницях СІ. Для позначення інтервалу значень використовувати коротке тире (*n*-dash), наприклад: 5–12 см, 60–80%. У тексті повинні бути лише "англійські" лапки. Скорочення слів і словосполучень у тексті статті, в оформленні таблиць і рисунків, окрім загальноприйнятих, неприпустимі. За необхідності скорочення можна наводити після попереднього розшифрування (наприклад: Національний природний парк (НПП) і далі за текстом – НПП).

**Наукові назви** таксонів рослин і грибів усіх рангів слід давати курсивом і лише латинською мовою. При першому їхньому згадуванні в тексті – із зазначенням авторів таксонів, далі – без авторів, за винятком номенклатурно-таксономічних публікацій (за потреби), а також випадків, коли це слід зробити для уникнення таксономічної неясності чи плутанини. Ранги таксонів (наприклад, *subg.*, *subsp.*, *var.* тощо) слід наводити прямим шрифтом. При першому згадуванні видів назву роду потрібно наводити повністю, надалі скорочувати до однієї літери, за винятком тих випадків, коли речення розпочинається з латинської назви або ж коли йдеться про види, що належать до різних родів, назви яких починаються з однакової літери. У підписах до таблиць та рисунків родові назви рослин і грибів не скорочуються (виключення – перелік кількох видів одного роду).

Імена та скорочення імен **авторів таксонів** рослин слід стандартизувати за *The International Plant Names Index* (<http://www.ipni.org/ipni/authorsearchpage.do>), назви та авторів таксонів грибів – за *Mycobank* (<http://www.mycobank.org/quicksearch.aspx>). Якщо в назві статті наводяться назви видів (або інших таксонів до родового рангу включно), авторів таксона не вказувати, а в дужках обов'язково навести родину або таксон вищого рангу, до яких цей вид (види) або інший таксон (інші таксони) належать. У рефератах автори таксонів не наводяться. Як виключення, автори таксонів можуть бути наведені в назві та/або рефератах тільки у номенклатурно-таксономічних статтях і лише тоді, коли ця інформація є критично важливою з номенклатурної точки зору.

У разі морфологічних, анатомічних, палінологічних та інших досліджень слід чітко **вказувати кількість використаних рослин, зразків тощо, на основі яких проводили дослідження**. Обов'язково цитуються **етикетки або інші ідентифікатори використаних гербарних зразків** або інших об'єктів зберігання, з якими працював автор; якщо зразки чисельні, вказується лише місце зберігання (гербарій, колекція) і номери зразків. Етикетки цитуються повністю, мовою оригіналу із зазначенням (за наявності) номеру зразка або баркоду (штрих-коду, інвентарного номеру) та акроніму гербарію, в якому вони зберігаються; при цитуванні зразків з баз даних гербаріїв адреса (електронна локалізація або електронний ідентифікатор) зображення наводиться за вимогами певного гербарію або бази даних. Акроніми гербаріїв цитуються за *Index Herbariorum* (<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>) або за виданням *Гербарії України* (2011) ([http://www.botany.kiev.ua/doc/Herbarium\\_Ukr\\_2011.pdf](http://www.botany.kiev.ua/doc/Herbarium_Ukr_2011.pdf)).

Матеріалам щодо **першої знахідки виду чи роду рослин і грибів на території України** або будь-якої іншої країни редакція надає пріоритет. Рішення щодо публікації коротких повідомлень про нову знахідку раніше зареєстрованих таксонів редколегія приймає на свій розсуд, окремо для кожного випадку. Винятком є повідомлення про нові знахідки видів, включених до Червоної книги України.

**Літературні джерела слід наводити у тексті у такий спосіб:** П.П. Іваненко (Ivanenko, 2002); (Ivanenko, 2002); (Ivanenko, 2002, 2014a, b; Jones et al., 2004; Petrenko, Sydorovych, 2010), Jones (2008), (Jones, 2008), (Chervona..., 1996, 2009; Opredelitel..., 1987; etc.) тощо. При цитуванні текстового фрагменту або інших конкретних компонентів публікації (наприклад, зображень, першоописів тощо) бажано вказувати сторінку або відповідні сторінки цитованого джерела; наприклад: (Sydorovych, 2010: 158). Якщо одночасно наводиться декілька посилань, слід дотримуватись хронологічної послідовності.

У "Висновках" надавати лише основний підсумок роботи, підкреслити її новизну та значущість, запропонувати напрямки подальших досліджень; уникати інформації, поданої в тексті та рефераті.

Усі матеріали, які планується оприлюднювати як електронні додатки, необхідно надавати одночасно з основним рукописом. Переконайтеся, що ці матеріали згадуються у тексті статті.

**Редакція залишає за собою право вносити у текст зміни, які не впливають на зміст, вкладений у нього автором.**

Електронний файл рукопису статті повинен мати назву, яка відповідає транслітерації латиницею прізвища першого автора, наприклад, "Petrenko".

**5. Таблиці** мають наводитися у тексті після першого посилання. Якщо таблиця переходить на наступну сторінку, її не розбивати, головку не дублювати. Головки таблиць повинні точно відповідати змісту граф. Матеріал, наведений у таблицях, не повинен дублюватися в тексті, але може бути частково використаний при обговоренні результатів. Назва кожної таблиці наводиться мовою статті (якщо стаття не англійською мовою) та англійською; назви родів (якщо є) не скорочуються. Таблиці в електронному додатку (за наявності) нумерувати незалежно від таблиць у тексті і позначати з додаванням літери E: Таблиця E1. тощо.

Усі умовні позначки та скорочення повинні бути розшифровані у виносках таблиці, навіть якщо вони також розшифровані в тексті (проте, якщо вони використовуються в наступних таблицях, можна зробити це лише у першій таблиці).

**6. Ілюстрації** автор розміщує в тексті статті після першого посилання на них (розмір усього файлу статті з рисунками в редакторі Word не повинен перевищувати 15 Мбайт). На кожний рисунок необхідні посилання в тексті статті. Матеріал, наведений на рисунках, не має дублюватися в тексті. Однотипні рисунки та діаграми повинні бути витримані в однаковій стилістиці. Кожна вісь повинна бути позначена та мати одиниці вимірювання; товщина ліній не може бути меншою за 1 пт.

Кожну ілюстрацію потрібно надіслати окремим повнорозмірним електронним файлом у **форматі, що підтримує можливість редагування і максимально зберігає деталі** ("Petrenko\_Fig01", "Petrenko\_Fig02" тощо). Для ілюстрацій, що містять текст (діаграми, графіки), перевага надається векторним форматам (.pdf, .svg, .eps), або "рідним" форматам програм, в яких вони були створені (.xls, .psd, .ai). Растрові ілюстрації (фотографії) мають бути чіткими та контрастними, з **роздільною здатністю від 150 до 300 пікселів** на дюйм. Штучне підвищення роздільної здатності неприпустиме.

**Ілюстрації, які не відповідають вищезазначеним вимогам, до друку не приймаються.** Зображення у форматі .jpeg (.jpg) слід зберігати в режимі "максимальний". Якщо рисунок складається з декількох ілюстрацій, кожне окреме зображення позначати великими прямими латинськими літерами шрифтом Times New Roman.

Кожна ілюстрація супроводжується підписами українською (якщо стаття не англійською мовою) та англійською, наприклад:

Рис. 1. *Cannabis ruderalis*. A: жіноча квітка; B: чоловіча квітка

Fig. 1. *Cannabis ruderalis*. A: pistillate flower; B: staminate flower

У підписах слід пояснювати значення всіх умовних позначок; до мікрофотографій потрібно вказувати збільшення (у вигляді текстового пояснення та/або добре помітного масштабного штриха або масштабної лінійки), назви родів не скорочувати.



Рисунки в електронному додатку (за наявності) нумерувати незалежно від рисунків у тексті і позначати з додаванням літери Е: Рис. Е1. тощо. Усі умовні позначки та скорочення повинні бути розшифровані, навіть якщо вони також розшифровані в тексті (проте, якщо вони використовуються в наступних рисунках, можна зробити це лише у підпису до першого).

**7. Список посилань** має містити лише процитовані джерела і складатися за латинською абеткою. Публікації одного автора (або групи тих же авторів) розміщуються в хронологічній послідовності. Якщо протягом року опубліковано декілька праць, вони позначаються відповідно літерами а, b, с тощо; ці літери вказуються поряд із роком публікації (1970a, 1985b тощо). Якщо цитується не перше видання певної праці, це потрібно зазначити (4-те вид., 4<sup>th</sup> ed. тощо). У посиланнях слід **наводити всіх авторів роботи**, незалежно від їхньої кількості (за винятком спільного авторства консорціумів, наприклад, Angiosperm Phylogeny Group – APG, тощо). При посиланнях на "Флори", "Червоні книги" тощо, цитування починає з автора/авторів обробки певного таксона або таксонів, що розглядаються.

Праці, опубліковані латиницею, подаються мовою оригіналу. Для праць, опублікованих кирилицею, необхідно подавати транслітерованій або перекладений латиницею бібліографічний опис. **Транслітератор**, яким **обов'язково** слід користуватися, розміщений на сайті *Українського ботанічного журналу*: <http://ukrbotj.co.ua/tools>. **Зверніть увагу**: транслітерація посилань українською і російською мовами відрізняється. Прізвища авторів транслітеруються так, як вони наводяться самими авторами (потрібно орієнтуватися на англійські реферати нещодавно опублікованих праць цих авторів; для номенклатурно-таксономічних робіт – також на стандартну латинізовану форму прізвища). Якщо праця (книга, автореферат, збірка матеріалів конференції) опублікована, наприклад, українською мовою, але має також оригінальну назву англійською, латинською тощо (наведену на титульному аркуші книги або в рефераті), то варто навести її замість транслітерованої.

У разі потреби неопубліковані дані можуть надаватися лише у тексті статті з приміткою "персональне повідомлення", тільки за згодою особи, що надала інформацію і з позначенням цієї особи. Цитування дисертаційних робіт і звітів у списку посилань надавати з позначкою "рукопис", "manuscript".

## Список посилань оформлювати за наведеними зразками

### Книги

- Zerov D.K. 1964. *Flora pechinochnykh i sfahnovykh mokhiv Ukrainy*. Ed. A.M. Oхner. Kyiv: Naukova Dumka, 357 pp. [Зеров Д.К. 1964. *Флора печіночних і сфагнових мохів України*. Відп. ред. А.М. Окснер. Київ: Наукова думка, 357 с.]
- Dudka I.O., Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Andrianova T.V., Hayova V.P., Prydiuk M.P., Dzhagan V.V., Isikov V.P. 2004. *Hryby pryrodnykh zon Krymu (Fungi of the Crimean Peninsula)*. Ed. I.O. Dudka. Kyiv: Phytosociocentre, 452 pp. [Дудка І.О., Гельюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Придюк М.П., Джаган В.В., Ісіков В.П. 2004. *Гриби природних зон Криму*. Ред. І.О. Дудка. Київ: Фітосоціоцентр, 452 с.]
- Wettstein R. 1935. *Handbuch der Systematischen Botanik*. Leipzig; Wien: Franz Deutike, 994 S.

### Окрема книга з багатотомного видання

- Didukh Ya.P., Korotchenko I.A., Fitsailo T.V., Burda R.I., Moysiyenko I.I., Pashkevich N.A., Iakushenko D.M., Shevera M.V. 2010. *Ekoflora Ukrainy (Ekoflora of Ukraine)*, vol. 6. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Phytosociocentre, 422 pp. [Дідух Я.П., Коротченко І.А., Фіцайло Т.В., Бурда Р.І., Мойсієнко І.І., Пашкевич Н.А., Якушенко Д.М., Шевера М.В. 2010. *Екофлора України*, т. 6. Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 422 с.]
- Neyburg M.F. 1948. *Verkhnepaleozoyskaya flora Kuznetskogo basseyna*. In: *Paleontologiya SSSR*, vol. 12, part 3, issue 2. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 418 pp. [Нейбург М.Ф. 1948. *Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна*. В кн.: *Палеонтология СССР*, т. 12, ч. 3, вып. 2. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 418 с.]

## Частина книги

- Protopopova V.V. 2009. *Dactylorhiza cordigera*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynnnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 565. [Протопопова В.В. 2009. *Dactylorhiza cordigera*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 565].
- Gymez A., Lunt D.H. 2006. Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In: *Phylogeography of Southern European Refugia*. Eds S. Weiss, N. Ferrand. Dordrecht: Springer, pp. 155–188.

## Періодичні видання

- Mosyakin S.L. 2018. The correct name in *Knowltonia* for an iconic southern African species earlier known as *Anemone tenuifolia* and *A. capensis* (*Ranunculaceae*). *Ukrainian Botanical Journal*, 75(3): 230–237. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.03.230>
- Mosyakin S.L. 2002. *Ukrainian Botanical Journal*, 59(6): 696–701. [Мосякін С.Л. 2002. Система та фітогеографія *Chenopodium* L. subgen. *Blitum* (L.) I. Hiitonen (*Chenopodiaceae*). *Український ботанічний журнал*, 59(6): 696–701].
- Didukh Ya.P., Alioshkina U.M. 2007. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series C. Phytoecology*, 25: 4–17. [Дідух Я.П., Альошкіна У.М. 2007. Оцінка енергетичного балансу екосистем Києва та його зеленої зони. *Український фітоценологічний збірник. Серія С. Фітоєкологія*, 25: 4–17].

## Дисертації / Автореферати дисертацій

- Prydiuk M.P. 2018. Mushrooms of the families *Bolbitiaceae* and *Psathyrellaceae* of Ukraine: species composition, distribution, evolution: Dr. Sci. Diss. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 368 pp. (manuscript). [Придюк М.П. 2018. Гриби родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України: видовий склад, поширення, еволюція: дис. ... д-ра. біол. наук: спец. 03.00.21 "Мікологія". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 368 с. (рукопис)].
- Kucher O.O. 2016. The alien fraction of the flora of the Starobilsk Grass-meadow Steppe and its invasive potential: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 18 pp. [Кучер О.О. 2016. Адвентивна фракція флори Старобільського злаково-лучного степу та її інвазійний потенціал: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 18 с.].

## Електронні ресурси

- IPNI. *The International Plant Names Index*. 2012–onward. Available at: <http://www.ipni.org> (Accessed 21 March 2019).
- Halbritter H., Svojtka M. 2016. *Dipsacus laciniatus*. In: *Pal-Dat – a palynological database*. Available at: [https://www.paldat.org/pub/Dipsacus\\_laciniatus/30180](https://www.paldat.org/pub/Dipsacus_laciniatus/30180) (Accessed 17 July 2020).

Посилання можна наводити безпосередньо в тексті (особливо за відсутності автора публікації) як <http> / <https> адресу, наприклад: "...назви видів наведено за <https://www.tropicos.org/> та за <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>"

## Матеріали конференцій, семінарів

- Davydov D.A. 2018. In: *Classification of vegetation and biotopes of Ukraine: the Third Ukrainian Scientific-theoretical Conference proceedings*. Eds Ya.P. Didukh, D.V. Dubyna. Kyiv, pp. 124–129. [Давидов Д.А. 2018. Фітосоціологічна номенклатура в Україні: сучасний стан та перспективи подальшого розвитку. В зб.: *Класифікація рослинності та біотопів України: матеріали третьої науково-теоретичної конференції (Київ, 19–21 квітня 2018 р.)*. Ред. Я.П. Дідух, Д.В. Дубина. Київ, с. 124–129].

**8. Реферати наводити таким чином:** ✓ прізвище й ініціали автора/авторів; ✓ назва статті (напівжирним шрифтом); ✓ повна назва установи, де виконане дослідження, її повна поштова адреса; якщо автори працюють у різних установах, цифровим надрядковим індексом пов'язати прізвище автора і місце його роботи (якщо стаття українською мовою, ці дані надавати лише в англomовному рефераті, якщо – англійською, тільки в українomовному); ✓ текст реферату; ✓ ключові слова; ✓ посилання на електронний додаток (Supplementary Material) за необхідності.

Текст реферату (для більшості статей – обсягом до 150 слів) повинен мати чітку структуру, бути змістовним, інформативним, логічно вибудованим, тобто давати повне уявлення про роботу; не повинен дублювати висновки; слід уникати скорочень (крім загальноприйнятих) та посилань.

**Ключові слова** наводяться в алфавітній послідовності кожної з мов, друкуються прямим шрифтом, латинські назви – курсивом, відокремлюються комами. Бажано уникати повторення слів із назви статті.

## 9. Супровідна інформація

На окремому аркуші (окремим файлом "Petrenko\_Info") **обов'язково надаються** відомості про **всіх** авторів статті: ✓ прізвище, ім'я та по батькові повністю українською та англійською мовами (окремо позначається автор, який листуватиметься з редакцією); ✓ науковий ступінь і посада; ✓ ідентифікатори авторів у міжнародному реєстрі вчених ORCID; ✓ контактні номери телефонів; ✓ адреси електронної пошти.

До статей **аспірантів** обов'язкова рекомендація наукового керівника.

**10.** Праці, в яких **описуються нові таксони**, повинні містити інформацію про гербарій, до якого здано на зберігання голотипи цих таксонів. Ізотипи передаються до Національного гербарію України (гербарію Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України – KW). При повідомленні про **флористичні знахідки** у статті необхідно вказати, у гербарії якої наукової установи зберігаються гербарні зразки, а також, за наявності, надати їхні унікальні ідентифікатори (наприклад, номери зборів того чи іншого колектора або баркод, інвентарний номер гербарію або інший цифровий ідентифікатор).

Якщо в статті згадується про спеціальне використання (добування, збирання) у наукових цілях **об'єктів Червоної книги України**, у редакцію необхідно надати копію дозволу згідно з Законом України про Червону книгу України (<https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/3055-14>, див. Розділ V).

**11.** Реєстрація цифрового ідентифікатора об'єкту (**DOI**) для статей, що публікуються в *Українському ботанічному журналі*, є платною і складає близько 3 ум. од. за статтю. Умови сплати редакція повідомляє авторам після прийняття статті до друку.

Статті, **оформлення яких не відповідає правилам**, не приймаються і не розглядаються.

Подані рукописи підлягають односторонньому "сліпому" рецензуванню (single-blind review) двома рецензентами та науковому редагуванню.

Редколегія залишає за собою **право беззаперечно відхиляти статті** на основі негативних анонімних або відкритих рецензій чи експертних висновків членів редколегії або інших фахівців.

**Автори зобов'язані** надавати обґрунтовані та аргументовані відповіді на зауваження рецензентів та наукового редактора.

**Після повернення авторами остаточної верстки зміни до тексту не приймаються.**

Правила для авторів англійською та українською мовами в електронному вигляді доступні на <http://ukrbotj.co.ua/guidelines>



### Систематика, флористика, географія рослин

Протопопова В.В., Тимченко І.А., Шевера М. В., Рифф Л.Е. Типіфікація <i>Orchis</i> × <i>pseudoparviflora</i> ( <i>Orchidaceae</i> ) . . . . .	3	136–142
Шиян Н.М. <i>Asparagus litoralis</i> Steven ( <i>Asparagaceae</i> ): таксономічний огляд та нова комбінація . . . . .	3	127–135
de Lange P.J., Wang J., Barkla J.W., Marshall A. <i>Solenogyne christensenii</i> , comb. nov. ( <i>Asteraceae: Astereae</i> ), a new combination for a New Zealand species. . . . .	2	73–80
Mikeladze I.Sh., Sharabidze A.Sh. The flora of the Batumi landfill (Adjara, Georgia) . . . . .	6	428–433
Mosyakin S.L., de Lange P.J. The earliest collection of an elusive alien? Evidence of early introduction of <i>Chenopodium ficifolium</i> ( <i>Chenopodiaceae</i> ) in New Zealand . . . . .	2	81–89
Mosyakin S.L., de Lange P.J., Antonenko S.I., Klimovych N.B. Types and other historical specimens of Allan and Richard Cunningham's taxa of <i>Epilobium</i> and <i>Fuchsia</i> ( <i>Onagraceae</i> ) from New Zealand in the Turczaninow Herbarium at the National Herbarium of Ukraine (KW) . . . . .	4	249–269
Mosyakin S.L., Mandák B. <i>Chenopodium ucrainicum</i> ( <i>Chenopodiaceae</i> / <i>Amaranthaceae</i> sensu APG), a new diploid species: a morphological description and pictorial guide. . . . .	4	237–248
Mosyakin S.L., Mandák B. Nomenclatural and taxonomic comments on some taxa of <i>Chenopodiaceae</i> of the Himalayas and Tibet/Xizang . . . . .	6	413–427

### Гриби і грибоподібні організми

Придюк М.П. Нові та маловідомі для України представники роду <i>Cortinarius</i> ( <i>Cortinariaceae, Basidiomycota</i> ), виявлені у Національному природному парку "Мале Полісся" . . . . .	1	16–22
Придюк М.П. Представники роду <i>Galerina</i> ( <i>Hymenogastraceae</i> ) з плевроцистидами в Україні . . . . .	4	270–282
Andrianova T.V. First report of <i>Neoramularia bidentis</i> for Ukraine and notes on several rare <i>Ramularia</i> species ( <i>Ascomycota</i> ) . . . . .	1	3–15

### Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

Буджак В.В., Дідух Я.П. Синфітоіндикаційна оцінка оселищ рослин Червоної книги України та ризиків їхніх втрат під впливом кліматогенних змін . . . . .	6	434–453
Дідух Я.П., Коломійчук В.П. Футорна О.А. Васильківський степ – найбільша незаповідана плакорна степова ділянка Лівобережної України. . . . .	4	283–293
Дідух Я.П., Кучер О.О., Зав'ялова Л.В. Фенологічна реакція рослин на екстремальний термічний режим осінне-зимового періоду 2019 року в Україні. . . . .	3	143–155
Коршиков І.І., Петрушкевич Ю.М. Популяційна структура <i>Betula pendula</i> ( <i>Betulaceae</i> ) на залізородних відвалах Криворіжжя . . . . .	2	90–103
Прокопук Ю.С., Конякін С.М., Нецветов М.В. Вплив кліматичних чинників на радіальний приріст <i>Tilia cordata</i> ( <i>Malvaceae</i> s. l. / <i>Tiliaceae</i> s. str.) у лісових біотопах Києва. . . . .	4	294–304
Розенбліт Ю.В. Екомери заплави Дністровського каньйону . . . . .	3	156–172
Ханнанова О.Р. Біотопи регіонального ландшафтного парку "Гадяцький" (Полтавська обл., Україна). . . . .	1	34–39
Onyshchenko V.A., Virchenko V.M. Epiphytic and epixylic bryophyte communities of Holosiivskyi National Nature Park . . . . .	1	23–33

### Червона книга України

Безсмертна О.О., Гелюта В.П., Данилик І.М., Казарінова Г.О., Орлов О.О., Янюк М.А., Бабицький А.І., Коротченко І.А. Поширення в Україні папороті <i>Salvinia natans</i> ( <i>Salviniaceae, Polypodiopsida</i> ), включеної до Червоної книги України . . . . .	3	173–188
Гриценко В.В. <i>Stipa pennata</i> ( <i>Poaceae</i> ) на Київському плато. . . . .	2	104–112
Леонтєв Д.В., Яцюк І.І., Кочергіна А.В. Включення міксоміцетів до Червоної книги України: доцільність, критерії відбору та рекомендовані види . . . . .	3	189–203
Мельник В.І., Баранський О.Р. Генезис та динаміка ареалу <i>Daphne cneorum</i> ( <i>Thymelaceae</i> ) в межах України . . . . .	5	349–362



Лукаш О.В., Попруга В.М., Купчик О.Ю., Стрілець С.І. Фітоценотичні та гідрохімічні умови нових локалітетів <i>Aldrovanda vesiculosa</i> ( <i>Droseraceae</i> ) на Чернігівському Поліссі . . . . .	6	466–471
Неграш Ю.М., Воробійов Є.О. Еколого-ценологічна характеристика <i>Scopolia carniolica</i> ( <i>Solanaceae</i> ) в Україні. II. Фітоценоотаксономія лісів з участю <i>Scopolia carniolica</i> . . . . .	6	454–465
Науова V.P., Heluta V.P., Shevchenko M.V. <i>Fomitopsis officinalis</i> ( <i>Polyporales</i> ): are there any records of the fungus known from Ukraine? . . . . .	1	40–43

### Флористичні знахідки

Бурлака М.Д. Єдина знахідка <i>Ophioglossum vulgatum</i> ( <i>Ophioglossaceae</i> ) у лісостеповій частині Житомирської області . . . . .	5	363–368
Нипорко С.О., Вашеняк Ю.А. Перша знахідка <i>Myurella sibirica</i> ( <i>Plagiotheriaceae</i> , <i>Bryophyta</i> ) в Україні . . . . .	4	305–313

### Мікологічні знахідки

Придюк М.П., Зикова М.О. Перша знахідка в Україні рідкісного в Європі виду <i>Entoloma graphitipes</i> ( <i>Entolomataceae</i> ) . . . . .	2	113–116
Dzhagan V.V., Shcherbakova Yu.V., Sniezhyk A.I. A new record of the rare fungus <i>Peziza saniosa</i> ( <i>Pezizales</i> , <i>Ascomycota</i> ) in Ukraine . . . . .	3	204–209

### Структурна ботаніка

Барсуков О.О. Комплекс видів <i>Ulota crispa</i> ( <i>Orthotrichaceae</i> , <i>Bryophyta</i> ) в Україні . . . . .	1	44–55
Скрипець Х.І., Одінцева А.В. Морфогенез плодів <i>Gladiolus imbricatus</i> та <i>Iris sibirica</i> ( <i>Iridaceae</i> ) . . . . .	3	210–224
Царенко О.М., Цимбалюк З.М., Булах О.В., Ниценко Л.М. Морфологічні особливості квіток, пилкових зерен і плодів <i>Valeriana tuberosa</i> ( <i>Valerianaceae</i> ) . . . . .	5	369–377

### Біотехнологія, фізіологія, біохімія

Бойко С.М. Целюлази базидієвих грибів для розробки технології біоконверсії клітковини . . . . .	5	378–385
Бороменський Д.О., Бісько Н.А. Вплив умов культивування на накопичення біомаси та ендополісахаридів грибами роду <i>Ganoderma</i> ( <i>Ganodermataceae</i> ) . . . . .	2	117–123
Пасайлюк М.В. Порівняльний аналіз вмісту рутину в плодкових тілах деяких макроміцетів . . . . .	4	324–330
Регада Л.В., Бісько Н.А. Культурально-морфологічні характеристики видів роду <i>Pholiota</i> ( <i>Strophariaceae</i> , <i>Basidiomycota</i> ) на агаризованих живильних середовищах . . . . .	1	56–63
Решетник К.С., Приседський Ю.Г. Ріст та культурально-морфологічні особливості штамів <i>Laetiporus sulphureus</i> ( <i>Polyporales</i> , <i>Basidiomycota</i> ) та дії лазерного опромінення . . . . .	6	472–479
Топчий Н.М., Михайленко Н.Ф., Онойко О.Б., Сиваш О.О. Особливості функціонування фотосинтетичного апарату лісових рослин за різного світло забезпечення . . . . .	4	314–323
Ghosh S.S., Das M., Basu S., Adhikari J. Gluconeogenic fructose-1,6-bisphosphatase from the mature sporocarps of common aquatic ferns: partial purification and basic characterization of this enzyme from <i>Marsilea minuta</i> ( <i>Polypodiopsida</i> ) . . . . .	5	386–397

### Клітинна та молекулярна біологія

Маменко Т.П., Коць С.Я. Пероксидне окиснення ліпідів клітинних мембран у формуванні та регуляції захисних реакцій рослин . . . . .	4	331–343
Романчук С.М. Білкові тільця ендоплазматичного ретикулуму у <i>Arabidopsis thaliana</i> ( <i>Brassicaceae</i> ): походження, структурно-біохімічні особливості та функціональне значення . . . . .	6	480–494
Шевченко Г.В. Мікротрубочки цитоскелету у формуванні індукованої аеренхіми адвентивних коренів <i>Zea mays</i> ( <i>Poaceae</i> ) . . . . .	3	225–231
Hasanova A.E., Musayev N.A. Bioelectric characteristics of <i>Chara fragilis</i> ( <i>Characeae</i> ) cells . . . . .	5	398–404

### Ювілейні дати

Бісько Н.А., Бурдюкова Л.І., Гайова В.П., Гелюта В.П., Горова Т.Л., Горовий Л.Ф., Курченко І.М., Харкевич О.С. Елеонора Захарівна Коваль (до 90-річчя від дня народження) . . . . .	4	344–346
Кондратюк С.Я., Гапон С.В., Нипорко С.О., Михайлюк Т.І., Попова Л.П. Віталію Михайловичу Вірченку – 60 . . . . .	3	232–234
Пірко Я.В., Пірко Н.М., Калафат Л.О., Приваліхін С.М., Демкович А.Є., Білоножко Ю.О., Лихолат Ю.В., Бойко С.М., Бойко Г.В., Блюм Я.Б. Іван Іванович Коршиков (до 70-річчя від дня народження та 50-річчя наукової діяльності) . . . . .	5	405–406

Шпаківська І.М., Кагало О.О., Марискевич О.О., Данилик І.М. Михайло Андрійович Голубець (до 90-річчя від дня народження) . . . . .	6	495–497
--	---	---------

**Втрати науки**

Кагало О.О., Марискевич О.Г., Канарський Ю.В., Кияк В.Г., Лобачевська О.Г., Шпаківська І.М. Світлій пам'яті Миколи Павловича Козловського (1956–2020) . . . . .	5	407–408
Кагало О.О., Ященко П.Т., Жижин М.П., Тасенкевич Л.О., Третяк П.Р., Андрєєва О.О. Пам'яті Степана Михайловича Стойка – легендарної Людини, Особистості, Вченого, Учителя, Природоохоронця. . . . .	6	498–501
Стойко С.М. Ценотичне різноманіття букових пралісів Карпат, їхнє полі функціональне значення та збереження . . . . .	6	502
Світлій пам'яті Юрія Романовича Шеляга-Сосонка (10.01.1933 – 13.12.2019) . . . . .	1	69–70
Ященко П.Т., Приндак В.П., Кагало О.О., Жижин М.П., Андрєєва О.О. Пам'яті вченої. Мілкіна Лідія Іванівна (1935–2020) . . . . .	5	409–410

**Рецензії та новини літератури**

Мельник В.І. <i>Рецензія на книгу: Фітогормональна система та структурно-функціональні особливості папоротеподібних (Polypodiophyta)</i> . . . . .	1	67–68
Попович С.Ю., Якубенко Б.Є. Визначна подія у геоботанічній науці. <i>Рецензія на книгу: Продромус рослинності України.</i> . . . . .	1	64–66
<b>Правила для авторів</b> . . . . .	6	512–517
<b>Показчик статей, опублікованих в "Українському ботанічному журналі" в 2020 році</b> . . . . .	6	518–520

---

**Український ботанічний журнал. 2020 • 77 • 6.** Національна академія наук України. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного. Науковий журнал. Заснований у 1921 р. Виходить один раз на два місяці (українською, англійською та російською мовами). Головний редактор С.Л. Мосякін

Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
(протокол №17 від 15 грудня 2020 року)

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





Table E1. A checklist of the Batumi landfill flora

Life form: Ph – Phanerophyte, Th – Therophyte, He – Hemicytophyte, Cr – Cryptophyte, Ch – Chamaephyte; Class: Eu – Eudicots, Mo – Monocots, S – spore-bearing plants; Ecological group: R – ruderal, F – forest plant, P – lowland and pioneer plant, G – grassland, scrub and rock plant, H – marsh and wet meadow plant, M – mountain plant); First recorded time in the Adjara floristic region (FRT): AnT – ancient times, XX beg. – beginning of the twentieth century

No	Species	Families	Class	Origin	Ecological group	Life form	FRT
1	<i>Abutilon theophrasti</i> Medik.	<i>Malvaceae</i>	Eu	Mediterranean	R	Th	1940
2	<i>Acacia dealbata</i> Link	<i>Leguminosae</i>	Eu	Australia	F	Ph	2010
3	<i>Acalypha australis</i> L.	<i>Euphorbiaceae</i>	Eu	East Asia	R	Th	1926
4	<i>Acer negundo</i> L.	<i>Sapindaceae</i>	Eu	North America	R	Ph	2007
5	<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	<i>Simaroubaceae</i>	Eu	East Asia	P	Ph	1927
6	<i>Aira elegans</i> Willd. ex Gaudin / <i>Molineriella laevis</i> (Brot.) Rouy.	<i>Poaceae</i>	Mo	Mediterranean	F	Th	1917
7	<i>Ajuga reptans</i> L.	<i>Lamiaceae</i>	Eu	Native	P	He	-
8	<i>Alnus glutinosa</i> subsp. <i>barbata</i> (C.A.Mey.) Yalt. ( <i>Alnus barbata</i> C.A.Mey.)	<i>Betulaceae</i>	Eu	Native	F	Ph	-
9	<i>Alocasia macrorrhizos</i> (L.) G.Don	<i>Araceae</i>	Mo	East Asia	G	Cr	2017
10	<i>Amaranthus albus</i> L.	<i>Amaranthaceae</i>	Eu	North America	R	Th	1941
11	<i>Amaranthus caudatus</i> L.	<i>Amaranthaceae</i>	Eu	South America	R	Th	1917
12	<i>Amaranthus deflexus</i> L.	<i>Amaranthaceae</i>	Eu	South America	R	Th	1941
13	<i>Amaranthus blitum</i> L. ( <i>A. lividus</i> L.)	<i>Amaranthaceae</i>	Eu	South America	R	Th	1938
14	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	<i>Amaranthaceae</i>	Eu	North America	R	Th	1941
15	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	North America	R	Th	1938
16	<i>Ammi visnaga</i> (L.) Lam. / <i>Visnaga daucooides</i> Gaertn.	<i>Apiaceae</i>	Eu	Mediterranean	F	Th	1969
17	<i>Amorpha fruticosa</i> L.	<i>Leguminosae</i>	Eu	North America	F	Ph	1955
18	<i>Angelica sylvestris</i> L.	<i>Apiaceae</i>	Eu	Native	F	Cr	-
19	<i>Anthemis cotula</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	Europe	R	Th	1917
20	<i>Arabis nova</i> Vill. ( <i>A. auriculata</i> Lam.)	<i>Brassicaceae</i>	Eu	Native	R	Th	-
21	<i>Arctium lappa</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	Europe	R	Th	1952
22	<i>Artemisia absinthium</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	Native	R	He	1920
23	<i>Artemisia annua</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	Mediterranean	R	Th	1960
24	<i>Artemisia verlotiorum</i> Lamotte ( <i>A. vulgaris</i> auct. p.p., non L.)	<i>Compositae</i>	Eu	East Asia	R	He	2010
25	<i>Artemisia vulgaris</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	Mediterranean	R	He	1945
26	<i>Arthraxon hispidus</i> (Thunb.) Makino	<i>Poaceae</i>	Mo	East Asia	R	Th	1926
27	<i>Atriplex tatarica</i> L.	<i>Amaranthaceae</i>	Eu	Native	R	Th	1939
28	<i>Bidens cernua</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	Native	R	Th	-
29	<i>Bifora radians</i> M.Bieb. ( <i>Coriandrum radians</i> (M.Bieb.) Prantl)	<i>Compositae</i>	Eu	Native	R	Th	-
30	<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng	<i>Poaceae</i>	Mo	Mediterranean	F	He	1919
31	<i>Buddleja davidii</i> Franch.	<i>Scrophulariaceae</i>	Eu	East Asia	R	Ph	2010
32	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R.Br.	<i>Convolvulaceae</i>	Eu	Native	H	He	-
33	<i>Calystegia soldanella</i> (L.) R.Br.	<i>Convolvulaceae</i>	Eu	Native	H	He	-

No	Species	Families	Class	Origin	Ecological group	Life form	FRT
34	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	Brassicaceae	Eu	Native	R	He	-
35	<i>Cardamine hirsuta</i> L.	Brassicaceae	Eu	Europe	R	Th	1938
36	<i>Cardamine parviflora</i> L.	Brassicaceae	Eu	Native	R	Th	-
37	<i>Cardamine quinquefolia</i> (M.Bieb.) Schmalh. ( <i>Dentaria quinquefolia</i> M.Bieb.)	Brassicaceae	Eu	Native	P	Th	-
38	<i>Carex divulsa</i> Stokes	Cyperaceae	Mo	Native	P	Ch	-
39	<i>Carex hirta</i> L.	Cyperaceae	Mo	Native	H	Ch	-
40	<i>Carex leporina</i> L.	Cyperaceae	Mo	Native	H	Ch	-
41	<i>Carex pendula</i> Huds.	Cyperaceae	Mo	Native	H	Ch	-
42	<i>Carya cordiformis</i> (Wangenh.) K.Koch ( <i>Juglans cordiformis</i> Wangenh.)	Juglandaceae	Eu	East Asia	F	Ph	2000
43	<i>Carum carvi</i> L.	Compositae	Eu	Native	G	He	-
44	<i>Centaurea oxylepis</i> (Wimm. & Grab.) Hayek ( <i>C. macroptilon</i> Borbás subsp. <i>oxylepis</i> (Wimm. & Grab.) Soó)	Compositae	Eu	Mediterranean	P	Th	1990
45	<i>Centaurium tenuiflorum</i> (Hoffmanns. & Link) Fritsch	Gentianaceae	Eu	Native	P	Th	-
46	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Caryophyllaceae	Eu	Mediterranean	P	He	1939
47	<i>Chelidonium majus</i> L.	Papaveraceae	Eu	Native	R	He	-
48	<i>Chenopodium album</i> L.	Amaranthaceae	Eu	Europe	R	Th	1911
49	<i>Chenopodium urbicum</i> L. / <i>Oxybasis urbica</i> (L.) S.Fuentes, Uotila & Borsch	Amaranthaceae	Eu	Europe	R	Th	1950
50	<i>Cichorium intybus</i> L.	Compositae	Eu	Native	P-M	He	-
51	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	Compositae	Eu	Europe	R	He	1917
52	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Compositae	Eu	Mediterranean	R	He	1937
53	<i>Cleome houtteana</i> Schldl. / <i>Tarenaya hassleriana</i> (Chodat) Iltis	Cleomaceae	Eu	South America	P	Th	2017
54	<i>Commelina communis</i> L.	Commelinaceae	Mo	East Asia	P R	Th	1944
55	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Convolvulaceae	Eu	Europe	R	Cr	1914
56	<i>Coreopsis tinctoria</i> Nutt. ( <i>Bidens tinctoria</i> (Nutt.) Baill.)	Compositae	Eu	North America	P	Th	2016
57	<i>Cornus sanguinea</i> L. subsp. <i>australis</i> (C.A.Mey.) Jáv. ( <i>C. australis</i> C.A.Mey.)	Cornaceae	Eu	Native	F	Ph	-
58	<i>Crassocephalum crepidioides</i> (Benth.) S.Moore	Compositae	Eu	South America	R	Th	1934
59	<i>Crepis setosa</i> Haller f. ( <i>Aegoseris setosa</i> (Haller f.) Fourr.)	Compositae	Eu	Mediterranean	P	Th	1939
60	<i>Cuscuta australis</i> R.Br.	Convolvulaceae	Eu	Native	R	Th	-
61	<i>Cynoglossum creticum</i> Mill.	Boraginaceae	Eu	Mediterranean	R	He	1916
62	<i>Cyperus badius</i> Poir.	Cyperaceae	Mo	Mediterranean	H	Cr	1940
63	<i>Cyperus esculentus</i> L.	Cyperaceae	Mo	Mediterranean	H	Cr	1917
64	<i>Cyperus longus</i> L.	Cyperaceae	Mo	Native	H	Cr	-
65	<i>Datura stramonium</i> L.	Solanaceae	Eu	North America	R	Th	1916
66	<i>Daucus carota</i> L.	Apiaceae	Eu	Europe	P	Cr	XX beg.
67	<i>Digitaria violascens</i> Link	Poaceae	Mo	East Asia	R	Th	1927
68	<i>Dysphania ambrosioides</i> (L.) Mosyakin & Clemants ( <i>Chenopodium ambrosioides</i> L.)	Amaranthaceae	Eu	South America	R	He	1930

No	Species	Families	Class	Origin	Ecological group	Life form	FRT
69	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P.Beauv.	Poaceae	Mo	East Asia	P	Th	1916
70	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Poaceae	Mo	East Asia	R	Th	AnT
71	<i>Elsholtzia ciliata</i> (Thunb.) Hyl.	Lamiaceae	Eu	East Asia	R	Th	1934
72	<i>Epilobium palustre</i> L.	Onagraceae	Eu	Native	H	He	-
73	<i>Equisetum arvense</i> L.	Equisetaceae	sp	Native	H	Cr	-
74	<i>Equisetum palustre</i> L.	Equisetaceae	sp	Native	H	Cr	-
75	<i>Equisetum ramosissimum</i> Desf.	Equisetaceae	sp	Native	H	Cr	-
76	<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	Compositae	Eu	North America	P	Th	1929
77	<i>Erigeron bonariensis</i> L. ( <i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist)	Compositae	Eu	North America	R	He	1939
78	<i>Erigeron canadensis</i> L. ( <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist)	Compositae	Eu	North America	R	Th	1900
79	<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.	Rosaceae	Eu	East Asia	P	Ph	2009
80	<i>Euphorbia falcata</i> L.	Euphorbiaceae	Eu	Native	R	Th	-
81	<i>Euphorbia peplus</i> L.	Euphorbiaceae	Eu	Mediterranean	R	Th	1917
82	<i>Euphorbia stricta</i> L.	Euphorbiaceae	Eu	Mediterranean	R	Th	1938
83	<i>Fallopia dumetorum</i> (L.) Holub ( <i>Polygonum dumetorum</i> L.)	Polygonaceae	Eu	Native	R	Th	-
84	<i>Ficus carica</i> L.	Moraceae	Eu	Native	S	Ph	-
85	<i>Filago arvensis</i> L.	Compositae	Eu	Native	M	Th	-
86	<i>Filago gallica</i> L. / <i>Logfia gallica</i> (L.) Coss. & Germ.	Compositae	Eu	Europe	P	Th	1932
87	<i>Fragaria vesca</i> L.	Rosaceae	Eu	Native	G	He	-
88	<i>Frangula alnus</i> Mill.	Rosaceae	Eu	Native	F	Ph	-
89	<i>Galinsoga ciliata</i> S.F.Blake / <i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz & Pav.	Compositae	Eu	North America	R	Th	1914
90	<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	Compositae	Eu	North America	R	Th	1970
91	<i>Galium palustre</i> L.	Rubiaceae	Eu	Native	R	Th	-
92	<i>Galium spurium</i> L.	Rubiaceae	Eu	Europe	R	Th	1939
93	<i>Galium tricornutum</i> Dandy	Rubiaceae	Eu	Europe	R	Th	1939
94	<i>Geranium dissectum</i> L.	Geraniaceae	Eu	Mediterranean	G	Th	1916
95	<i>Geranium sibiricum</i> L.	Geraniaceae	Eu	Europe	G	He	1967
96	<i>Glechoma hederacea</i> L.	Lamiaceae	Eu	Native	P	Ph	-
97	<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	Leguminosae	Eu	North America	F	Ph	1953
98	<i>Hibiscus syriacus</i> L.	Malvaceae	Eu	East Asia	R	Ph	1968
99	<i>Hippophae rhamnoides</i> L. ( <i>Elaeagnus rhamnoides</i> (L.) A.Nelson.)	Elaeagnaceae	Eu	Native	G	Ph	-
100	<i>Hydrocotyle ramiflora</i> Maxim.	Araliaceae	Eu	East Asia	H	Ch	1920
101	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L.	Araliaceae	Eu	Europe	H	Ch	1920
102	<i>Hypericum androsaemum</i> L.	Hypericaceae	Eu	Native	F	Ch	-
103	<i>Hypochaeris radiata</i> Falk.	Compositae	Eu	Native	P	He	-
104	<i>Impatiens balsamina</i> L.	Balsaminaceae	Eu	East Asia	R	Th	2018
105	<i>Juglans ailanthifolia</i> Carrière	Juglandaceae	Eu	East Asia	F	Ph	2000
106	<i>Juncus bufonius</i> L.	Juncaceae	Mo	Native	H	Th	-
107	<i>Juncus effusus</i> L.	Juncaceae	Mo	Native	H	Cr	-

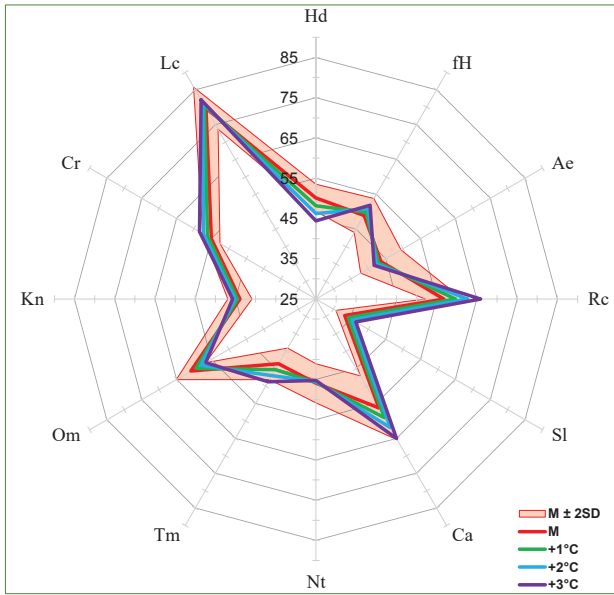
No	Species	Families	Class	Origin	Ecological group	Life form	FRT
108	<i>Juncus tenuis</i> Willd.	<i>Juncaceae</i>	Mo	Native	H	Cr	-
109	<i>Kummerowia striata</i> (Thunb.) Schindl. / <i>Lespedeza striata</i> (Thunb.)	<i>Leguminosae</i>	Eu	East Asia	R	Th	1968
110	<i>Kyllinga gracillima</i> Miq. / <i>Cyperus brevifoloides</i> Thieret & Delahouss.	<i>Cyperaceae</i>	Mo	East Asia	H	He	1927
111	<i>Lactuca serriola</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	Native	R	He	-
112	<i>Lamium purpureum</i> L. ( <i>Lamiopsis purpurea</i> (L.) Opiz)	<i>Lamiaceae</i>	Eu	Europe	R	He	1938
113	<i>Laphangium affine</i> (D.Don) Tzvelev / <i>Pseudognaphalium affine</i> (D.Don) Anderb.	<i>Compositae</i>	Eu	East Asia	R	He	1916
114	<i>Laphangium luteoalbum</i> (L.) Tzvelev / <i>Helichrysum luteoalbum</i> (L.) Rchb.	<i>Compositae</i>	Eu	East Asia	R	He	1920
115	<i>Lathyrus aphaca</i> L.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Europe	R	Th	1939
116	<i>Lathyrus hirsutus</i> L.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Native	S	Th	-
117	<i>Leontodon hispidus</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	Native	S	Th	-
118	<i>Lepidium campestre</i> (L.) W.T.Aiton	<i>Brassicaceae</i>	Eu	Mediterranean	P	He	1942
119	<i>Lepidium coronopus</i> (L.) Al-Shehbaz ( <i>Coronopus squamatus</i> (Forssk.) Asch.)	<i>Brassicaceae</i>	Eu	Mediterranean	R	He	1980
120	<i>Lespedeza bicolor</i> Turcz.	<i>Leguminosae</i>	Eu	East Asia	R	Ch	1968
121	<i>Lolium perenne</i> L.	<i>Poaceae</i>	Mo	Europe	R	Ch	1925
122	<i>Lolium rigidum</i> Gaudin	<i>Poaceae</i>	Mo	Mediterranean	R	Th	1944
123	<i>Lonicera japonica</i> Thunb.	<i>Caprifoliaceae</i>	Eu	East Asia	R	Ph	1929
124	<i>Lotus tenuis</i> Waldst. & Kit. ex Willd.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Native	P	He	-
125	<i>Ludwigia palustris</i> (L.) Elliott	<i>Onagraceae</i>	Eu	North America	R	Th	1938
126	<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC.	<i>Juncaceae</i>	Mo	Native	G	He	-
127	<i>Lycopus europeus</i> L.	<i>Lamiaceae</i>	Eu	Native	H	He	-
128	<i>Lysimachia japonica</i> Thunb.	<i>Primulaceae</i>	Eu	East Asia	R	He	1938
129	<i>Lythrum salicaria</i> L.	<i>Lythraceae</i>	Eu	Native	H	Cr	-
130	<i>Malva ambigua</i> Guss.	<i>Malvaceae</i>	Eu	Europe	R	He	1939
131	<i>Malva neglecta</i> Wallr.	<i>Malvaceae</i>	Eu	Native	R	He	1938
132	<i>Marrubium vulgare</i> L.	<i>Lamiaceae</i>	Eu	Mediterranean	R	Ch	1970
133	<i>Melilotus albus</i> Medik.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Native	P	Th	1966
134	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Native	P	Th	-
135	<i>Mentha aquatica</i> L.	<i>Lamiaceae</i>	Eu	Native	H	He	-
136	<i>Mentha pulegium</i> L.	<i>Lamiaceae</i>	Eu	Native	H	He	-
137	<i>Microstegium imberbe</i> (Ness) Tzvelev / <i>Microstegium vimineum</i> (Trin.) A.Camus	<i>Poaceae</i>	Mo	East Asia	R	Th	1917
138	<i>Microstegium japonicum</i> (Miq.) Koidz.	<i>Poaceae</i>	Mo	East Asia	R	He	1927
139	<i>Mirabilis jalapa</i> L.	<i>Nyctaginaceae</i>	Eu	South America	R	Cr	2012
140	<i>Miscanthus sinensis</i> Andersson	<i>Poaceae</i>	Mo	East Asia	R	Cr	1926
141	<i>Morus alba</i> L.	<i>Moraceae</i>	Eu	East Asia	G	Ph	AnT
142	<i>Myosotis palustris</i> (L.) Nathh. / <i>Myosotis scorpioides</i> L.	<i>Boraginaceae</i>	Eu	Native	H	He	-
143	<i>Oenothera biennis</i> L. s.l.	<i>Onagraceae</i>	Eu	North America	R	He	1927
144	<i>Oplismenus burmanni</i> (Retz.) P.Beauv.	<i>Poaceae</i>	Mo	East Asia	R	He	1930
145	<i>Oplismenus undulatifolius</i> (Ard.) Beauv.	<i>Poaceae</i>	Mo	East Asia	F	He	AnT



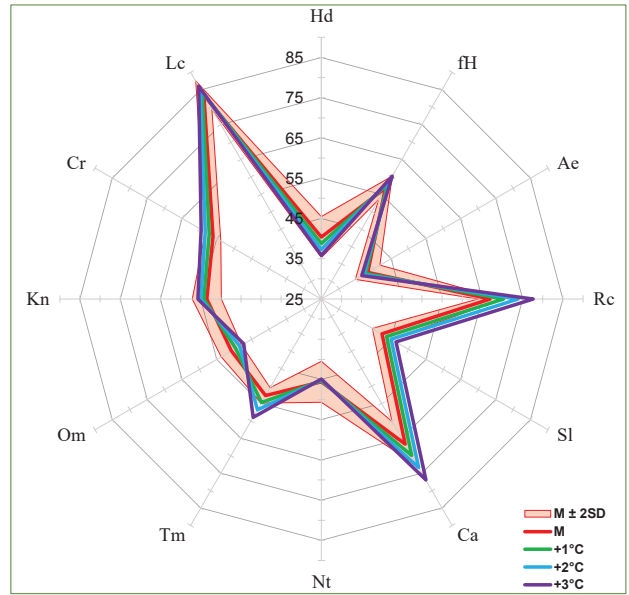
No	Species	Families	Class	Origin	Ecological group	Life form	FRT
146	<i>Oxalis corniculata</i> L.	Lamiaceae	Eu	North America	R	Th	1916
147	<i>Oxalis violacea</i> L.	Lamiaceae	Eu	North America	R	Cr	1946
148	<i>Parentucellia latifolia</i> Caruel.	Orobanchaceae	Eu	Europe	P	Th	2009
149	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	Vitaceae	Eu	North America	R	Ph	2015
150	<i>Paspalum distichum</i> L. ( <i>P. paspalodes</i> (Michx.) Scribn.)	Poaceae	Mo	East Asia	R	Cr	XX-beg.
151	<i>Paspalum thunbergii</i> Kunth ex Steud.	Poaceae	Mo	East Asia	R	Cr	1920
152	<i>Perilla nankinensis</i> (Lour.) Decne / <i>Perilla frutescens</i> var. <i>crispa</i> (Thunb.) H.Deane	Lamiaceae	Eu	East Asia	R	Th	1910
153	<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Delarbre ( <i>Polygonum hydropiper</i> L.)	Polygonaceae	Eu	Native	H	Th	-
154	<i>Persicaria maculosa</i> Gray ( <i>Polygonum persicaria</i> L.)	Polygonaceae	Eu	Native	H	Th	-
155	<i>Persicaria minor</i> (Huds.) Opiz ( <i>Polygonum minus</i> Huds.)	Polygonaceae	Eu	Europe	R	Th	1917
156	<i>Persicaria orientalis</i> (L.) Spach. ( <i>Polygonum orientale</i> L.)	Polygonaceae	Eu	East Asia	R	Th	1924
157	<i>Persicaria perfoliata</i> (L.) H.Gross ( <i>Polygonum perfoliatum</i> L.)	Polygonaceae	Eu	East Asia	R	Th	1924
158	<i>Persicaria posumbu</i> (Buch.-Ham. ex D.Don) H.Gross ( <i>Polygonum posumbu</i> Buch.-Ham. ex D.Don)	Polygonaceae	Eu	East Asia	R	Th	1910
159	<i>Persicaria thunbergii</i> (Siebold & Zucc.) H.Gross ( <i>Polygonum thunbergii</i> Siebold & Zucc.)	Polygonaceae	Eu	East Asia	H	Th	1927
160	<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Hornem.	Solanaceae	Eu	North America	P	Th	1935
161	<i>Phytolacca americana</i> L.	Phytolaccaceae	Eu	North America	R	Cr	XX beg.
162	<i>Plantago major</i> L.	Plantaginaceae	Eu	Native	R	He	-
163	<i>Platanus occidentalis</i> L.	Platanaceae	Eu	North America	F	Ph	2008
164	<i>Poa annua</i> L.	Poaceae	Mo	Europe	H	Th	1917
165	<i>Poa compressa</i> L.	Poaceae	Mo	Europe	P	He	1925
166	<i>Poa pratensis</i> L.	Poaceae	Mo	Native	G	He	-
167	<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	Caryophyllaceae	Eu	Mediterranean	P	Th	1939
168	<i>Polygonum aviculare</i> L.	Polygonaceae	Eu	Europe	R	Th	1917
169	<i>Potentilla indica</i> (Andrews) Th.Wolf. ( <i>Duchesnea indica</i> (Andrews) Teschem.)	Rosaceae	Eu	East Asia	P	He	1924
170	<i>Portulaca oleracea</i> L. s.l.	Portulacaceae	Eu	Mediterranean	R	Th	1977
171	<i>Prunella vulgaris</i> L.	Lamiaceae	Eu	Native	F	Th	-
172	<i>Pycnus flavescens</i> (L.) P.Beauv. ex Rchb.	Cyperaceae	Mo	Native	H	Th	-
173	<i>Ranunculus muricatus</i> L.	Ranunculaceae	Eu	Mediterranean	R	Th	1917
174	<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	Ranunculaceae	Eu	Europe	H	He	1939
175	<i>Rhus javanica</i> L.	Simaroubaceae	Eu	East Asia	R	Ph	1929
176	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Leguminosae	Eu	North America	F	Ph	1965
177	<i>Rosa multiflora</i> Thunb.	Rosaceae	Eu	East Asia	P	Ph	2016
178	<i>Rubus anatolicus</i> Focke.	Rosaceae	Eu	Native	F	Ph	-
179	<i>Rubus caesius</i> L.	Rosaceae	Eu	Native	F	Ph	-
180	<i>Rubus proietus</i> A.Beek ( <i>Rubus hirtus</i> auct.)	Rosaceae	Eu	Native	F	Ph	-

No	Species	Families	Class	Origin	Ecological group	Life form	FRT
181	<i>Rubus serpens</i> Weihe ex Lej. & Courtois	<i>Rosaceae</i>	Eu	Native	F	Ph	-
182	<i>Rudbeckia hirta</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	North America	R	He	1960
183	<i>Rumex acetosella</i> L.	<i>Polygonaceae</i>	Eu	Native	G	He	-
184	<i>Rumex acetosella</i> subsp. <i>acetoselloides</i> (Balansa) Den Nijs ( <i>Rumex acetoselloides</i> Balansa)	<i>Polygonaceae</i>	Eu	Native	R	He	-
185	<i>Rumex pulcher</i> L.	<i>Polygonaceae</i>	Eu	Native	R	He	-
186	<i>Salix babylonica</i> L.	<i>Salicaceae</i>	Eu	East Asia	H	Ph	-
187	<i>Salix caprea</i> L.	<i>Salicaceae</i>	Eu	Native	H	Ph	-
188	<i>Sambucus ebulus</i> L.	<i>Adoxaceae</i>	Eu	Native	R	Ch	-
189	<i>Sambucus nigra</i> L.	<i>Adoxaceae</i>	Eu	Native	F	Ph	-
190	<i>Saxifraga stolonifera</i> Curtis	<i>Saxifragaceae</i>	Eu	East Asia	P	Cr	1960
191	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	<i>Cyperaceae</i>	Mo	Native	H	Cr	-
192	<i>Scrophularia nodosa</i> L.	<i>Scrophulariaceae</i>	Eu	Europe	H	He	1916
193	<i>Senecio sylvaticus</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	Native	P	Th	-
194	<i>Senecio vernalis</i> Waldst. & Kit.	<i>Compositae</i>	Eu	Mediterranean	R	Th	1918
195	<i>Senecio vulgaris</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	Europe	R	Th	1916
196	<i>Setaria faberi</i> R.A.W. Herrm.	<i>Poaceae</i>	Mo	Mediterranean	R	Th	1913
197	<i>Setaria intermedia</i> Roem. & Schult.	<i>Poaceae</i>	Mo	East Asia	R	Th	1930
198	<i>Sherardia arvensis</i> L.	<i>Rubiaceae</i>	Eu	Native	R	Th	-
199	<i>Sigesbeckia orientalis</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	East Asia	R	Th	1917
200	<i>Sisymbrium officinale</i> (L.) Scop.	<i>Brassicaceae</i>	Eu	Mediterranean	R	Th	1939
201	<i>Sisyrinchium septentrionale</i> E.P.Bicknell	<i>Iridaceae</i>	Mo	North America	R	Th	2010
202	<i>Smilax excelsa</i> L.	<i>Smilacaceae</i>	Mo	Native	F	Ph	-
203	<i>Solanum carolinense</i> L.	<i>Solanaceae</i>	Eu	North America	R	Ch	1959
204	<i>Solanum decipiens</i> Opiz	<i>Solanaceae</i>	Eu	Europe	R	Th	1945
205	<i>Solanum luteum</i> Mill.	<i>Solanaceae</i>	Eu	South America	R	Th	1963
206	<i>Solanum nigrum</i> L.	<i>Solanaceae</i>	Eu	Europe	R	Th	1917
207	<i>Solanum pseudocapsicum</i> L.	<i>Solanaceae</i>	Eu	South America	R	Ph	1961
208	<i>Solidago canadensis</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	North America	R	He	2014
209	<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	<i>Poaceae</i>	Mo	Mediterranean	R	He	1920
210	<i>Sparganium erectum</i> L. (incl. <i>S. erectum</i> subsp. <i>neglectum</i> (Beeby) K.Richt.)	<i>Typhaceae</i>	Mo	Native	H	Cr	-
211	<i>Spiraea japonica</i> L.f.	<i>Rosaceae</i>	Eu	East Asia	R	Ph	1900
212	<i>Sporobolus fertilis</i> (Steud.) Clayton	<i>Poaceae</i>	Mo	East Asia	R	He	1929
213	<i>Stachys annua</i> L.	<i>Lamiaceae</i>	Eu	Europe	R	Th	1960
214	<i>Stellaria graminea</i> L.	<i>Caryophyllaceae</i>	Eu	Europe	P	He	1938
215	<i>Stellaria holostea</i> L. / <i>Rabclera holostea</i> (L.) M.T.Sharple & E.A.Tripp	<i>Caryophyllaceae</i>	Eu	Native	P	He	-
216	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	<i>Caryophyllaceae</i>	Eu	Europe	H	Th	1916
217	<i>Symphotrichum graminifolium</i> (Spreng.) G.L. Nesom ( <i>Conyzanthus graminifolius</i> (Spreng.) Tamamsch.)	<i>Compositae</i>	Eu	South America	R	He	1927
218	<i>Tagetes minuta</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	South America	R	Th	1934

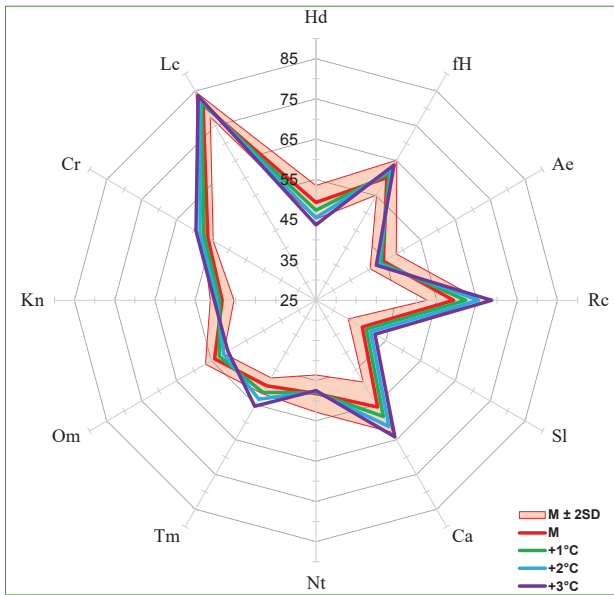
No	Species	Families	Class	Origin	Ecological group	Life form	FRT
219	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	<i>Compositae</i>	Eu	Native	G	Cr	-
220	<i>Torilis arvensis</i> (Huds.) Link	<i>Compositae</i>	Eu	Europe	R	Th	1952
221	<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.	<i>Compositae</i>	Eu	East Asia	R	He	1916
222	<i>Tradescantia fluminensis</i> Vell.	<i>Commelinaceae</i>	Mo	South America	R	He	1960
223	<i>Tradescantia virginiana</i> L.	<i>Commelinaceae</i>	Mo	North America	R	He	1969
224	<i>Trifolium campestre</i> Schreb.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Native	P	Th	-
225	<i>Trifolium diffusum</i> Ehrh.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Mediterranean	P	Th	1948
226	<i>Trifolium echinatum</i> M.Bieb.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Mediterranean	P	Th	1939
227	<i>Trifolium fragiferum</i> L.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Native	P	Th	-
228	<i>Trifolium micranthum</i> Viv.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Mediterranean	P	Th	1939
229	<i>Typha angustifolia</i> L.	<i>Typhaceae</i>	Mo	Native	H	Cr	-
230	<i>Typha latifolia</i> L.	<i>Typhaceae</i>	Mo	Native	H	Cr	-
231	<i>Urtica dioica</i> L.	<i>Urticaceae</i>	Eu	Atlantic Europe	R	He	AnT
232	<i>Verbascum blattaria</i> L.	<i>Scrophulariaceae</i>	Eu	Native	R	Ch	-
233	<i>Verbena brasiliensis</i> Vell.	<i>Verbenaceae</i>	Eu	South America	P	Ch	2015
234	<i>Verbena officinalis</i> L.	<i>Verbenaceae</i>	Eu	Europe	R	Ch	XX beg.
235	<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	<i>Plantaginaceae</i>	Eu	Native	R	He	-
236	<i>Veronica persica</i> Poir.	<i>Plantaginaceae</i>	Eu	Mediterranean	R	Th	1914
237	<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	<i>Plantaginaceae</i>	Eu	Native	R	He	-
238	<i>Vicia lathyroides</i> L.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Mediterranean	R	Th	1939
239	<i>Vicia sativa</i> L.	<i>Leguminosae</i>	Eu	Europe	G	Th	1917
240	<i>Viola prionantha</i> Bunge	<i>Violaceae</i>	Eu	East Asia	R	Th	1926
241	<i>Viola reichenbachiana</i> Jord. ex Boreau	<i>Violaceae</i>	Eu	Native	F	Th	-
242	<i>Xanthium californicum</i> Greene ( <i>X. strumarium</i> auct.)	<i>Compositae</i>	Eu	North America	R	Th	1934
243	<i>Xanthium spinosum</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	South America	R	Th	XX beg.
244	<i>Xanthium strumarium</i> L.	<i>Compositae</i>	Eu	North America	R	Th	XX beg.



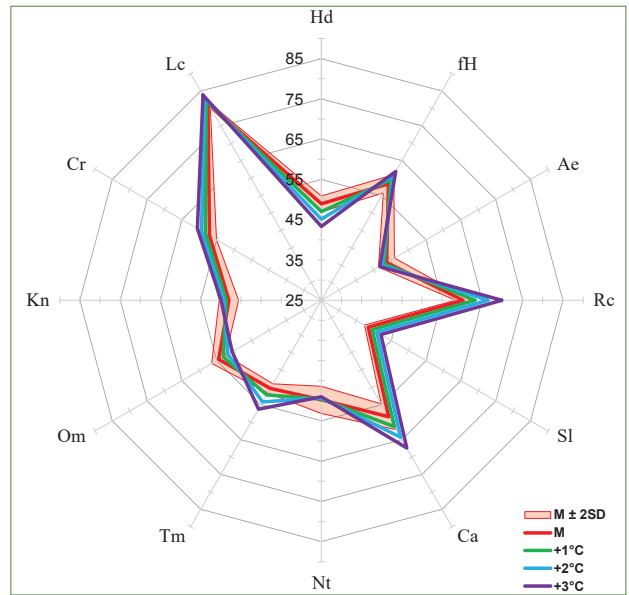
*Aconitum jacquinii* Rchb.



*Adonis vernalis* L.

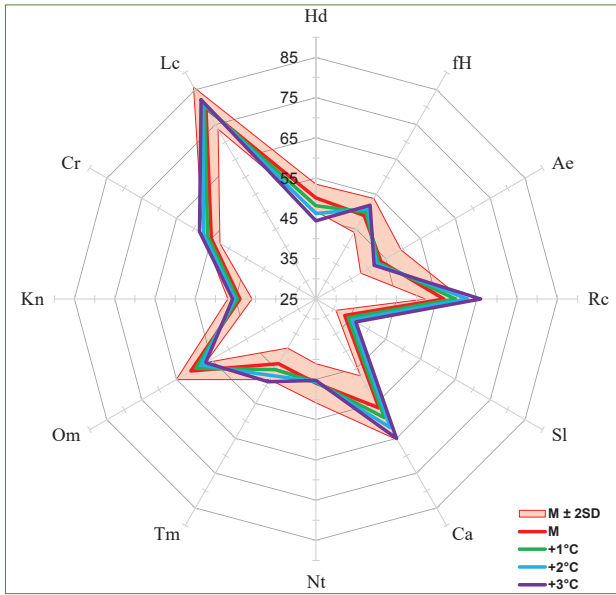


*Anacamptis morio* (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase

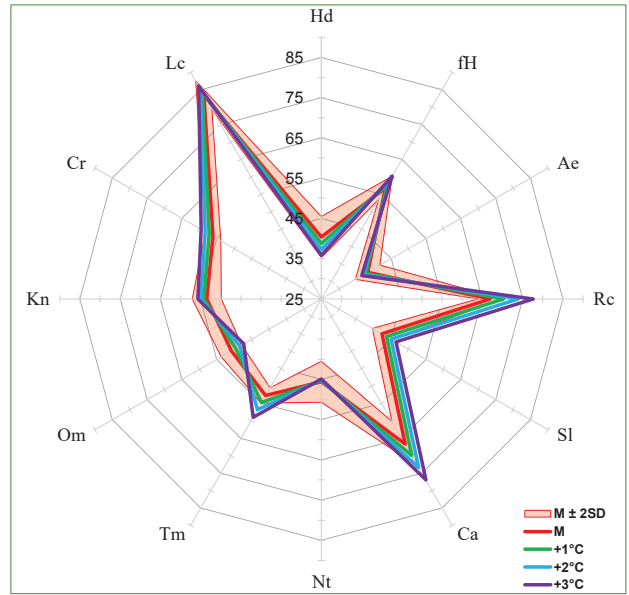


*Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.

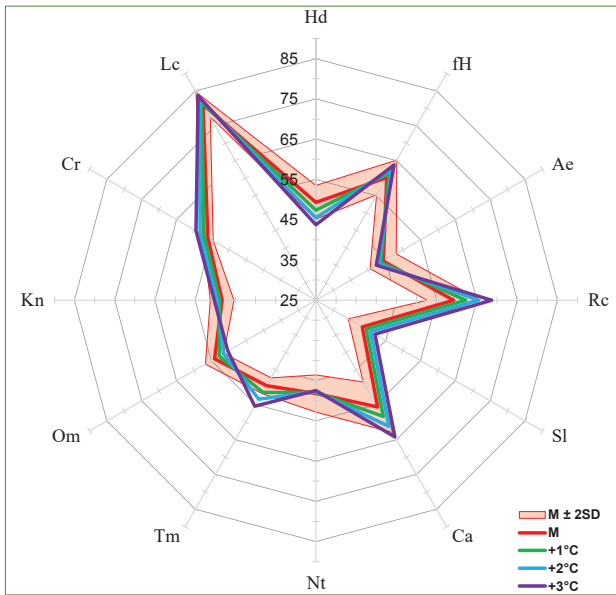




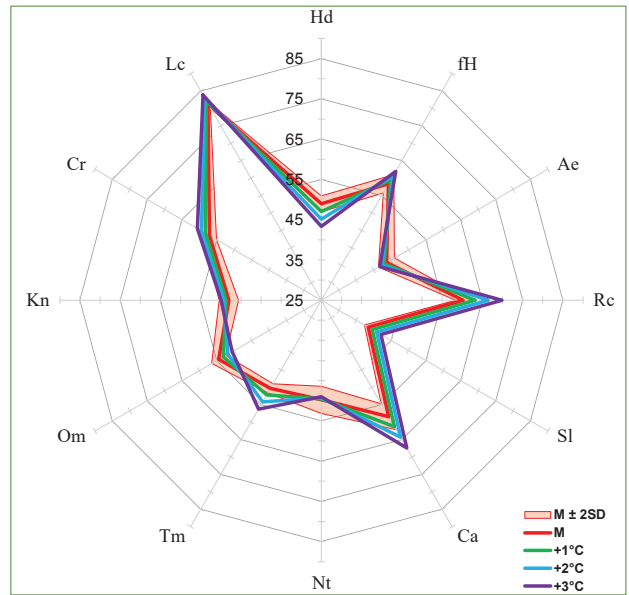
*Aconitum jacquinii* Rehb.



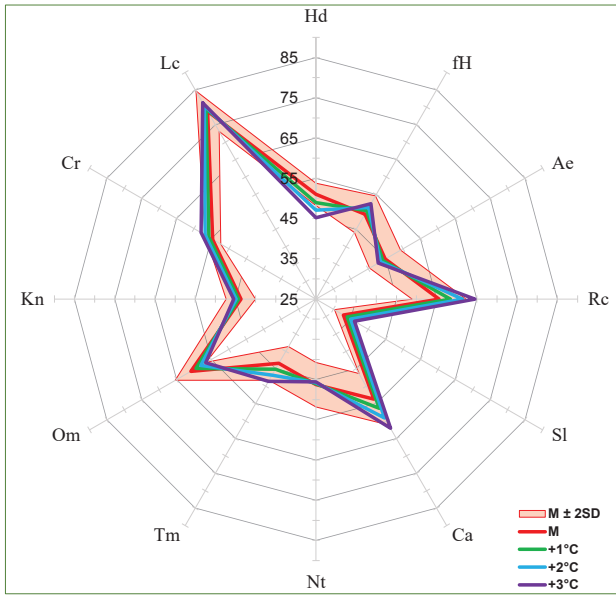
*Adonis vernalis* L.



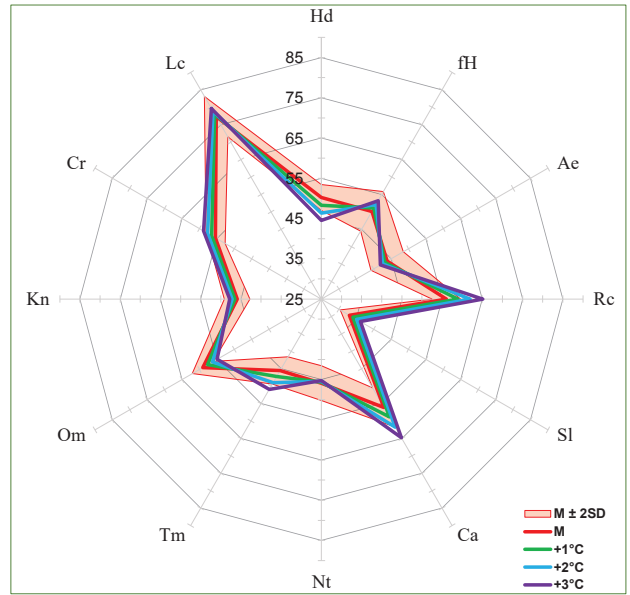
*Anacamptis morio* (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase



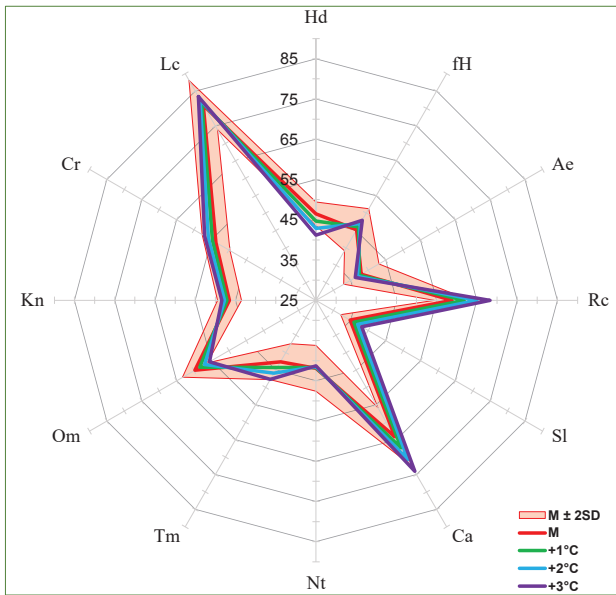
*Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.



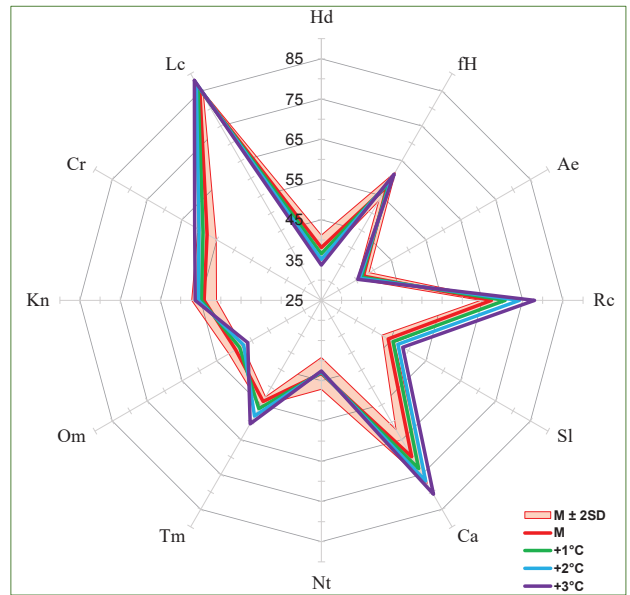
*Anemone narcissiflora* L.



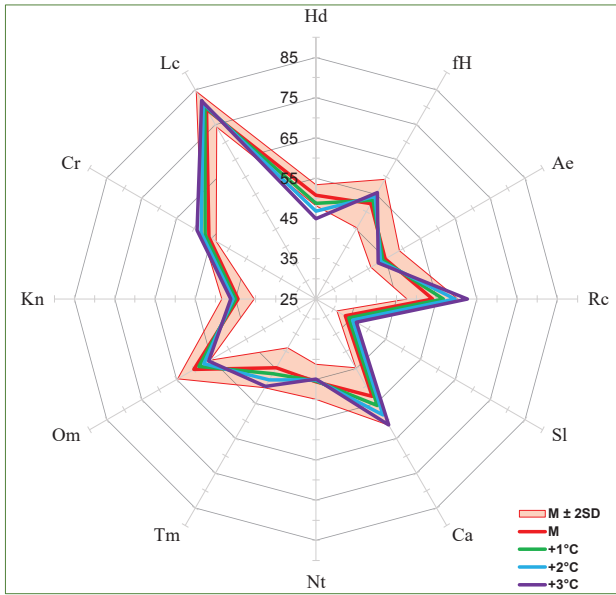
*Aquilegia nigricans* Baumg.



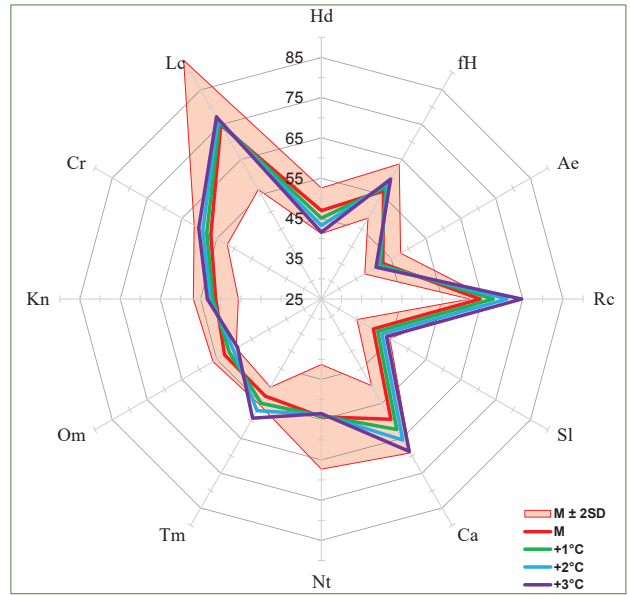
*Aster alpinus* L.



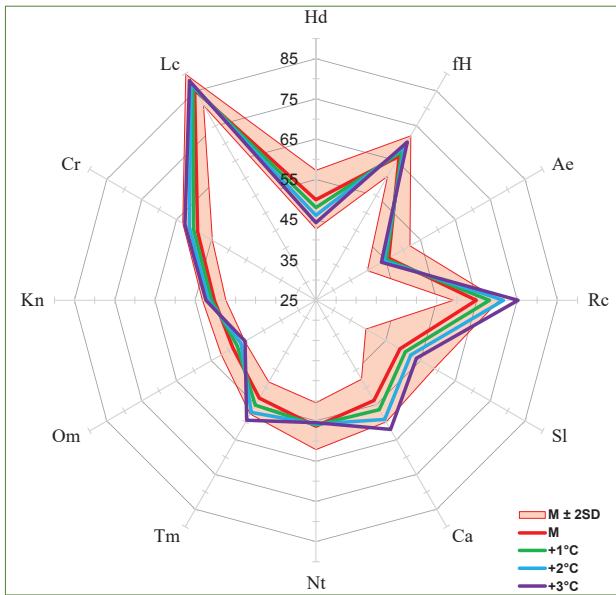
*Astragalus monspessulanus* L.



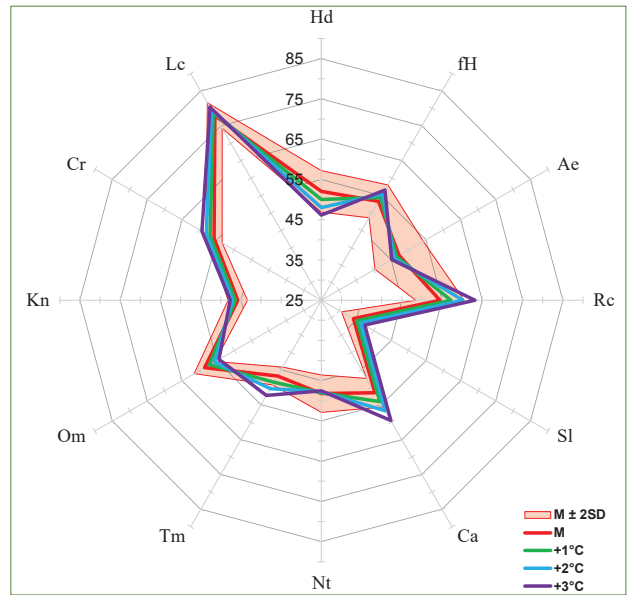
*Botrychium lunaria* (L.) Sw.



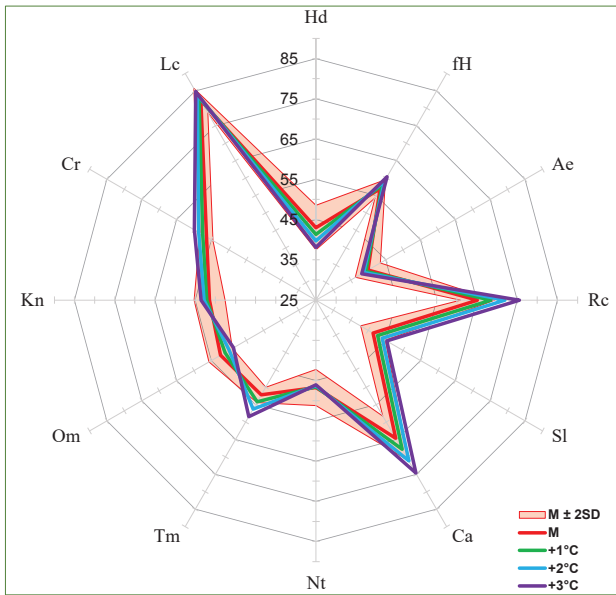
*Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.) Spreng.



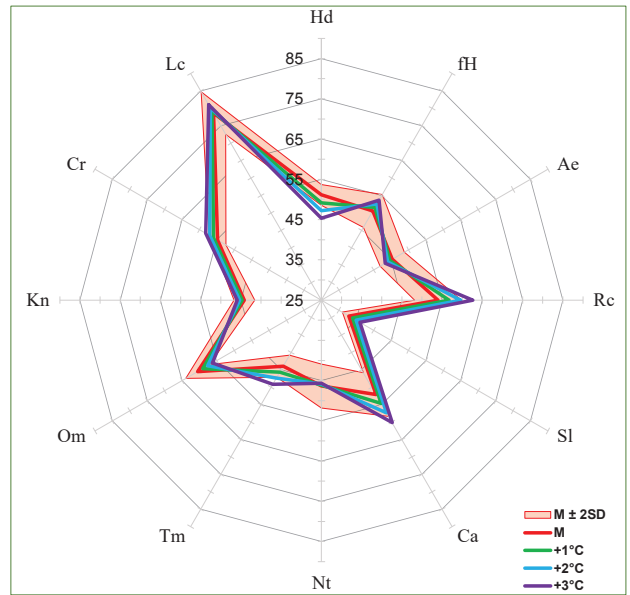
*Bupleurum tenuissimum* L.



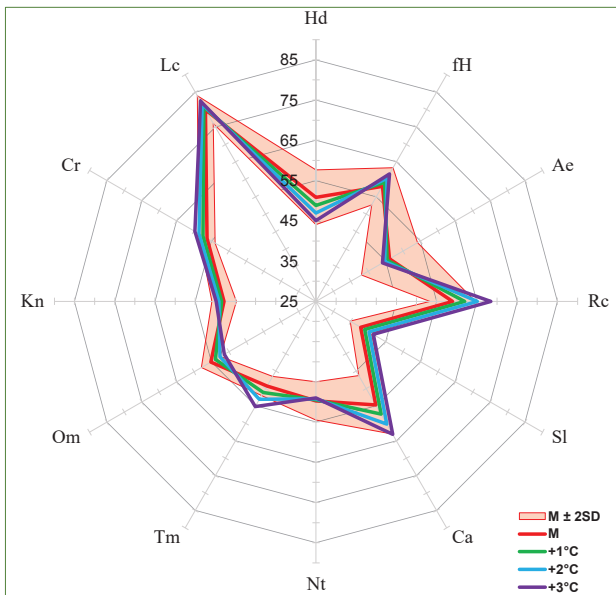
*Carex umbrosa* Host



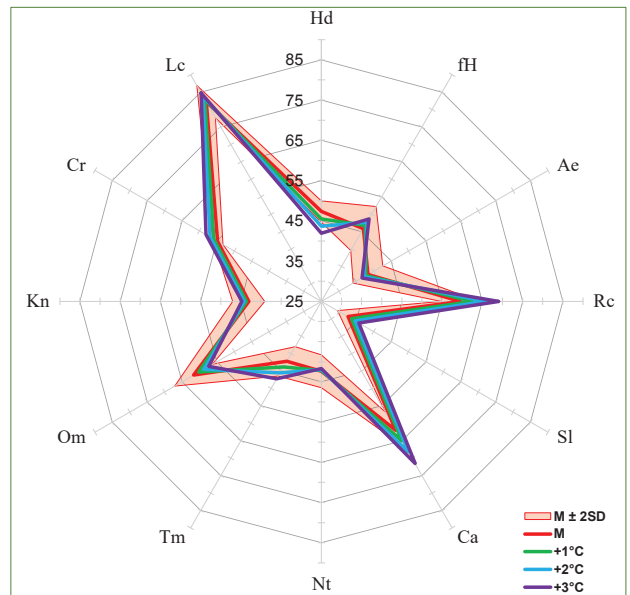
*Chamaecytisus albus* (Hacq.) Rothm.



*Coeloglossum viride* (L.) C.Hartm.

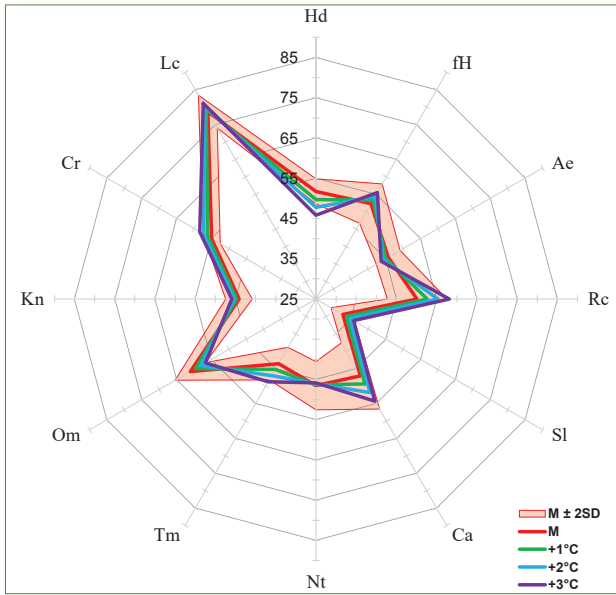


*Colchicum autumnale* L.

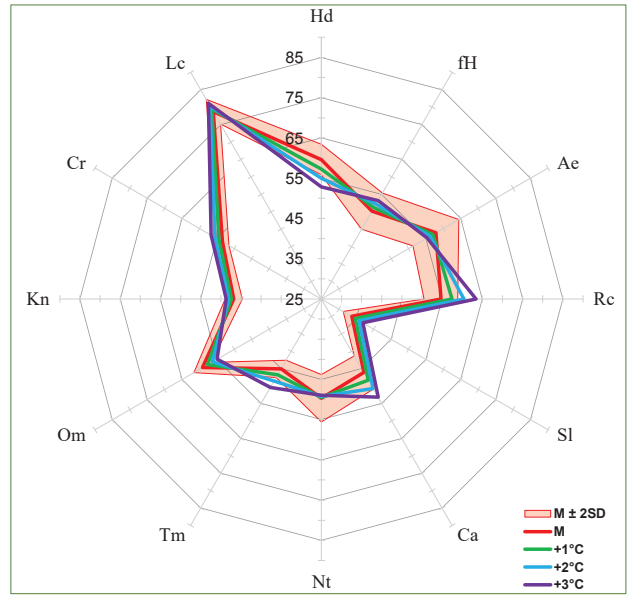


*Crepis jacquinii* Tausch

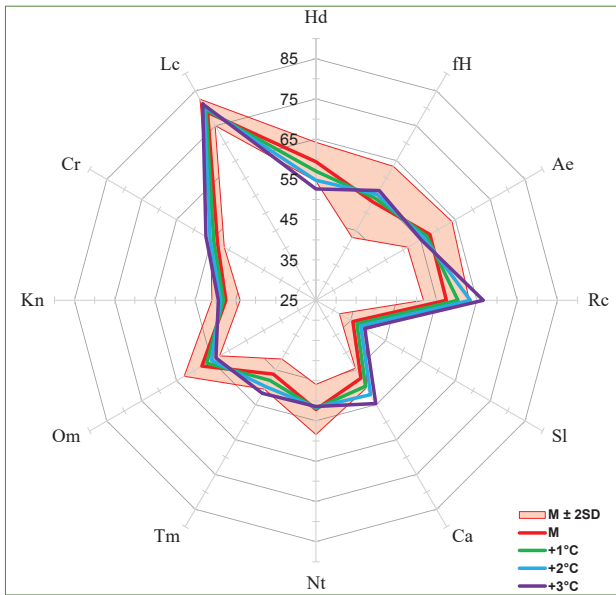




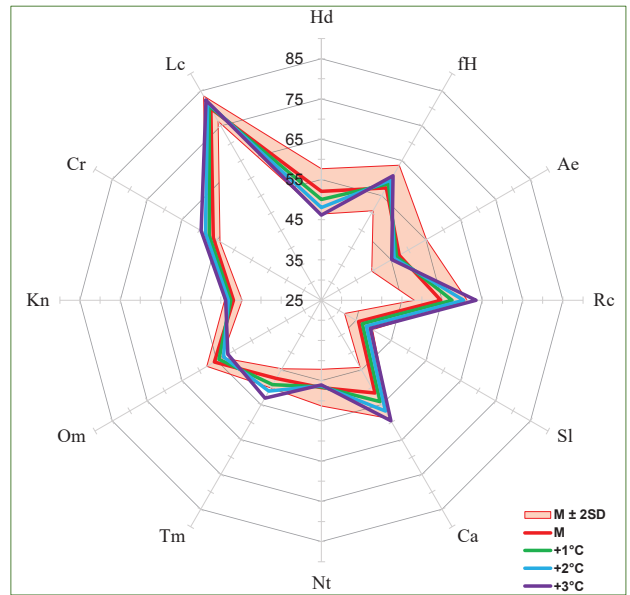
*Crocus heuffelianus* Herb.



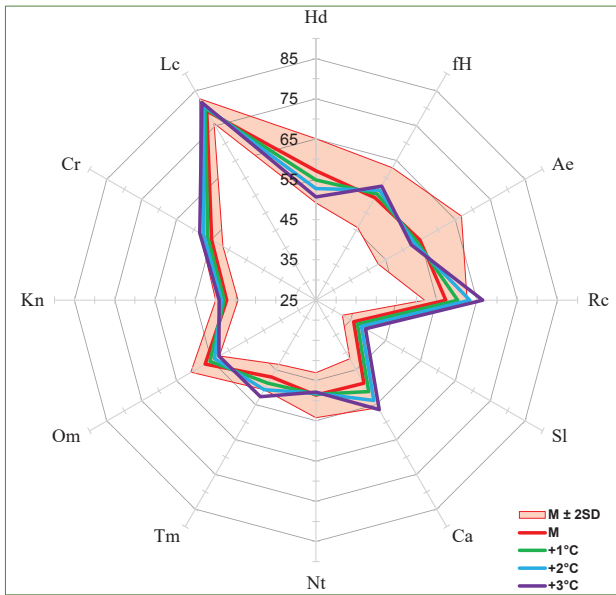
*Dactylorhiza cordigera* (Fr.) Soó



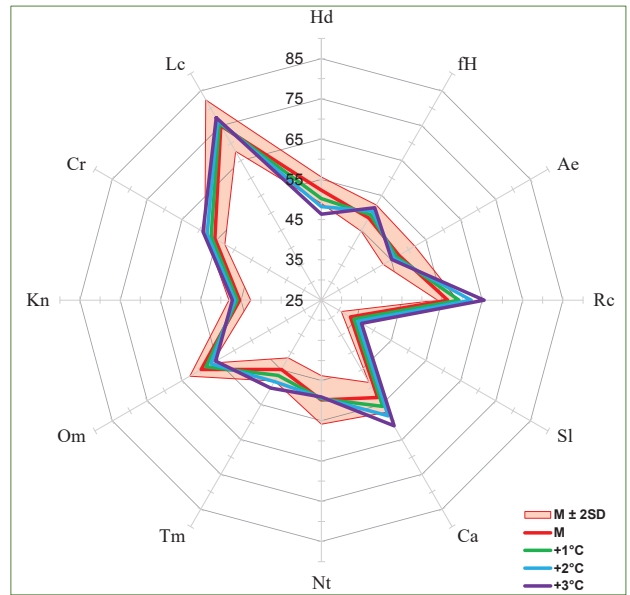
*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó s. l.



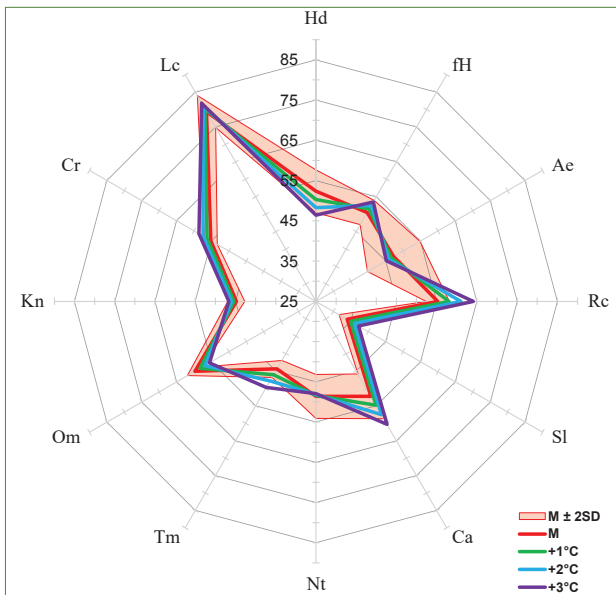
*Dactylorhiza maculata* (L.) Soó



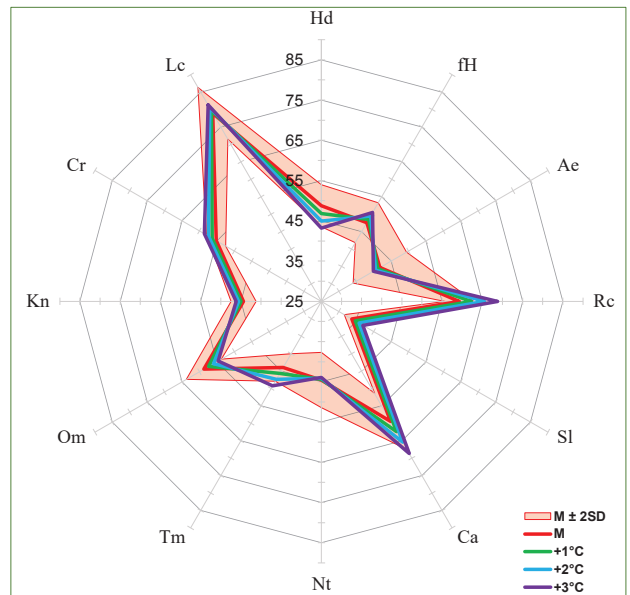
*Dactylorhiza majalis* (Rchb.) P.F.Hunt & Summerhayes s. l.



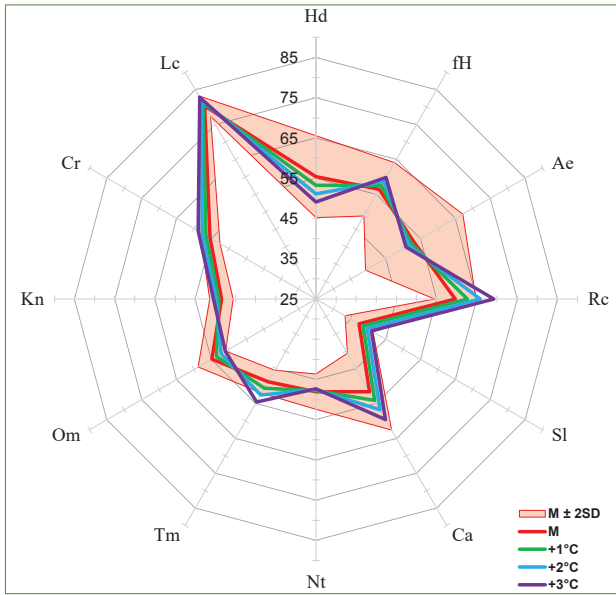
*Delphinium elatum* L.



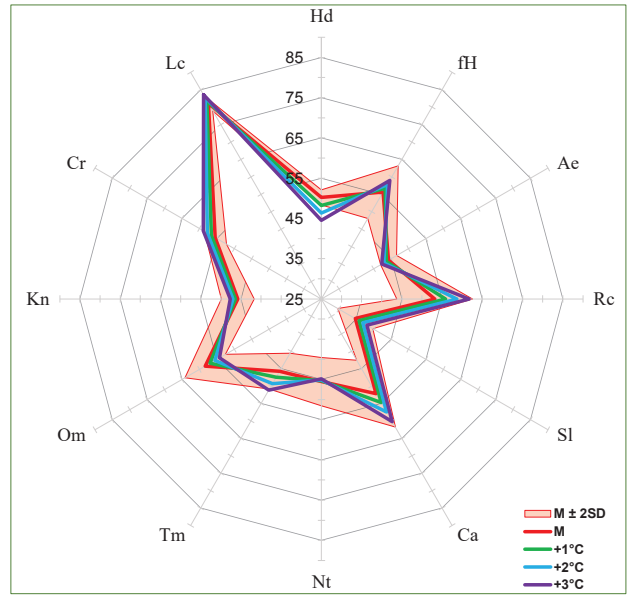
*Dianthus speciosus* Rchb.



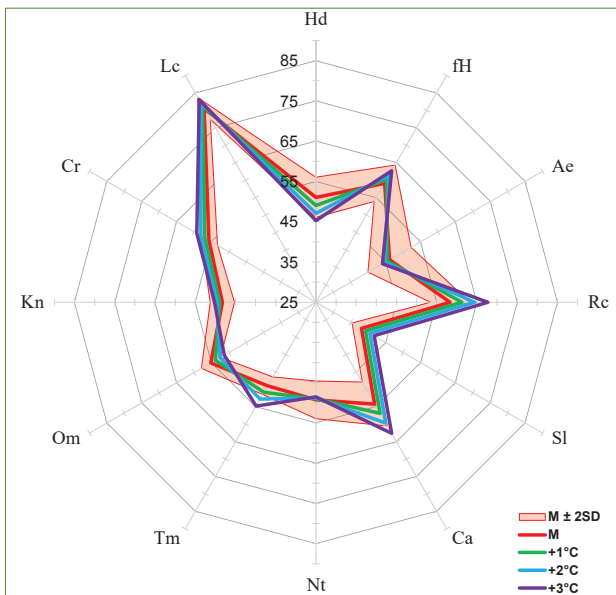
*Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Besser



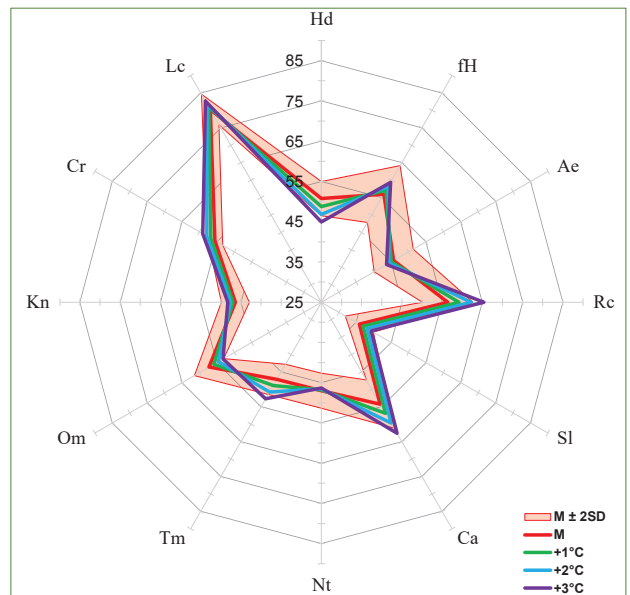
*Epipactis palustris* (L.) Crantz



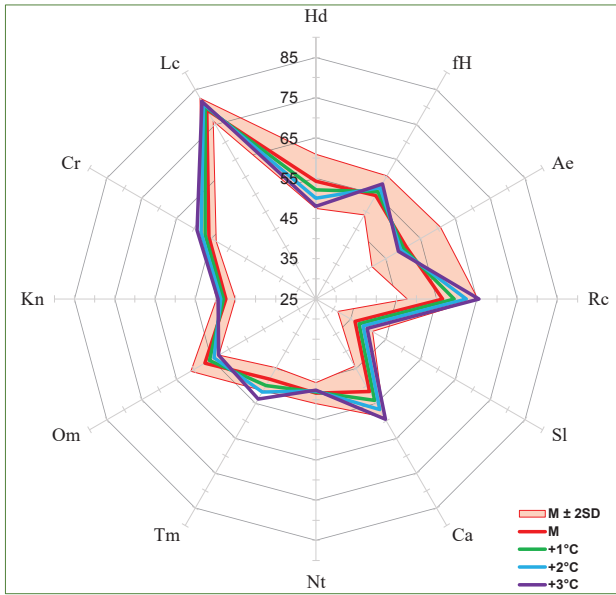
*Gentiana acaulis* L.



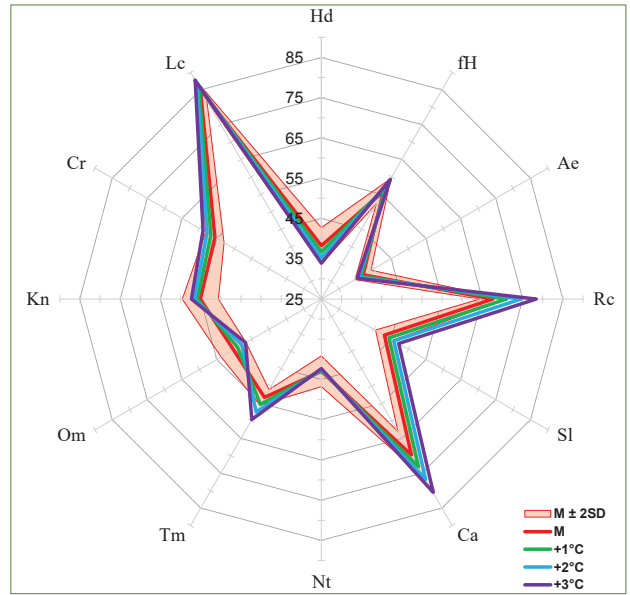
*Gladiolus imbricatus* L.



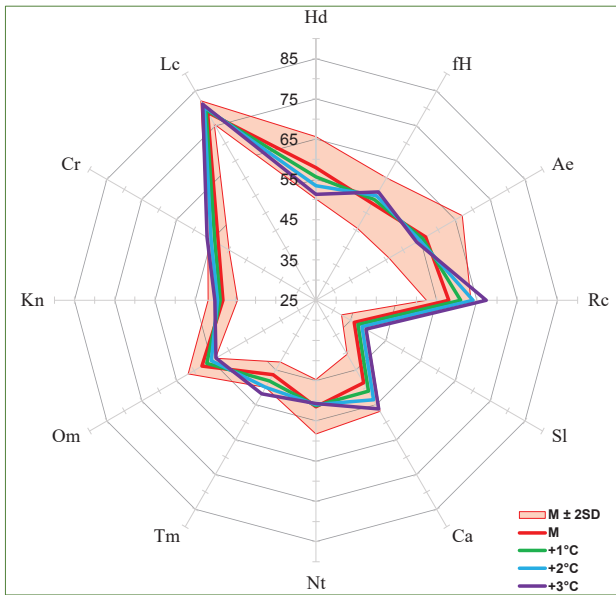
*Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br.



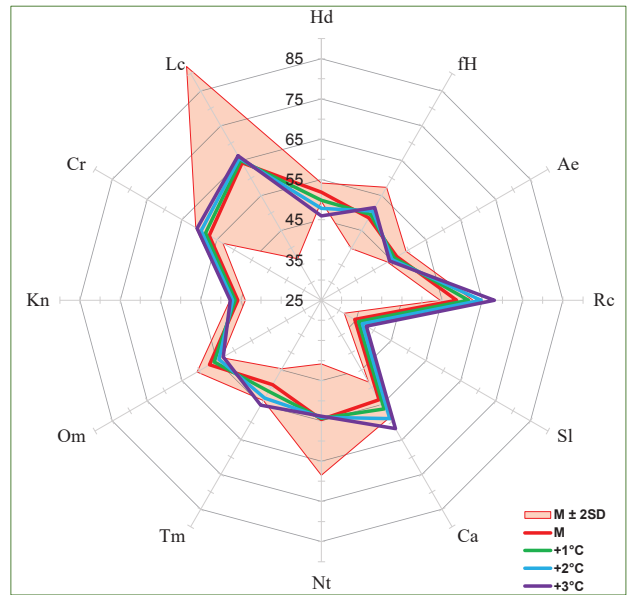
*Gymnadenia odoratissima* (L.) Rich.



*Gypsophila thyratica* A.Krasnova

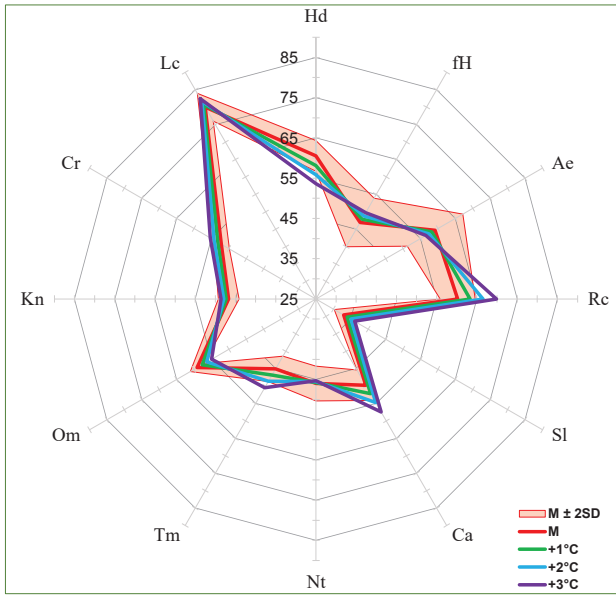


*Iris sibirica* L.

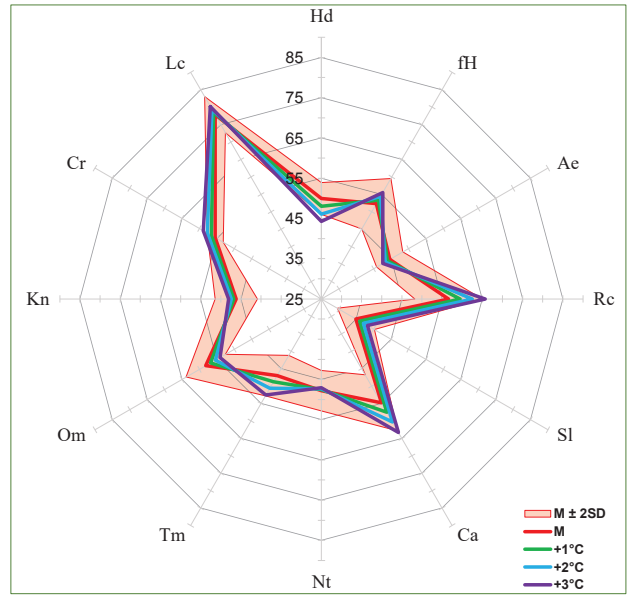


*Lathyrus laevigatus* (Waldst. & Kit.) Gren.

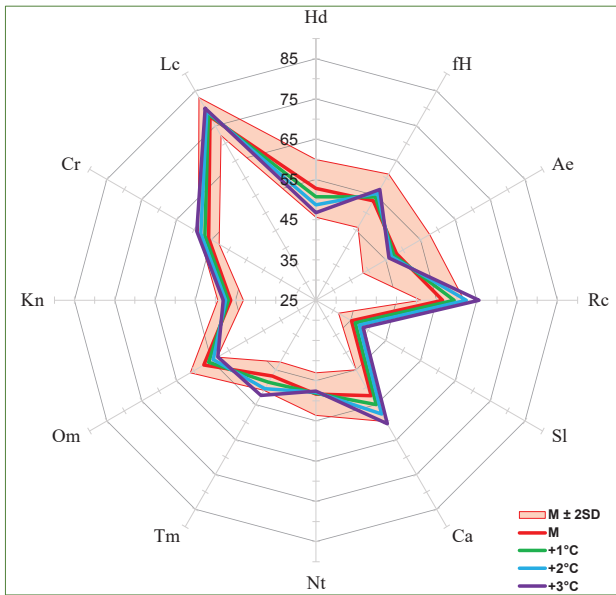




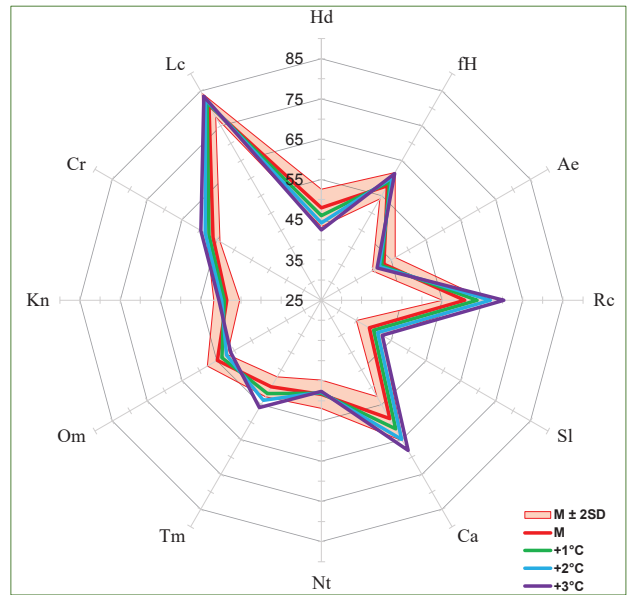
*Ligularia sibirica* Cass.



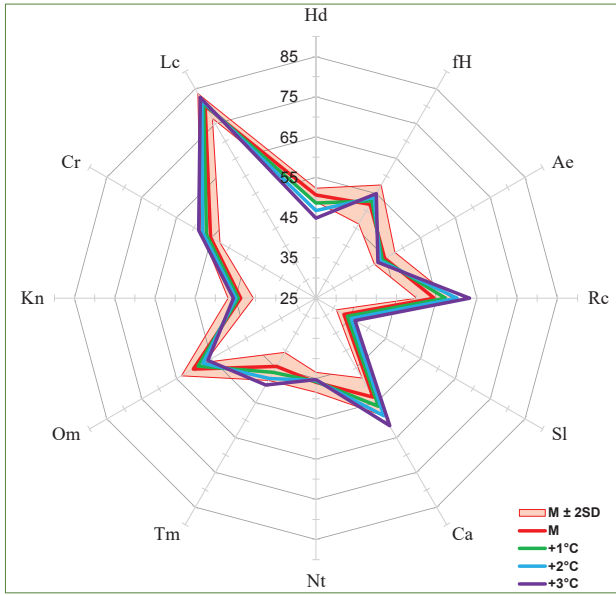
*Lilium martagon* L.



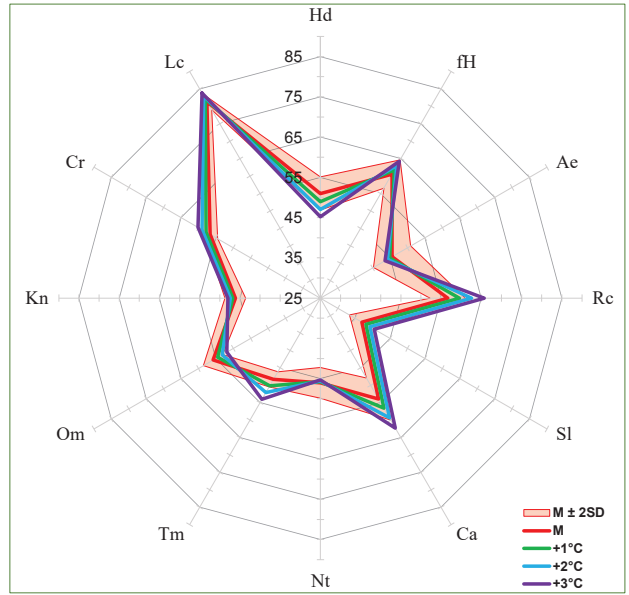
*Listera ovata* (L.) R.Br.



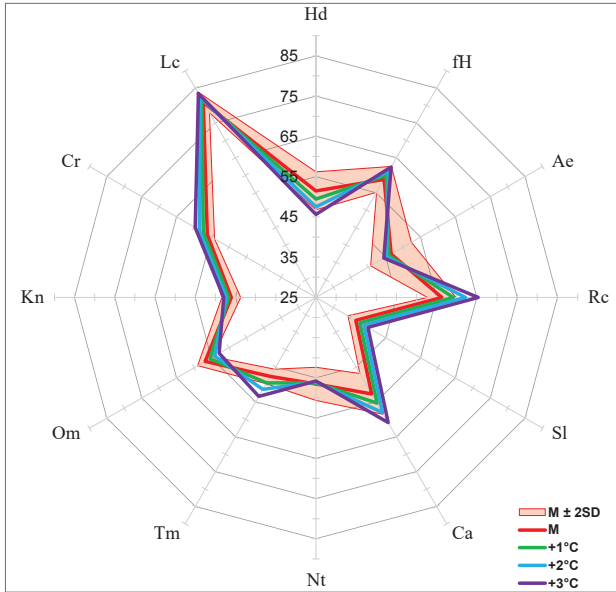
*Neotinea ustulata* (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase



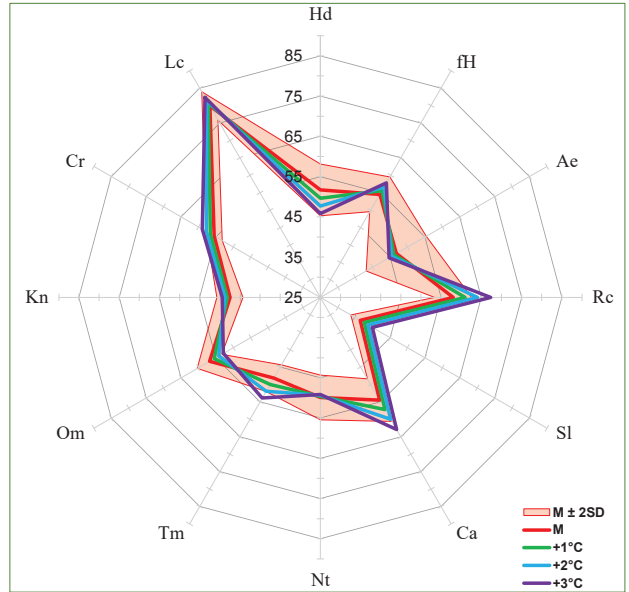
*Nigritella carpatica* (Zapał.) Teppner, Klein & Zagulski



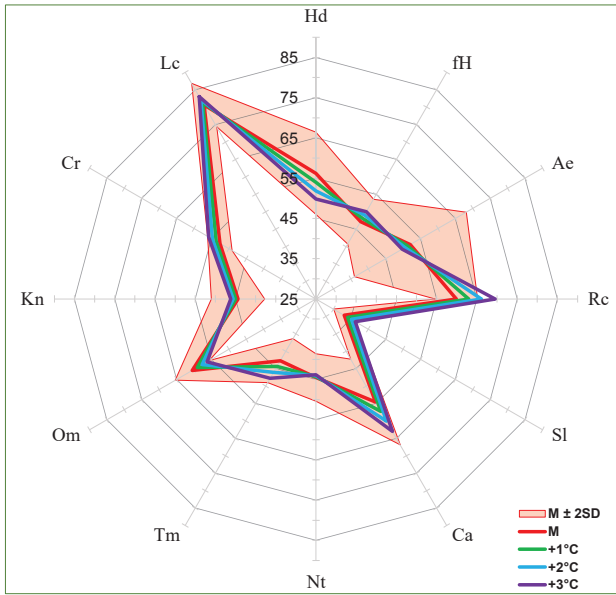
*Orchis palustris* Jacq.



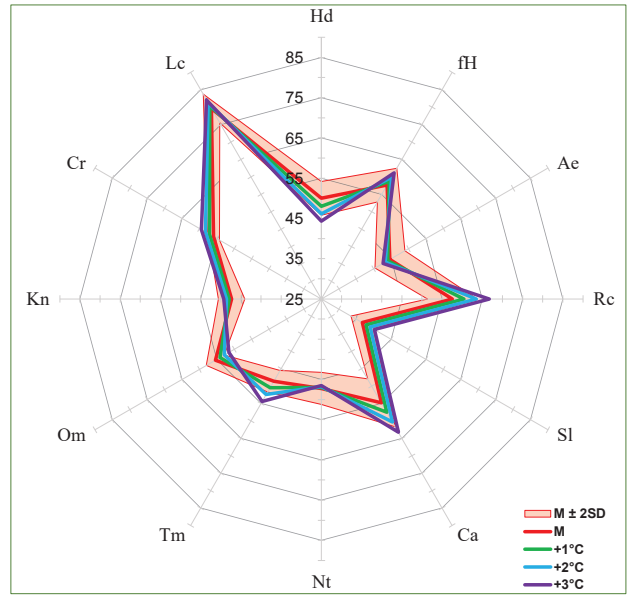
*Orchis signifera* Vest



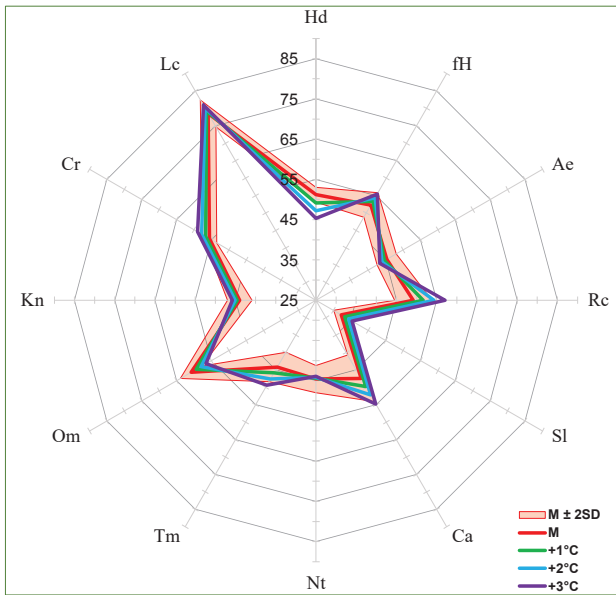
*Pedicularis exaltata* Besser



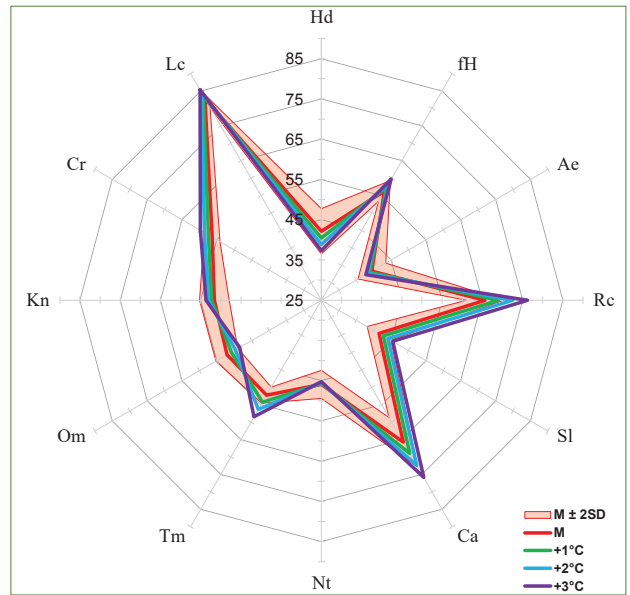
*Pinguicula alpina* L.



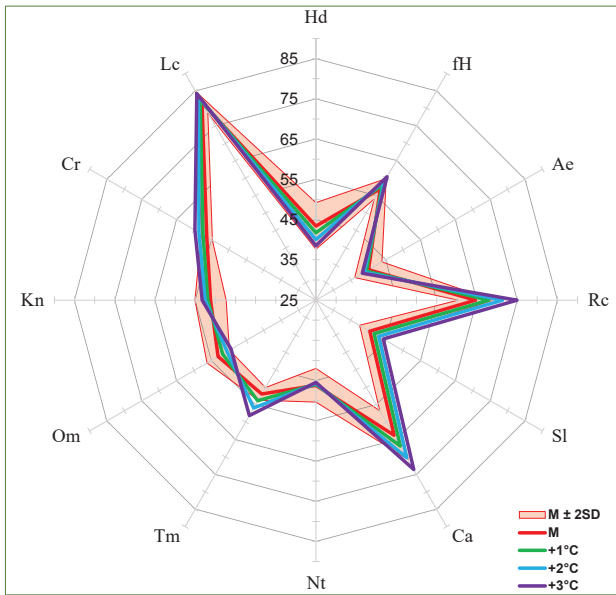
*Platanthera bifolia* (L.) Rich.



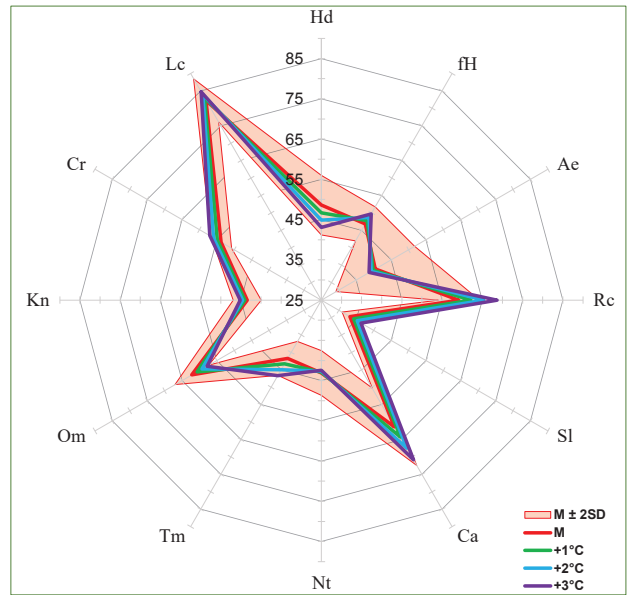
*Pseudorchis albida* (L.) Á.Löve & D.Löve



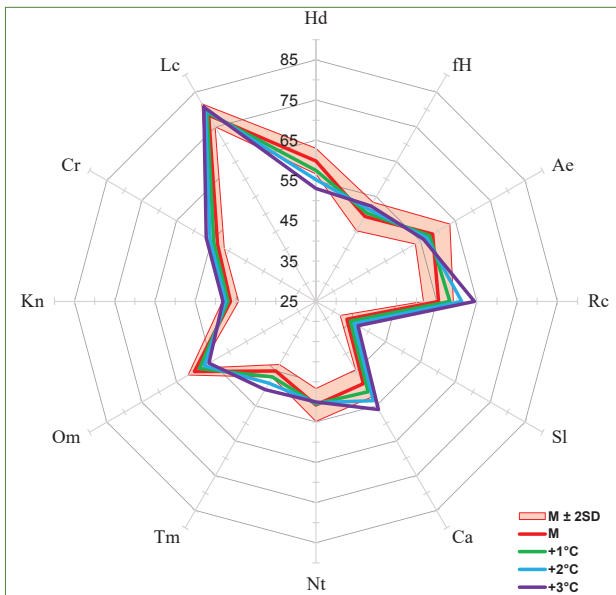
*Pulsatilla grandis* Wender



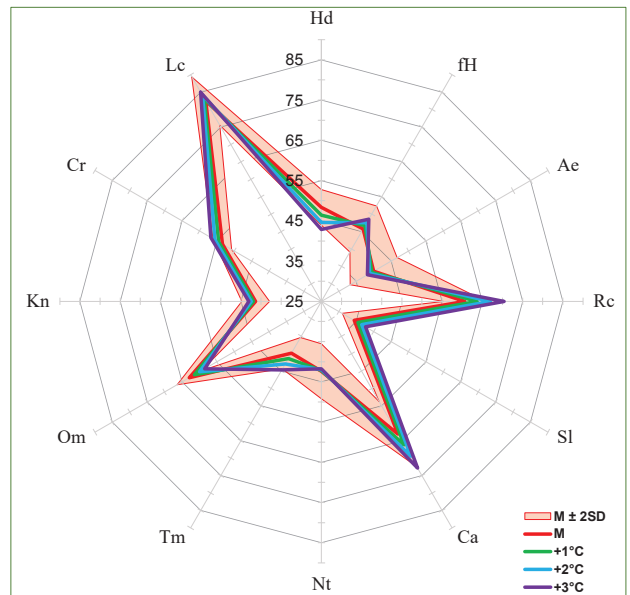
*Pulsatilla patens* (L.) Mill.



*Saussurea discolor* (Willd) DC.

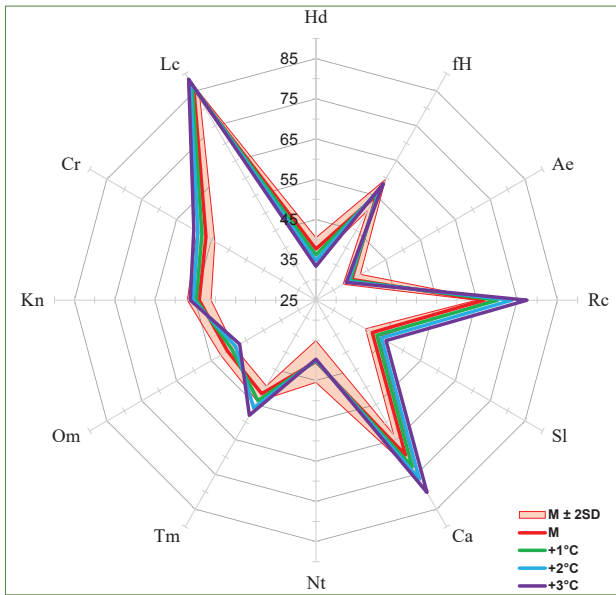


*Saussurea porcii* Degen

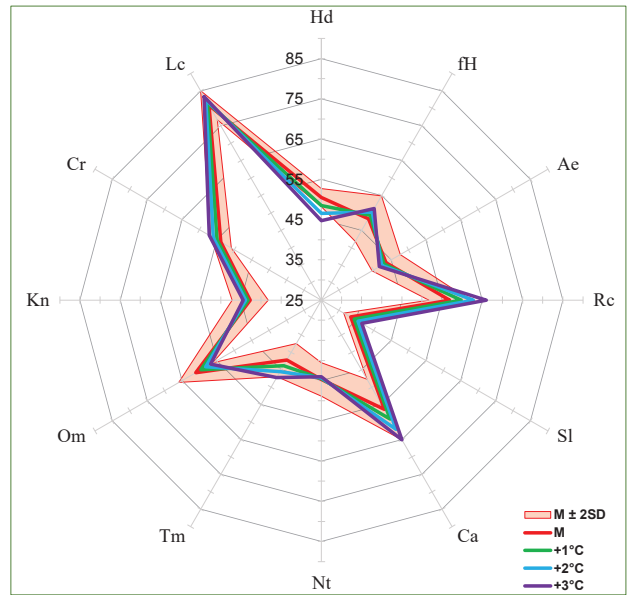


*Saxifraga luteoviridis* Schott & Kotschy

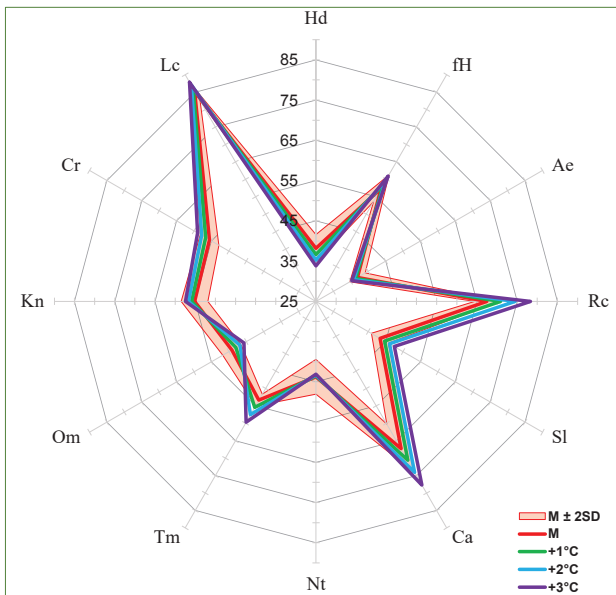




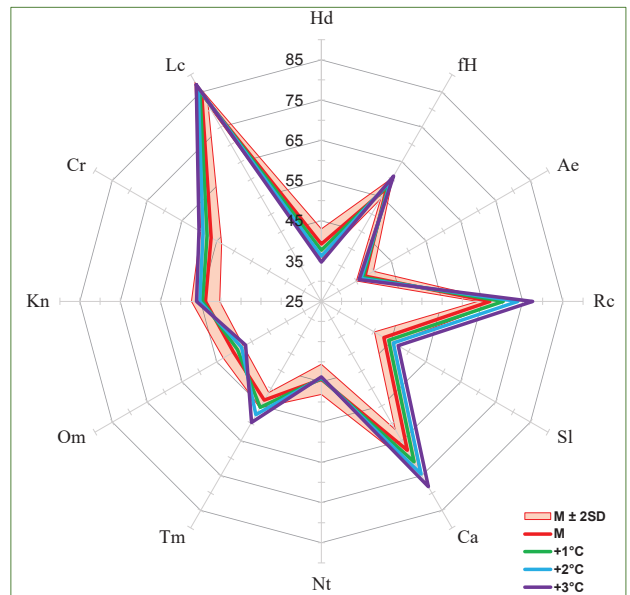
*Schivereckia podolica* (Besser) Andr. ex DC.



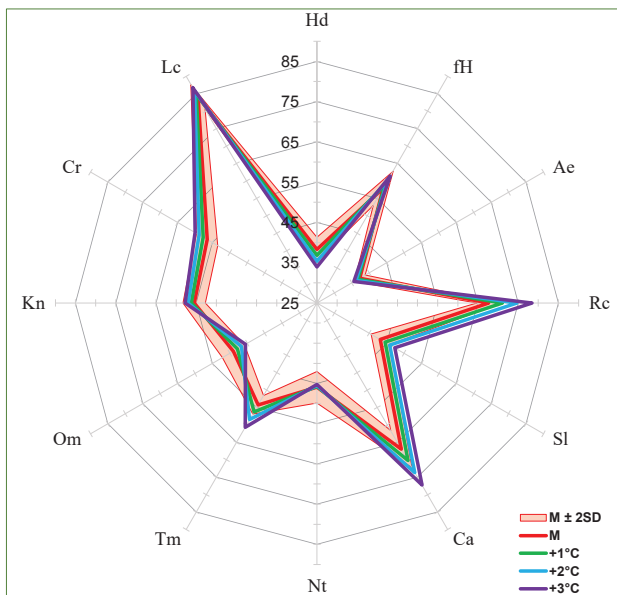
*Selaginella selaginoides* (L.) C.Mart.



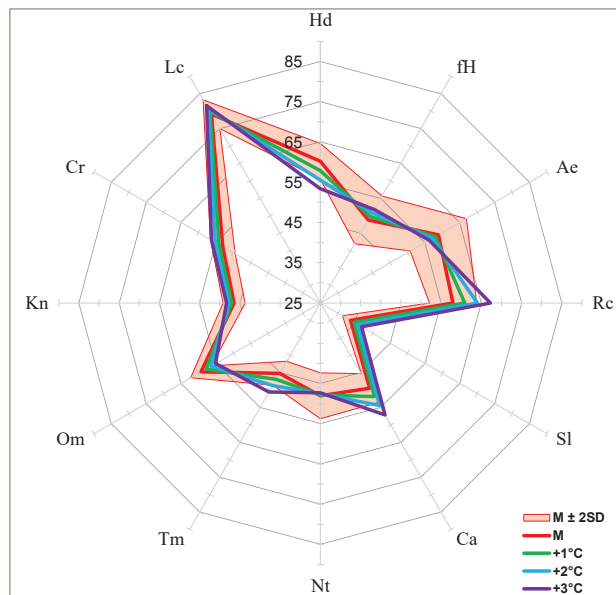
*Stipa capillata* L.



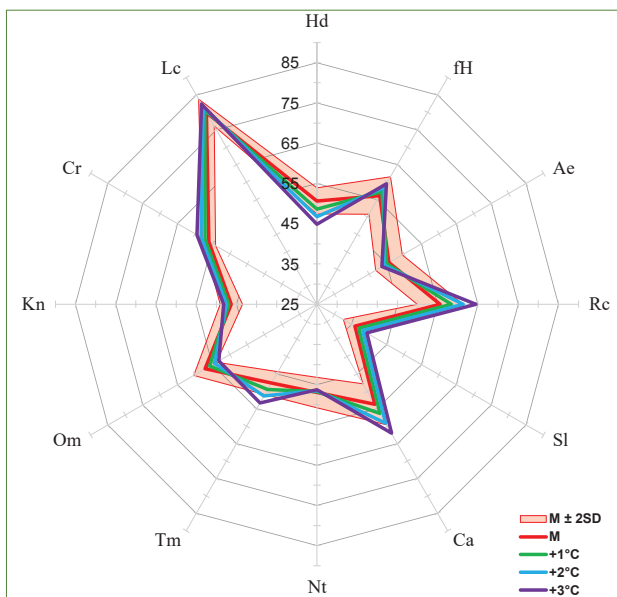
*Stipa pennata* L.



*Stipa pulcherrima* K.Koch



*Swertia perennis* L.



*Traunsteinera globosa* (L.) Rchb.

Рис. E1. Результати прогнозу зміни значення факторів (позначення див. у табл. 1, 2) для модельних видів при зміні температури

Fig. E1. Results of the forecast of change of value of factors for model species at temperature change