

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



UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

Founded 1921

A journal for botany & mycology

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

2021 • 78 (3)



УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ публікує статті з усіх напрямів ботаніки та мікології, в тому числі із загальних питань, систематики, флористики, геоботаніки, екології, еволюційної біології, географії, історії флори та рослинності, а також морфології, анатомії, фізіології, біохімії, клітинної та молекулярної біології рослин і грибів. Статті, повідомлення та інші матеріали публікуються в таких основних розділах: *Загальні проблеми та огляди, Систематика, флористика, географія рослин, Гриби і грибоподібні організми, Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу, Червона книга України, Флористичні знахідки, Мікологічні знахідки, Структурна ботаніка, Біотехнологія, фізіологія, біохімія, Клітинна та молекулярна біологія, Гербарна справа, Історія науки, Новини та дискусії, Ювілейні дати, Втрати науки, Рецензії та новини літератури*.

Статті друкуються українською та англійською мовами

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL is a scientific journal publishing articles and contributions on all aspects of botany and mycology, including general issues, taxonomy, floristics, vegetation science, ecology, evolutionary biology, geography, history of flora and vegetation as well as morphology, anatomy, physiology, biochemistry, cell and molecular biology of plants and fungi. Original articles, short communications and other contributions are published in sections *General Issues and Reviews, Plant Taxonomy, Geography and Floristics, Fungi and Fungi-like Organisms, Vegetation Science, Ecology and Conservation, Red Data Book of Ukraine, Floristic Records, Mycological Records, Structural Botany, Biotechnology, Physiology and Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology, Herbarium Curation, History of Science, News and Views, Anniversary Dates, In Memoriam, Reviews and Notices of Publications*.

Publication languages: Ukrainian and English

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор – Сергій Л. МОСЯКІН

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

Соломон П. ВАСЦЕР, Філіп ВЕРЛООВ (Бельгія),
Василь П. ГЕЛЮТА, Зігмонтас ГУДЖІНСКАС (Литва),
Яків П. ДІДУХ, Дмитро В. ДУБІНА,
Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА, Сергій Я. КОНДРАТЮК,
Єлизавета Л. КОРДЮМ, Ірина А. КОРОТЧЕНКО,
Ірина В. КОСАКІВСЬКА, Кароль МАРГОЛЬД (Словаччина),
Евіатар НЕВО (Ізраїль), Віктор І. ПАРФЬОНОВ (Білорусь),
Пітер РЕЙВЕН (США), Марина М. СУХОМЛІН,
Сусуму ТАКАМАЦУ (Японія), Микола М. ФЕДОРОНЧУК,
Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ, Петро М. ЦАРЕНКО,
Ілля І. ЧОРНЕЙ, Мирослав В. ШЕВЕРА,
Наталія М. ШИЯН, Богдан ЯЦКОВЯК (Польща)
Відповідальний секретар Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief – Sergei L. MOSYAKIN

Associate Editors – Ganna V. BOIKO
Vera P. HAYOVA

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: Гора Казбек, Великий Кавказ, Грузія (див. статтю Джолохава та ін. на стор. 163–175 у цьому номері).

Фото © Отар Абдаладзе

Front page: Kazbegi Mount, the Great Caucasus, Georgia (see article by Jolokhava et al. on pages 163–175 in this issue).
Photo by © Otar Abdaladze

✉ 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 2021 • 78 • 3 БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

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

З М І С Т

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

- Джолохава Т., Абдаладзе О., Гігаурі Х., Кіквідзе З. Градієнтний аналіз взаємодії ґрунт–рослини від альпійсько-нівального екотону до снігової лінії на схилах Центрального Великого Кавказу (район Казбегі, Грузія)163
- Дубина Д.В., Ємельянова С.М., Дзюба Т.П., Єременко Н.С., Тимошенко П.А. Рудеральна рослинність м. Київ. 1. Клас *Stellarietea mediae* Tx. et al. in Tx. 1950176

Мікологічні знахідки

- Придюк М.П. Нові знахідки видів роду *Galerina* (*Hymenogastraceae*) в Україні201
- Мустафабайлі Е.Г., Придюк М.П., Агаєва Д.Н. Нові для Азербайджану знахідки агарикоїдних грибів із Шекінського району214

Клітинна та молекулярна біологія

- Овруцька І.І. Аквапорини у регуляції захисних реакцій рослин на дію посухи221

Новини та дискусії

- Коул Т.К.Г., Хільгер Х.Х., Башельє Ж.Б., Стівенс П.Ф., Гоффіне Б., Шиян Н.М., Жигалова С.Л., Мосякін С.Л.
Об'єднуючи світ – Проект постерів з філогенії рослин235

Ювілейні дати

- До 120-річчя від дня народження Миколи Миколайовича Гришка242

CONTENTS

Vegetation Science, Ecology, Conservation

- Jolokhava T., Abdaladze O., Gigauri K., Kikvidze Z. Gradient analysis of soil-plant interactions from the alpine-nival ecotone to the snowline on slopes of the Central Great Caucasus (Kazbegi Region, Georgia)163
- Dubyna D.V., Iemelianova S.M., Dziuba T.P., Yeremenko N.S., Tymoshenko P.A. 2021. Ruderal vegetation of Kyiv City. I. Class *Stellarietea mediae* Tx. et al. in Tx. 1950176

Mycological Records

- Prydiuk M.P. New records of species of the genus *Galerina* (*Hymenogastraceae*) in Ukraine201
- Mustafabayli E.H., Prydiuk M.P., Aghayeva D.N. New for Azerbaijan records of agaricoid fungi collected in Shaki District ...214

Cell Biology and Molecular Biology

- Ovrutskaya I.I. Aquaporins in regulation of plant protective responses to drought221

News and Views

- Cole T.C.H., Hilger H.H., Bachelier J.B., Stevens P.F., Goffinet B., Shiyan N.M., Zhygalova S.L., Mosyakin S.L. Spanning the Globe – The Plant Phylogeny Poster (PPP) Project235

Anniversary Dates

- Mykola M. Gryshko (on his 120th anniversary)242



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.03.163>

RESEARCH ARTICLE

Gradient analysis of soil-plant interactions from the alpine-nival ecotone to the snowline on slopes of the Central Great Caucasus (Kazbegi Region, Georgia)

Tamar JOLOKHAVA^{1,2,3*} , Otar ABDALADZE¹ , Khatuna GIGAURI^{1,6} , Zaal KIKVIDZE^{4,5} 

¹School of Natural Sciences and Medicine, Institute of Ecology, Ilia State University, K. Cholokashvili Ave. 3/5, Tbilisi 0162, Georgia

²Faculty of Exact and Natural Sciences, Ivane Javakishvili Tbilisi State University, I. Chavchavadze Ave. 3, Tbilisi 0179, Georgia

³Ministry of Environmental Protection and Agriculture of Georgia, Science-Research Centre of Agriculture, Soil Fertility Division, Marshal Gelovani Ave. 6, Tbilisi 0160, Georgia

⁴Institute of Ethnobiology and Socio-ecology, Ilia State University, K. Cholokashvili Ave. 3/5, Tbilisi 0162, Georgia

⁵Institute of Botany, Ilia State University, Botanikuri Str. 1, Tbilisi 0105, Georgia

⁶Georgian Institute of Public Affairs, School of Government, Ietim Gurji Str. 9, Tbilisi 0105, Georgia

Abstract. Alpine ecosystems are especially sensitive to climatic changes which affect the relationships among glaciers, snow, vegetation and soils. Our aim was to examine how the variation in the abiotic environment affected soil properties and plant species distribution at regional and local scales. We sampled soil and vegetation along two transects set on the opposite-facing slopes (North versus South), from the alpine-nival ecotone to the snowline (Central Great Caucasus, Kazbegi, Georgia). We measured also soil temperature and controlled for the slope inclination. Multivariate ordination methods were used to link abiotic factors, soil properties and plant species distribution along the gradients. We found that ordination models were better resolved when soil properties were used as environmental variables instead of abiotic ones such as elevation, inclination and slope aspect. Soil pH and plant available potassium were the best predictors of plant species distribution in these habitats. We conclude that the models that account for the role of soils as a mediator between the abiotic environment and vegetation can more accurately describe plant species distribution at local and regional scales: a potentially important amendment with implications for the monitoring of the effects of climate change on vegetation at least in high mountain systems.

Keywords: abiotic variables, elevation gradient, soil properties, species composition, subnival-nival zone

Article history. Submitted 09 February 2021. Revised 24 May 2021. Published 29 June 2021

Citation. Jolokhava T., Abdaladze O., GigaURI K., Kikvidze Z. 2021. Gradient analysis of soil-plant interactions from the alpine-nival ecotone to the snowline on slopes of the Central Great Caucasus (Kazbegi Region, Georgia). *Ukrainian Botanical Journal*, 78(3): 163–175. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.03.163>

*Corresponding author (e-mail: tamar.jolokhava.1@iliauni.edu.ge)

Introduction

Soils are important medium which can connect vegetation patterns with ecological processes (Chapin et al., 1995; Dahlgren, 2006; Budzhak, Didukh, 2020). In mountains, where easily discernible gradients were instrumental for studying plant species distributions (Lomolino, 2001; Körner, 2007), clear differences were documented in these distribution patterns between calcareous and siliceous soils (e.g., Michalet et al., 2002; see Tudela-Isanta et al., 2018 for the recent contribution); the importance of soil physical and chemical properties to plant life were also emphasized (Tale, Ingole, 2015; Praeg et al., 2019). The fact that soil formation is influenced by plants and not only by climate, geology, topography and time (Jenny, 1994), and that plants can affect soil processes (Gleason, 1926; Hooper et al., 2000; Eisenhauer et al., 2013) is well appreciated, for example in the studies on successions (Kardol et al., 2006). However, in the descriptions and analyses of vegetation on ecological gradients, soils are usually treated as a part of environment which participates in developing vegetation patterns through ecophysiological performance and microbiota (Körner, 2003; Molau et al., 2005; Devictor et al., 2010; Donhauser, Frey, 2018), and the feedback between vegetation and soil is rarely analysed in the context of species spatial distributions. Conversely, the variation in the abiotic environment on large temporal and spatial scales is considered to be an excellent predictor of plant community composition (Huston, Huston, 1994), even though the inclusion of soil variables in the set of environmental variables improves predictive power of the models based on abiotic variation (Buri et al., 2020). Therefore, a question arises as to whether an important knowledge can be gained by explicitly including the relations between, on the one hand, abiotic variables and soil, and, on the other hand, soil and plants, in the analyses? Addressing this question was the general goal of our study.

The existing knowledge on the interrelations among abiotic variables, soil properties and plant growth can be depicted as a three-component process (Fig. 1). The first component is abiotic variables (temperature, precipitation, topography, bedrock type), which vary independently from the other components but affect both soil formation and vegetation growth. The second component is soil, which depends greatly on the first component. At the same time, soils exert important influence on the abundance and species composition of plant cover and thus can act as a intermediary link between abiotic variables and vegetation. Finally, the

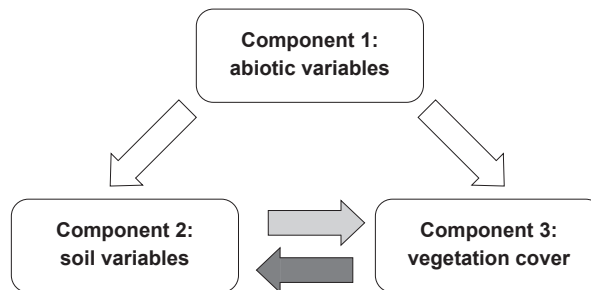


Fig. 1. A scheme of relationships among the abiotic environment, soil properties and vegetation. Abiotic variation affects soil and vegetation (white arrows), while vegetation depend on soil properties. The relationship between soil and vegetation is reciprocal: soil properties affect the abundance and species composition of the vegetation (light gray arrow), while plant processes affect soil development (dark gray arrow).

third component is vegetation, which directly depends on the first component, but is also influenced by abiotic variables indirectly via the soil properties; at the same time, vegetation processes feed back and can be an important contributor to soil formation, for example, via accumulation of organic matter (Bezemer et al., 2006; Brevik, 2013). Such a scheme enables us to perform a two-step analysis of the importance of soil properties to vegetation patterns, in which soils are treated not as a part of environment for plants but as a function dependent on abiotic variables. The same methods of multivariate analysis employed for vegetation analyses, e.g., Principal Component Analysis (PCA) or non-Metric Dimensional Scaling (nMDS), might be used at the first step. The obtained model that describes how the soil properties (pH, nutrient, organic matter, temperature) change along abiotic gradient can then be linked to species distributions on the second stage using again multivariate ordination method such as Canonical Correspondence Analysis (CCA). For example, multivariate analyses can produce "components" or "coordinates" that involve collinear variables and help incorporate a bulk of abiotic variation along ecological gradients (Palmer, 2004). Further, when combined with correlation analyses, these composite factors can help identify the best predictors of plant distribution along the gradient. We hypothesized that, because soil is directly linked to plants, an ordination based on soil variables will be better resolved than the one based on abiotic variables. For this purpose we employed the CCA, in which we used four sets of environmental variables: (1) two coordinates obtained from nMDS, (2) two components from PCA, (3) two soil variables selected as best predictors after the nMDS and (4) two soil variables selected as best predictors after the PCA. Statistical significance and eigenvalues were used

to evaluate the success of ordination in each case. Our primary expectation was that ordinations based on soil variables would be better resolved than those based on abiotic variables, which would be an indication of the importance of soil properties to plant species distribution on ecological gradients. Our secondary aim was to see which variables would appear to be the best predictors of plant species distributions in the settings of our case study, which we conducted in the Central Great Caucasus mountains along an elevation gradient on the slopes of Mt. Kazbegi, in the subnival-nival belt from the alpine-nival ecotone to the snowline: a prominent habitat with very clear gradients of environmental conditions related to elevation (Körner, Paulsen, 2017; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017a).

Materials and Methods

Study area

Our study was conducted on the slopes of Mt. Kazbegi in the Central Great Caucasus Mountains (Fig. 2). The exact coordinates for the lowest and highest points of the transect are as follows: the north slope – from N 42°39'39.50", E 44°33'32.14" to N 42°41'06.63", E 44°31'51.83"; south slope – from N 42°39'38.42", E 44°33'33.43" to N 42°41'05.94", E 44°31'50.36". Deposits of the Jurassic period, in particular Lias (Lower Jurassic), are most widespread in the region. The rocks are composed of slates and quartzite. Sandy loams and diabasic veins are also found. The topography is characterised by high bare sharp-ridged rocky ranges divided by large depressions and narrow ravines of erosive and tectonic origin (Nakhutsrishvili, 1998; Abdaladze et al., 2015). Kazbegi municipality area is 1081.7 km², the alpine-nival ecotone is located at ca. 3000 m a.s.l., and the snowline runs at ca. 3950 m a.s.l. The lowest, average and highest elevations of the region are 1210 m a.s.l., 2850 m a.s.l. and 5033 m (Maruashvili, 1971; Nakhutsrishvili et al., 2005). The following factors



Fig. 2. Location of the Kazbegi Region, the Central Great Caucasus (marked). (N 42°39'; E 44°37')

determine the climate in the region: high elevations, complex topography, and location on north-facing macro-slope of the Great Caucasus. Table 1 represents some main characteristics of climate of the region (Nakhutsrishvili, 2003; Abdaladze et al., 2015). The soil cover mainly consists of montane forest-meadow and montane meadow soils of more than ten types, sub-types and genera (Talakhadze et al., 1985; Urushadze, 1989). The vegetation of the alpine desert is represented by vegetation patches, where species aggregate in clumps; the patches are also formed by the growth forms adapted to the harsh conditions of high elevations: cushions, prostrate plants, mound-building plants, etc. (Körner, Larcher, 1988; Kikvidze, 1993; Kikvidze, Nakhutsrishvili, 1998; Körner, 2011; Nakhutsrishvili, Abdaladze, 2017b). The study area is characterized by high richness of the Caucasus endemic species (26%) and genera (6 out of 11) (Kharadze, 1965; Nakhutsrishvili, 2012; Solomon et al., 2014), as well as high diversity of plant communities (Nakhutsrishvili et al., 2005, 2006). The vegetation in the Central Caucasus mountains can be clearly divided into four zones: subalpine (1800/1850–2450/2500 m a.s.l.), alpine (2450/2500–2950/3000 m a.s.l.), subnival (2950/3000–3650/3700 m a.s.l.) and nival (> 3700 m a.s.l.) (Nakhutsrishvili, 2003, 2012).

Table 1. Climate characteristics of the Kazbegi Region (according to: Nakhutsrishvili, 2003; Abdaladze et al., 2015)

Zone	Air temperature of warmest months (July–August)		Air temperature of coldest months (January–February)		Duration of snow cover	Max. depth of snow cover	Ave. annual precipitation
	°C		°C		month	cm	mm
	Ave.	Abs. max.	Ave.	Abs. min.			
Subnival	10.0	31.0	–12.0	–30.0	7–8	<200	800–1000
Lower part of nival zone	2.2	15.0	–14.0	–33.0	12	>200	1000–1200

Sampling design

The transect was set along a ridge where the slopes have well-pronounced N and S aspects. The study sites were established on two slopes of these opposite aspects from 3000 to 3900 m a.s.l. with an interval of 100 m a.s.l. (no sampling was conducted at 3400 m and 3500 m because the transect here was crossed by the glacier; 3800 m also appeared to be covered entirely with ice and sampling at this elevation was not possible). The given range transects the subnival and nival belts from alpine-nival ecotone to the snowline (Fig. 3). Elevation and slope aspect were measured using a GPS device (Etrex Summit, Garmin, Switzerland). At each site, we randomly placed 20 sampling plots of 1 m × 1 m size, therefore, we sampled 280 m² area (7 elevations × 2 slopes × 20 plots). The distance between the plots was at least 4–5 m. We measured slope inclination at each site using rulers and recorded it in degrees. Within each plot, all plant species were recorded, their abundance was measured by the frequency of occurrence, and vegetation projective cover (in %) was estimated by visual assessment (Kent, 2011). For plant species names we followed the *International Plant Names Index (IPNI)*. Soil samples were taken at a depth of 0–20 cm using an auger (Tan, 1995). From each quadrat, five samples of soil were taken from five randomly chosen points and mixed. The mixed samples (7 elevations × 2 expositions = 14) were collected in paper bags and transferred to the laboratory. From each mixed sample, two replicates were analysed chemically: the samples were oven-dried at 35°C, ground and sieved through a 2-mm sieve. Soil pH was determined in a 1:2.5 soil/water suspension using a pH meter (WTW Benchtop pH Meter InoLab® Multi 9310 IDS, Xylem Analytics, Germany) with a glass electrode (Jackson, 2005). Soil organic matter (SOM) was determined by Loss-on-Ignition (LoI) with approximately 10 g of air-dry soil samples, using a high-temperature muffle furnace at temperatures of 105 and 360°C; LoI organic matter is estimated by the difference in sample weight obtained at the above indicated temperatures (Schulte, Hopkins, 1996; Gavlak et al., 2003). Mobile forms of nitrogen were measured in potassium chloride extracts (Norman, Stucki, 1981), followed by ultraviolet spectrophotometry. Plant-available phosphorus was extracted with a sodium bicarbonate solution as described by Olsen (1954) with final photometric determination using the molybdenum blue method (Pansu, Gauthierou, 2007) on a UV/VIS spectrophotometer (Specord 210 Plus, Analytik Jena, Germany). Plant-available potassium was determined in an ammonium nitrate extract (Stuanes et al., 1984) using



Fig. 3. Upper panel: Approximate location of the study transect on the slopes of Mt. Kazbegi (the Central Great Caucasus); Middle panel: A sampling plot (1 m² square); Lower panel: mini logger and GPS device

a flame atomic absorption spectrometer (Zeenit 700p, Analytik Jena, Germany).

The soil temperature of each plot was measured with a temperature logger (DS1922L-F5#-Termochron iBotton, USA). The loggers were buried in the centre of one of the plots (selected at random at each of 14 sampling sites along the transect) at the soil depth of 10 cm (Scherrer, Körner, 2010). The soil temperature was measured automatically every 2 minutes, mean values were calculated and recorded every 2 hours. The recording started on 19.08.2019, and was performed each day from 12:00:01 am to 10:00:01 pm, over full one year. In total the loggers produced 42,000 temperature data, from where we calculated the mean maximum temperature for each day and then the mean maximum annual temperature, for each sampling site.

Data analyses

We constructed a community matrix which included: elevation (m a.s.l.), slope angle (inclination), slope aspect, soil pH, plant available N, P, K, AMMT, SOM (%), vegetation projective cover (%) and plant community data (plant species and their frequency of occurrence). In our previous work we found that vegetation cover was reducing exponentially with increasing elevation (Kikvidze et al., 2020), and for statistical analyses we log-transformed cover data assuming a linear dependence of log-transformed cover on elevation. We used correlation analysis and multivariate ordination methods such as non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS; Legendre, Gallagher, 2001), Principal Component Analysis (PCA; Mason, Gunst, 1985), and Canonical Correspondence Analysis (CCA; Palmer, 1993). In multivariate ordination only species with high frequency of occurrence (> 10) were analysed. There were 27 such species out of 63 species recorded in total (Table 2).

Results

The variables that we measured to characterize soil conditions showed strong dependence on elevation: while soil pH increased and reached its maximum values, plant available nutrients, soil organic matter and plant cover went down to 0 or nearly so levels, soil maximum temperatures also decreased to ca. 60% of their maximum value (Fig. 4). This similarity in behaviors suggest that these variables are notably collinear. Indeed, correlation among them appeared to be generally high and varied from $r = -0.68$ (slope inclination and plant available K) to $r = -0.97$ (soil pH and soil organic matter; Table 3). Certainly, terrain variables (elevation, inclination and

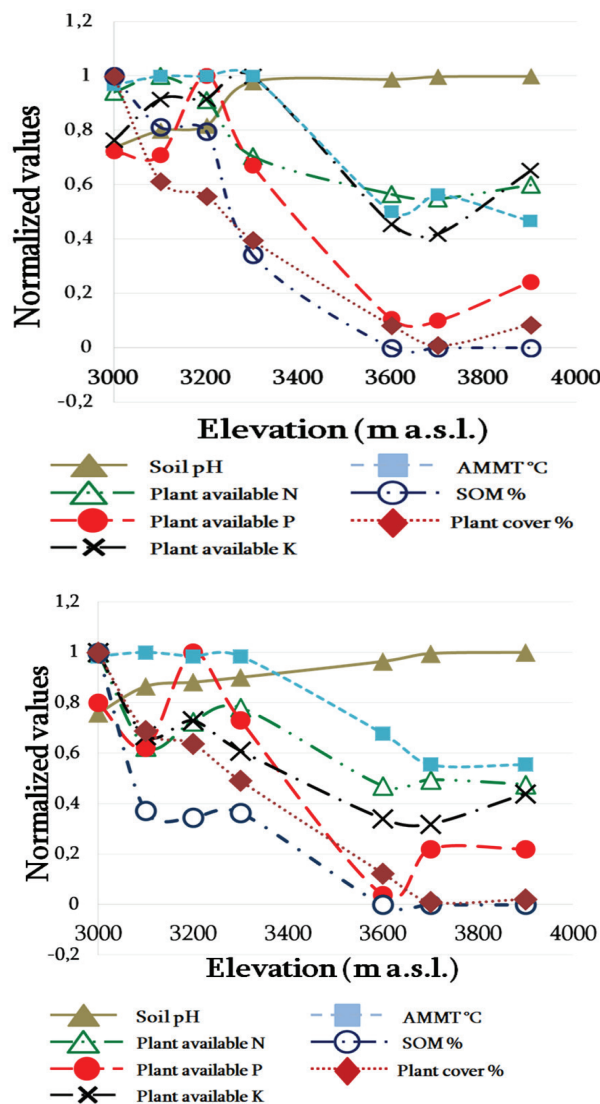


Fig. 4. Spatial distribution of soil characteristics – soil pH, Plant available NPK, Annual Mean Maximum Temperature (AMMT, °C), Soil Organic Matter (SOM, %) and Plant cover (%) along elevation gradient in alpine desert of Mt. Kazbegi.

Upper panel: North aspect; Lower panel: South aspect. Data were normalized by dividing their value by the maximum value of a given variable found on the gradient, the maximum value was expressed as 1

aspect) affect soil variables and contribute importantly to their change along the gradient. This dependence could be analysed using non-Metric Dimensional Scaling in which elevation, inclination and aspect were used as environmental (independent) variables and the rest were treated as dependent variables (Fig. 5). The ordination was satisfactory with the value of stress on data points as low as 0.0215. nMDS yielded a very high R-squared value for the first coordinate (nMDS 1; $R^2 = 0.98$), and

Table 2. Environmental parameters and frequencies of species in the dataset. The species with high of occurrence (> 10) are separated by a bold font (27 species)

Elevation/Aspect	3000/N	3100/N	3200/N	3300/N	3600/N	3700/N	3900/N	3000/S	3100/S	3200/S	3300/S	3600/S	3700/S	3900/S
Vegetation projective cover %	43.584	15.507	11.586	5.8657	0.219	0.0025	0.2417	31.532	14.014	11.985	7.8281	0.4641	0.0017	0.0078
Slope inclination, degrees°	17	19	22	30	35	32	30	23	22	25	33	32	33	35
Soil pH	5.7356	6.2206	6.3646	7.6093	7.6818	7.7625	7.3471	5.9037	6.7298	6.8585	7.0093	7.5016	7.743	7.7821
Plant available N (average)	29.00	30.80	28.10	21.70	17.43	16.92	18.46	36.10	22.60	26.20	28.20	16.98	17.86	17.21
Plant available P (average)	9.7	9.5	13.4	9.0	1.43	1.34	3.25	10.4	8.1	13.0	9.5	0.49	2.86	2.86
Plant available K (average)	42.92	51.43	51.5	56.7	25.62	23.59	36.67	65.2	43.66	47.52	39.74	22.14	20.78	28.62
AMMT, C°	31.1	32.1	32.1	32.1	16.1	18.1	15.0	32.1	32.6	32.1	32.1	22.1	18.1	18.1
SOM (%; average)	2.45	1.99	1.95	0.84	0	0	0	2.58	0.96	0.89	0.94	0	0	0
<i>Alchemilla caucasica</i>	12	6	1
<i>Alchemilla chlorosericea</i>	1	4
<i>Alchemilla sericea</i>	6	2
<i>Alopecurus glacialis</i>	84	21	8	18	.	.	.	62	12	4	5	.	.	.
<i>Alopecurus laguroides</i>	2	.	.	.
<i>Antennaria caucasica</i>	81	15	1	9	11
<i>Anthemis iberica</i>	.	4	2	1
<i>Anthemis rudolfiana</i>	2
<i>Arenaria lychnidea</i>	1
<i>Botrychium lunaria</i>	1
<i>Campanula ciliata</i>	28	4	9
<i>Campanula biebersteiniana</i>	4
<i>Carex dacica</i>	4
<i>Carex tristis</i>	48	1	4
<i>Cerastium kasbek</i>	20	16	13	60	33	22
<i>Cerastium undulatifolium</i>	2
<i>Cirsium obvallatum</i>	1
<i>Colpodium versicolor</i>	17	8	3	13	10
<i>Daphne glomerata</i>	1
<i>Delphinium caucasicum</i>	3	.	1	25	10
<i>Draba siliquosa</i>	.	9	14	4	11
<i>Draba supranivalis</i>	.	.	.	2	7	.	.	.
<i>Dryopteris oreades</i>	1
<i>Erigeron uniflorus</i>	15	21	16	10	29

<i>Veronica telephiifolia</i>	6	20	21	28	•	•	•	•	1	•	25	•	•	•
<i>Festuca supina</i>	1	•	•	•	•	•	•	43	•	1	•	•	•	•
<i>Hieracium</i> sp.	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Jurinea filicifolia</i>	1	•	•	•	•	•	•	•	3	•	•	•	•	•
<i>Luzula spicata</i>	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Minuartia inamoena</i> (now accepted as <i>Pseudocherleria inamoena</i>)	•	•	•	•	•	•	•	18	•	•	•	•	•	•
<i>Minuartia circassica</i> (now accepted as <i>Cherleria circassica</i>)	1	•	1	•	•	•	•	•	1	•	•	•	•	•
<i>Minuartia oreina</i>	13	3	•	•	•	•	•	1	2	•	•	•	•	•
<i>Myosotis alpestris</i>	1	•	•	•	•	•	•	3	•	•	•	•	•	•
<i>Nardus stricta</i>	3	•	•	•	•	•	•	•	•	9	•	•	•	•
<i>Pedicularis condensata</i>	9	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Poa alpina</i>	62	44	24	•	•	•	•	7	12	10	1	•	•	•
<i>Poa caucasica</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	7	1	•	•	•
<i>Potentilla gelida</i>	•	•	•	•	•	•	•	5	•	•	•	•	•	•
<i>Saxifraga flagellaris</i>	19	11	1	•	•	•	•	11	16	4	•	•	•	•
<i>Saxifraga juniperifolia</i>	12	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Saxifraga kartilaginea</i>	•	•	•	•	•	•	•	1	•	•	•	•	•	•
<i>Saxifraga moschata</i>	41	5	3	•	•	2	•	40	15	34	2	•	3	•
<i>Saxifraga scleropoda</i>	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Saxifraga sibirica</i>	67	80	72	31	5	3	•	19	38	32	39	6	5	•
<i>Scrophularia minima</i>	•	3	•	•	•	•	•	8	4	•	•	•	•	•
<i>Sedum stevenianum</i>	6	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Sedum tenellum</i>	31	9	5	•	•	•	•	•	6	•	•	•	•	•
<i>Senecio sosnowskyi</i>	•	30	17	2	•	•	•	5	•	•	2	2	•	•
<i>Senecio taraxacifolius</i>	1	1	•	•	•	•	•	•	4	•	•	•	•	•
<i>Sibbaldia parviflora</i>	53	1	•	•	•	•	•	9	•	•	•	•	•	•
<i>Silene pygmaea</i>	4	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Taraxacum porphyranthum</i>	9	3	•	•	•	•	•	7	1	2	•	•	•	•
<i>Taraxacum stevenii</i>	2	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Tephroseris karjaginii</i>	•	•	1	•	•	•	•	11	1	4	•	•	•	•
<i>Trifolium polyphyllum</i>	4	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Tripleurospermum caucasicum</i>	•	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Tripleurospermum subnivale</i>	45	110	55	7	•	•	•	11	44	39	8	•	•	•
<i>Trisetum spicatum</i>	1	•	•	•	•	•	•	•	2	•	•	•	•	•
<i>Veronica schistosa</i>	4	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Veronica gentianoides</i>	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Viola minuta</i>	2	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Ziziphora pushkinii</i>	1	•	•	•	•	•	•	9	•	•	•	•	•	•
<i>Ziziphora subnivalis</i>	6	•	•	•	•	•	•	•	1	•	•	•	•	•

Table 3. Correlation matrix among the main variables interplaying along elevation transect in the subnival-nival belt (3000–3900 m a.s.l.) in alpine desert of Mt. Kazbegi (Variables: elevation, m a.s.l.; Inclination, degrees°; Soil pH in pH units; Plant available nutrient [N, P, K], %; AMMT = Annual Mean Maximum Temperature, C°; SOM = Soil Organic Matter, %; Plant cover = vegetation projective cover as log-transformed %)

Variables	Elevation	Inclination	Soil pH	Available N	Available P	Available K	AMMT	SOM	Plant Cover
Elevation	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Inclination	0.82	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.01	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Soil pH	0.89	0.9	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Available N	-0.86	-0.75	-0.91	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Available P	-0.83	-0.72	-0.76	0.84	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Available K	-0.78	-0.68	-0.71	0.84	0.86	X	<0.0001	<0.0001	<0.0001
AMMT	-0.93	-0.72	-0.77	0.81	0.9	0.81	X	<0.0001	<0.0001
SOM	-0.89	-0.87	-0.97	0.94	0.8	0.82	0.8	X	<0.0001
Plant cover	-0.88	-0.76	-0.81	0.81	0.82	0.83	0.87	0.81	X

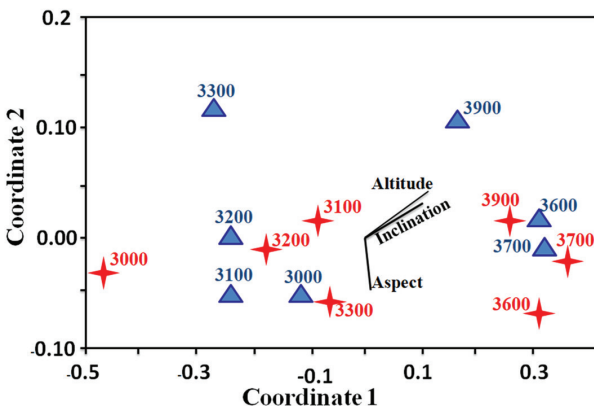


Fig. 5. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of environmental variables along the transect on two slope aspects. Elevation, Inclination and Slope aspect are used as independent variables; soil pH, Plant available nutrients (NPK), Annual Mean Maximum Temperature (AMMT, C°), Soil Organic Matter (SOM, %) and Plant cover (% log-transformed) as dependent variables

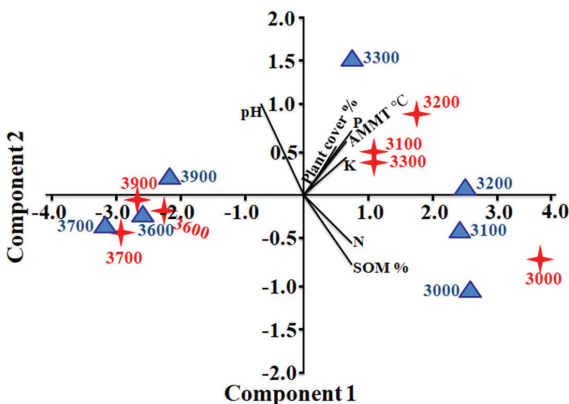


Fig. 6. PCA biplot of environmental variables along the transect. Soil pH, Plant available nutrients (NPK), Annual Mean Maximum Temperature (AMMT, C°), Soil Organic Matter (SOM, %) and Plant cover (% log-transformed) were analyzed. The first two components of PCA explain over 92% of the variance in the data

sampling sites arranged along this axis from low to high suggesting that nMDS 1 primarily represents elevation. The second coordinate (nMDS 2) produced a 0 level of R-squared, probably it represents a rather idiosyncratic variability mostly observed on the slopes of different aspect (Jolokhava et al., 2020).

As an independent test, we used the PCA ordination to look at soil variables. The results were very similar to those from the nMDS (Fig. 6). Like the nMDS, the PCA produced a satisfactory ordination, in which the first two components explained up to 92% of variation in data. The PCA graph helps visualize the collinearity of soil variables and corroborates with the results of correlation analyses (Table 2). We observed also a close correlation among the axes of the two ordination methods: the correlation was very tight between nMDS 1 and PCA 1 ($r = -0.96$, $p < 0.0001$) and quite strong between nMDS 2 and PCA 2 ($r = 0.61$, $p = 0.02$). These ordination axes showed distinctive correlations with the terrain and soil variables (Table 4). nMDS 1 and PCA1 were most strongly correlated with plant available K and N, respectively, whilst nMDS 2 and PCA 2 correlated most strongly with soil pH.

Ordination axes can be used as composite gradients that combine several, most strongly correlated variables (Palmer, 1993). Besides, the observed relationships helped select environmental variables that could be used for the analysis of plant species distribution: these variables can be chosen on the basis of the fact that they correlate most strongly with ordination axes assuming that the selected variables represent the largest part of variability along the gradient. For the analysis of plant species distributions we used the CCA ordination. All in all, four pairs of environmental variables were compared in our CCA computations: (1) nMDS 1 and nMDS 2, (2) PCA 1 and PCA 2, (3) Plant available N and soil pH, and (4) Plant available K and soil pH. The CCA produced

Table 5. Results of the CCA ordination with different environmental variables along Elevation transect in the subnival-nival belt (3000–3900 m a.s.l.) in alpine desert of Mt. Kazbegi using composite and best-fit environmental variables (Environmental variables: Plant available nutrient [N, K], %; Soil pH in pH units). Bold font indicates maximum Eigenvalue for a given composite variable system and minimum *p*-value

Method	Axis	Eigenvalue	%	P-Value
nMDS 1	CCA1	0.313	65.5	0.017
nMDS 2	CCA2	0.165	34.5	0.087
PCA1	CCA1	0.318	84.56	0.011
PCA2	CCA2	0.058	15.44	0.808
Plant available N	CCA1	0.427	99.99	0.002
Soil pH	CCA2	0	0	0.262
Plant available K	CCA1	0.520	99.97	0.001
Soil pH	CCA2	0	0.0259	0.246

satisfactory ordinations in all of these cases (Table 5). However, the highest Eigenvalues and lowest *p*-values were obtained for plant available K and soil pH (Fig. 7). These two variables, therefore, appeared to be the best predictors of plant species distribution along elevation gradient in our data set.

Discussion

Our main finding is that, on the gradients of regional and local scale, replacing abiotic factors with soil properties can improve the models that describe species distribution along the gradient. High mountain environments are notable for the presence of short growing seasons and low temperatures of air and soil (Mooney, Billings, 1965; Peterson, Billings, 1982; Sakai, Larcher, 1987), which determine morphological and physiological adaptations of alpine plant species (Bliss, 1971; Billings, 1974). The importance of soils to the effects of environmental variation on different plant communities have been the subject of many ecological studies in recent years (Lyon, Gross, 2005; Bowles et al., 2014). At biogeographical scale it was found that soil and plant community types match well to climatic variables, which proved to be good predictors of species distributions along large gradients (Manley, 1961; Motzkin et al., 1999). The consequent models of species distribution at this scale usually omit the role of soils considering them to be the part of response to variation in abiotic conditions. However, this approach might not be as good on regional and local gradients, and a refinement that envisages a mediating role of soils between the climate and vegetation might improve the accuracy of these models.

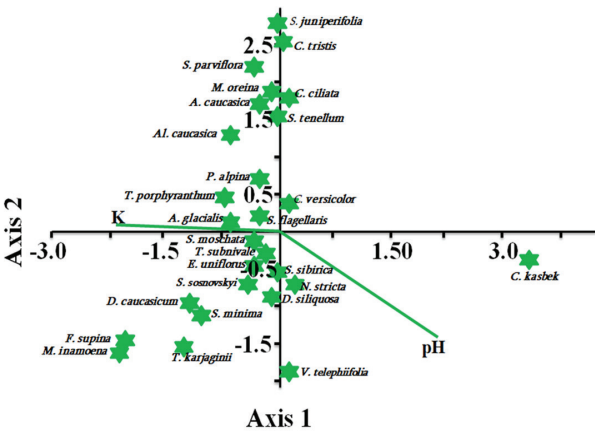


Fig. 7. CCA ordination of plant species distribution along elevation gradient in alpine desert of Mt. Kazbegi (3000–3900 m a.s.l.). Plant available K and Soil pH are used as environmental variables (Species full names are given in Table 2)

Soils of mountain environments are highly variable over short spatial scales (Baruck et al., 2016), partly due to the heterogeneity of geological substrates and highly dynamic geomorphic processes (Birkland et al., 2003; Chase et al., 2012). The Caucasus and, particularly, the Great Caucasus show high soil diversity owing to complex bioclimatic, bedrock and geomorphologic conditions (Urushadze, 1989). An important step in the inclusion of soils into distribution models can be the recognising that soils play an intermediary role by connecting climatic and other abiotic variables to vegetation (Jenny, 1994). This role can be effectively revealed on an elevation gradient (Chapin, Körner, 1994; Körner, 2003; Rezaei, Gilkes, 2005). In particular, the low part of our transect represents the alpine-nival ecotone with high representation of alpine meadow plant species ("alpine carpets" *sensu* Nakhutsrishvili, 2012), which are replaced by "typical nival" species higher up (Nakhutsrishvili, Gamtsemlidze, 1984; Nakhutsrishvili, Gagnidze, 1999). The articulation of soil as a mediator between the abiotic environment and the plants allowed us to see how soil properties changed along a variable abiotic environment and how these properties correlated with species distributions. As mentioned above, this correlation appeared to be stronger than when abiotic variables were replaced by soil properties.

The interplay of biotic and abiotic processes can actually determine the relative abundances of species (Wisz et al., 2013), and soil is precisely the component that in a way integrates and modifies the variation in abiotic variables. For example, two sites can receive similar sun energy at two different elevations depending

whether they are exposed to north or south. Likewise, a site on a steeper slope can have different water relations than other sites on milder slope at the same elevation and aspect (Geiger et al., 1995; Barry, 2008). In other words, sites with similar soil properties including water and temperature relations can correspond to slightly different elevations, which is the main driver of variation in abiotic environment in our system, aspects and inclinations, and this adds certain statistical noise to the models that include abiotic variables. Models based only on soil properties are free from such influence.

The vegetation of subnival and nival belts is mostly represented by slow-growing and long-living perennials, with only a few annual species (Nagy et al., 2003) that could be used as bioindicators (Grabherr et al., 1995; Körner, 2003). This vegetation with high endemic rates (Nakhutsrishvili et al., 2005, 2006) currently attracts special interest owing to its vulnerability to climate changes (Gigauri et al., 2016) and we believe that our results have clear implications for analysing and monitoring species distributions in these bioma. How important is the amendment that bases gradient models solely on soil properties, and will it hold in other systems? An answer obviously requires more research, and we strongly believe that improving the gradient models for the monitoring and explaining of species distribution at regional and local scale can be a priority for future research.

Conclusions

We conclude that the models that account for the role of soils as a mediator between the abiotic environment and vegetation can more accurately describe plant species distribution at local and regional scales: a potentially important amendment with implications for the monitoring of climate change effects on vegetation, at least in high mountain systems.

Acknowledgements

We are grateful to Ilia State University for financial and technical support of the project. At the same time this work would not have been possible without the support of many people. First of all, we would like to express our gratitude to Prof. Dr. George Nakhutsrishvili for providing his valuable guidance in this project. We thank Dr. Zezva Asanidze, researcher Arsen Bakhia, and students of Ilia State University for their help during fieldwork.

References

- Abdaladze O., Nakhutsrishvili G., Batsatsashvili K., Gigauri Kh., Jolokhava T., Mikeladze G. 2015. Sensitive alpine plant communities to the global environmental changes (Kazbegi Region, the Central Great Caucasus). *American Journal of Environmental Protection*, 4: 93–100. <https://doi.org/10.11648/j.ajep.s.2015040301.25>
- Barry R.G. 2008. *Mountain Weather and Climate*, 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 506 pp.
- Baruck J., Nestroy O., Sartori G., Baize D., Traidl R., Vrščaj B., Bräm E., Gruber F.E., Heinrich K., Geitner C. 2016. Soil classification and mapping in the Alps: The current state and future challenges. *Geoderma*, 264: 312–331. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.08.005>
- Bezemer T., Lawson C.S., Hedlund K., Edwards A.R., Brook A.J., Igual J.M., Mortimer S.R., van Derputten W.H. 2006. Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant–soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology*, 94: 893–904. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01158.x>
- Billings W.D. 1974. Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research*, 6: 129–142. <https://doi.org/10.1080/00040851.1974.12003769>
- Birkeland P.W., Shroba R.R., Burns S.F., Price A.B., Tonkin P.J. 2003. Integrating soils and geomorphology in mountains – an example from the Front Range of Colorado. *Geomorphology*, 55(1–4): 329–344. [https://doi.org/10.1016/S0169-555X\(03\)00148-X](https://doi.org/10.1016/S0169-555X(03)00148-X)
- Bliss L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 405–438. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002201>
- Bowles T.M., Acosta-Martínez V., Calderón F., Jackson L.E. 2014. Soil enzyme activities, microbial communities, and carbon and nitrogen availability in organic agroecosystems across an intensively-managed agricultural landscape. *Soil Biology and Biochemistry*, 68: 252–262. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.10.004>
- Brevik E.C. 2013. The potential impact of climate change on soil properties and processes and corresponding influence on food security. *Agriculture*, 3(3): 398–417. <https://doi.org/10.3390/agriculture3030398>
- Budzhak V.V., Didukh Ya.P. 2020. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(6): 434–453. [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]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.434>
- Buri A., Grand S., Yashiro E., Adatte T., Spangenberg J.E., Pinto-Figueroa E., Verrecchia E., Guisan A. 2020. What are the most crucial soil variables for predicting the distribution of mountain plant species? A comprehensive study in the Swiss Alps. *Journal of Biogeography*, 47(5): 1143–1153. <https://doi.org/10.1111/jbi.13803>
- Chapin F.S., Shaver G.R., Giblin A.E., Nadelhoffer K.J., Laundre J.A. 1995. Responses of Arctic tundra to

- experimental and observed changes in climate. *Ecology*, 76: 694–71. <https://doi.org/10.2307/1939337>
- Chapin III F.S., Körner C. 1994. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(2): 45–47. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90266-6](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90266-6)
- Chase M.N., Johnson E.A. Johnson., Martin Y.E. 2012. The influence of geomorphic processes on plant distribution and abundance as reflected in plant tolerance curves. *Ecological Monographs*, 82: 429–447. <https://doi.org/10.1890/11-2145.1>
- Dahlgren R.A. 2006. Biogeochemical processes in soils and ecosystems: from landscape to molecular scale. *Journal of Geochemical Exploration*, 88: 186–189. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2005.08.035>
- Devictor V., Mouillot D., Meynard C., Jiguet F., Thuiller W., Mouquet N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13(8): 1030–1040. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x>
- Donhauser J., Frey B. 2018. Alpine soil microbial ecology in a changing world. *FEMS Microbiology Ecology*, 94(9), fty099. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiy099>
- Eisenhauer N., Dobies T., Cesarz S., Hobbie S.E., Meyer R.J., Worm K., Reich P.B. 2013. Plant diversity effects on soil food webs are stronger than those of elevated CO₂ and N deposition in a long-term grassland experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(17): 6889–6894. <https://doi.org/10.1073/pnas.1217382110>
- Gavlak R., Horneck D., Miller R.O., Kotuby-Amacher J. 2003. *Soil, plant and water reference methods for the western region*. Fort Collins, CO, USA: WCC-103 Publication, 206 pp.
- Geiger R., Aron T.R.H., Todhunter P. 1995. *The Climate Near the Ground*. Vieweg+Teubner Verlag: Springer, 528 pp.
- Gigauri K., Akhalkatsi M., Abdaladze O., Nakhutsrishvili G. 2016. Alpine plant distribution and thermic vegetation indicator on GLORIA summits in the Central Greater Caucasus. *Pakistan Journal of Botany*, 48(5): 1893–902.
- Gleason H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53(1): 7–26. <https://doi.org/10.2307/2479933>
- Grabherr G., Gottfried M., Gruber A., Pauli H. 1995. Patterns and current changes in alpine plant diversity. In: *Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences*. Eds F.S. Chapin, Ch. Körner. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 167–181.
- Hooper D.U., Bignell D.E., Brown V.K., Brussard L., Dangerfield J.M., Wall D.H. Wardle D.A., Coleman D.C., Giller K.E., Lavelle P., Van Der Putten W.H. 2000. Interactions between Aboveground and Belowground Biodiversity in Terrestrial Ecosystems: Patterns, Mechanisms, and Feedbacks: We assess the evidence for correlation between aboveground and belowground diversity and conclude that a variety of mechanisms could lead to positive, negative, or no relationship—depending on the strength and type of interactions among species. *Bioscience*, 50(12): 1049–1061. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[1049:IBAABB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[1049:IBAABB]2.0.CO;2)
- Huston M.A., Huston M.A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. United Kingdom: Cambridge University Press, 615 pp.
- Jackson M.L. 2005. *Soil chemical analysis: Advanced course*. Madison, Wisconsin: Madison Libraries Parallel Press, 929 pp.
- Jenny H. 1994. *Factors of soil formation: a system of quantitative pedology*. New York: Dover Publication INC, 191 pp.
- Jolokhava T., Abdaladze O., Gadilia S., Kikvidze Z. 2020. Variable soil pH can drive changes in slope aspect preference of plants in alpine desert of the Central Great Caucasus (Kazbegi district, Georgia). *Acta Oecologica*, 105: 103582. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103582>
- Kardol P., Martijn Bezemer T., Van Der Putten W.H. 2006. Temporal variation in plant–soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, 9(9): 1080–1088. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00953.x>
- Kent M. 2011. *Vegetation description and data analysis: a practical approach*. London: John Wiley & Sons. 80 pp.
- Kharadze A.L. 1965. On the Subnival Zone of the Greater Caucasus. *Notulae Systematicae ac Geographicae Instituti Botanici Thbilisensis*, 25: 103–114. [Харадзе А.Л. 1965. О субнивальном поясе Большого Кавказа. *Заметки по систематике и географии растений Института ботаники АН ГССР (Тбилиси)*, 25: 103–114].
- Kikvidze Z. 1993. Plant species associations in alpine-subnival vegetation patches in the Central Caucasus. *Journal of Vegetation Science*, 4(3): 297–302. <https://doi.org/10.2307/3235587>
- Kikvidze Z., Nakhutsrishvili G. 1998. Facilitation in subnival vegetation patches. *Journal of Vegetation Science*, 9(2): 261–264. <https://doi.org/10.2307/3237125>
- Kikvidze Z., Jolokhava T., Bakhia A., Abdaladze O. 2020. Jumping the barrier: does a glacier tongue affect species distribution along the elevation gradient in the subnival and nival belts? A case study on Mt. Kazbegi, Georgia, Central Great Caucasus Mountains. *Botanica Serbica*, 44(2): 219–229. <https://doi.org/10.2298/BOTSERB2002219K>
- Körner Ch., Paulsen J. 2017. A geostatistical and bioclimatological comparison of the Central Great Caucasus and the central Alps. In: *Plant diversity in the Central Great Caucasus: a quantitative assessment*. Eds G. Nakhutsrishvili, O. Abdaladze, K. Batsatsashvili, Ch. Körner, E. Spehn. Switzerland, Cham: Springer, pp. 1–9.
- Körner Ch. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems; with 47 tables*. Switzerland: Springer Science & Business Media. 343 pp.
- Körner C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11): 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>

- Körner Ch. 2011. Coldest place on Earth with angiosperm plant life. *Alpine Botany*, 121: 11–22. <https://doi.org/10.1007/s00035-011-0089-1>
- Körner Ch., Larcher W. 1988. Plant life in cold climates. In: *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 42: 25–57.
- Legendre P., Gallagher E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2): 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Lomolino M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 3–13. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- Lyon J., Gross N.M. 2005. Patterns of plant diversity and plant–environment relationships across three riparian corridors. *Forest Ecology and Management*, 204(2–3): 267–278. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.09.019>
- Manley G. 1961. Effects of climate on vegetation. *Nature*, 192: 5. <https://doi.org/10.1038/192005a0>
- Maruashvili L. 1971. *Geomorphology of Georgia*. Tbilisi: Metsniereba, 346 pp. [Маруашвили Л.И. 1971. *Геоморфология Грузии*. Тбилиси: Мецниереба, 346 с.]
- Mason R.L., Gunst R.F. 1985. Outlier-induced collinearities. *Technometrics*, 27(4), 401–407. <https://doi.org/10.1080/00401706.1985.10488079>
- Michalet R., Gandoy C., Joud D., Pagès J.P., Choler P. 2002. Plant community composition and biomass on calcareous and siliceous substrates in the northern French Alps: comparative effects of soil chemistry and water status. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34(1): 102–113. <https://doi.org/10.1080/15230430.2002.12003474>
- Molau U., Nordenhall U., Eriksen B. 2005. Onset of flowering and climate variability in an alpine landscape: a 10-year study from Swedish Lapland. *American Journal of Botany*, 92: 422–431. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.3.422>
- Mooney H.A., Billings W.D. 1965. Effects of altitude on carbohydrate content of mountain plants. *Ecology*, 46: 750–751. <https://doi.org/10.2307/1935021>
- Motzkin G., Wilson P., Foster D.R., Allen A. 1999. Vegetation patterns in heterogeneous landscapes: the importance of history and environment. *Journal of Vegetation Science*, 10: 903–920. <https://doi.org/10.2307/3237315>
- Nagy L., Grabherr G., Körner C., Thompson D.B.A. 2003. *Alpine biodiversity in space and time: a synthesis*. Berlin: Springer, Berlin, Heidelberg, 453–464 pp.
- Nakhutsrishvili G.S. 1998. The vegetation of the subnival belt of the Caucasus Mountains. *Arctic and Alpine Research*, 30(3): 222–226.
- Nakhutsrishvili G. 2003. High-mountain vegetation of the Caucasus region. In: *Alpine Biodiversity in Europe*. Eds L. Nagy, G. Grabherr, Ch. Körner, D.B.A. Thompson. Berlin-Heidelberg: Springer, pp. 93–103.
- Nakhutsrishvili G. 2012. *The vegetation of Georgia (South Caucasus)*. Berlin-Heidelberg: Springer, 235 pp.
- Nakhutsrishvili G., Gamtsemlidze Z.G. 1984. *Plant life in extreme environment of high mountains*. Leningrad: Nauka, 123 pp. [Нахуцришвили Г.И., Гамцемлидзе З.Г. 1984. *Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий*. Ленинград: Наука, 123 с.]
- Nakhutsrishvili G., Gagnidze R. 1999. Die subnivale und nivale Hochgebirgsvegetation des Kaukasus. *Phytocoenosis*, 11: 173–183.
- Nakhutsrishvili G., Abdaladze O. 2017a. Plant diversity of the Central Great Caucasus. In: *Plant diversity in the Central Great Caucasus: a quantitative assessment*. Eds G. Nakhutsrishvili, O. Abdaladze, K. Batsatsashvili, Ch. Körner, E. Spehn. Switzerland, Cham: Springer, pp. 17–132.
- Nakhutsrishvili G., Abdaladze O. 2017b. Vegetation of the Central Great Caucasus along W-E and N-S transects. In: *Plant diversity in the Central Great Caucasus: a quantitative assessment*. Eds G. Nakhutsrishvili, O. Abdaladze, K. Batsatsashvili, Ch. Körner, E. Spehn. Switzerland, Cham: Springer, pp. 11–16.
- Nakhutsrishvili G., Abdaladze O., Kikodze A. 2005. *Khevi: Kazbegi Region*. Tbilisi: Institute of Botany, 54 pp.
- Nakhutsrishvili G., Abdaladze O., Akhalkatsi M. 2006. Biotope types of the treeline of the Central Greater Caucasus. In: *Nature Conservation: Concepts and Practice*. Eds D. Gafta, J. Akeroyd. Berlin-Heidelberg: Springer, pp. 211–225.
- Norman R.J., Stucki J.W. 1981. The determination of nitrate and nitrite in soil extracts by ultraviolet spectrophotometry. *Soil Science Society of America Journal*, 45(2): 347–353. <https://doi.org/10.2136/sssaj1981.03615995004500020024x>
- Olsen S.R. 1954. *Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate* (No. 939). Washington: US Department of Agriculture. 1–19 pp.
- Palmer M.W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*, 74(8): 2215–2230. <https://doi.org/10.2307/1939575>
- Palmer M.W. 2004. *Ordination methods – an overview*. Oklahoma, Stillwater: Botany Department, Oklahoma State University, 27 pp.
- Pansu M., Gautheyrou J. 2007. *Handbook of soil analysis: mineralogical, organic and inorganic methods*. New York: Springer, Berlin, Heidelberg, 993 pp.
- Peterson K.M., Billings W.D. 1982. Growth of alpine plants under controlled drought. *Arctic and Alpine Research*, 14: 189–194.
- Praeg N., Pauli H., Illmer P. 2019. Microbial diversity in bulk and rhizosphere soil of *Ranunculus glacialis* along a high-alpine altitudinal gradient. *Frontiers in microbiology*, 10: 1429. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01429>
- Rezaei S.A., Gilkes R.J. 2005. The effects of landscape attributes and plant community on soil chemical properties in rangelands. *Geoderma*, 125(1–2): 167–176. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.07.010>
- Sakai A., Larcher W. 1987. *Frost survival of plants: Responses and adaptation to freezing stress*. Berlin: Springer-Verlag, 321 pp.
- Scherrer D., Körner C. 2010. Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections.

- Global Change Biology*, 16(9): 2602–2613. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02122.x>
- Schulte E.E., Hopkins B.G. 1996. Estimation of soil organic matter by weight loss-on-ignition. *Analysis and interpretation*, 1(46): 21–31. <https://doi.org/10.2136/sssaspecpub46.c3>
- Solomon J.C., Shulkina T.V., Schatz G.E. 2014. *Red list of the endemic plants of the Caucasus: Armenia, Azerbaijan, Georgia, Iran, Russia, and Turkey*. St. Louis, Missouri: Missouri Botanical Garden Press, 451 pp.
- Stuanes A.O., Ogner G., Opem M. 1984. Ammonium nitrate as extractant for soil exchangeable cations, exchangeable acidity and aluminum. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 15(7): 773–778. <https://doi.org/10.1080/00103628409367516>
- Talakhadze G.R., Urushadze T.F., Kirvalidze R.I. 1985. *Pochvovedenie*, 1: 156–159. [Талахадзе Г.Р., Урушадзе Т.Ф., Кирвалидзе Р.И. 1985. Роль Гедеванишвили Д.П. в становлении почвоведения в Грузии. *Почвоведение*, 1: 156–159].
- Tale K.S., Ingle S. 2015. A review on role of physico-chemical properties in soil quality. *Chemical Science Review and Letters*, 4(13): 57–66.
- Tan K.H. 1995. *Soil sampling, preparation, and analysis*. New York: CRC Press, 84 pp.
- IPNI. *The International Plant Name Index*. 2012–onward. Available at: <http://www.ipni.org> (Accessed 20 December 2017).
- Tudela-Isanta M., Ladouceur E., Wijayasinghe M., Pritchard H.W., Mondoni A. 2018. The seed germination niche limits the distribution of some plant species in calcareous or siliceous alpine bedrocks. *Alpine Botany*, 128(1): 83–95. <https://doi.org/10.1007/s00035-018-0199-0>
- Urushadze T. 1989. *Mountain soils of the USSR*. Moscow: Agropromizdat, 272 pp. [Урушадзе Т.Ф. 1989. *Горные почвы СССР*. Москва: Агропромиздат, 272 с.].
- Wisn M.S., Pottier J., Kissling W.D., Pellissier L., Lenoir J., Damgaard C.F., Dormann C.F., Forchhammer M.C., Grytnes J.A., Guisan A., Heikkinen R.K. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88(1): 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>
- Recommended for publication by Ya.P. Didukh

Джолохава Т., Абдаладзе О., Гігаурі Х., Кіквідзе З. 2021. Градієнтний аналіз взаємодії ґрунт–рослини від альпійсько-нівального екотону до снігової лінії на схилах Центрального Великого Кавказу (район Казбегі, Грузія). *Український ботанічний журнал*, 78(3): 163–175 [In English].

Факультет природничих наук та медицини, Інститут екології, Державний університет Іллі, пр. К. Чолокашвілі 3/5, Тбілісі 0162, Грузія: Т. Джолохава, О. Абдаладзе, Х. Гігаурі. Факультет точних і природничих наук, Тбіліський державний університет ім. Іване Джавахішвілі, пр. І. Чавчавадзе, 3, Тбілісі 0179, Грузія: Т. Джолохава. Відділ родючості ґрунтів, Науково-дослідний центр сільського господарства, Міністерство охорони навколишнього середовища та сільського господарства Грузії, пр. марш. Геловані 6, Тбілісі 0160, Грузія: Т. Джолохава, Інститут етнобіології та соціальної екології, Державний університет Іллі, пр. К. Чолокашвілі 3/5, Тбілісі 0162, Грузія: З. Кіквідзе. Інститут ботаніки, Державний університет Іллі, вул. Ботанічна 1, Тбілісі 0105, Грузія: З. Кіквідзе. Факультет управління, Грузинський інститут громадських справ, вул. Ієтіма Гурджі 9, Тбілісі 0105, Грузія: Х. Гігаурі

Реферат. Альпійські екосистеми є особливо чутливими до кліматичних змін, що впливають на взаємозв'язки між льодовиками, сніговим покривом, рослинністю та ґрунтами. Метою нашого дослідження було з'ясувати вплив змін факторів абіотичного середовища на властивості ґрунту і розподіл видів рослин на регіональному та місцевому рівнях. Відбирали зразки ґрунту та аналізували рослинність уздовж двох трансект, розташованих на схилах протилежного аспекту (півночі та півдня), від альпійсько-нівального екотону до снігової лінії (Центральний Великий Кавказ, район Казбегі, Грузія). Вимірювали температури ґрунту та нахилу схилу. Для з'ясування зв'язків між абіотичними факторами, властивостями ґрунту та розподілом видів рослин за градієнтами використовували методи багатовимірної ординації. Нами було встановлено, що краще вирішеними були моделі ординації при використанні властивостей ґрунту як змінних середовища замість абіотичних факторів, таких як висота, нахил та аспект схилу. Кислотність ґрунту та вміст доступного для рослин калію виявились найкращими прогностичними показниками розподілу видів рослин у цих оселищах. Отже, моделі, що враховують роль ґрунтів як посередника між абіотичним середовищем і рослинністю, можуть більш точно описати розподіл видів рослин на місцевому та регіональному рівнях. Це є потенційно важливим уточненням під час проведення моніторингу наслідків впливу змін клімату на рослинність, принаймні у високогірних екосистемах.

Ключові слова: абіотичні змінні, видовий склад, властивості ґрунту, градієнт висоти, субнівально-нівальна зона



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.03.176>

RESEARCH ARTICLE

Ruderal vegetation of Kyiv City. I. Class *Stellarietea mediae* Tx. et al. in Tx. 1950

Dmytro V. DUBYNA , Svitlana M. IEMELIANOVA* , Tetiana P. DZIUBA , Natalia S. YEREMENKO ,
Pavlo A. TYMOSHENKO 

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

Abstract. This article, which is the first contribution in a series on the ruderal vegetation of the city of Kyiv, presents results of our studies of *Stellarietea mediae* plant communities occurring in the city. Their current state and phytocoenotic diversity has been determined. Based on modern methods of statistical data analyses, a classification scheme of *Stellarietea mediae* vegetation in the study area was developed and the leading factors of territorial and ecological differentiation of phytocoenoses were identified. It has been established that within Kyiv City, this class is represented by 24 associations and 3 basal communities belonging to 8 alliances and 4 orders. Their territorial distribution determines the types and intensity of anthropogenic disturbances, as well as the types of soil and its mechanical structure. Selected syntaxa are characterized and compared with their equivalents from other areas of Ukraine. It has been found that the main differences are at the level of co-occurring species, the composition of which mostly correlates with the types of anthropogenic disturbances and availability of water and mineral nutrients. According to the results of the ordination, it has been found that the distribution patterns of plant communities of *Stellarietea mediae* occur along the salt regime gradient of the edaphotope, as well as of ombro-, cryo-, and thermal regimes of the climate. Based on the phytoindication analysis, the ecological optimums of the plant communities in relation to the leading ecological factors were determined. The performed research supplements the available information about the presence and distribution of such associations as: *Digitarietum ischaemii*, *Setario viridis-Erigeronetum canadensis*, and *Ambrosietum artemisiifoliae*, in the territory of Ukraine. The proposed syntaxonomic scheme should become a basis of typological developments for strategic planning and practical implementation of activities for optimizing the urban environment and for sustainable development of the Kyiv urban agglomeration.

Keywords: ordination, phytoindication, syntaxonomy, Ukraine, urboecosystems

Supplementary Materials. Electronic Supplement (Table E1, e1) is available in the online version of this article et: <https://ukrbotj.co.ua/archive/78/3/176>

Article history. Submitted 28 September 2020. Revised 06 April 2021. Published 29 June 2021

Citation. Dubyna D.V., Iemelianova S.M., Dziuba T.P., Yeremenko N.S., Tymoshenko P.A. 2021. Ruderal vegetation of Kyiv City. I. Class *Stellarietea mediae* Tx. et al. in Tx. 1950. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(3): 176–200.

* Corresponding author (e-mail: yemelianova.sv@gmail.com)

Introduction

Under the modern conditions of environmental reclaiming and large-scale transformations of natural landscapes, there are significant changes in indigenous plant communities, and these changes have the tendency to accelerate. This is directly reflected in the structure of the vegetation cover, in particular in urban areas where novel ruderal phytocoenoses are formed; they are adapted

to the growing human impact and tolerant to the constant influence of various destructive factors.

Ruderal vegetation has a special functional and ecological importance in urban ecosystems. Developed on ecotopes newly formed as a result of human activity, it stabilizes disturbed substrates, starts succession series in demutation processes, and also participates in biogeochemical cycles (Dubyna et al., 2018). Ruderal phytocoenoses, adsorbing industrial emissions and

accumulating salts of heavy metals and other chemical compounds, are considered to be an integral part of "natural systems" of air and soil refinement (Ishbirdin et al., 1988). At the same time, plant communities formed as a result of anthropogenic impact are centers of dispersal and invasions of alien species, including dangerous ones (such as invasive environmental weeds, potential crop weeds, etc.), with high invasive ability within and outside cities, which form a real threat to the biodiversity components of natural ecosystems. Ruderal plant communities are also a source of allergens that significantly worsen the quality of citizens' life. In this regard, studies of ruderal vegetation, in particular its composition, structural and functional features, territorial distribution, spatial dynamics, and measures of restructurization and optimization, are of urgent and top priority.

The studies of phytocoenoses of Ukrainian cities, in particular their syntaxonomic diversity, still remain rather fragmentary and insufficient in their scope and coverage. Phytosociological investigations of the vegetation of Ukraine have been conducted for a long time, using the dominant approach in which ruderal plant communities could not be classified. The object of research, in particular in urban areas, was mostly natural vegetation, taking into consideration the necessity of its priority inventorying for preservation under conditions of both the existing threats and potential dangers.

In Ukraine, the first studies of and publications on urban vegetation, based on the principles of Braun-Blanquet's school, appeared in the 1990s. There were studied ruderal plant communities of Chernihiv (Papucha, 1991), Lviv (Kucheryavyi et al., 1991), Yalta (Levon, 1999), and Simferopol (Epikhin, 2006). Later, results of studies spontaneous vegetation were published for several cities and towns, in particular, Cherkasy (Osypenko, 2006), Melitopol (Bredikhina, 2015), Kryvyi Rih (Smetana, 2002; Yeremenko, 2018), Pereyaslav-Khmelnitskyi (Dziuba, Solomakha, Tymoshenko, 2010), partly also of Ivano-Frankivsk (Tsap'yuk, 2012) and Chernivtsi (Tokaryuk, 2019). However, the vegetation cover of large urban agglomerations, where human impact is especially diverse and intense, and the processes of transformation are more distinct and accelerated in time, has not been investigated.

Among the large cities, Kyiv has a special place as the largest urban ecosystem of Ukraine, which is characterized by the uniqueness of its natural conditions and, at the same time, by intensive development of its economic infrastructure, housing and industrial development and

construction, and growing population. The territory of the city (835.6 km²) is located on the border of the forest-steppe and forest zones on both banks of the Dnipro (Dnieper) River. Orographically, the right-bank part of the city is a raised plateau-like plain (with some parts, especially in the northern and southern outskirts, located within the floodplain), while the left-bank part is mainly a lowland formed by the floodplain and low terraces of the Dnipro River valley. The climate of the territory is temperate continental with warm summers and mild winters. The soil cover is dominated by turf-podzolic, gray forest soils, and chernozems (chernozems, black soil) (Stetsyuk et al., 2001). The specificity of natural conditions determines the peculiarities of the city's ecosystems, in particular, special features of their vegetation, including ruderal one.

Within the Kyiv urban agglomeration, floristic research was conducted in more detail (Yavorska, Mosyakin, 2001; Mosyakin, Yavorska, 2002; Grechyshkina, 2010, etc.). The phytocoenotic structure of vegetation was the object of several studies, most of which concerned natural plant communities of protected areas (Didukh, Chumak, 1992; Onyshchenko, 2011, 2013a, b; Kozyr, 2012, 2013; Goncharenko, Holyk, 2015; Holyk, Goncharenko, 2017; Kozyr et al., 2017; Goncharenko et al., 2020). Anthropogenic vegetation in Kyiv has been studied fragmentally within some areas or ruderal ecotopes. Sometimes, the objects of studies were specific coenoses. Thus, the ruderal vegetation of the Dnipro islands was studied by Tsukanova (2005), lawns – by Melezhik (Chokha, 2005), plant communities of the railways – by Dziuba and co-authors (Dziuba et al., 2019). Phytocoenoses of annual cereals were researched by Pashkevych (2012), communities with *Elytrigia repens* (L.) Nevski – by Oliynyk and Gubar (2019). Goncharenko and Yatsenko (2020) conducted partial investigations of the class *Robinietaea Jurko ex Hadač et Sofron* 1980.

In 2016–2020, the authors carried out special geobotanical studies of ruderal vegetation in the administrative-territorial districts of Kyiv City to determine syntaxonomic diversity patterns within these districts and territorial distribution of plant communities and their ecological differentiation. This publication, which covers only the class *Stellarietea mediae* Tx. et al. in Tx. 1950, starts a series of works on the syntaxonomy of ruderal vegetation of Kyiv. It will be completed with a generalized publication on the differentiation of ruderal vegetation within the city, its typology, zoning, and methodical guidelines for constructive optimization.

Material and methods

The basic material for our analysis consisted of 1621 relevés made by the authors in 2016–2020. After processing the general dataset with the JUICE software (Tichý, 2002), 452 relevés were assigned to the *Stellarietea mediae* class. They were further analyzed in detail to develop syntaxonomy and establish the leading factors of ecological differentiation. All relevés were made according to the Braun-Blanquet approach (Braun-Blanquet, 1964) on plots of 10–25 m². Some plant communities, in particular small ones, were described from the whole area they occupied. Estimation of quantitative participation of species in stands was carried out using Mirkin's modified cover scale (Mirkin et al., 1989), where "+" – less than 1%, "1" – 1–5%, "2" – 6–15%, "3" – 16–25%, "4" – 26–49%, "5" – 50% and more.

All vegetation plots were entered into a database created with TURBOVEG software (Hennekens, Schaminée, 2001) version 2.142. Materials were processed using Modified TWINSpan (Roleček et al., 2009) (for separation of large dendrites) and PC-ORD (McCune, Mefford, 2006) (for receiving small phytocoenoses) algorithms. The "pseudospecies" cut level is accepted at 0, 5, 15 and 25%. Heterogeneity of clusters was determined using the Whittaker's beta diversity index (Whittaker, 1978), the grouping of relevés in small phytocoenoses was conducted with the Sørensen coefficient (Sørensen, 1948) at a "flexible beta" –0.25. The concept of fidelity is adopted in the establishment of diagnostic species of syntaxa (Chytrý et al., 2002). The threshold values for the corresponding coefficient are taken at the level of 0.25. For highly diagnostic species, the *phi* coefficient exceeds 0.5. Statistical significance of the fidelity prior to equalization groups of relevés was calculated using the Fisher's exact test ($P < 0.001$) (Chytrý et al. 2002). In the synoptic table (Table E1), diagnostic species are marked in light gray, highly diagnostic – dark gray. The synoptic table is presented in a shortened form, without species observed rarely. It also does not include basal communities. The latter were determined by the method of Kopecký and Hejný (1974), in cases when the identification of vegetation plots to the level of association was impossible due to high heterogeneity of the taxonomic composition of phytocoenoses that included species from syntaxa of different hierarchical levels. Basal communities were distinguished mainly by dominant species. Analysis of similarity of floristic composition was performed using the Jaccard similarity coefficient (Shmidt, 1980).

The syntaxonomic structure and content of the *Stellarietea mediae* class are accepted according to the latest overview of the vegetation of Ukraine (Dubyna et al., 2019).

The DCA-ordination method (Hill, Gauch, 1980) was used to identify the peculiarities of ecological differentiation of phytocoenoses. A basic statistical analysis (STATISTICA 10.0) was used, also applying ecological scales of Didukh (2011), for determining the ecological optimums of plant communities in relation to the leading ecological factors.

The nomenclature of taxa is given mainly according to the checklist of vascular plants of Ukraine (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), with some updates. The names of syntaxa are given in conformity with the rules and recommendations of the current edition of the *International Code of Phytosociological Nomenclature* (ICPN) (Weber et al., 2000).

Results and discussion

The *Stellarietea mediae* class unites annual segetal and ruderal plant communities that are initial ones in the processes of overgrowing of newly formed anthropogenic ecotopes and are the first stages of vegetation restoration subjected to disturbance.

The syntaxonomic structure and circumscription of the class are quite debatable, especially after publication of the European Vegetation Checklist, where annual segetal and ruderal vegetation is distributed among four higher units of classification (Mucina et al., 2016). Thus, the authors proposed to include annual weed (segetal) vegetation of arable crops, gardens and vineyards of the cool-temperate and boreal zones of Eurasia in *Papaveretea rhoeadis* S. Brullo et al. 2001; zoo-anthropogenic and modern anthropogenic vegetation of animal shelters and disturbed ruderal sites of cool- and cold-temperate regions of Eurasia were placed in *Sisymbrietea* Gutte et Hilbig 1975; while winter-annual weed (segetal) and ruderal vegetation of man-made habitats of the Mediterranean, the mild-winter Atlantic seaboard and Macaronesia were treated in *Chenopodietea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952. In addition, a new class was distinguished, *Digitario sanguinalis-Eragrostietea minoris* Mucina, Lososová et Šilc in Mucina et al. 2016, which unites thermophilous grass-rich anthropogenic vegetation rich in summer-annual C₄ species of the southern nemoral, mediterranean-type, steppe and semi-desert zones of Europe (Mucina et al., 2016). Some phytosociologists

support such syntaxonomic differentiation of segetal-ruderal annual vegetation (Arepieva, 2017, 2019; Kūzmič et al., 2018; Nazarov et al., 2019; Bulokhov et al., 2019), while other scientists continue to consider these plant communities within one widely circumscribed class *Stellarietea mediae* (Golovanov, Abramova, 2018; Dubyna et al., 2019; Chytrý et al., 2021). It is obvious that the typological and botanical-geographical differentiation of syntaxa proposed by L. Mucina and co-authors (Mucina et al., 2016) is open to discussion and needs further development because many questions remain unanswered, in particular, those related to differentiation of segetal and ruderal vegetation, the hierarchical position of classification units of middle ranks, their territorial distribution, etc. All these and other questions should be solved through large-scale comparative analyzes using big data sets of pan-European representativeness, as it has been done for other types of plant communities. These analyzes will either confirm the developed syntaxonomic constructions or, conversely, prompt concrete proposals to the Nomenclature Commission for rejecting proposed hierarchical systems, not only at the level of alliances or orders (Landucci et al., 2020) but also whole classes (Marceno et al., 2018). The authors follow a broad concept of the *Stellarietea mediae* class and consider that all phytocoenoses included in its structure develop only in conditions of permanent disturbance of vegetation or soil cover and are biomorphologically and ecologically similar. Although, a characteristic common feature of them is their differentiation into segetal and ruderal vegetation, while species composition of these coenoses is very similar. All differences are caused by various types, intensity, and nature of anthropogenic pressure, as well as environmental conditions, which is quite well reflected at the level of separate orders and alliances.

In the city of Kyiv, the *Stellarietea mediae* class is represented by 24 associations and 3 basal communities that belong to 8 alliances and 4 orders. They constitute 28% of the known syntaxonomic diversity of this class within the territory of Ukraine (Dubyna et al., 2019). Phytocoenoses of *Stellarietea mediae* are widespread throughout the city and are typical for waste places, outskirts of industrial enterprises and areas, nutrient-rich soils in residential areas, railway embankments and highway roadsides, as well as for lawns and flower-beds. Plant communities of the class also occupy territories around construction sites that have increased significantly in area in recent years due to the active development of Kyiv. Phytocoenoses of *Stellarietea mediae* appear during the first stages of restorative successions in the

territories of regular anthropogenic impact. In ecological-coenotic series, the vegetation of this class is replaced and succeeded by plant communities of *Artemisietea vulgaris* in dry habitats or *Galio-Urticetea* in conditions of higher soil humidity. In the territory of Kyiv, syndynamic processes have their own peculiarities and are characterized by a relatively stable phase of annual herbs, due to the predominance of ecotopes with sandy soils on which the change of succession stages is slower.

Classification scheme of the *Stellarietea mediae* class in Kyiv:

- STELLARIETEA MEDIAE* TX. ET AL. IN TX. 1950
Atriplici-Chenopodietalia albi (Tx. 1937) Nordhagen 1940
Panico-Setarion Sissingh in Westhoff et al. 1946
 1. *Amarantho retroflexi-Setarietum glaucae* V. Solomakha et al. in V. Solomakha 1987
 2. *Echinochloo-Setarietum pumilae* Felföldy 1942
 corr. Mucina in Mucina et al. 1993
 var. *Ambrosia artemisifolia*
 var. *Taraxacum officinale*
 3. *Setario viridis-Erigeronetum canadensis* Šomšák 1976
 4. *Digitarietum ischaemii* Tx. et Preising (1942) 1950
 5. BC *Setaria pumila*
Polygono-Chenopodion Koch 1926
 6. *Ambrosio artemisiifoliae-Chenopodietum albi* Marjushkina et V. Solomakha 1985
Eragrostietalia J.Tx. ex Poli 1966
Eragrostion Tx. in Oberd. 1954
 7. *Cynodontetum dactyli* Gams 1927
 8. *Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris* Tx. ex Rochow 1951
 9. *Eragrostio-Amaranthetum albi* Morariu 1943
 10. *Portulacetum oleracei* Felföldy 1942
 var. *Setaria viridis*
 var. *Berteroa incana*
 var. *Tribulus terrestris*
Salsolion ruthenicae Philippi ex Oberd. 1983
 11. *Salsoletum ruthenicae* Philippi 1971
 12. BC *Cenchrus longispinus*
Papaveretalia rhoeadis Hüppe & Hofmeister ex Theurillat et al. 1995
Chenopodio albi-Descurainion sophiae V. Solomakha et al. in V. Solomakha 1988

13. *Fallopia convolvuli-Chenopodietum albi*
V. Solomakha 1990
- Sisymbrietalia sophiae* J.Tx. ex Görs 1966
- Atriplicion* Passarge 1978
14. *Atriplicetum hastatae* Poli et J.Tx. 1960
15. *Atriplicetum nitentis* Slavnić 1951
16. *Atriplicetum tataricae* (Morariu 1943) Ubrizsy 1949
17. *Chenopodietum stricti* (Oberd. 1957) Passarge 1964
18. *Kochietum densiflorae* Gutte et Klotz 1985
19. *Ambrosietum artemisiifoliae* Vițălariu 1973
20. BC *Atriplex patula*
- Hordeion murini* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1936
21. *Brometum tectorum* Bojko 1934
var. *Diplotaxis tenuifolia*
var. *Polygonum aviculare*
22. *Hordeetum murini* Libbert 1932
- Malvion neglectae* (Gutte 1972) Hejný 1978
23. *Hyoscyamo nigri-Malvetum neglectae* Aichinger 1933
- Sisymbriion officinalis* Tx. et al. ex von Rochow 1951
24. *Erigeronto-Lactucetum serriolae* Lohmeyer in Oberd. 1957
25. *Ivaetum xanthiifoliae* Fijałkowski 1967
26. *Lactuco serriolae-Diplotaxietum tenuifoliae* (Oberd. 1957) Mucina 1978
27. *Sisymbrietum loeselii* Gutte 1972

In Kyiv City, the *Stellarietea mediae* class includes such orders as: *Atriplici-Chenopodietalia albi*, *Eragrostietalia*, *Papaveretalia rhoeadis*, and *Sisymbrietalia sophiae*.

The order *Atriplici-Chenopodietalia albi* combines plant communities of ruderal habitats and plantations of ornamental plants on soils scarce in water and poor in mineral nutrients. It is diagnosed by the presence of following species: *Amaranthus retroflexus* L., *Chenopodium album* L. (sensu lato), *Echinochloa crusgalli* (L.) P.Beauv., *Setaria pumila* (Poir.) Roem. & Schult. (*S. glauca* auct.), *S. viridis* (L.) P.Beauv. In the territory of Kyiv, this order is represented by two alliances, *Panico-Setarion* and *Polygono-Chenopodion*.

The alliance *Panico-Setarion* includes summer and late-summer weed vegetation of cereal crops occurring in anthropogenic dry and well-lit habitats with sandy and loamy soils. Its diagnostic species are: *Amaranthus retroflexus*, *Convolvulus arvensis* L., *Echinochloa crusgalli*, *Galinsoga parviflora* Cav., *Setaria pumila*, and *S. viridis*. In the territory of Kyiv, the alliance has three associations and one basal community.

Association *Amarantho retroflexi-Setarietum glaucae* Solomakha et al. in Solomakha 1987

D.s.: *Amaranthus retroflexus*, *Setaria viridis*.

Phytocoenoses of this association are sporadically distributed within Kyiv, mainly in the Sviatoshynskiy, Holosiivskiy and Darnytskyi districts, on sandy soils along communication routes, near garbage landfills and construction sites. Vegetation plots are characterized mostly by single-layer stands up to 150 cm high; their total cover varies from 30–40% (in habitats that are overgrown) to 60–80% (in the areas undergoing permanent human disturbance). They are usually formed by *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*, *Setaria viridis*, *Conyza canadensis* (L.) Cronq. (*Erigeron canadensis* L.), *Ballota nigra* L., and *Elytrigia repens* (*Elymus repens* (L.) Gould). Such species as *Taraxacum officinale* Wigg. (sensu lato), *Polygonum aviculare* L. and *Convolvulus arvensis* are also common. The coenoflora of this association is formed by at least 16 species, in some stands their number varies from 2 to 9. Comparison of the floristic composition of this association with coenoses found in other urban agglomerations (Osypenko, 1996; Tokaryuk, 2019) (Table 1) generally showed significant similarities, mainly at the level of high-constancy species. Coenotaxonomic specificity is due to the high proportion of nitrophilic annual and perennial herbs in the phytocoenoses of Kyiv, as well as the low overall number of species in plant communities.

Association *Echinochloo-Setarietum pumilae* Felföldy 1942 corr. Mucina in Mucina et al. 1993

D.s.: *Echinochloa crusgalli*, *Setaria viridis*.

These plant communities are distributed sporadically in the city and have been detected in the Sviatoshynskiy, Desnianskyi and Holosiivskiy districts. Coenoses contain two or three sublayer, are characterized by a total cover of 60–100%, and can be up to 120–150 cm tall. It is dominated by *Echinochloa crusgalli* and *Setaria viridis*, less often by *Chenopodium album*. The number of species in the separate relevés varies from 7–9 to 16, their total number is 34. There are two variants within the association that differ ecotopically and in the composition of differential species. Phytocoenoses of *Echinochloo-Setarietum pumilae* var. *Ambrosia artemisiifolia* are common on sites with light, nutrient-rich soils occurring in the vicinity of apartment buildings and private houses. Species of annual or biennial ruderal plants (*Echium vulgare* L., *Daucus carota* L., *Lamium purpureum* L.) have a significant role in the coenoflora of this variant. Stands of *Echinochloo-Setarietum pumilae* var. *Taraxacum officinale* grow on lighted, dry lawns,

Table 1. Values of Jaccard similarity coefficients for associations of the class *Stellarietea mediae* in the territory of Kyiv compared with other cities and regions of Ukraine

Associations	Territories						
	KR*	Chk	NBS	K	R	L	Chn
<i>Amarantho retroflexi-Setarietum glaucae</i>	-	0.1	-	0.15	-	-	0.21
<i>Echinochloo-Setarietum pumilae</i>	-	0.25	-	-	-	-	0.23
<i>Setario viridis-Erigeronetum canadensis</i>	0.21	-	-	-	-	-	-
<i>Digitarietum ischaemi</i>	-	-	-	-	0.16	-	-
<i>Ambrosio artemisiifoliae-Chenopodietum albi</i>	0.25	-	-	-	-	-	-
<i>Cynodontetum dactyli</i>	-	-	0.06	0.14	-	-	-
<i>Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris</i>	-	0.19	-	-	-	-	-
<i>Eragrostio-Amaranthetum albi</i>	-	0.18	0.2	-	-	-	-
<i>Portulacetum oleracei</i>	0.24	0.2	-	-	-	-	-
<i>Salsoletum ruthenicae</i>	-	0.15	-	-	-	-	-
<i>Atriplicetum hastatae</i>	-	-	0.07	0.1	-	-	-
<i>Atriplicetum tataricae</i>	0.22	0.1	0.1	-	-	-	-
<i>Chenopodietum stricti</i>	-	0.13	-	-	0.24	0.21	-
<i>Kochietum densiflorae</i>	0.17	-	-	-	-	-	-
<i>Brometum tectorum</i>	0.29	0.12	-	0.03	-	-	-
<i>Hordeetum murini</i>	0.26	-	0.12	0.1	-	-	0.16
<i>Hyoscyamo nigri-Malvetum neglectae</i>	-	0.23	-	-	0.24	-	-
<i>Erigeronto-Lactucetum serriolae</i>	0.28	-	0.09	-	-	-	-
<i>Ivaetum xanthiifoliae</i>	0.13	0.16	0.13	0.21	0.08	0.09	-
<i>Sisymbrietum loeselii</i>	-	0.19	0.15	-	-	0.15	-

*KR – Kryvyi Rih; Chk – Cherkasy; NBS – Northern Black Sea Region; K – Kuyalnik Estuary; R – Roztochya; L – Lviv; Chn – Chernivtsi.

along sidewalks or roads with dense soils. As the plant communities are affected by trampling and periodic mowing, the floristic composition is characterized by a predominance of species from the diagnostic groups of *Polygono-Poetea annuae* (*Polygonum aviculare*, *Plantago major* L., *Lolium perenne* L.) and *Molinio-Arrhenatheretea* (*Trifolium pratense* L., *Ranunculus polyanthemus* L.). Comparison of plant communities of this association found in Kyiv with those in other cities and regions of Ukraine showed the greatest similarity to the coenoses described from the territory of Cherkasy (Osypenko, 1997) due to the similarity of ecotopes, in particular, their types and origin. Vegetation plots that are common in the Northern Black Sea region (Dubyna et al., 2004) and in Transcarpathia (Gamor, 1987) mostly occupy areas adjacent to the cultivated lands; thus, they are characterized by a more variable floristic composition due to numerous species of segetal and adjacent natural phytocoenoses.

Association *Setario viridis-Erigeronetum canadensis* Šomšák 1976

D.s.: *Setaria viridis*.

These plant communities are not found often in Kyiv. They occur mainly in the Holosiivskyi, Sviatoshynskyi and Darnytskyi districts, on ecotopes with sandy soils,

sometimes with admixtures of gravel, which are not subject to constant anthropogenic impact. In particular, these areas comprise abandoned sites around buildings, habitats along or between railway tracks that are only sporadically used, etc. The coenoses' aspect is determined by *Setaria viridis*, which usually dominates together with *Conyza canadensis* or *Chenopodium album*. The stands are up to 80 cm, have a total cover 40–80% and are composed of two sublayers. In the first sublayer, in addition to the dominants, the following species have high constancy: *Medicago sativa* L., *Elytrigia repens*, and *Lolium perenne*. In the second sublayer, such species as *Berteroa incana* (L.) DC., *Potentilla argentea* L., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal, *Diploaxis tenuifolia* (L.) DC., and *Fallopia convolvulus* (L.) A.Löve, were noted most often. The total number of species in the coenoflora reaches 46, in some relevés – 9–14. In Ukraine, until now, such plant communities were mentioned only for Kryvyi Rig (Yeremenko, 2018), where the coenoflora is dominated by species of *Panico-Setarion* and *Eragrostion*. The phytocoenoses described from Kyiv have numerous and agglomerative character of their floristic composition. Their taxonomic structure is characterized by a combination of typical ruderal plants and representatives of the psammophytic

floristic coenocomplex, in particular, those of the *Koelerio-Corynephoretea canescentis* class: *Centaurea borysthénica* Grun., *Koeleria pyramidata* (Lam.) P.Beauv. (*K. cristata* sensu Pers.), *Artemisia campestris* L. (sensu lato), *Polygonum arenarium* Waldst. & Kit., *Tragopogon borysthénicus* Artemczuk.

Association *Digitarietum ischaemii* R. Tx. et Preising (1942) 1950

D.s.: *Bromus squarrosus* L., *Crepis rheadifolia* M. Bieb., *Digitaria ischaemum* (Schreb.) Muehl., *Phalacroloma annuum* (L.) Dumort. sensu lato (*Erigeron annuus* (L.) Desf.), *Medicago sativa*.

This association was first described by R.Tüxen and Preising (Tüxen, 1950). Later, these plant communities were noted in the segetal vegetation of France (<https://www.e-veg.net/>), Germany (Otte, 1984), Poland (Anioł-Kwiatkowska, 1990) and Slovakia (Mochnacký, 1982), in the crop fields and in the adjacent habitats. Despite the fact that the discussed association was mentioned for the territory of Ukraine by Soroka (2008), the authors of the *Stellarietea mediae* class did not include *Digitarietum ischaemii* in the latest edition of the "Prodrome of the Vegetation of Ukraine" (Dubyna et al., 2019) due to the lack of representative information. European phytocoenologists mostly emphasized the low number of species in coenoses. Three variants of this association were described on the territory of the Masovian Landscape Park (Poland) (Ługowska, Skrajna, 2013): (1) a typical one, (2) with a group of hygrophytic species, and (3) with a high proportion of representatives of the ruderal vegetation classes. Plant communities found in Kyiv are most similar to the last variant. They were found near the Vydubychi railway station, on flat open uplands with chernozem sandy soils with admixtures of gravel or pebbles. Dense stands dominated by *Digitaria ischaemum* have a total cover of up to 80–90%. In addition to diagnostic species of *Panico-Setarion* (*Amaranthus retroflexus*, *Setaria pumila*, *S. viridis*), representatives of the *Sysimbrietalia sophiae* order (*Lactuca serriola* L., *Conyza canadensis*, *Phalacroloma annuum*, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski (*Bromus tectorum* L.), *Bromus squarrosus*) are often noted. There is a high proportion of diagnostic species of the *Artemisietea vulgaris* class (*Melilotus alba* Medik., *Ballota nigra*, *Verbascum thapsus* L., *Elytrigia repens*, *Artemisia absinthium* L.). In total, the coenoflora of the association includes 33 species (from 8 to 12 in some plots).

The basal community of *Setaria pumila* (usually listed in earlier literature as *S. glauca* auct.) has a sporadic distribution in the territory of Kyiv and occurs in narrow

belts along transport routes, on flat areas with sandy and chernozem soils, mostly in the Holosiivskyi district. Stands are usually not dense (total cover 30–40%), with a few species, and agglomerative. In addition to the dominant taxon (*Setaria pumila*), with the percentage cover up to 5%, the coenoses are formed by some representatives of the *Panico-Setarion* alliance and other classes of anthropogenic vegetation. The most common species in the plant communities were *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*, *Potentilla argentea*, and *Elytrigia repens*.

The *Polygono-Chenopodion* alliance includes annual plant communities of nitrified habitats with chernozem sandy and loamy soils, which were identified based on the presence of *Chenopodium album*, *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Ambrosia artemisiifolia* L., and *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch.Bip., and represented in the territory of Kyiv by one association.

Association *Ambrosia artemisiifoliae-Chenopodietum albi* Marjushkina et Solomakha 1985

D.s.: *Ambrosia artemisiifolia*, *Chenopodium album*, *Solidago canadensis* L., *Xanthium strumarium* L. (sensu lato).

Phytocoenoses of this association are quite common in all administrative districts of the city and cover a wide range of ruderal habitats – garbage landfills, lawns, roadsides, sites within and near construction grounds, parking lots, cemeteries, areas of apartment buildings, etc. The stands are dense (total cover not less than 80%, sometimes 100%), their height reaches 120–150 (180) cm. They are composed of two or three sublayers. In the first one, tall perennials from *Artemisietea vulgaris* (*Elytrigia repens*, *Artemisia vulgaris* L., *Solidago canadensis*) grow occasionally. In the second sublayer, diagnostic species of the association (*Ambrosia artemisiifolia*, *Chenopodium album*) mostly dominate. Plants from *Stellarietea mediae* (*Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. (= *Iva xanthiifolia* Nutt., *Euphrosyne xanthiifolia* (Nutt.) A.Gray), *Phalacroloma annuum*, *Conyza canadensis*, *Setaria viridis*, *Sisymbrium loeselii* L., *Amaranthus retroflexus*, *Atriplex tatarica* L., *Echinochloa crusgalli*) have high constancy. A sublayer with *Polygonum aviculare*, *Plantago major*, *Eragrostis minor* Host develops in the plots that are subjected to periodic trampling. The coenoflora of the association is formed by a total of 78 species. On average, some communities are composed of 12–13 taxa. When comparing the coenoses of the association from Kryvyi Rig (Yeremenko, 2018) with those described from Kyiv, their floristic similarity was determined at the level of

the Jaccard coefficient of 0.25. Besides, phytocoenoses in the investigated area are characterized by a much higher taxonomic diversity of communities and species complexity, due to the combination of both thermophilic annuals with *Stellarietea mediae* and mesophilic, often nitrophilic, representatives of *Galio-Urticetea*, *Robinietea*, *Plataginetea majoris* and *Molinio-Arrhenatheretea*.

The *Eragrostietalia* order combines thermophilic ruderal vegetation of low-growing annuals on dry sandy soils. The diagnostic species include *Amaranthus albus* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Eragrostis minor*, *Portulaca oleracea* L. (sensu lato), and *Tribulus terrestris* L. In the study area, the order was represented by two alliances – *Eragrostion* and *Salsolion ruthenicae*.

The *Eragrostion* alliance consists of late-summer weed thermophilic plant communities occurring on sandy soils. Diagnostic species matched with those that are characteristic of the order. On the territory of Kyiv, four associations have been identified within the alliance.

Association *Cynodontetum dactyli* Gams 1927

D.s.: *Cynodon dactylon*, *Phalacrolooma annuum*.

The information about plant communities of this association within Kyiv is mainly based on the data of Melezhik (Chokha, 2007). The author described them from the lawns of the city, on sandy substrates with low soil humidity and periodic trampling. *Cynodon dactylon* dominates in stands with a total cover of 100%. *Conyza canadensis*, *Elytrigia repens*, *Plantago lanceolata* L., *Taraxacum officinale*, and *Berteroa incana* are characterized by high constancy. The total number of species in coenoses is 16. In some relevés, 7–8 species were recorded on average. The association on the territory of Ukraine was reported mainly from the southern regions, where the communities prefer open, warm ecotopes and are composed of typical thermophilic species. Comparisons with these communities showed high similarity only at the level of constant species. For other species, some differences were observed. In particular, the participation of mesoxerophytic species tolerant of trampling in Kyiv in contrast to eurytopic representatives of various florocomplexes (halophytic, hygrophytic, psammophytic) in the Kuyalnyk Estuary area (Dubyna et al., 2018) and in the Northern Black Sea region (Dubyna et al., 2004). The occurrence and spread of the association's coenoses within Kyiv indicate the intensification of xerophytization processes of the environmental conditions in the city.

Association *Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris* Tx. ex Rochow 1951

D.s.: *Digitaria sanguinalis*, *Festuca ovina* L. (sensu lato)

Phytocoenoses of this association within Kyiv are quite common, mainly in the Obolonskyi, Pecherskyi, and Holosiivskyi districts. They are observed in plain areas, along sidewalks, tram tracks, public transport stops, near railway stations with gravelly substrates or low-humus sandy soils. Plant communities consist of a few species. On average, there are 6–7 taxa in one relevé, with a total number of 47 in all coenoflora. Stands are dense (total cover 60–80%), up to 60 cm in height, dominated by *Eragrostis minor* and *Digitaria sanguinalis*, sometimes by *Elytrigia repens*. Other species of the *Eragrostion* alliance (*Medicago lupulina* L., *Portulaca oleracea*, *Amaranthus blitoides* S. Watson), as well as representatives of the *Panico-Setarion* alliance (*Setaria viridis*, *S. pumila*, *Chenopodium album*) occur in high proportions. *Polygonum aviculare*, *Plantago lanceolata*, *P. major* are typical in trampling sites. In contrast to the territories of other cities, in particular Cherkasy (Osypenko, Shevchyk, 2001), where the significant role has representatives of genetically previous plant formations (psammophytic for example), coenotaxonomic specificity of investigated plant communities showed a significant representation of typical ruderal species, which indicates a higher level and intensity of anthropogenic transformations of ecotopes.

Association *Eragrostio-Amaranthetum albi* Morariu 1943

D.s.: *Amaranthus albus*, *Echinochloa crusgalli*, *Erysimum cheiranthoides* L., *Lepidium ruderales* L., *Lolium perenne*, *Sonchus arvensis* L.

The association unites heliophytic communities in post-demutation areas with different types of substrates. In the territory of Kyiv they were described from lawns in the Pecherskyi and Podilskyi districts. The total cover of coenoses varies from 30% on nutrient-poor sandy soils to 90% on chernozems. The height of the stands reaches 60–80 cm and they are composed of two or three sublayers. In the first one, *Lolium perenne*, *Echinochloa crusgalli*, *Chenopodium album*, *Setaria pumila*, *Sonchus arvensis* were noted with low cover. The second sublayer is dominated by *Amaranthus albus*, *Eragrostis minor*, *Malva neglecta* Wallr., *Lepidium ruderales*, *Plantago major*. A sublayer formed by *Polygonum aviculare* develops in the trampling areas. On average, some vegetation plots have 10–11 species, the coenoflora is formed by 36 taxa. The characteristic features of the association within Kyiv in comparison with other

territories (Osypenko, 1999; Dubyna et al., 2004) are the high number of species in the coenoses and the prevalence of nitrophilous species in their ecological spectra.

Association *Portulacetum oleracei* Felföldy 1942

D.s.: *Portulaca oleracea* (sensu lato), *Tribulus terrestris*.

This association is quite common in Kyiv and is found in all administrative-territorial units. It occupies mostly sunny ecotopes with gray and chernozem soils, located along highways, sidewalks, railways, and fences. The total cover of coenoses varies from 30–40% to 80–95%. The coenoflora of this association is formed by 49 species. Some plant communities are composed of 7–11 taxa; among them, *Chenopodium album*, *Oxybasis rubra* (L.) Fuentes, Uotila & Borsch (*Chenopodium rubrum* L.), *Conyza canadensis*, and *Anisantha tectorum* are constant species. Within the association, we distinguished three ecological variants. Phytocoenoses of *Portulacetum oleracei* var. *Setaria viridis* are common on periodically trampled dry plots with gray and dark gray sandy soils. These coenoses are characterized by their rich species composition and a combination of representatives mainly of the classes: *Stellarietea mediae* (*Ambrosia artemisiifolia*, *Atriplex patula* L., *Amaranthus retroflexus*, *Eragrostis minor*) and *Polygono-Poetea annuae* (*Plantago lanceolata*, *Lolium perenne*, *Polygonum aviculare*). Coenoses of *Portulacetum oleracei* var. *Berteroa incana* are characterized by dense (total cover 80–95%) stands that occur on chernozems, sometimes with gravel and pebble fractions, near abandoned or infrequently used railway tracks. A comparatively lower level of anthropogenic pressure and its irregularity determine the taxonomic differentiation of plant communities according to the diagnostic group of *Artemisietea vulgaris* (*Berteroa incana*, *Malva neglecta*, *Elytrigia repens*, *Convolvulus arvensis*, *Potentilla argentea*). Phytocoenoses of *Portulacetum oleracei* var. *Tribulus terrestris* are the most xerophytic within the association. They are distributed on gravelly soils along the city railways. *Tribulus terrestris*, a Eurasian species that until recently was mostly observed in the vegetation of southern Ukraine, dominates in the communities with a cover of 15 to 30%. In Kyiv, plant communities with this species occur on gravelly railway embankments, where the microclimate is very similar to more typical species' habitats, in particular, due to the high degree of insolation, low soil humidity, and high air temperature, as compared to surrounding areas. An important role in the northward migration of *Tribulus terrestris* may play global climate changes. Among more common species

in stands there are also other typical xerophytes, such as *Plantago arenaria* and *Salsola tragus* L. Phytocoenoses of *Portulacetum oleracei* recorded in Kyiv are generally similar to those in other cities of Ukraine. The similarity with the coenoses of the association described from Kryvyi Rig (Yeremenko, 2018) is manifested in the number of thermophilic annual plant species, while in Cherkasy (Osypenko, 1996) – in the presence of nitrophilous mesoxerophytes.

The *Salsolion ruthenicae* combines ruderal plant communities of annuals on disturbed sandy-gravel devastated soils. This alliance is quite well distinguished by the presence of xerophytic species, in particular *Salsola tragus* (formerly often reported under the illegitimate name *S. ruthenica* Iljin) and *Anisantha tectorum*. In the territory of Kyiv, it is represented by one association and one basal community.

Association *Salsoletum ruthenicae* Philippi 1971

D.s.: *Salsola tragus*.

This association was first described for Ukraine by Osypenko and Shevchyk (2001) from Cherkasy. It was noted on devastated soils near newly constructed buildings in the city. These plant communities are distributed sporadically in the city. The total cover of coenoses reaches 90%. The dominating species is *Salsola tragus*, sometimes with *Chenopodium album* (5–10%) or *Ambrosia artemisiifolia* (to 5%). The floristic composition of coenoses is formed by diagnostic species of *Stellarietea mediae* (*Setaria viridis*, *Portulaca oleracea*, *Digitaria sanguinalis*) that are undemanding to the water-mineral regime of soils.

The basal community *Cenchrus longispinus* was found near the Kyiv-Dniprovskyi railway platform, where it occupies railway hills with sandy soils, as well as open, well-sunlit lawns along highways near the Osokorky metro station. Stands are medium-dense, have a total cover of 40–60% and one sublayer up to 60 cm tall, in which, in addition to the dominant dangerous quarantine species – *Cenchrus longispinus* (Hack.) Fernald, most common are species of the alliance *Salsolion ruthenicae* – *Digitaria sanguinalis*, *Salsola tragus*, *Anisantha tectorum* and *Eragrostis minor*. These phytocoenoses are distinguished by significant participation of typical psammophytic species, representatives of the *Koelerio-Corynephoretea canescentis* (*Silene borysthena* (Grun.) Walters (*Otites borysthenicus* (Grun.) Klovov), *Chondrilla juncea* L. sensu lato, *Oenothera biennis* L. sensu lato) and *Festucetea vaginatae* classes (*Festuca beckeri* (Hack.) Trautv., *Secale sylvestre* Host, *Centaurea borysthena*, *Polygonum arenarium*, *Plantago arenaria*).

The *Papaveretalia rhoeadis* order includes segetal vegetation occurring on rich soils in the steppe and forest-steppe zones of Ukraine. Diagnostic species are: *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Cirsium arvense*, *Convolvulus arvensis*, *Conyza canadensis*, *Fallopia convolvulus*, and *Sonchus arvensis*. In Kyiv, the order is represented by one alliance and one association. The *Chenopodio albi-Descurainion sophiae* alliance contains weed phytocoenoses, occurring mainly on chernozem soils.

Association *Fallopia convolvuli-Chenopodietum albi* Solomakha 1990

D.s.: *Fallopia convolvulus*, *Linaria vulgaris* Mill.

These plant communities are not very common in Kyiv and do not occupy large areas. They were found near the Vydubychi railway platform, on light chernozem soils. Stands are usually dense with a total cover up to 90%, reaching a height of 70–80 cm, and consist of two sublayers. The first sublayer is formed by such species as *Chenopodium album*, *Oxybasis rubra*, *Setaria viridis*, *Amaranthus retroflexus*, *Conyza canadensis*, *Linaria vulgaris*, *Diploaxis tenuifolia*, and *Phalacrolooma annuum*. The lower sublayer consists of *Fallopia convolvulus*, *Portulaca oleracea*, *Convolvulus arvensis*, and *Polygonum arenarium*. Phytocoenoses are floristically rich, with 13–14 species in each relevé. The total number of species in the coenoflora is 28 taxa.

The *Sisymbrietalia sophiae* order includes xerophytic plant communities of disturbed habitats with nutrient-rich soils. Diagnostic species are: *Anisantha tectorum*, *Atriplex prostrata* Boucher ex DC., *A. tatarica*, *Diploaxis muralis*, *D. tenuifolia*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Lactuca serriola*, *Malva neglecta*, *Sisymbrium loeselii*, *S. officinale*, and *Xanthium strumarium* (sensu lato). In Kyiv, the order is characterized by a high level of syntaxonomic diversity and represented by four alliances – *Atriplicion*, *Hordeion murini*, *Malvion neglectae* and *Sisymbrium officinalis*.

The *Atriplicion* alliance includes xerophytic ruderal phytocoenoses of tall annual herbs, occurring on nitrified sandy soils. The group of diagnostic species includes: *Artemisia vulgaris*, *Atriplex prostrata*, *A. tatarica*, *Chenopodium album*, and *Chenopodium hybridum* (L.) Fuentes, Uotila & Borsch (*Chenopodium hybridum* L.). In Kyiv, 6 associations and one basal community of the alliance were described.

Association *Atriplicetum hastatae* Poli et J. Tx. 1960

D.s.: *Atriplex prostrata*, *Portulaca oleracea*.

Phytocoenoses of this association occupy areas around the apartment building grounds in the Sviatoshynskyi,

Darnytskyi, Desnianskyi districts with nitrified soils. Plant communities are characterized by a low species richness (5–6 species in the relevé with a total taxa number of 12), high density (total cover 60–70%), and medium height (60–70 cm) of stands, dominated by *Atriplex prostrata*. *Hordeum murinum* L., *Ambrosia artemisiifolia*, *Portulaca oleracea* with a cover 5–10% are often present. In Ukraine, coenoses of *Atriplicetum hastatae* were previously mentioned only for coastal areas (Dubyna et al., 2004). Comparison of them did not show much similarity. Thus, in Kyiv the floristic composition of the association is formed mainly by species of the *Atriplicion* alliance, while in other territories, the phytocoenoses are more variable in their floristic composition due to representatives of different classes of both natural and synanthropic vegetation.

Association *Atriplicetum nitentis* Slavnić 1951

D.s.: *Atriplex sagittata* Borkh., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. sensu lato.

Plant communities of this association are rarely noted within Kyiv. They are described from the "Zvirynets" area, occurring in disturbed habitats with loamy soils, adjacent to semi-natural nitrophilous coenoses of the *Galio-Urticetea* class. Stands of the association are dense (80–90%), have 80–100 cm in height, and are composed of species (6–7 in one relevé) representing different classes of anthropogenic vegetation, in particular *Robinietea*, *Stellarietea mediae*, *Artemisietea vulgaris* and *Galio-Urticetea*. A dominating species is *Atriplex sagittata* with a cover of 50–60%. *Elytrigia repens* (cover to 10–15%), *Conyza canadensis* (5–10%), and *Oxybasis rubra* (up to 5%) also play a significant role.

Association *Atriplicetum tataricae* (Morariu 1943) Ubrizsy 1949

D.s.: *Atriplex tatarica*.

Phytocoenoses within Kyiv are distributed on compacted soils with increased salinization along roadsides and sidewalks. They were described from the Holosiivskyi and Obolonskyi districts. The total cover of communities is 55–70 (100)%. *Atriplex tatarica* dominates in the stands, which reach a height of 60 cm and consist of two sublayers. In the first sublayer, *Portulaca oleracea*, *Hordeum murinum*, *Anisantha tectorum*, *Grindelia squarrosa*, and *Conyza canadensis* are characterized by high constancy. Second sublayer, with a cover 5–15%, is formed by *Polygonum aviculare*. When comparing the floristic composition of the association from different regions of Ukraine, the coenoses described from Kyiv have the greatest similarity to those occurring

in Kryvyi Rig (Yeremenko, 2018), due to the similarity of the group of diagnostic and constant species, as well as a high proportion of thermophilic annuals resulting from thermo- and light regimes of communities' habitats.

Association *Chenopodietum stricti* (Oberd. 1957) Passarge 1964

D.s.: *Chenopodium album*, *Glechoma hederacea* L.

Phytocoenoses of this association are one of the most common in the ruderal habitats of Kyiv. They are found along roadsides and sidewalks, in lawns, abandoned children and sports grounds, and near buildings and industrial sites of the city. Coenoses are confined to the disturbed substrates with increased content of nitrogenous compounds. Stands are usually dense, with a total cover up to 80–100% and height of 120–150 cm, composed of three sublayers. The first one is formed by tall nitrophylic herbs, such as: *Chenopodium album*, *Artemisia vulgaris*, *Lactuca serriola*, and *Amaranthus retroflexus*. For the second sublayer, typical are *Ambrosia artemisiifolia*, *Conyza canadensis*, *Setaria pumila*, *Anisantha tectorum*, *Digitaria sanguinalis*, and *Hordeum murinum*. The lower sublayer forms *Polygonum aviculare*, together with other low-growing anthropophytes, such as *Convolvulus arvensis*, *Glechoma hederacea*, *Plantago major*, and *Eragrostis minor*. A total of 83 species were recorded in the plant communities, of which 6–8 form separate coenoses. At the level of diagnostic and constant species, phytocoenoses in Kyiv are quite similar to those described from other cities of Ukraine (Kucheryavii et al., 1991; Osypenko, Shevchyk, 2001; Soroka, 2008). Coenotaxonomic specificity consists in a relatively high participation of species from the *Artemisietea vulgaris* class in the structure of coenoses and a high dominant role of plants from the group of transformers, in particular, *Ambrosia artemisiifolia*, *Conyza canadensis*, and *Grindelia squarrosa*.

Association *Kochietum densiflorae* Gutte et Klotz 1985

D.s.: *Kochia scoparia* (L.) Schrad. (*Bassia scoparia* (L.) A.J.Scott)

These plant communities within Kyiv were described from the Dniprovskiy and Pecherskiy districts. They prefer waste dumps on building grounds and roadsides with degraded gray and chernozem soils. Stands are not dense (total cover 30–40%) and contain few species (on average 3–5 species per relevé, with a total number of 24 in all coenoflora). Herb layer reaches height up to 80 cm and consists of two sublayers. The first one is formed by *Kochia scoparia*, *Anisantha tectorum* (5–10%)

and other representatives of the *Stellarietea mediae* class (*Lactuca serriola*, *Conyza canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Chenopodium album*, *Sisymbrium loeselii*, *Atriplex sagittata*, and *Setaria viridis*). *Eragrostis minor*, *Diplotaxis tenuifolia*, and *Plantago major* are often noted in the lower sublayer. Comparisons of the Kyiv and Kryvyi Rih association's communities (Yeremenko, 2018; Smetana, 2002) generally showed the similarity of diagnostic and constant species. The differences are caused by the high proportion of psammophytic species (for example, *Artemisia campestris*, *Centaurea borysthena*, and *Medicago sativa*) in the study area.

Association *Ambrosietum artemisiifoliae* Vițălariu 1973

D.s.: *Ambrosia artemisiifolia*, *Oenothera biennis* (sensu lato).

This association was first described by Vițălariu (1973) along the railways of Moldova. In Ukraine, coenoses where *Ambrosia artemisiifolia* plays a significant or even dominant role were classified either as derivate communities hierarchically related to different alliances, orders or classes of anthropogenic vegetation (Dubyna et al., 2018), or referred to several associations, which in the latest vegetation survey of Ukraine were either recognized as valid or sometimes reduced to synonyms (Dubyna et al., 2019). In general, the classification of phytocoenoses with invasive plants is a quite difficult task (Abramova, 2012). This is due to the fact that such species are highly dominant and have wide ecological-coenotic amplitudes, so they can form aspects in different classes of anthropogenic vegetation. Researchers often use rankless units, such as derivate or basal communities, to identify such coenoses. Associations with invasive species are recognized only when they are dominated by representatives of one syntaxonomic unit of the highest hierarchical level.

To establish the syntaxonomic position of phytocoenoses with *Ambrosia artemisiifolia*, we compared the qualitative and quantitative indicators of floristic composition of all associations described or registered from Ukraine where this species is diagnostic, and built a dendrogram (Fig. 1). This confirmed our decision to assign the status of association to the coenoses with *A. artemisiifolia* occurring in Kyiv.

Within Kyiv, *Ambrosietum artemisiifoliae* communities were found in all administrative-territorial districts of the city, mainly along the railway tracks, highways and sidewalks, on the slopes of large transport interchanges, lawns, etc. They often prefer landfills and construction waste grounds, abandoned territories and areas with

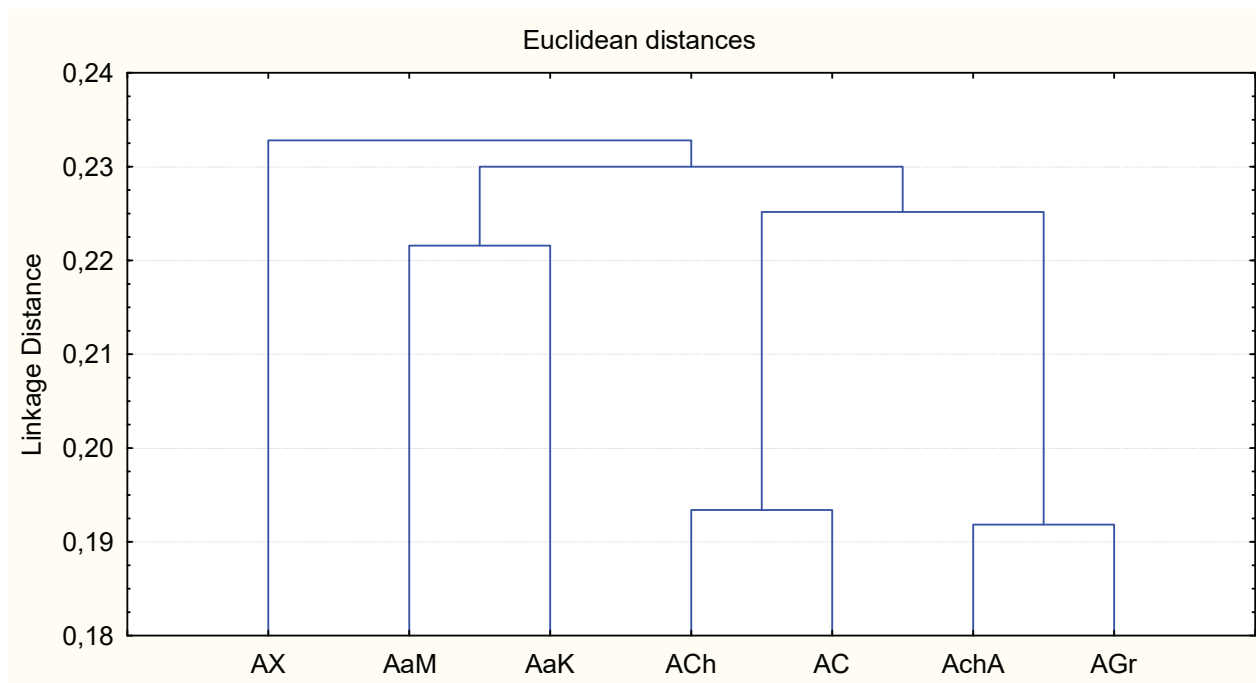


Fig. 1. Dendrogram of similarity of floristic composition of plant communities with *Ambrosia artemisiifolia* participation.

AX – *Ambrosia artemisiifoliae-Xanthietum strumariae* Kostylev in V. Solomakha et al. 1992; AaM – *Ambrosietum artemisiifoliae* Vițălariu 1973 (plant communities described from Moldova); AaK – *Ambrosietum artemisiifoliae* Vițălariu 1973 (plant communities described from Kyiv); ACh – *Ambrosia artemisiifoliae-Chenopodietum albi* Marjushkina et V. Solomakha 1985; AC – *Ambrosia artemisiifoliae-Cirsietum setosi* Marjushkina et V. Solomakha 1985; AchA – *Achilleo-Ambrosietum artemisiifoliae* Smetana 2002; AGr – *Ambrosia artemisiifoliae-Grindelietum squarrosae* Smetana 2002

agglomerative soils. The aspect of these coenoses is determined by the dominance of the diagnostic species – *Ambrosia artemisiifolia*, the cover of which sometimes reaches 80–90%. The floristic composition is dominated by species from *Stellarietea mediae*, of which the most common are *Anisantha tectorum*, *Setaria pumila*, *Conyza canadensis*, *Phalacrolooma annuum*, and *Lactuca serriola*. In some habitats, a significant role is played by representatives of the classes *Artemisieta vulgaris* (*Elytrigia repens*, *Artemisia vulgaris*, *A. absinthium*, *Berteroa incana*, *Convolvulus arvensis*, *Daucus carota*) and *Polygono-Poetea annuae* (*Polygonum aviculare*, *Lolium perenne*). The stands are composed of two or three (in trampling areas) sublayers. A total of 75 species were noted in the communities, on average 8–10 of them were recorded in separate relevés.

The basal community of *Atriplex patula* is quite common in Kyiv on abandoned roadside areas with disturbed nitrified soils. It is characterized by a few species stands with a total cover of 60–80% and a height of 80 cm. This community is dominated by *Atriplex patula*,

with the participation of *Elytrigia repens*, *Amaranthus retroflexus*, *Oxybasis rubra*, *Chenopodium hybridum*, *Conyza canadensis*, and *Sonchus oleraceus*.

The *Hordeion murini* alliance includes ruderal plant communities in mechanically disturbed anthropogenic habitats with the highest deficit of soil humidity. The group of diagnostic species is formed by typical xerophytes – *Anisantha sterilis* (L.) Nevski (*Bromus sterilis* L.), *A. tectorum*, *Bromus squarrosus*, *Hordeum murinum*, and *Secale sylvestre*. In Kyiv, the alliance is represented by two associations.

Association *Brometum tectorum* Bojko 1934

D.s.: *Anisantha tectorum*.

Plant communities of this association are quite common in Kyiv and occupy different types of habitats. They form open, well sunlit ecotopes with loose sandy, loamy and gravelly substrates along railways and tramways, on sides of highways, near residential buildings, and on abandoned play and sport grounds. The total cover of coenoses ranges from 35–40% to 80–90%. The stands reach a height of 60–80 cm. They

are dominated by *Anisantha tectorum*. Such species as *Lactuca serriola*, *Conyza canadensis*, *Phalacrolooma annuum*, *Crepis tectorum* L., *Amaranthus retroflexus*, *Convolvulus arvensis* and *Taraxacum officinale* have high constancy there. In total, 75 species were found in the phytocoenoses, on average 6–7 per relevé. Depending on the type of anthropogenic pressure and its intensity, there are two variants distinguished within the association. Phytocoenoses of *Brometum tectorum* var. *Diplotaxis tenuifolia* occur mainly along transport routes. The stands are medium-dense (the total cover does not exceed 45–60%), composed of two sublayers. The variant is characterized by the predominance of representatives of the *Stellarietea mediae* class (*Diplotaxis tenuifolia*, *Setaria pumila*, *Eragrostis minor*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Fallopia convolvulus*, *Salsola tragus*). Some species of *Artemisietea vulgaris*, in particular, *Elytrigia repens*, *Ballota nigra*, and *Artemisia absinthium*, are also common. Plant communities of *Brometum tectorum* var. *Polygonum aviculare* are typical for areas with intensive trampling (along sidewalks, spontaneous paths, in park areas). The stands have a total cover of 70–80% and are differentiated into three sublayers. In addition to *Anisantha tectorum* and constant species of the association, plants with high tolerance to trampling (*Polygonum aviculare*, *Plantago lanceolata*, *P. major*, *Atriplex tatarica*) occur in a high proportion in the coenoflora of this variant. Qualitative and quantitative comparisons of the association's phytocoenoses from different regions and cities of Ukraine showed that plant communities in Kyiv are most similar to those described from Kryvyi Rig (Yeremenko, 2018). The main differences are related to various conditions of soil humidity and are reflected in the proportion of xerophytic and mesophytic species in the coenofloras. In addition, the floristic structure of phytocoenoses in the study area is complex and composed not only of species of different classes of anthropogenic vegetation, but also of constant species from *Molinio-Arrhenatheretea*, *Koelerio-Corynephoretea canescentis*, and *Trifolio-Geranietea sanguinei*.

Association *Hordeetum murini* Libbert 1932

D.s.: *Hordeum murinum*, *Taraxacum serotinum* (Waldst. & Kit.) Poir.

Plant communities of this association in the territory of Kyiv are typical for all administrative-territorial districts. Phytocoenoses often occupy roadsides and other marginal habitats with dry compact soils. The total cover of coenoses is 70–80%. *Hordeum murinum* dominates in stands that usually do not exceed 50–60 cm in height.

There are also some representatives of *Stellarietea mediae*, such as: *Lactuca serriola*, *Chenopodium album*, *Conyza canadensis*, *Amaranthus retroflexus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Capsella bursa-pastoris*, and *Atriplex tatarica*, with a percentage of 5–15% and high constancy. The proximity of the phytocoenoses to the areas of intensive trampling determines the high representation of the *Polygono-Poetea annuae* diagnostic group, with such species as *Polygonum aviculare*, *Taraxacum officinale*, *T. serotinum*, *Lolium perenne*, *Plantago major*, *P. lanceolata*, and *Poa annua* L. In the areas of only occasional anthropogenic disturbance, hemicryptophytes from *Artemisietea vulgaris* (*Elytrigia repens*, *Artemisia vulgaris*, *Convolvulus arvensis*, *Ballota nigra*, *Glechoma hederacea*, *Urtica dioica* L.) are often observed. The coenoflora of the association consists of 44 species, usually 5–7 per one relevé. Compared to other cities and regions of Ukraine (Yeremenko, 2018; Dubyna et al., 2004, 2018; Tokaryuk, 2019), in Kyiv the association's communities do not have a diverse floristic spectra of coenoses and are characterized by the predominance of species of synanthropic vegetation classes from the xerophytic ecological group.

The *Malvion neglectae* alliance, which combines coenoses of marginal localities occurring on moderately humid and nutrient-rich soils, is represented in Kyiv by only one association and is determined mostly based on the presence of *Malva neglecta*, *Plantago major*, and *Polygonum aviculare*.

Association *Hyoscyamo nigri-Malvetum neglectae* Aichinger 1933

D.s.: *Lolium perenne*, *Malva neglecta*, *Tripleurospermum inodorum*, *Poa annua*, *Sisymbrium loeselii*, *Trifolium repens* L.

Within Kyiv, these plant communities occur sporadically on compacted nitrified soils and were found along sidewalks and near paths between the private houses of the Sviatoshynskyi district and near the Slavutych metro station. The coenoses of the association are represented by sciopheliophytic stands of low-growing therophytes with a total cover of 70–90%, differentiated into one or two sublayers. The dominating species is *Malva neglecta*, while such species as *Lolium perenne*, *Chenopodium album*, *Tripleurospermum inodorum*, *Sisymbrium loeselii*, *Poa annua*, *Plantago major*, and *Trifolium repens* also play a significant role in stands. The coenoflora is formed in total by 19 species, with 6–7 species per relevé. Comparisons of association's communities in the study area with similar ones within Ukraine (Soroka, 2008; Osypenko, 1997) in general

demonstrated their high similarity at the level of the groups of diagnostic and constant species. In Kyiv, the coenoses are characterized by a high dominance of the edificator species (*Malva neglecta*), a low number of taxa, and a significant quantitative and qualitative presence of representatives of the *Polygono-Coronopodion* alliance.

The *Sisymbrium officinalis* includes ruderal plant communities occurring on little-disturbed nitrified substrates. Its diagnostic species are: *Atriplex tatarica*, *Chenopodium album*, *Sisymbrium loeselii*, *S. officinale* (L.) Scop., and *Xanthium strumarium* (sensu lato). The alliance is represented in Kyiv by four associations.

Association *Erigeronto-Lactucetum serriolae* Lohmeyer in Oberd. 1957

D.s.: *Convolvulus arvensis*, *Conyza canadensis*, *Lactuca serriola*, *Setaria pumila*, *Tripleurospermum inodorum*.

Phytocoenoses are noted sporadically in the territory of Kyiv, most often in the Holosiivskiy, Darnytskyi, and Pecherskyi districts and in the Raiduzhnyi residential area. Plant communities grow on roadsides, in dumping sites, near railway hills, as well as on lawns in conditions of insufficient soil humidity. They prefer mainly loamy, sandy, and gravelly substrates with a low concentration of water and mineral nutrients. The total cover of stands varies from 40 to 85%. They are formed mainly by *Lactuca serriola* and *Conyza canadensis*. The phytocoenoses are composed of two or three sublayers. The first one, which can reach a height of 120–150 cm, comprises *Lactuca serriola*, *Chenopodium album*, *Arctium lappa* L., *Artemisia absinthium*, and *Verbascum thapsus*. The second sublayer (50–60 cm in height) is dominated by *Conyza canadensis*, often *Anisantha tectorum*, *Setaria pumila*, *Elytrigia repens*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Ballota nigra*, *Amaranthus retroflexus*, and *Capsella bursa-pastoris*. The third layer is composed of low-growing annual and perennial herbs. Among them, *Polygonum aviculare*, *Hordeum murinum*, *Portulaca oleracea*, *Convolvulus arvensis*, and *Eragrostis minor* are most often recorded. The coenoflora of the association consists of a total of 48 species, while some relevés have on average 8–9 species. The plant communities of *Erigeronto-Lactucetum serriolae* are most similar to those described from in Kryvyi Rig (Yeremenko, 2018), especially in terms of diagnostic and constant species. Characteristic differences found in the Kyiv coenoses include a high representation of psammophytic florocoenoelements and relatively low participation of low-growing annuals and perennials from the diagnostic group of *Polygono-Poetea annuae*.

Association *Ivaetum xanthiifoliae* Fijalkowski 1967 D.s.: *Artemisia vulgaris*, *Cyclachaena xanthiifolia* (*Iva xanthiifolia*).

These phytocoenoses are sporadically observed on loamy and sandy soils, mostly in waste places or along roads, mainly in the Sviatoshynskiy and Desnianskyi districts of Kyiv. The plant communities' stands are dense, with a total cover up to 100%, reach a height of 150 cm, and are composed of two sublayers. The first one is dominated by *Cyclachaena xanthiifolia*, a significant role is also played by *Chenopodium album* (5–15%) and *Artemisia vulgaris* (5–10%). In the second sublayer, most common species are *Ambrosia artemisiifolia*, *Elytrigia repens*, *Setaria viridis*, and *Bromus squarrosus*. In total, the phytocoenoses of the association are formed by 19 species, of which from 7 to 13 are recorded in some vegetation plots. The coenoses in Kyiv are most similar to those which were found in Cherkasy (Osypenko, Shevchyk, 2001), in the localities of Poltava region (Gomlya, 2005) (at the level of Jaccard similarity coefficient of 0.16), and in the Kuyalnyk Estuary area (Dubyna et al., 2018). First of all, the similarity occurs in a group of constant and dominant species, as well as affinity ones. The latter are dominated by xerophytic representatives of *Stellarietea mediae*. In other areas, the diagnostic groups of different rank syntaxa from the *Artemisietea vulgaris* class are more prominent.

Association *Lactuco serriolae-Diplotaxietum tenuifoliae* (Oberd. 1957) Mucina 1978

D.s.: *Berteroa incana*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Picris hieracioides*, *Potentilla argentea*.

In Ukraine, plant communities of this association were earlier mentioned only for the Crimean Peninsula, where they were found in vineyards and among row crops on nutrient-rich substrates (Bagrikova, 2004). In Kyiv, these coenoses were found near the Sviatoshyn and Kyiv-Demiivskiy railway stations on undisturbed chernozems with gravel fractions near the railway tracks on which irregular transportation is carried out. The total cover of plants varies from 40 to 90%, the height reaches 120–150 cm. Stands are differentiated into two sublayers. The first one is dominated by *Lactuca serriola*, often with *Elytrigia repens*. The second dense sublayer is formed by *Diplotaxis tenuifolia*, *Setaria viridis*, *S. pumila*, and *Ambrosia artemisiifolia*. Due to the unstable anthropogenic impact, species of *Artemisietea vulgaris*, in particular from the ecological group of mesophytes, play a significant role in phytocoenoses of the association. Among them, *Berteroa incana*, *Artemisia absinthium*, *Crepis rhoeadifolia*, and *Ballota nigra* are most common.

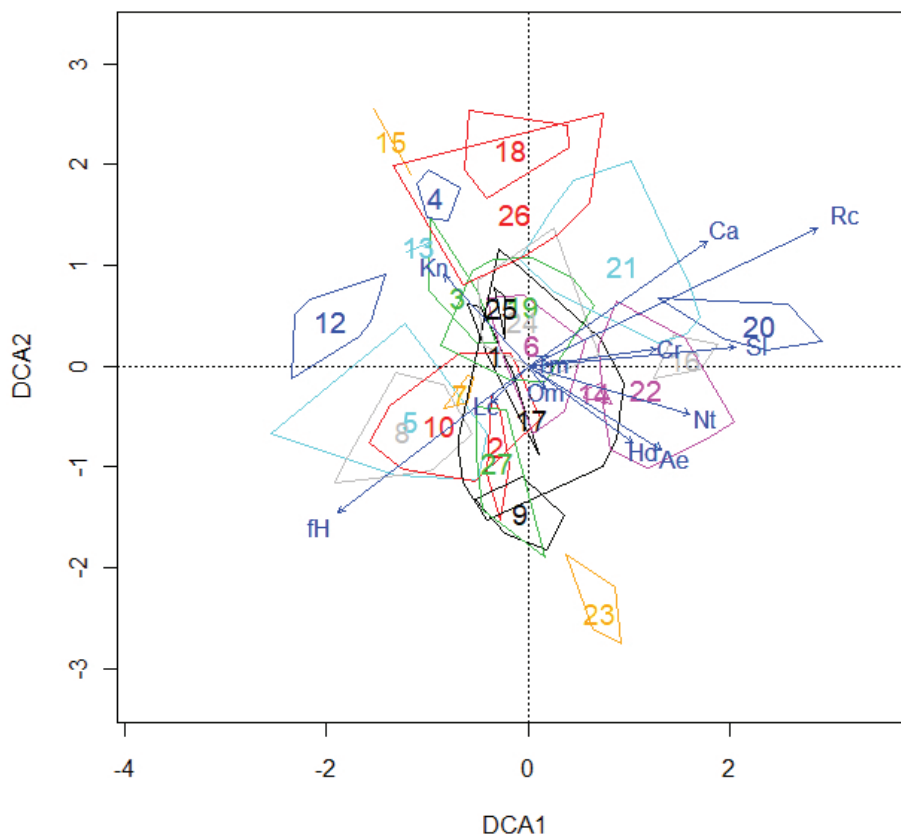


Fig. 2. Results of DCA-ordination of plant communities of the *Stellarietea mediae* class by ecological factors: Hd – soil humidity, fH – variability of damping, Rc – soil acidity, Sl – salt regime, Ca – carbonate content, Nt – nitrogen content, Ae – soil aeration, Tm – termoregime, Om – ombroregime, Kn – continentality of climate, Cr – cryoregime, Lc – light regime.

The numbers indicate syntaxa that correspond to those given in the classification scheme

Near sidewalks and spontaneously trampled paths, the proportion of such species as *Polygonum aviculare* and *Eragrostis minor* is increasing. On average, 8–9 species are recorded in each vegetation plots, their total number in the coenoflora reaches 28.

Association *Sisymbrietum loeselii* Gutte 1972

D.s.: *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub (*Bromus inermis* Leyss.), *Carex caryophyllaea* Latourr., *Sisymbrium loeselii*.

Coenoses of this association are sporadically distributed on mechanically slightly disturbed chernozems and sandy soils, mainly along roads, less often on lawns of all administrative districts of Kyiv. The stands are dense (80–90%), 120–130 cm in height, and are formed by diagnostic species (*Sisymbrium loeselii*) and other annual and biennial ruderal herbaceous plants. Among them, the most common are *Chenopodium album*, *Conyza canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Berteroa incana*, and *Bromopsis inermis*. *Polygonum aviculare* and *Plantago major* are typical in the areas of

moderate trampling. The coenoses are rich in species, due to the high content of nutrients in the substrates. Some plant communities are formed by 12–15 species, in total, the coenoflora is composed of 34 taxa. Comparisons with other territories showed the highest similarity with the phytocoenoses of the association described from Cherkasy (Osypenko, Shevchyk, 2001). In particular, a high similarity is characteristic of the diagnostic species group. The main difference is the high proportion of representatives of the psammophytic florocoenocomplex (*Chondrilla juncea*, *Artemisia campestris*, *Hylotelephium argutum* (Haw.) Holub) in the floristic composition of the association in Kyiv.

According to the DCA-ordination results (Fig. 2), it was found that for *Stellarietea mediae* plant communities in Kyiv, the main factors determining their ecological differentiation are the salt regime of edaphotope, as well as aridity-humidity, cryo- and thermal regimes of the climate, vectors of which were closest to the first ordination axis.

Phytoindication analysis of *Stellarietea mediae* plant communities by the factor of soil humidity (Fig. 3) demonstrated that the majority of phytocoenoses of this class grow under conditions of insufficient moisture and are submesophytic. Only a few associations of the *Atriplicion* alliance, which appear at an intermediate succession stage and are replaced by *Artemisietea vulgaris* communities, are characterized by higher soil humidity requirements and occupy mesophytic habitats. The distribution of associations depending on the variability of damping (Fig. 4) shows that the phytocoenoses of the studied class are formed mainly in dry ecotopes, with irregular moistening of the soil root layer. Differentiation of *Stellarietea mediae* coenoses in relation to the soil aeration (Fig. 5) mostly revealed their subaerophily. Only the coenoses of *Cynodontetum dactyli*, *Eragrostio-Amarangetum albi*, and *Hyoscyamo nigri-Malvetum neglectae*, which are confined mainly to loamy soils, are hemiaerophobic.

Phytoindication analysis by the pH of the soil solution (Fig. 6) showed that the plant communities of the class are common on neutral or slightly acidic soils. The distribution of *Stellarietea mediae* associations in relation to the total salt regime of the substrate (Fig. 7) showed that they all prefer soils with a sufficient level of mineral nutrients. The results of phytoindication by the carbonate content (Fig. 8) allowed us to establish that the coenoses of the class either avoid carbonate substrates or are able to tolerate a low content of carbonates in the soil. The distribution of associations by the nitrogen content in the soil (Fig. 9) indicates their predominant heminitrophilicity. Nitrophilicity is more characteristic for some plant communities from *Panico-Setarion*, *Atriplicion* and *Sisymbrian officinalis* alliances, which are described from dumping sites.

Ecological differentiation of *Stellarietea mediae* associations according to the main parameters of the climate showed that the coenoses of this class in relation to the thermal regime are mainly submesothermic (Fig. 10), subaridophytic according to the aridity-humidity of the climate (Fig. 11), and hemicontinental by their continentality (Fig. 12). The distribution of syntaxa by cryoregime revealed their subcryophily (Fig. 13), and the differentiation by the light regime of ecotopes (Fig. 14) showed that all phytocoenoses of the class are heliophytic.

Conclusions

The vegetation of the *Stellarietea mediae* class in Kyiv City is characterized by high coenotic diversity, which is due to the increased anthropogenic pressure and a large number of diverse ruderal habitats in the territory of the city. A total of 24 associations and 3 basal communities belonging to 8 alliances and 4 orders were identified. The largest areas in Kyiv are occupied by coenoses of the associations *Ambrosio artemisiifoliae-Chenopodietum albi*, *Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris*, *Portulacetum oleracei*, *Chenopodietum stricti*, *Ambrosietum artemisiifoliae*, *Brometum tectorum*, and *Hordeetum murini*. The plant communities of the class are generally similar to those reported for other cities of Ukraine. The highest similarity is characteristic at the level of dominant and constant species. The floristic composition of the co-occurring species depends on the intensity and scope of anthropogenic impact, soil types, and availability of water and mineral nutrition. Peculiarities of the coenotic structure of the investigated plant communities include polydominance and a high total cover of stands. Coenotaxonomic specificity is manifested by a significant representation of diagnostic species of other classes of anthropogenic vegetation (in particular, *Artemisietea vulgaris*, *Galio-Urticetea*, *Polygono-Poetea annuae*), as well as psammophytic floroelements in the spectra of the associations' coenofloras. The leading factors of territorial differentiation of *Stellarietea mediae* plant communities are, first of all, the type and intensity of anthropogenic disturbance, and, to a lesser extent, the soil types and their structure. The ecological distribution of syntaxa in the hyperspace of abiotic factors is determined by the salt regime of the edaphotope, aridity/humidity of the climate, and cryo- and thermal regime of the environment. The developed syntaxonomic scheme, which reflects the ecological conditions of habitats, the main forming factors, trends of successions, and the structure of plant communities, and will be a component of the general Kyiv vegetation scheme, should be the basis for strategic planning and practical implementation of measures for sustainable socioeconomic and ecological development of the Kyiv urban ecosystem, optimization of the urban environment, and vegetation management to improve the quality of life in the city.

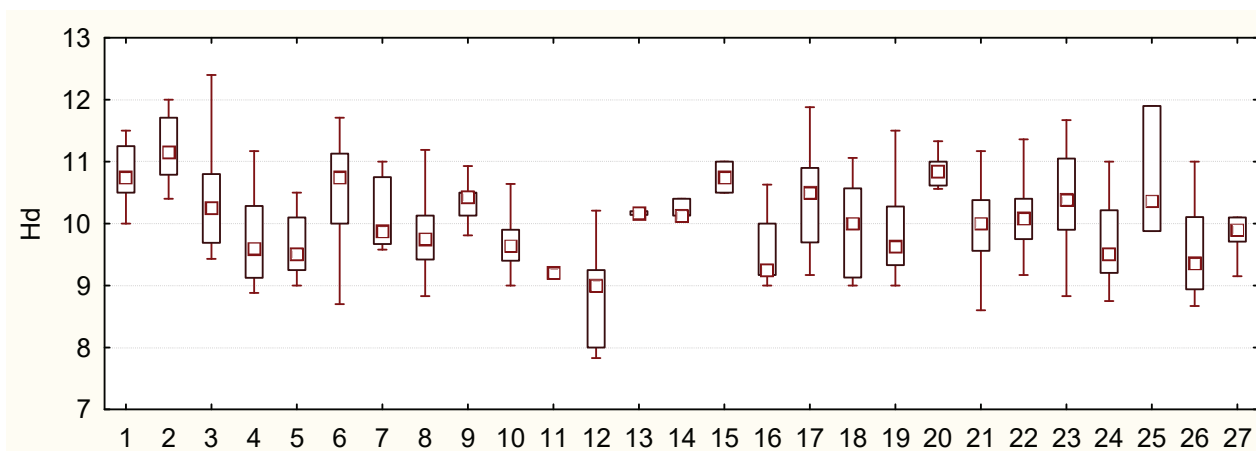


Fig.3. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by soil humidity. Here and below in Figures 3 to 14, numbers on the horizontal (x, abscissa) axis correspond to the number of associations in the classification scheme, the values of ecological factors are indicated on the vertical (y, ordinate) axis

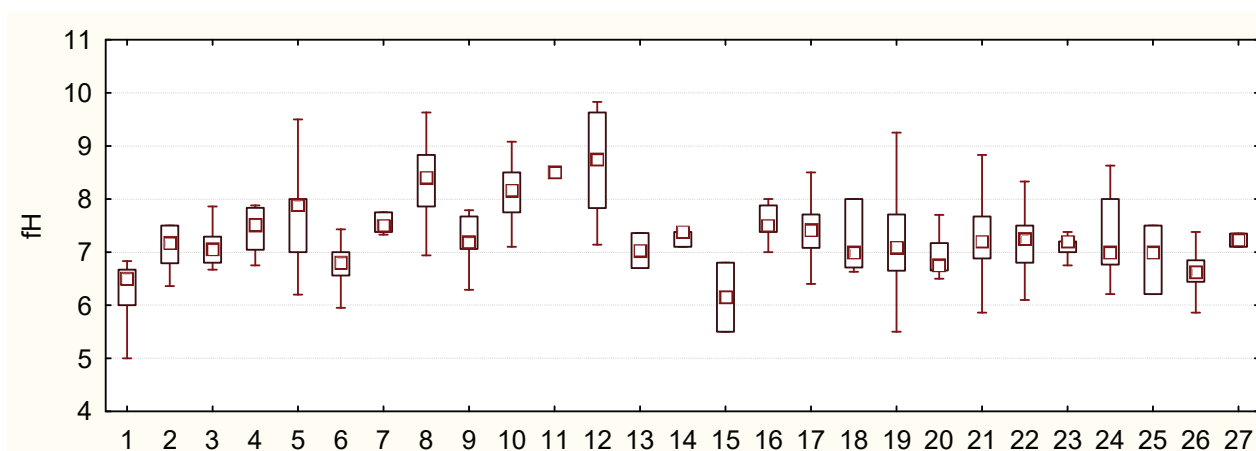


Fig.4. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by variability of damping

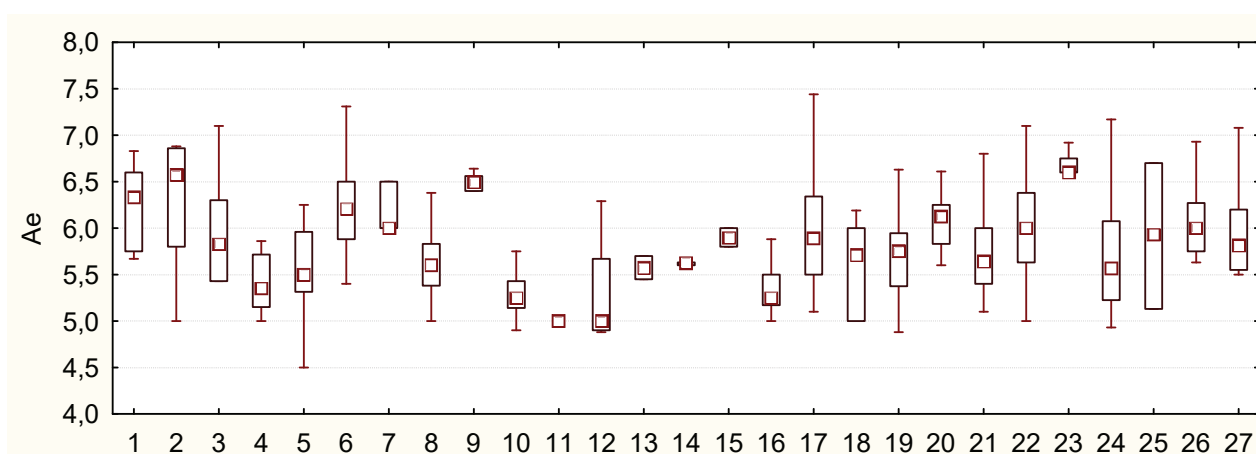


Fig.5. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by soil aeration

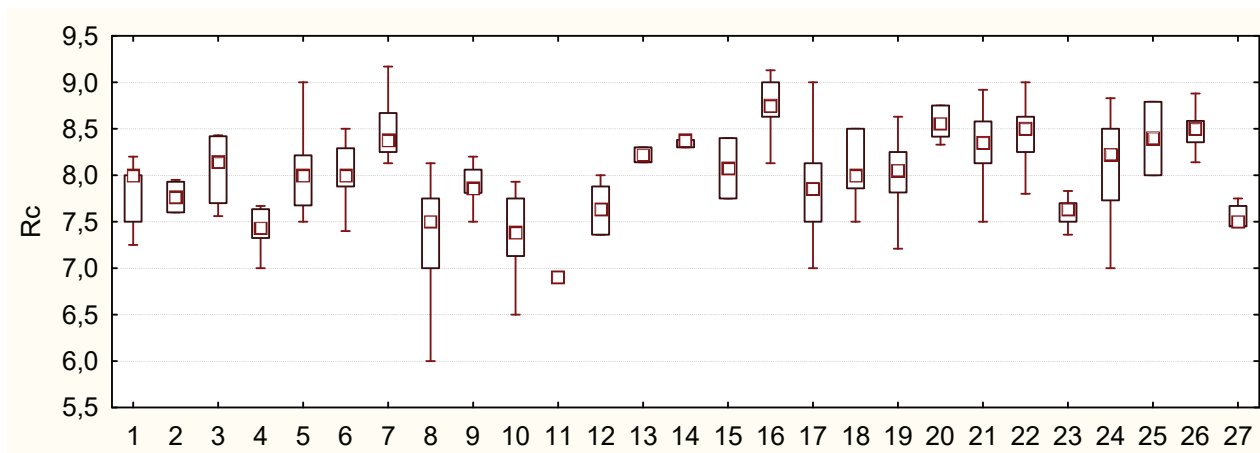


Fig.6. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by acidity

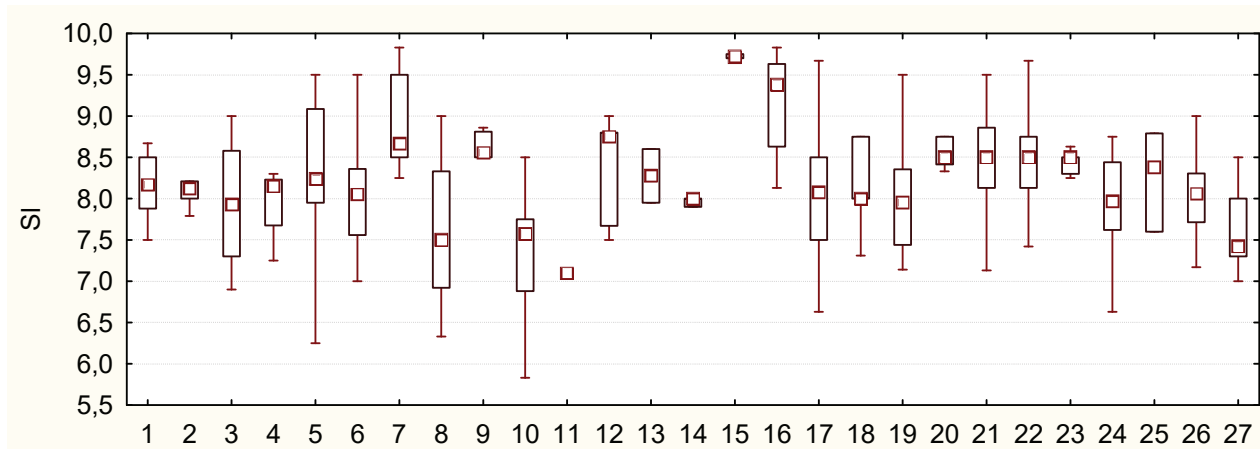


Fig.7. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by salt regime

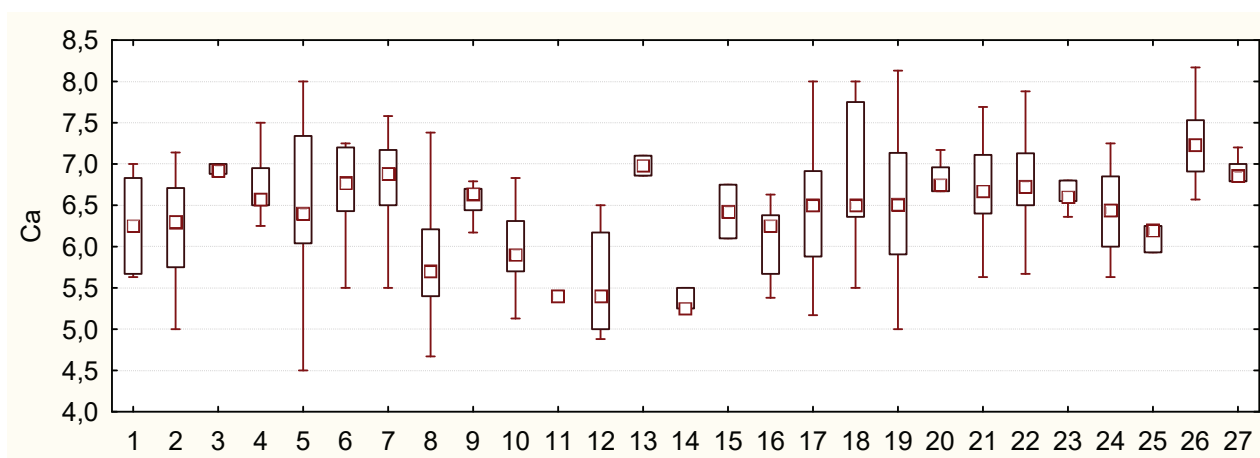


Fig.8. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by carbonate content

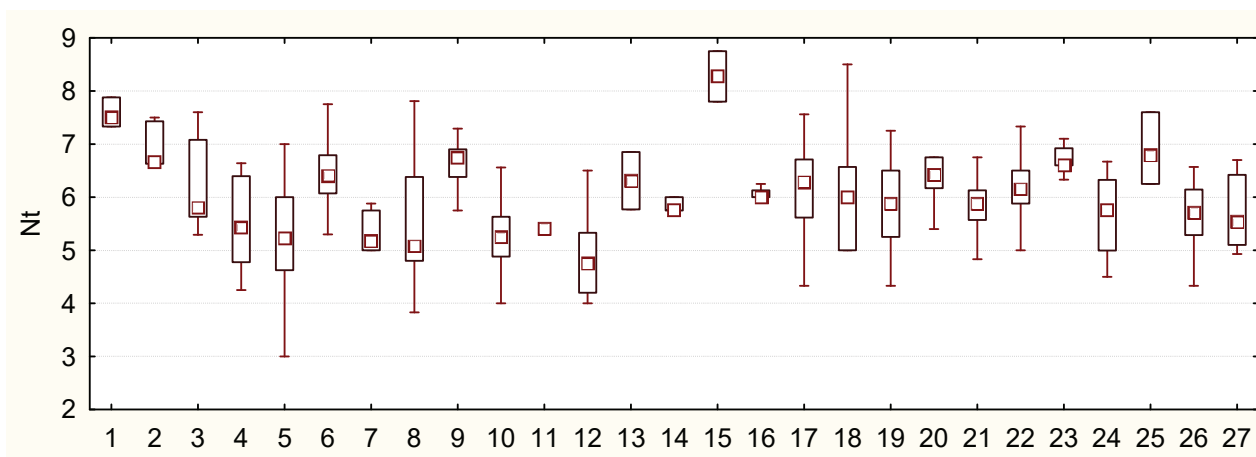


Fig.9. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by nitrogen content

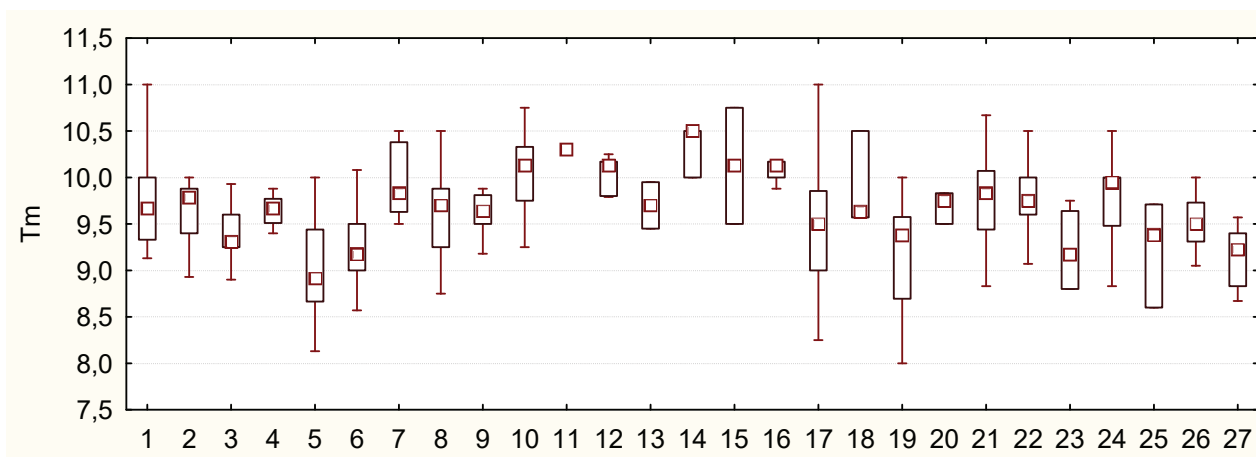


Fig.10. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by thermoregime

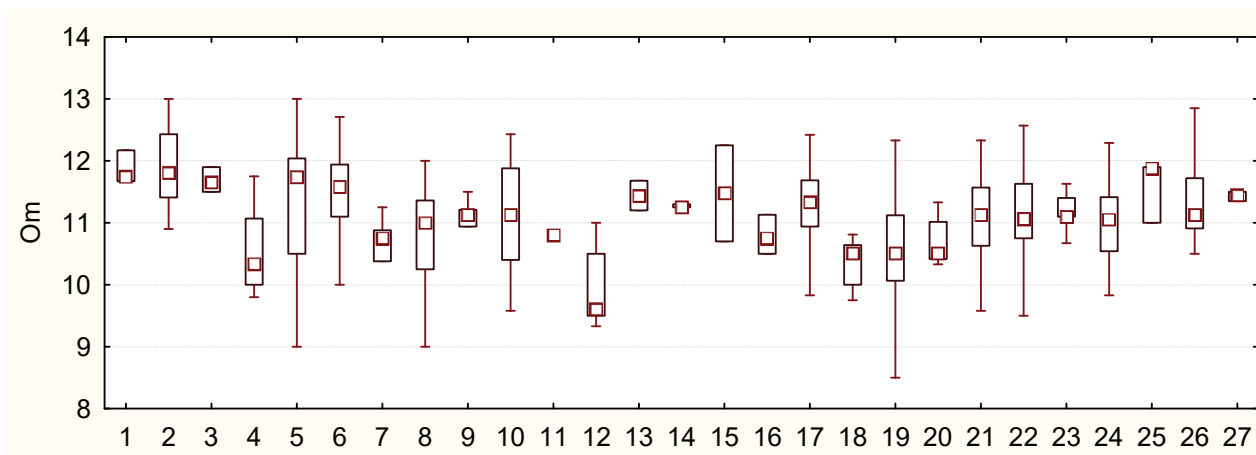


Fig.11. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by ombroregime

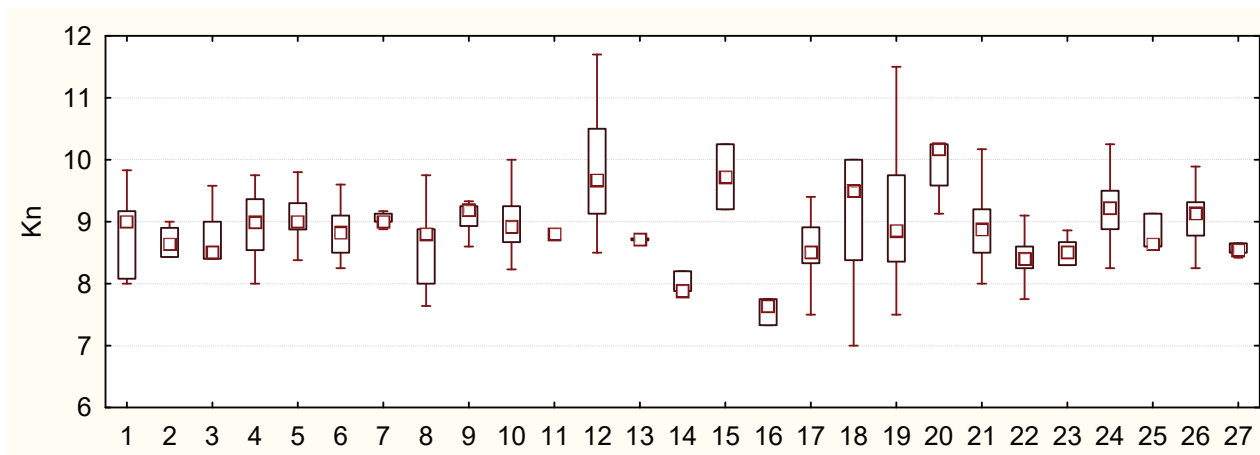


Fig.12. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by the continentality of climate

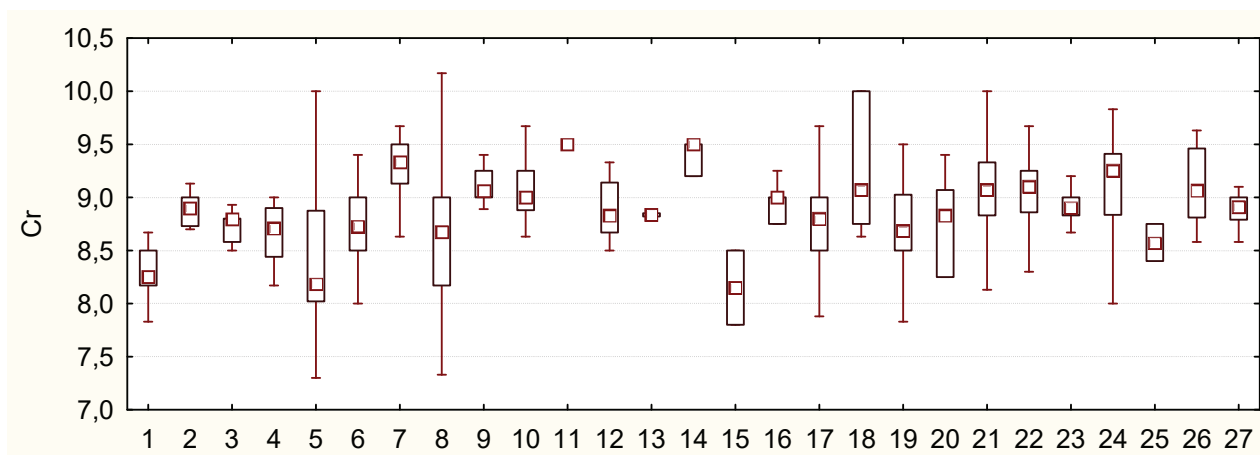


Fig.13. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by cryoregime

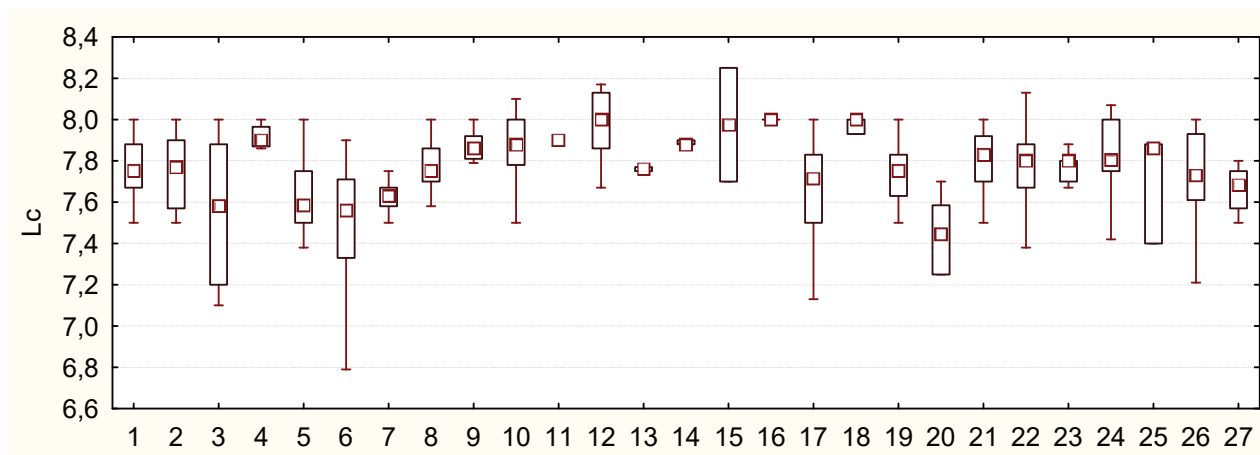


Fig.14. Distribution of associations of the *Stellarietea mediae* class by light regime of ecotopes

Acknowledgments

The authors express their sincere gratitude to Prof. S.L. Mosyakin (M.G. Kholodny Institute of Botany, Kyiv), M.Sc. Elżbieta Obarska and Dr. hab. Zbigniew Celka (Adam Mickiewicz University, Poznań) for the help in editing the manuscript.

References

- Abramova L.M. 2012. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 14(1-4): 945–949. [Абрамова Л.М. 2012. О классификации растительных сообществ с инвазивными видами. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 14(1-4): 945–949].
- Anioł-Kwiatkowska J. 1990. Zbiorowiska segetalne Wału Trzebnickiego. Florystyczno-ekologiczne stadium porównawcze. In: *Floristic and ecological comparative study*. Wrocław: Wydawnictwo Uniwersytetu Wrocławskiego, pp. 46–230.
- Arepieva L.A. 2017. *Vegetation of Russia*, 30: 3–28. [Арепьева Л.А. 2017. Растительность железнодорожных насыпей Курской области. *Растительность России*, 30: 3–28]. <https://doi.org/10.31111/vegus/2017.30.3>
- Arepieva L.A. 2019. *Diversity of plant world*, 2(2): 18–37. [Арепьева Л.А. 2019. О новых синтаксонах синантропной растительности города Брянска. *Разнообразии растительного мира*, 2(2): 18–37]. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2019-2-18-37>
- Bagrikova N.A. 2004. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 1(21): 1–188. [Багрикова Н.А. 2004. Сорно-полевая растительность Крыма. *Український фітоценологічний збірник. Сер. А*, 1(21): 1–188].
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde*. 3 Aufl. Wien; New York: Springer-Verlag, 865 pp.
- Bredikhina Yu.L. Spontanna roslыnnist m. Melitopolya: syntaksonomiya, fitomelioryativne znachennya i shchlyakhy optymizatsii: Cand. Sci. Diss. Abstract. Lviv, 2015, 18 pp. [Бредіхіна Ю.Л. Спонтанна рослинність м. Мелітополя: синтаксономія, фітомеліоративне значення і шляхи оптимізації: автореф. дис. ... канд. сільськогосп. наук: спец. 06.03.01 "Лісові культури та фітомеліорація". Львів, 2015, 18 с.].
- Bulokhov A.D., Ivenkova I.M., Panasenko N.N. 2019. *Vestnik of Tver State University. Series: Biology and Ecology*, 2(54): 103–122 [Булохов А.Д., Ивенкова И.М., Панасенко Н.Н. 2019. Сообщества класса *Papaveretea rhoeadis* S. Brullo et al. 2001 и *Sisymbrietea Gutte et Hilbig* 1975 в Южном Нечерноземье России. *Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология*, 2(54): 103–122.]. <https://doi.org/10.26456/vtbio75>
- Chokha O.V. 2005. *Hazonni pokryttya m. Kyeva*. Kyiv: Phytosociocenter, 82 pp. [Чоха О.В. *Газонні покриття м. Києва*. Київ: Фітосоціоцентр, 82 с.].
- Chokha O.V. 2007. *Ecology and noospherology*, 18(1–2): 36–50. [Чоха О.В. 2007. Синтаксономія рослинності газонів м. Києва. Клас *Plantaginetea majoris*. *Екологія та ноосферологія*. 18(1–2): 36–50].
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát Z. 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science*, 13: 79–90. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x>
- Chytrý M., Danihelka J., Kaplan Z., Wild J., Holubová D., Novotný P., Řezníčková M., Rohn M., Dřevojan P., Grulich V., Klimešová J., Lepš J., Lososová Z., Pergl J., Sádlo J., Šmarda P., Štěpánková P., Tichý L., Axmanová I., Bartušková A., Blažek P., Chrtěk J. Jr., Fischer F. M., Guo W.-Y., Herben T., Janovský Z., Konečná M., Kühn I., Moravcová L., Petřík P., Pierce S., Prach K., Prokešová H., Štech M., Těšitel J., Těšitelová T., Večeřa M., Zelený D., Pyšek P. 2021. Pladias Database of the Czech Flora and Vegetation. *Preslia*, 93: 1–87. <https://doi.org/10.23855/preslia.2021.001>
- 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., Chumak K.V. 1992. *Ukrainian Botanical Journal*, 49(6): 22–27. [Дідух Я.П., Чумак К.В. 1992. Геоботанічна характеристика заказника "Лісники" (м. Київ). *Український ботанічний журнал*, 49(6): 22–27].
- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Iemelianova S.M., Bagrikova N.O., Borysova O.V., Borsukevych L.M., Vynokurov D.S., Gapon S.V., Gapon Yu.V., Davydov D.A., Dvoretzkyi T.V., Didukh Ya.P., Zhmud O.I., Kozyr M.S., Konishchuk V.V., Kuzemko A.A., Pashkevych N.A., Ryff L.E., Solomakha V.A., Felbaba-Klushyna L.M., Fitsailo T.V., Chorna H.A., Chorney I.I., Shelyag-Sosonko Yu.R., Iakushenko D.M. 2019. *Prodrome of the Vegetation of Ukraine*. Eds D.V. Dubyna, T.P. Dziuba. Kyiv: Naukova Dumka, 782 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Смельянова С.М., Багрикова Н.О., Борисова О.В., Борсукевич Л.М., Винокуров Д.С., Гапон С.В., Гапон Ю.В., Давидов Д.А., Дворецкий Т.В., Дідух Я.П., Жмуд О.І., Козир М.С., Конішук В.В., Куземко А.А., Пашкевич Н.А., Рифф Л.Е., Соломаха В.А., Фельбаба-Клушина Л.М., Фіцайло Т.В., Чорна Г.А., Чорней І.І., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Якушенко Д.М. 2019. Продромус рослинності України. Відп. ред. Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба. Київ: Наукова думка, 782 с.].
- Dubyna D.V., Ennan A.A., Dziuba T.P., Vakarenko L.P., Kiriushkyna H.M., Shykhaleeva H.M. 2018. *Chornomorskyi Botanical Journal*, 14 (3): 562–573. [Дубина Д.В., Еннан А.А., Дзюба Т.П., Вакаренко Л.П., Кірюшкіна Г.М., Шихалєєва Г.М. 2018. Синтаксономія рудеральної рослинності долини Куяльницького лиману. *Чорноморський ботанічний журнал*. 14 (3): 562–573]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/18.143/4>
- Dubyna D.V., Neuhäyslova Z., Dziuba T.P., Shelyag-Sosonko Yu.R. 2004. *Klasyfikatsiya ta prodromus roslыnnosti*

- vodoym, Perezvolozhenykh terytoriy ta aren Pivnichnoho Prychornomor'ya. Kyiv: Phytosociocenter, 200 pp. [Дубина Д.В., Нойгойзлова З., Дзюба Т.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 2004. Класифікація та продромус рослинності водойм, перезволожених територій та арен Північного Причорномор'я. Київ: Фітосоціоцентр, 200 с.].
- Dziuba T.P., Dubyna D.V., Tymoshenko P.A., Iemelianova S.M. 2019. In: *Synanthropization of the vegetation cover of Ukraine: III All-Ukrainian Scientific Conference: book of scientific articles*. Kyiv, pp. 42–47. [Дзюба Т.П., Дубина Д.В., Тимошенко П.А., Ємельянова С.М. 2019. Рудеральна рослинність залізничних шляхів міста Києва. В зб.: *Синантропізація рослинного покриву України: III Всеукраїнська наукова конференція: збірник наукових статей*. Київ, с. 42–47].
- Dziuba T.P., Solomakha T.D., Tymoshenko P.A. 2010. Roslynni uhrupovannya. In: *Pereyaslav-Khmelnitskyi. Pryroda: roslynniy svit*; Eds. V.P. Kotsur, V.M. Dzhuran, M.M. Fedoronchuk, M.V. Shevera. Korsun-Shevchenkivskiy: FOP Maydanchenko I.S., pp: 86–95. [Дзюба Т.П., Соломаха Т.Д., Тимошенко П.А. 2010. Рослинні угруповання. В кн.: *Переяслав-Хмельницький. Природа: рослинний світ*; за ред. В.П. Коцура, В.М. Джурана, М.М. Федорончука, М.В. Шевери. Корсунь-Шевченківський: ФОП Майданченко І.С., С. 86–95].
- Epikhin D.V. 2006. *Ekosistemy Kryma, ikh optimizatsiya i okhrana*, 16: 127–135. [Епихин Д.В. 2006. Синантропная растительность города Симферополя. *Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана*, 16: 127–135].
- eVeg – a database upon European vegetations. Available at: <https://www.e-veg.net/app/15021> (Accessed 15 June 2020).
- Golovanov Ya.M., Abramova L.M. 2018. *Samarskaya Luka: problemy regionalnoy i globalnoy ekologii*, 27(4): 137–143. [Голованов Я.М., Абрамова Л.М. 2018. Разнообразие растительности городов южной промышленной зоны Республики Башкортостан. *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*, 27(4): 137–143]. <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10102>
- Goncharenko I., Yatsenko G. 2020. Phytosociological study of the forest vegetation of Kyiv urban area (Ukraine). *Hacquetia*, 19/1: 99–126. <https://doi.org/10.2478/hacq-2019-0012>
- Goncharenko I.V., Kozyr M.S., Senchylo O.O. 2020. Classification of the floodplain meadows of the Seym and the Dnieper river valleys in the north-eastern part of Ukraine. *Biologia (Bratislava)*, 75 (1): 53–70. <https://doi.org/10.2478/s11756-019-00361-5>
- Goncharenko I.V., Holyk G.M. 2015. *Phytodiversity of Eastern Europe*, 9(4): 129–158. [Гончаренко І.В., Голик Г.М. 2015. Классификация и фитоэкологическая оценка лесопарковой растительности г. Киева. *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 9(4): 129–158].
- Grechyshkina Yu.V. 2010. The Native Flora of Kyiv City: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 23 pp. [Гречишкіна Ю.В. 2010. Природна флора судинних рослин м. Києва: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 23 с.].
- Hamor F.D. 1987. *Ukrainian Botanical Journal*, 44 (5): 36–43. [Гамор Ф.Д. 1987. Класифікація видів та угруповань сегетальної рослинності Закарпаття. *Український ботанічний журнал*, 44 (5): 36–43].
- Hennekens S.M., Schaminée J. 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 12: 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>
- Hill M.O., Gauch H. 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique *Vegetatio*, 42: 47–58. <https://doi.org/10.1007/BF00048870>
- Holyk G.M., Goncharenko I.V. 2017. *Ecology and noospherology*, 28(1-2): 49–63. [Голик Г.М., Гончаренко І.В. 2017. Синтаксономія деревної рослинності м. Київ, її синфітоіндикаційний аналіз та антропогенна трансформація. *Екологія та ноосферологія*, 28(1-2): 49–63]. <https://doi.org/10.15421/031705>
- Gomlya L.M. 2005. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 1(22): 1–187. [Гомля Л.М. 2005. Рослинність долини річки Хорол. *Український фітоценологічний збірник. Сер. А*, 1 (22): 1–187].
- Ishbirdin A.R., Mirkin B.M., Solomeshch A.I., Sakhapov M.T. 1988. *Sintaksonomiya, ekologiya i dinamika ruderalnikh soobshchestv Bashkirii*. Ufa, 161 pp. [Ишбирдин А.Р., Миркин Б.М., Соломещ А.И., Сахапов М.Т. 1988. *Синтаксономия, экология и динамика рудеральных сообществ Башкирии*. Уфа, 161 с.].
- Kopecký K., Hejný S. 1974. A new approach to the classification of anthropogenic plant communities. *Vegetatio*, 29: 17–20. <https://doi.org/10.1007/BF02390892>
- Kozyr M.S. 2013. *Ekosystemy, yikh optimizatsiya ta okhorona*, 8: 71–77. [Козыр М.С. 2013. Лісова рослинність урочища Ліса Гора (м. Київ). *Екосистеми, їх оптимізація та охорона*, 8: 71–77].
- Kozyr M.S., Zhyhalenko O.A., Kalyta H.O. 2017. *Chornomorskyi Botanical Journal*, 13 (1): 57–71. [Козир М.С., Жигаленко О.А., Калита Г.О. 2017. Луки заплавної комплексів м. Київ. *Чорноморський ботанічний журнал*, 13(1): 57–71]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/17.131/5>
- Kozyr N.S. 2012. In: *Populyatsiyna ekolohiya roslyn: suchasnyi stan, tochky rostu*. Sumy: Sumskyi natsionalnyi ahraryni universytet, pp. 65–70. [Козыр Н.С. Синтаксономия лесной растительности природно-заповедного фонда г. Киев. В зб.: *Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту: збірник наукових статей*. Суми: Сумський національний аграрний університет, с. 65–70].
- Kucheryavui V.O., Solomakha V.A., Solomakha T.D., Shelyag-Sosonko Yu.R., Kramarets V.O. 1991. *Ukrainian Botanical Journal*, 48 (3): 48–55. [Кучерявий В.О., Соломаха В.А., Соломаха Т.Д., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Крамарець В.О. 1991. Синтаксономія рудеральної

- рослиності м. Львова. *Український ботанічний журнал*, 48 (3): 48–55].
- Kůzmič F., Šilc U., Lososová Z., Mucina L. & numerous data contributors. 2018. An overview of the European annual weed vegetation In: *Vegetation survey 90 years after the publication of Braun-Blanquet's textbook – new challenges and concepts: Book of Abstracts. 27th Congress of the European Vegetation Survey*. Wrocław, p. 126.
- Landucci F., Šumberová K., Tichý L., Hennekens S., Aunina L., Biťá-Nicolae C., Borsukevych L., Bobrov A., Čarni A., De Bie E., Golub V., Hrivnák R., Iemelianova S., Jandt U., Jansen F., Kački Z., Lájer K., Papastergiadou E., Šilc U., Sinkevičienė Z., Stančić Z., Stepanovič J., Teteryuk B., Tzonev R., Venanzoni R., Zelnik I., Chytrý M. 2020. Classification of the European marsh vegetation (*Phragmito-Magnocaricetea*) to the association level. *Applied Vegetation Science*, 23: 1–20. <http://dx.doi.org/10.1111/avsc.12484>
- Levon O.F. 1999. The synanthropic vegetation of the territory of Great Yalta: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.M. Gryshko National Botanical Garden, 16 pp. [Левон О.Ф. Синантропна рослиність території Великої Ялти: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка, 1999. 16 с.].
- Ługowska M., Skrajna T. 2013. Weed communities in potato (*Solanum tuberosum* L.) crops of the Mazowiecki landscape park. *Acta agrobotanica*, 66(1): 119–134. <http://doi.org/10.5586/aa.2013.014>
- Marceno C., Guarino R., Loidi J., Herrera M., Isermann M., Knollová I., Tichý L., Tzonev R., Acosta A.T.R., FitzPatrick Ú., Iakushenko D., Janssen J.A.M., Jiménez-Alfaro B., Kački Z., Keizer-Sedláková I., Kolomyichuk V., Rodwell J.S., Schaminée J.H.J., Šilc U., Chytrý M. Classification of European and Mediterranean coastal dune vegetation. 2018. *Applied Vegetation Science*. 21 (1): 1–27. <https://doi.org/10.1111/avsc.12379>
- McCune B., Mefford M.J. 2006. *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 5*. Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.: MjM Software, 24 pp.
- Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G. 1989. *Slovar ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsentologii*. Moskva: Nauka, 223 pp. [Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. Москва: Наука, 223 с.].
- Mochňák S. 1982. *Burinové spoločenstvá Východoslovenskej nížiny. Záverečná správa*, mscr. Depon. in Ústav krajinej ekológie SAV, Bratislava.
- Mosyakin S., Fedoronchuk M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 345 pp.
- Mosyakin S.L., Yavorska O.H. 2002. The nonnative flora of the Kyiv (Kiev) Urban Area, Ukraine: A checklist and brief analysis. *Urban Habitats*, 1(1): 45–65. Available at: http://www.urbanhabitats.org/v01n01/nonnativekiev_pdf.pdf
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 19 (1): 1–783. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Nazarov M., Vassilev K., Gecheva G., Mardari C., Velev N. 2019. Syntaxonomical diversity of Strazhata hill in the central part of north Bulgaria. In: *Vegetation Diversity and Global Change: Book of Abstracts. 28th Meeting of the European Vegetation Survey*. Madrid, 34 p.
- Oliynyk M.P., Gubar L.M. 2019. Syntaxonomy of plant communities with diagnostic species of genus *Elytrigia*. *Chornomorskyi Botanical Journal*, 15(1): 26–35. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2019-15-1-3>
- Onyshchenko V.A. 2011. *Scientific Herald of Chernivtsy University. Biology (Biological Systems)*, 3(1): 56–75. [Онищенко В.А. 2011. Рослиність ур. Теремки (НПП "Голосіївський", м. Київ). *Вісник Чернівецького Університету. Біологічні системи*. 3(1): 56–75].
- Onyshchenko V.A. 2013a. *Scientific Herald of Chernivtsy University. Biology (Biological Systems)*, 5(1): 93–116. [Онищенко В.А. 2013а. Лісова рослиність ур. Голосіївський ліс (м. Київ). *Вісник Чернівецького Університету. Біологічні системи*, 5(1): 93–116].
- Onyshchenko V.A. 2013b. *Scientific Herald of Chernivtsy University. Biology (Biological Systems)*, 5(3): 395–403. [Онищенко В.А. 2013б. Рослиність ур. Бичок (НПП "Голосіївський", м. Київ). *Вісник Чернівецького Університету. Біологічні системи*, 5(3): 395–403].
- Osyenko V.V. 1996. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 2(2): 88–92. [Осипенко В.В. 1996. Спонтанна рослиність м. Черкаси. 1: Рослиність клумб. *Український фітоценологічний збірник. Серія А*, 2(2): 88–92].
- Osyenko V.V. 1997. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*. 2(7): 89–95. [Осипенко В.В. 1997. Спонтанна рослиність м. Черкаси. 3: Угрупування селітебних територій. *Український фітоценологічний збірник. Серія А*. 2(7): 89–95].
- Osyenko V.V. 1999. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 3(14): 107–122. [Осипенко В.В. 1999. Спонтанна рослиність м. Черкаси. 5. Угрупування рудеральної рослиності. *Український фітоценологічний збірник. Серія А*, 3(14): 107–122].
- Osyenko V.V. Spontanna roslinnist m. Cherkasy: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, 2006, 20 pp. [Осипенко В.В. Спонтанна рослиність м. Черкаси: автореф. дис... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, 2006, 20 с.].
- Osyenko V.V., Shevchyk V.L. 2001. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 1(17): 104–121. [Осипенко В.В., Шевчик В.Л. 2001. Спонтанна рослиність м. Черкаси. 6. Рудеральна рослиність прибережної частини м. Черкаси. *Український фітоценологічний збірник. Серія А*, 1(17): 104–121].

- Otte A. 1984. Bewirtschaftungsgradienten in Sandmohn- und Fingerhirse-Gesellschaften (*Papaveretum argemone*, *Digitarietum ischaemi*) im Tertiären Hügelland (Oberbayern). *Tuexenia*, 4: 103–124.
- Papucha I.V. 1991. *Ukrainian Botanical Journal*, 48(2): 39–41. [Папуча І.В. 1991. Рудеральна рослинність м. Чернігова. *Український ботанічний журнал*, 48(2): 39–41].
- Pashkevych N.A. 2012. In: *Synanthropization of the vegetation cover of Ukraine: II All-Ukrainian Scientific Conference: book of scientific articles*. Kyiv; Pereyaslav-Khmelnytskyi, pp. 71–74. [Пашкевич Н.А. 2012. Екологічні особливості розподілу рудеральних угруповань однорічних злаків у Києві та Київській області. В зб.: *Синантропізація рослинного покриву України: тези наукових доповідей II Всеукраїнської наукової конференції*. Київ, Переяслав-Хмельницький, с. 71–74].
- Roleček J., Tichý L., Zelený D., Chytrý M. 2009. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, 20: 596–602. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x>
- Shmidt V.M. 1980. *Statisticheskie metody v sravnitel'noy floristike*, Leningrad, 176 pp. [Шмидт В.М. 1980. Статистические методы в сравнительной флористике, Ленинград, 176 с.].
- Smetana M.H. 2002. *Syntaksonomiya stepovoi ta ruderalnoi roslinnosti Kryvorizhzhya*. Kryvyi Rih: I.B.I. Publ., 131 pp. [Сметана М.Г. 2002. *Синтаксономія степової та рудеральної рослинності Криворіжжя*. Кривий Ріг: І.Б.І., 131 с.].
- Sørensen T.J. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter*, 5(4): 1–34.
- Soroka M.I. 2008. *Roslynnist Ukrainskoho Roztochchya*. Lviv: Svit, 434 pp. [Сорока М.І. 2008. Рослинність Українського Розточчя. Львів: Світ, 434 с.].
- Stetsyuk V.V., Romanchuk S.P., Shchur Yu.V., Dmytruk O.Yu., Hutsal V.O. 2001. *Kyiv yak ekolohichna systema: pryroda – lyudyna – vyrobnytstvo – ekolohiya*. Kyiv: Tsentr ekol. osvity ta informatsii, 315 pp. [Стецюк В.В., Романчук С.П., Щур Ю.В., Дмитрук О.Ю., Гуцал В.О. 2001. *Київ як екологічна система: природа – людина – виробництво – екологія*. Київ: Центр екол. освіти та інформації, 315 с.].
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 13: 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>
- Tokaryuk A.I. 2019. *Biological systems*, 11(2): 228–242. [Токарюк А.І. 2019. Адвентивні види у рослинному покриві парку-пам'ятки садово-паркового мистецтва місцевого значення "Парк "Жовтневий" м. Чернівці. *Biological systems*, 11(2): 228–242].
- Tsap'yuk L.M. 2012. In: *Synanthropization of the vegetation cover of Ukraine: II All-Ukrainian Scientific Conference: book of scientific articles*. Kyiv; Pereyaslav-Khmelnytskyi, pp. 83–84. [Цап'юк Л.М. 2012. Синтаксономія синантропної рослинності заплави р. Бистриці Солотвинської в межах м. Івано-Франківська. В зб.: *Синантропізація рослинного покриву України: тези наукових доповідей II Всеукраїнської наукової конференції*. Київ; Переяслав-Хмельницький, С. 83–84].
- Tsukanova G.O. 2005. Floristic and conotic diversity of the Dnieper islands within Kyiv and its protection: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 20 pp. [Цуканова Г.О. 2005. Флористичне та ценотичне різноманіття островів Дніпра в межах м. Києва та його охорона: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 20 с.].
- Tüxen R. 1950. Grundriß einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 2: 94–175. https://www.zobodat.at/pdf/Mitt-flori-soz-Arb_NF_2_0094-0175.pdf
- Vițălariu Gh. 1973. Contribuții la cunoașterea vegetației rudérale din Moldova. *Studii și Comunicări, Muzeul de Științe Naturii Bacău*, 23(5): 333–342.
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. 2000. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd ed. *Journal of Vegetation Science*, 11: 739–768. <https://doi.org/10.2307/3236580>
- Whittaker R.H. 1978. *Approaches to classifying vegetation on classification of plant communities* (Ed. R.H. Whittaker). 2nd ed. The Hague: Junk, 31 pp. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5>
- Yavorska O.H., Mosyakin S.L. 2001. *Naukovi zapiski Natsionalnoho universytetu "Kievo-Mohylyanska akademiya"*. Seriya: *Biologiya ta Ekologiya*, 19: 55–68. [Яворська О.Г., Мосякін С.Л. 2001. Адвентивна фракція синантропної флори Київської агломерації. *Наукові записки Національного університету "Києво-Могилянська академія"*. Серія: *Біологія та екологія*, 19: 55–68].
- Yeremenko N.S. 2018. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(4): 356–372. [Єременко Н.С. 2018. Рудеральна рослинність міста Кривий Ріг. II. Клас *Stellarietea mediae*. *Український ботанічний журнал*, 75(4): 356–372]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.04.356>

Recommended for publication by M.M. Fedoronchuk

Дубина Д.В., Ємельянова С.М., Дзюба Т.П., Єременко Н.С., Тимошенко П.А. 2021. Рудеральна рослинність м. Київ. I. Клас *Stellarietea mediae* Tx. et al. in Tx. 1950. Український ботанічний журнал, 78(3): 176–200 [In English].

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

Реферат. У статті представлені результати дослідження угруповань класу *Stellarietea mediae* на території міста Києва. З'ясовано їх сучасний стан і встановлено фітоценотичне різноманіття. На основі сучасних методів статистичного аналізу даних розроблено класифікаційну схему рослинності *Stellarietea mediae* на дослідженій території, а також виявлені провідні фактори територіальної та екологічної диференціації угруповань. Встановлено, що в межах Києва клас представлений 24 асоціаціями та 3 базальними угрупованнями, що належать до 8 союзів на 4 порядків. Їх територіальний розподіл визначають характер та інтенсивність антропогенних порушень, а також тип субстрату та його механічний склад. Охарактеризовані виділені синтаксономічні одиниці та виявлені їх особливості порівняно з аналогічними описаними на території України. Встановлено, що основні відмінності проявляються на рівні супутніх видів склад яких значною мірою корелює із типами антропогенних порушень та забезпеченістю субстратів, де поширені угруповання класу, елементами водно-мінерального живлення. За результатами проведеного ординаційного аналізу встановлено, що розподіл рослинних угруповань *Stellarietea mediae* відбувається вздовж градієнтів сольового режиму едафотопу, а також омбро-, кріо- та терморезимів клімату. На основі проведеного фітоіндикаційного аналізу з'ясовані екологічні оптимуми угруповань по відношенню до провідних факторів середовища. Здійснені дослідження доповнюють інформацію щодо наявності та поширення на території України асоціацій *Digitarietum ischaemii*, *Setario viridis-Erigeronetum canadensis* і *Ambrosietum artemisifoliae*. Запропонована синтаксономічна схема має стати основою типологічних розробок для стратегічного планування та практичного впровадження заходів з оптимізації міського середовища та збалансованого розвитку Київської міської агломерації.

Ключові слова: ординація, фітоіндикація, синтаксономія, урбоекосистеми, Україна



Нові знахідки видів роду *Galerina* (Hymenogastraceae) в Україні

Микола П. ПРИДЮК* 

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

Abstract. The article is a continuation of the series of publications on the genus *Galerina* in Ukraine. In previous publications, those species were considered that are grouped by the presence of remarkable morphological features, for example, tibiiform cystidia, pleurocystidia, or calyptrate spores. This article reports the species of the genus *Galerina* without any noticeable peculiarities (*G. cephalotricha*, *G. norvegica*, *G. pumila*, and *G. triscopa*), as well as few recently found in Ukraine species possessing pleurocystidia (*G. karstenii*) and tibiiform cystidia (*G. hybrida* and *G. tibiicystis*) recorded after the relevant articles have been published. The infrageneric position of many of the considered here species still remains indeterminate. For all reported species, their diagnoses, locality data in Ukraine, general distribution in the world, as well as original drawings of their carpophores and microstructures, are provided.

Keywords: distribution, mosses, *Mycenopsis*, new records, pleurocystidia, tibiiform cystidia, *Tubariopsis*

Article history. Submitted 10 March 2021. Revised 21 May 2021. Published 29 June 2021

Citation. Prydiuk M.P. 2021. New records of species of the genus *Galerina* (Hymenogastraceae) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(3): 201–213 [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.03.201>

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

*Corresponding author (e-mail: prydiuk@gmail.com)

Вступ

Починаючи з 2016 року, було опубліковано кілька статей, присвячених розповсюдженню видів роду *Galerina* Earle (Hymenogastraceae) в Україні. У вказаних статтях види були згруповані за наявністю якоїсь спільної морфологічної ознаки, наприклад, цистид кеглеподібної форми (Prydiuk, 2016), плевроцистид (Prydiuk, 2020) або каліптратних спор (Prydiuk, 2021). Проте залишилися неохопленими деякі види *Galerina*, які не мають плевроцистид або каліптратних спор, а їхні хейлоцистиди здебільшого більш-менш пляшкоподібної форми (нерідко деформованої). Це такі види, як *G. cephalotricha* Kühner, *G. norvegica* A.H.Sm., *G. pumila* (Pers.: Fr.) M.Lange та *G. triscopa* (Fr.) Kühner. Крім того, вже після публікації відповідних статей (Prydiuk,

2016, 2020) для України були знайдені нові види як з кеглеподібними цистидами (*Galerina hybrida* Kühner та *G. tibiicystis* (G.F.Atk.) Kühner), так і з плевроцистидами в гіменії (*G. karstenii* A.H.Sm. & Singer). Тому сім видів, згаданих вище, стали предметом нашого дослідження.

Систематичне положення більшості з вищеназваних видів у межах роду *Galerina* залишається невизначеним. Лише три види за результатами молекулярних досліджень вдалося віднести до конкретних підродів: *G. cephalotricha* – до *Mycenopsis*, а *G. hybrida* та *G. tibiicystis* – до *Tubariopsis*, два види (*G. pumila* та *G. triscopa*) поки що мають невизначену позицію (Gulden et al., 2005). Решта розглянутих у статті видів (*G. karstenii* та *G. norvegica*) ще не були об'єктами молекулярно-філогенетичних досліджень.

Матеріали та методи

Описи макро- та мікроструктур базуються на зразках з України. Форму та розміри плодових тіл описували на прикладі 1–5 екземплярів кожного виду. Деталі мікроскопічної будови гриба досліджували на сухих зразках. Для цього виготовляли поперечні (для пластинок), радіальні (для кутикули шапинки) та поздовжні (для покривів ніжки) зрізи частин плодового тіла гриба. Їх робили приблизно на половині радіуса шапинки (для пластинок і кутикули шапинки), а також на верхівці та в середній частині ніжки. Отримані зрізи монтували в 3%-му розчині КОН і забарвлювали Конго-червоним для більшої контрастності. Розміри спор, наведені в статті, ґрунтуються на вимірах 20 випадково відібраних екземплярів (у т. ч. найменшого та найбільшого) з одного й того самого плодового тіла. Для інших мікроструктур (базидій, цистид тощо) міряли по 10 об'єктів.

У статті використані такі умовні позначення: L – кількість пластинок гіменофору, які досягають ніжки; l – кількість пластинок, що не досягають ніжки, між двома довгими; ав. L – середня довжина спори анфас; ав. B – середня ширина спори анфас; Q – відношення довжини спори до її ширини (квотієнт); ав. Q – середнє значення квотієнта. Зразки карпофорів, які описані в статті, зберігаються в Національному гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW-M).

Результати та обговорення

Загалом на території України зареєстровано 26 видів роду *Galerina* включно з наведеними у попередніх статтях (Prydiuk, 2016, 2020). Серед представлених у статті два (*G. norvegica* та *G. pumila*) були зареєстровані в нашій країні раніше (Bobyak, 1907; Besedina, 1998; Prydiuk, Orlov, 2003; Karpenko, 2011). Решта п'ять знайдені в Україні в результаті наших досліджень. Стисло інформацію щодо трьох з них (*G. cephalotricha*, *G. hybrida* та *G. triscopa*) ми вже наводили (Dudka et al., 2009a, b, 2019; Heluta et al., 2019). Вид *G. triscopa* пізніше був виявлений також іншими авторами (Fokshei et al., 2013). Дані про *G. karstenii* та *G. tibiicystis* тут наводимо вперше. Таким чином, з урахуванням усіх вищеназваних знахідок рід *Galerina* на сьогодні в Україні представлений 31 видом. Нижче подано докладну інформацію про види, названі нами вище.

Galerina cephalotricha Kühner, Bulletin de la Société Mycologique de France 88(2): 152. 1973. – Рис. 1.

Galerina mniophila var. *cephalotricha* (Kühner) A. de Haan & Walley, Fungi non Delineati 23: 45. 2002.

Шапинка 0,5–1,5 см, спочатку округло-конічна, згодом дзвоникоподібна, зрештою випукла, іноді зі слабкопомітною випуклістю в центрі, гідрофанна, прозора-смуриста майже до центру, сира – медово-коричнева, світло-коричнева або темно-жовтувато-коричнева, злегка світліша по краях, підсихаючи, стає блідо-коричнювато-вохристою, у молодих екземплярів по краях шапинки помітні окремі волокна покривала. Пластинки широкоприслі з зубцем, негусті (L = 14–18, l = 1(–3)), досить широкі (до 0,3 см), випуклі, блідо-коричневі до жовтуватих. Ніжка 5,0–8,5 × 0,2–0,4 см, циліндрична, зі злегка потовщеною булавоподібною основою, часом звужена посередині, трубчаста, борошниста у верхній частині, світло-коричнева, покривало спостерігається практично по всій довжині ніжки (окрім верхньої частини) у вигляді рідких але добре помітних білуватих волокон. М'якуш у шапинці та ніжці коричнюватий, з борошnistим запахом та смаком. Споровий порошок світло іржаво-рудий.

Спори (8,5–)9,0–11,5 × 5,5–6,5 мкм, Q = 1,37–1,92, ав. L = 10,4 ± 0,79 мкм, ав. B = 6,1 ± 0,27 мкм, ав. Q = 1,70 ± 0,13, практично гладенькі, злегка бородавчасті, зі слабо вираженим супрагілярним диском, помітним лише в боковій проекції спори, анфас видовженояйцеподібні та еліпсоїдацеподібні, у профіль мигдалеподібні, із округло-конічною верхівкою, досить товстостінні, вохристі до блідо-коричнюватих. Базидії 17,0–24,0 × 8,0–9,5 мкм, булавоподібні, дво- та чотириспорові. Хейлоцистиди 24,0–45,0 × 7,0–10,0 мкм, мішкоподібні до пляшкоподібних, із закругленими, часто голівчасто потовщеними верхівками 5–10 мкм завш., нерідко практично кеглеподібні. Плевроцистиди відсутні. Пілоцистиди відсутні. Каулоцистиди 40–80 × 7–8 мкм, видовжено-пляшкоподібні, часто майже циліндричні, зі злегка булавоподібно або голівчасто потовщеними верхівками 5,0–6,5 мкм завш. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи 5–10 мкм завтов., гладенькі, блідо-коричневі. Пряжки є.

Маленькими групами на зелених, рідше сфагнових мохах, у лісах та на відкритих місцях. Рідкісний, поки що знайдений в Україні лише в двох локалітетах. Плодові тіла трапляються у червні-вересні.

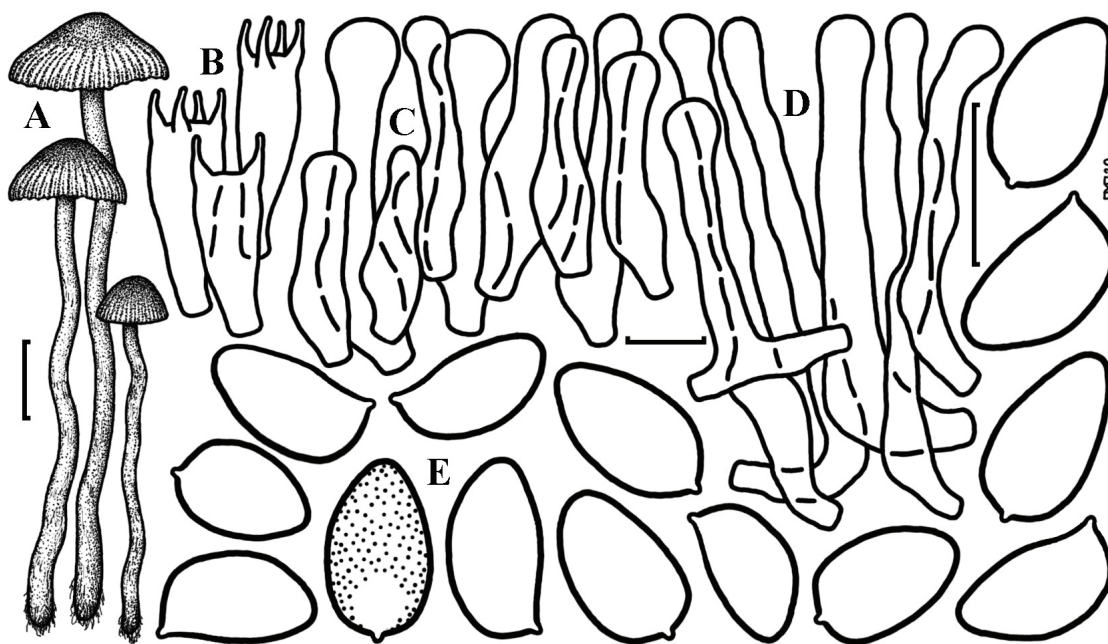


Рис. 1. *Galerina cephalotricha*. A: плодові тіла; B: базидії; C: хейлоцистиди; D: каулоцистиди; E: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодів тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 1. *Galerina cephalotricha*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: caulocystidia; E: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 µm for microstructures

Досліджені зразки. Волинська обл., Любешівський р-н, Національний природний парк (НПП) "Прип'ять-Стохід", Любешівське державне лісове господарство, Любешівське л-во, кв. 18, сосновий ліс зеленомоховий, на зелених мохах, N 51°48'20.2", E 25°35'30.3", 06.10.2020 (KW-M71468). Закарпатська обл., Міжгірський р-н, НПП "Синевир", Синевирське природоохоронне науково-дослідне відділення (ПНДВ), урочище Гедешова, ялиново-буковий ліс, на оброслому мохом гнилому стовбурі ялини, N 48°31'07.9", E 23°37'51.0", 05.06.2013 (KW-M71300), зібр. І.О. Дудка. Івано-Франківська обл., Верховинський р-н, НПП "Верховинський", між горами Васильків та Плоска, полонина, на зелених мохах, N 47°45'01.1", E 24°53'54.4", 23.09.2014 (KW-M71301).

Загальне поширення. Європа (Австрія, Велика Британія, Данія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Україна, Фінляндія, Франція). Азія (Росія – Сибір). Північна Америка (Канада) (Gulden, 2012; GBIF, 2019: <https://www.gbif.org/uk/species/2533807>).

Характерними рисами цього виду є плодові тіла з добре помітними залишками волокнистого

покривала на ніжці, голівчасті (хоча здебільшого не кеглеподібні) хейлоцистиди та майже гладенькі спори. Певну схожість до *G. cephalotricha* має *G. mniophila* (Lasch: Fr.) Kühner, який відрізняється темнішими плодовими тілами, формою хейлоцистид (у останніх верхівки часто потовщені, але вони ніколи не набувають кеглеподібної форми) та довгими спорами (до 12,5 мкм) (Gulden, 2012).

***Galerina hybrida* Kühner**, Travaux du Laboratoire de 'La Jaysinia' a Samoëns 3: 74. 1969. – Рис. 2.

Шапінка 0,5–1,5 см, спочатку округло-конічна, згодом дзвоникоподібна, зрештою розпростерта з округлим горбком у центрі, гігрофанна, прозоросмугаста на 1/2 радіуса, сира – спочатку червонувато-коричнева, згодом жовтувато-коричнева або вохриста, блідіша по краю, підсихаючи, стає блідо-коричнювато-вохристою, покривало відсутнє. Пластинки прирослі до широкоприрослих, досить густі (L = 18–22, l = 1(–3)), неширокі (до 0,2 см), випуклі, спочатку білуваті, згодом жовтувато-коричневі до червонувато-рудих. Ніжка 4,0–9,5 × 0,15–0,3 см, циліндрична, з булавоподібною основою, трубчаста, борошниста по всій довжині,

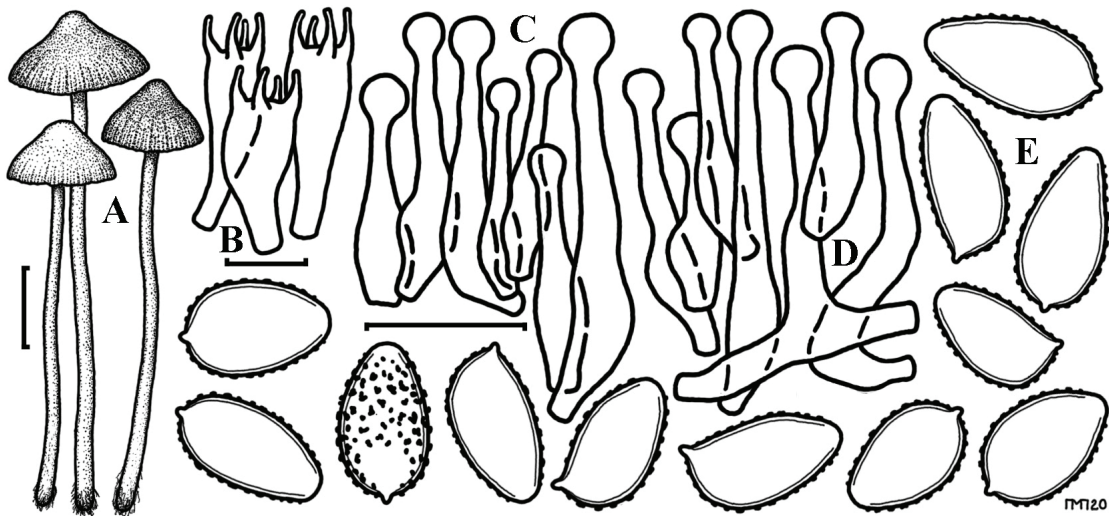


Рис. 2. *Galerina hybrida*. А: плодові тіла; В: базидії; С: хейлоцистиди; D: каулоцистиди; Е: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодових тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 2. *Galerina hybrida*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: caulocystidia; E: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μm for microstructures

вохриста до блідо-рудуватої, покривало відсутнє. М'якуш у шапинці та ніжці блідо-коричнюватий, без особливого запаху та смаку. Споровий порошок світло іржаво-рудий.

Спори $8,5\text{--}11,0 \times 5,5\text{--}6,5(-6,7)$ мкм, $Q = 1,46\text{--}1,83$, $\text{av. } L = 9,4 \pm 0,62$ мкм, $\text{av. } B = 5,8 \pm 0,35$ мкм, $\text{av. } Q = 1,60 \pm 0,11$, зморшкувато-бородавчасті, зі слабо вираженим супрагілярним диском, анфас яйцеподібні, видовженояйцеподібні та еліпсоїдаїцеподібні, у профіль мигдалеподібні, зі злегка загостреною верхівкою та калусом, досить товстостінні, жовтувато-коричнюваті. Базидії $18,0\text{--}22,0 \times 8,0\text{--}9,5$ мкм, булавоподібні, чотириспорові. Хейлоцистиди $25\text{--}50 \times 7\text{--}8$ мкм, кеглеподібні, з довгими шийками, які нечітко відділені від основного тіла цистиди та округлими голівками $4,0\text{--}6,5$ мкм завш. Плевроцистиди відсутні. Пілоцистиди у дослідженого зразка не виявлені. Каулоцистиди $22,0\text{--}50,0 \times 6,0\text{--}6,5(-7,0)$ мкм, видовженокеглеподібні, з голівками $4,5\text{--}6,0$ мкм завш. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи $5\text{--}12$ мкм завтов., гладенькі або злегка зернисто інкрустовані, блідо-коричневі. Пряжки є.

Маленькими групами та поодинокі на сфагнових мохах, у заболочених лісах та сфагнових болотах. В Україні ймовірно рідкісний, поки що знайдений з єдиного локалітету. Плодові тіла трапляються у вересні.

Досліджені зразки. Хмельницька обл., Ізяславський р-н, НПП "Мале Полісся", берег оз. Святе, сосновий ліс сфагновий, на сфагнових мохах, N $50^{\circ}13'00,6''$, E $26^{\circ}50'00,6''$, 14.09.2018 (KW-M71303).

Загальне поширення. Європа (Велика Британія, Данія, Естонія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Україна, Фінляндія, Франція, Швеція) (Gulden, 2012; GBIF, 2019: <https://www.gbif.org/ru/species/8210177>).

Найближчим до *G. hybrida* видом є *G. tibiicystis*, який, за даними Г. Гульден (Gulden, 2012), відрізняється вужчими спорами без калуса. Крім того виявилось, що українські зразки *G. hybrida* та *G. tibiicystis* сильно відрізняються і за розмірами каулоцистид. Якщо у першого виду вони приблизно такої самої величини, що й хейлоцистиди, то у *G. tibiicystis* каулоцистиди виявилися значно більшими, ніж гіменіальні цистиди. Хоча Гульден (Gulden, 2012) не наводить жодної інформації про розміри каулоцистид *G. tibiicystis*, дані Р. Вотлінга та Н.М. Грегорі (Watling, Gregory, 1993) підтверджують наші спостереження, оскільки вони вказують, що довжина каулоцистид *G. tibiicystis* досягає 100 мкм при максимальній довжині хейлоцистид $60(-65)$ мкм. Про те, що каулоцистиди *G. tibiicystis* бувають довшими за хейлоцистиди, згадують також А.Г. Сміт

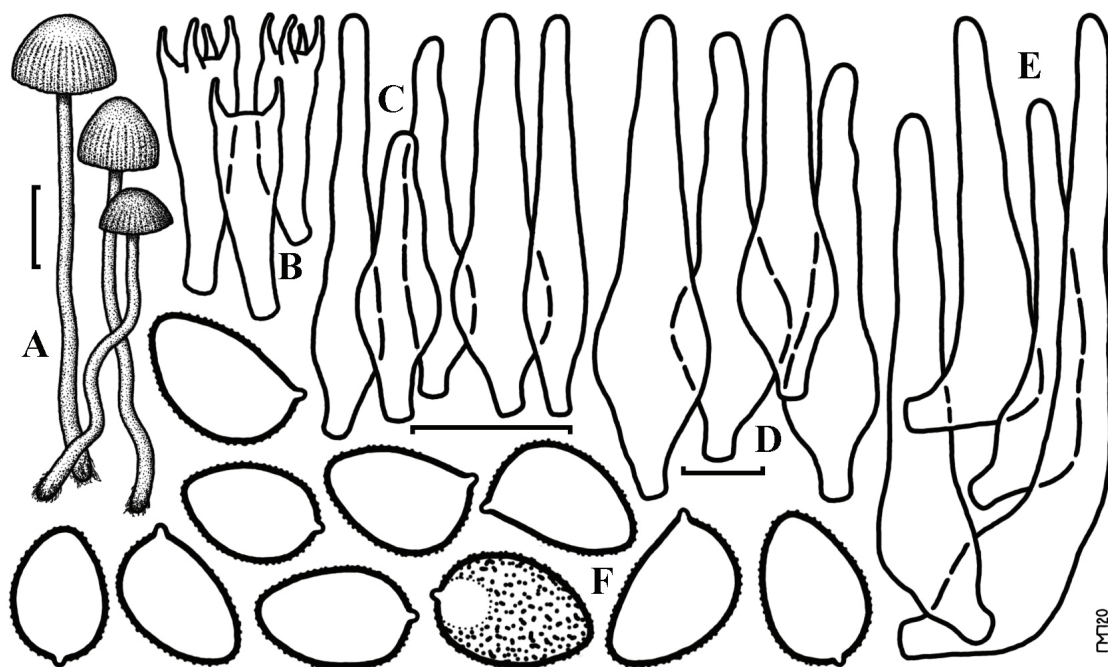


Рис. 3. *Galerina karstenii*. A: плодові тіла; B: базидії; C: хейлоцистиди; D: плевроцистиди; E: каулоцистиди; F: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодових тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 3. *Galerina karstenii*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: pleurocystidia; E: caulocystidia; F: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μ m for microstructures

та Р. Зінгер (Smith, Singer, 1964), проте, на жаль, не наводять їхні точні розміри. Отже, відносна довжина кауло- та хейлоцистид є ще однією важливою ознакою для розмежування цих двох видів.

***Galerina karstenii* A.H.Sm. & Singer, Monogr. gen. *Galerina*: 319. 1964. – Рис. 3.**

Шапинка 0,5–1,5 см, спочатку округло-конічна, згодом дзвоникоподібна, напівкуляста, зрештою випукла, здебільшого з невеликою випуклістю в центрі, гідрофанна, прозоро-смуриста майже до центру, сира – жовтувато-коричнева, жовтувато-вохриста або світло-жовтувато-коричнева, злегка світліша по краях, підсихаючи, стає блідо-жовтувато-вохристою, покривало відсутнє. Пластинки прирослі до широкоприрослих, часом із зубцем, негусті ($L = 16\text{--}18, l = 1\text{--}3$)), неширокі (до 0,2 см), випуклі, блідо-жовті, згодом жовтувато-руді до іржаво-рудих. Ніжка 5,0–7,5 \times 0,15–0,2 см, циліндрична, з булавоподібною основою, трубчаста, борошниста по всій довжині, світло-жовтувато-коричнева, згодом у нижній частині поступово темнішає до іржаво-коричневої, без жодних слідів покривала. М'якуш у шапинці та

ніжці коричнюватий, без особливого запаху та смаку. Споривий порошок світло-іржаво-рудий.

Спори 7,0–10,0 \times 5,5–7,0 мкм, $Q = 1,31\text{--}1,54$, av. $L = 9,1 \pm 0,77$ мкм, av. $B = 6,3 \pm 0,37$ мкм, av. $Q = 1,40 \pm 0,07$, дрібнобородавчасті, із погано помітним супрагілярним диском, анфас яйцеподібні та еліпсояйцеподібні, у профіль яйцемигдалеподібні, із округло-конічною верхівкою, досить товстостінні, вохристі до блідо-коричнюватих. Базидії 24,0–29,0 \times 7,5–9,5 мкм, булавоподібні, чотириспорові, зрідка трапляються двоспорові. Хейлоцистиди 35,0–55,0 \times 8,5–13,0 мкм, веретеноподібні та веретенопляшкоподібні, з закругленими верхівками 3,5–5,0 мкм завш. Плевроцистиди 45–60 \times 13–15 мкм, аналогічної форми, верхівки 4,6–6,0 мкм завтов., трапляються рідко. Пілоцистиди відсутні. Каулоцистиди 45–80 \times 10–15 мкм, аналогічної форми, із закругленими верхівками 4–5 мкм завтов. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи 5–10 мкм завтов., гладенькі або злегка зернисті, блідо-коричневі. Пряжки є.

Поодинокі та маленькими групами на зелених, рідше сфагнових мохах, у лісах та відкритих місцях.

Рідкісний в Європі та світі вид, поки що знайдений з єдиного локалітету в Україні. Плодові тіла трапляються в жовтні.

Досліджені зразки. Волинська обл., Любешівський р-н, НПП "Прип'ять-Стохід", урочище Сваловицька дача, 33 кв., березово-сосновий ліс, на зелених мохах, N 51°53'23.8", E 25°38'06.9", 09.10.2019 (KW-M71304).

Загальне поширення. Європа (Австрія, Іспанія, Нідерланди, Норвегія, Польща, Україна, Фінляндія, Франція, Швеція). Північна Америка (Канада, США) (Gulden, 2012; GBIF, 2019: <https://www.gbif.org/ru/species/3342585>).

Вид дуже близький до *G. vittiformis* (Fr.) Singer f. *tetraspora* A.H.Sm. & Singer (як зовні, так і мікроскопічно) але відрізняється меншими та слабкіше скульптурованими спорами і досить нечисленними плевроцистидами (у *G. vittiformis* вони дуже численні) (Smith, Singer, 1964; Gulden, 2012).

***Galerina norvegica* A.H.Sm. in A.H.Sm. & Singer,** Monogr. gen. *Galerina*: 146. 1964. – Рис. 4.

Galerina gibbosa J.Favre, Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 53: 140. 1936. – *Galera gibbosa* (J.Favre) Kühner in Kühner & Romagn., Flore anal. champ. supér.: 319. 1953.

Шапинка 0,5–1,5 см, спочатку округло-конічна, згодом дзвоникоподібна, напівкуляста, зрештою випукло-розпростерта, здебільшого з невеликою але добре помітною випуклістю в центрі, гідрофання, прозоро-смуриста майже до центру, сира – коричнювато-жовта або жовто-вохриста, злегка світліша по краях, підсихаючи, стає світло-медово-жовтою, без покривала. Пластинки широкопророслі, здебільшого із зубцем, негусті ($L = 12-18$, $l = 1(-3)$), досить широкі (до 0,25–0,3 см), випуклі, жовті, згодом жовтувато-вохристі. Ніжка 4,0–5,5 × 0,1–0,2(–0,3) см, циліндрична, з булавоподібною основою, трубчаста, злегка борошністо-волокниста, особливо у верхній частині, світло-жовта або жовта, в нижній частині помітні волокнисті залишки покривала. М'якуш у шапинці та ніжці жовтий, з борошністим запахом та смаком. Споривий порошок світло-іржаво-рудий.

Спори 9,0–11,5(–12,0) × 5,0–6,5 мкм, $Q = 1,58-2,2$, ав. $L = 10,5 \pm 0,76$ мкм, ав. $B = 5,7 \pm 0,33$ мкм, ав. $Q = 1,83 \pm 0,12$, слабкобородавчасті, майже гладенькі, з малопомітним супрагілярним диском, анфас від видовженоїцеподібних до еліпсоподібних, у профіль мигдалеподібні та еліпсомигдалеподібні, із округлою верхівкою,

досить товстостінні, коричнювато-вохристі або коричнюваті. Базидії 20,0–31,0 × 7,5–11,0 мкм, булавоподібні, дво- та чотириспорові. Хейлоцистиди 34,0–60,0 × 7,0–9,5 мкм, варіабельні за формою, веретеноподібні, веретенопляшкоподібні та майже циліндричні, здебільшого звивисті та місцями звужені, верхівки здебільшого закруглені або злегка загострені, 3,5–5,5 мкм завтов., проте нерідко злегка або сильно потовщені, часом голівчасті, до 12,5 мкм завтов. Плевроцистиди відсутні. Пілоцистиди відсутні. Каулоцистиди 35–70 × 7–13 мкм, форма варіює від булавоподібною або майже циліндричною до мішкоподібною або веретеноподібною, верхівки закруглені або злегка потовщені, 3,5–6,0 мкм завтов., проте нерідко сильно роздуті, і тоді можуть досягати 9,5–17,0 мкм завш. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи 3,5–10,0 мкм завтов., гладенькі або злегка зернисто інкрустовані, блідо-жовтувато-коричневі. Пряжки є.

Поодинокі та маленькими групами на сфагнових мохах, у заболочених лісах та сфагнових болотах. Рідкісний у Європі вид, ймовірно, в Україні теж, поки що знайдений з трьох локалітетів. Плодові тіла трапляються у вересні.

Досліджені зразки. Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, Карпатський НПП, Ворохтянське ПНДВ, близько 1,5 км на південний схід від смт Ворохта, ялиновий ліс, на зелених мохах з домішкою сфагнових, N 48°15'28.2", E 24°36'05.1", 14.09.2015 (KW-M71306); там само, урочище Болото Рудяк, сфагнове болото, на сфагнових мохах, N 48°14'57.2", E 24°36'47.5", 17.09.2015 (KW-M71307). Хмельницька обл., Ізяславський р-н, НПП "Мале Полісся", берег оз. Святе, заболочений сосняк, на сфагнових мохах, N 50°13'00.6", E 26°50'00.6", 14.09.2018 (KW-M71308).

Інші знахідки в Україні. Житомирська обл., Новоград-Волинський р-н, гідрологічний заказник загальнодержавного значення "Червоновольський", сфагнове болото, на сфагнових мохах, 14.10.2002 (Prydiuk, Orlov, 2003).

Загальне поширення. Європа (Австрія, Велика Британія, Данія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Росія, Україна, Фінляндія, Франція, Швейцарія, Швеція). Північна Америка (Канада, США) (Smith, Singer, 1964; Nezdoininogo, 1996; Gulden, 2012; GBIF, 2019: <https://www.gbif.org/uk/species/3342860>, <https://www.gbif.org/ru/species/3342690>).

Цей вид можна розпізнати по зростанню на сфагнових мохах, гладеньким еліпсоподібним спорам та досить варіабельним за формою цистидам,

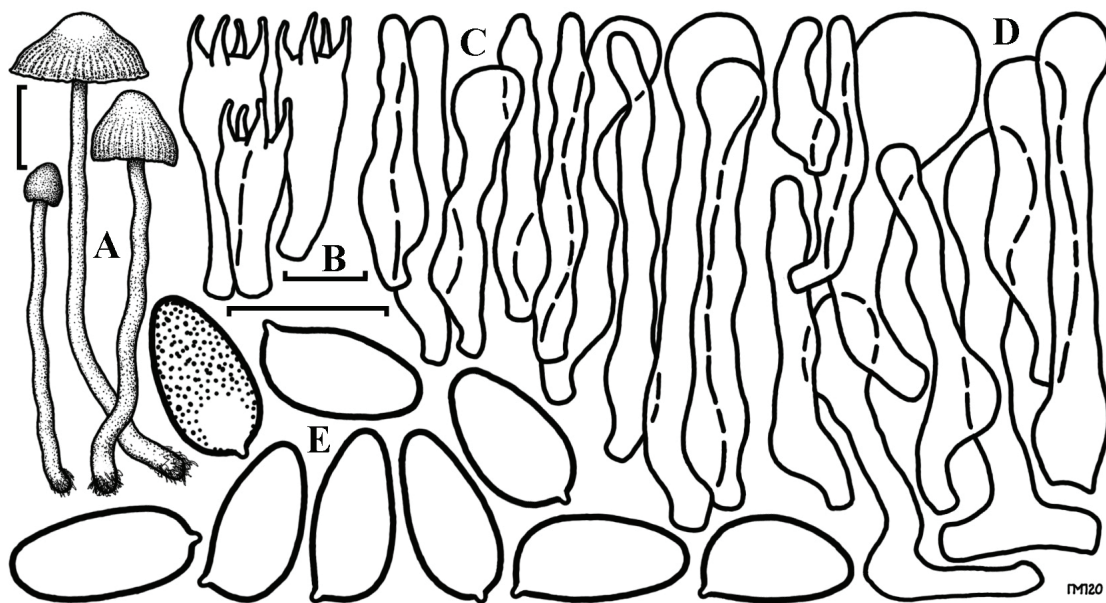


Рис. 4. *Galerina norvegica*. A: плодові тіла; B: базидії; C: хейлоцистиди; D: каулоцистиди; E: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодових тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 4. *Galerina norvegica*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: caulocystidia; E: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μm for microstructures

нерідко із сильно пухиреподібно роздутими верхівками. Схожу форму та розміри спор, а також досить подібні зовні плодові тіла має *G. pumila*, проте карпофори останнього відрізняються переважанням коричнюватих, а не жовтуватих, кольорів, а серед хейло- та каулоцистид ніколи не трапляються сильно роздуті у верхній частині екземпляри. Крім того, *G. pumila* зростає переважно на зелених мохах, а не на сфагнових (Gulden, 2012).

***Galerina pumila* (Pers.: Fr.) M.Lange**, Persoonia 2 (1): 41. 1961. – Рис. 5.

Agaricus pumilus Pers., Synopsis methodica fungorum: 317. 1801. – *Pholiota pumila* (Pers.) Gillet, Les Hyménomycètes ou Description de tous les Champignons qui Croissent en France 1: 432. 1876. – *Derminus pumilus* (Pers.) J.Schröt., Kryptogamen-Flora von Schlesien 3-1(5): 581. 1889. – *Galera pumila* (Pers.) J.Favre, Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Natn Parks 5(33): 204. 1955. – *Agaricus mycenopsis* Fr., Observ. mycol. (Havniae) 2: 38. 1818. – *Galerina mycenopsis* (Fr.) Kühner, Encyclop. Mycol. 7: 190. 1935. – *Galerina vexans* A.H.Sm. & Singer, Mycologia 47: 583. 1955. – *Galerina nybergii* A.H.Sm., A monograph of the genus *Galerina* Earle: 210. 1964. – *Phaeogalera nybergii* (A.H.Sm.) Bon, Documents Mycologiques 21(83):

37. 1991. – *Galerina viscidula* P.D.Orton, Trans. Brit. Mycol. Soc. 91: 554. 1988.

Шапинка 0,5–1,8 см, спочатку округлоконічна, дзвоникоподібна або напівкуляста, в кінці випукла, часто з невеликою випуклістю в центрі, гідрофанна, прозоро-смуриста майже до центру, сира – жовтувато-коричнева, жовто-бура, світло-коричнева або вохристо-рудувата, по краях світліша, в центрі темніша, до іржаво-руді, підсихаючи стає блідо-жовтою або жовтою, у молодих карпофорів по краях є залишки покривала у вигляді негустих білуватих волокон. Пластинки прирослі до широкоприрослих, негусті ($L = 14-18$, $l = 1(-3)$), досить широкі (до 0,3 см), випуклі, блідо-жовті, згодом жовтувато-коричневі, в кінці іржаво-руді. Ніжка 3,0–7,5 × 0,1–0,3 см, циліндрична, часто дещо потовщується донизу, зі злегка потовщеною булавоподібною основою, трубчаста, гладенька, блідо-жовтувато-коричнева або жовтувато-вохриста, покривало спочатку може утворювати невиразне волокнисте кільце у верхній частині ніжки, останнє швидко зникає, згодом спостерігається у вигляді нечисленних білуватих волокон. М'якуш у шапинці та ніжці жовтуватий, без особливих запаху та смаку. Споривий порошок іржаво-рудий.

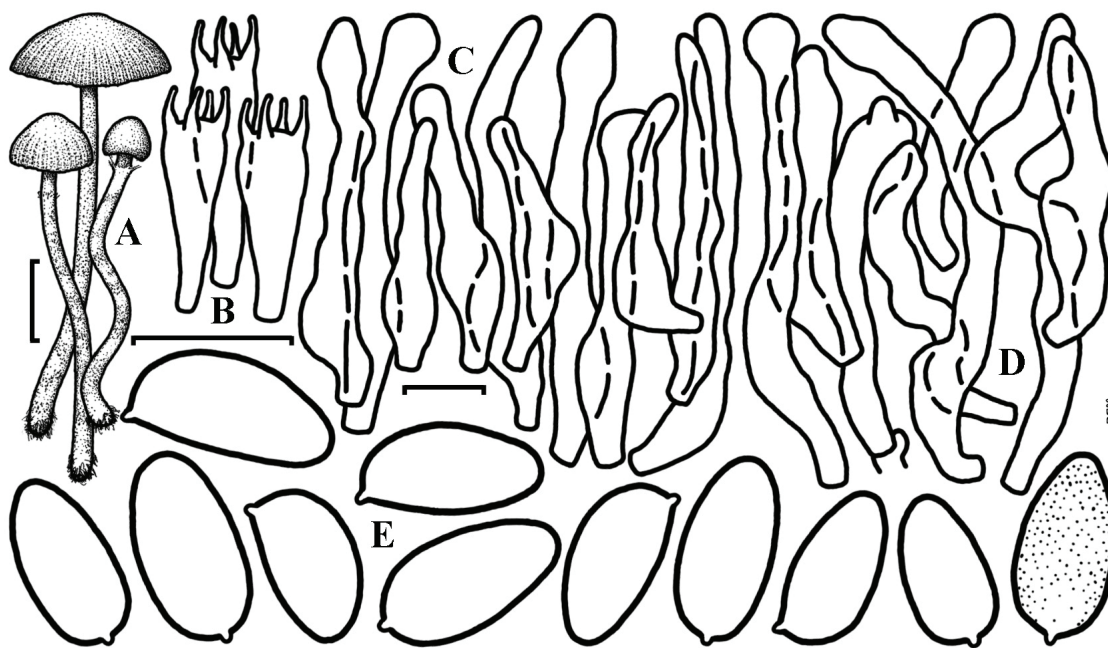


Рис. 5. *Galerina pumila*. A: плодові тіла; B: базидії; C: хейлоцистиди; D: каулоцистиди; E: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодових тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 5. *Galerina pumila*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: caulocystidia; E: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μ m for microstructures

Спори $9,0\text{--}12,0(-13,0) \times 5,5\text{--}6,5$ мкм, $Q = 1,58\text{--}2,18$, $av. L = 10,7 \pm 0,81$ мкм, $av. B = 5,8 \pm 0,30$ мкм, $av. Q = 1,84 \pm 0,11$, гладенькі, без супрагілярного диска, анфас еліпсоподібні та видовжено-яйцеподібні, у профіль мигдалеподібні, із округлою верхівкою, товстостінні, жовтувато-коричневі. Базидії $20,0\text{--}32,0 \times 7,0\text{--}9,5$ мкм, булавоподібні, чотириспорові. Хейлоцистиди $29,0\text{--}60,0 \times 6,5\text{--}10,0$ мкм, видовженопляшкоподібні до майже циліндричних, з закругленими або дещо потовщеними (і при цьому часто дещо загостерними) верхівками $3,5\text{--}7,0$ мкм завш. Плевроцистиди відсутні. Пілоцистиди в обстежених зразків не виявлені. Каулоцистиди $35\text{--}65 \times 5\text{--}7$ мкм, пляшкоподібно-циліндричні, циліндричні або булавоподібно-циліндричні, звивисті, з закругленими або дещо голівчато потовщеними верхівками $4\text{--}7$ мкм завш. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи $5\text{--}8$ мкм завтов., гладенькі та злегка зернисто інкрустовані, блідо-коричневі. Пряжки є.

Поодинокі та невеликими групами на зелених мохах у хвойних і мішаних лісах, іноді на болотах

та луках. Слід зазначити, що один зразок *G. pumila* був нами знайдений на сфагнових мохах, але по сусідству зростали і зелені. Звичайний в Європі вид, досить широко розповсюджений в Україні, можливо навіть фоновий у зеленомохових сосняках. Плодові тіла трапляються в травні-листопаді.

Досліджені зразки. Волинська обл., Шацький р-н, Шацький НПП, Світязьке ПНДВ, 47 кв., біля оз. Люцимер, сосновий ліс з домішкою берези, на зелених мохах, N $51^{\circ}27'56.1''$, E $23^{\circ}55'53.8''$, 09.10.2018 (KW-M71312); там само, 4 кв., сосновий ліс, на зелених мохах, N $51^{\circ}28'28.9''$, E $23^{\circ}47'48.8''$, 10.10.2018 (KW-M71313); там само, 11 кв., сосновий ліс із домішкою берези, на зелених мохах, N $51^{\circ}28'12.4''$, E $23^{\circ}46'19.8''$, 11.10.2018 (KW-M71314); Любешівський р-н, НПП "Прип'ять-Стохід", ДП "Агроліс", 29 кв., сосновий ліс із домішкою берези, на зелених мохах, N $51^{\circ}52'51.9''$, E $25^{\circ}38'17.8''$, 09.10.2019 (KW-M71316); там само, Любешівське мисливське господарство, Сваловицьке л-во, Сваловицька дача, 66 кв., сосновий ліс із домішкою дуба, на зелених мохах, N $51^{\circ}52'14.1''$, E $25^{\circ}37'04.7''$, 09.10.2019 (KW-M71315);

там само, Любешівське ПНДВ, близько 0,5 км на північ від с. Сваловичі, сосновий ліс, на зелених мохах, N 51°52'35.9", E 25°37'28.7", 09.10.2019 (KW-M71317); там само, Любешівське державне лісове господарство, Білоозерське л-во, кв. 42., сосново-дубовий ліс зеленомоховий, на зелених мохах, N 51°54'40.1", E 25°00'06.2", 07.10.2020 (KW-M71470). Київська обл., м. Київ, Конча-Заспа, молодий сосняк, на зелених мохах, N 50°17'44.6", E 30°34'25.5", 21.08.1970 (KW-M71309), збір. М.Я. Зерова. Рівненська обл., Рокитнівський р-н, Рівненський природний заповідник, відділення "Сира Погоня", Більське ПНДВ, кв. 38, сосновий ліс зеленомоховий, на зелених мохах, N 51°29'20.3", E 27°15'17.4", 05.11.2020 (KW-M71472); там само, кв. 41, сосновий ліс зеленомоховий, на зелених мохах, N 51°28'39.6", E 27°14'55.2", 03.11.2020 (KW-M71471); там само, березово-сосновий ліс зеленомоховий, на зелених мохах, N 51°28'13.6", E 27°14'59.9", 05.11.2020 (KW-M71473). Сумська обл., Середино-Будський р-н, НПП "Деснянсько-Старогутський", Старогутська частина, кв. 124, березово-сосновий ліс чорничний, на зелених мохах, N 52°19'28.7", E 33°46'34.8", 17.08.2003 (KW-M71310). Хмельницька обл., Ізяславський р-н, НПП "Мале Полісся", біля оз. Святе, заболочений сосняк, серед сфагнових мохів, N 50°13'00.6", E 26°50'00.6", 14.09.2018 (KW-M71311).

Інші знахідки в Україні. Київська обл., Бориспільський р-н, околиці с. Вишеньки, сосновий ліс, на мохах, 17.06.1990 (Besedina, 1998). Сумська обл., Середино-Будський р-н, НПП "Деснянсько-Старогутський", по всій території, соснові та дубово-соснові ліси, на зелених мохах, травень-листопад; Великописарівський, Тростянецький та Охтирський р-ни, НПП "Гетьманський", по всій території, соснові та дубово-соснові ліси, на зелених мохах, травень-листопад; Глухівський р-н, ландшафтний заказник "Шалигинський", соснові та дубово-соснові ліси, на зелених мохах, травень-листопад; Кролевецький р-н, ботанічний заказник "Андріївський", соснові та дубово-соснові ліси, на зелених мохах, травень-листопад; Лебединський та Сумський р-ни, ландшафтний заказник "Ворожбянський", соснові та дубово-соснові ліси, на зелених мохах, травень-листопад; Ямпільський р-н, ландшафтний заказник "Прудищанський", соснові та дубово-соснові ліси, на зелених мохах, травень-листопад; там само, біля с. Ломленка (лівий берег р. Івотка), заповідне урочище "Ломленка", болотисті луки, на зелених мохах, травень-листопад (Karpenko, 2011).

Тернопільська обл., Бережанський р-н, м. Бережани, пасовисько, на зелених мохах, 1903–1905 (Vobyak, 1907).

Загальне поширення. Європа (Австрія, Бельгія, Велика Британія, Данія, Естонія, Ірландія, Ісландія, Іспанія, Люксембург, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Росія, Україна, Фінляндія, Франція, Швеція). Азія (Росія – Сибір, Чукотка). Північна Америка (Гренландія, Канада, США). Австралія. Антарктика (о. Південна Джорджія, Південні Сандвічеві о-ви) (Watling, Gregory, 1993; Nezdoiminogo, 1996; Gulden, 2012; GBIF, 2019: <https://www.gbif.org/ru/species/8214795>).

Про подібність *G. pumila* до *G. norvegica*, а також про відмінності між цими видами було сказано вище.

***Galerina tibiicystis* (G.F.Atk.) Kühner**, *Encycl. Mycol.* 7: 176. 1935. – Рис. 6.

Galerula tibiicystis G.F.-Atk., *Proc. Amer. Phil. Soc.* 57: 365. 1918. – *Galera tibiicystis* (G.F.Atk.) A. Pearson, *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 35(2): 113. 1952. – *Galera tibiicystis* (G.F.Atk.) Kühner & Romagn., *Flore anal. champ. supér.*: 319. 1953. – *Galerula lasiosperma* G.F.Atk., *Proc. Amer. Phil. Soc.* 57: 364. 1918. – *Galerina mairei* Boutev. & P.-A. Moreau, *Bull. Mycol. Botan. Dauphiné-Savoie* 177: 20. 2005.

Шапинка 0,5–2,5 см, спочатку округло-конічна, згодом дзвоникоподібна до випуклої, зрештою випукло-розпростерта або розпростерта, з випуклістю в центрі, гідрофана, прозора-смуриста майже до центру, сира – вохристо-коричнева, помаранчево-коричнева або червонувато-коричнева, підсихаючи, стає жовтувато-вохристою, покривало відсутнє. Пластинки прирослі та широкоприрослі, негусті ($L = 12-18$, $l = 1(-3)$), неширокі (до 0,2 см), злегка випуклі, блідо-вохристі, згодом вохристі, в кінці світло-руді. Ніжка 4,0–9,5 × 0,2–0,3 см, циліндрична, з булавоподібною основою, трубчаста, борошниста, вохриста, вохристо-коричнева або світло-коричнева, покривало відсутнє. М'якуш у шапинці та ніжці вохристо-коричневий, без особливого запаху та смаку. Спорівий порошок світло іржаво-рудий.

Спори 9,5–12,0(–13,0) × 5,5–6,5 мкм, $Q = 1,67-2,0$, ав. $L = 11,2 \pm 0,83$ мкм, ав. $B = 6,1 \pm 0,30$ мкм, ав. $Q = 1,80 \pm 0,10$, бородавчасті, зі слабко вираженим супрагілярним диском, анфас видовженоїцеподібні та еліпсоїдцеподібні, у профіль мигдалеподібні, з округло-конічною верхівкою, без калуса, досить товстостінні, жовтувато-коричневі. Базидії 22,0–30,0 × 9,0–10,5 мкм, булавоподібні, чотириспорові.

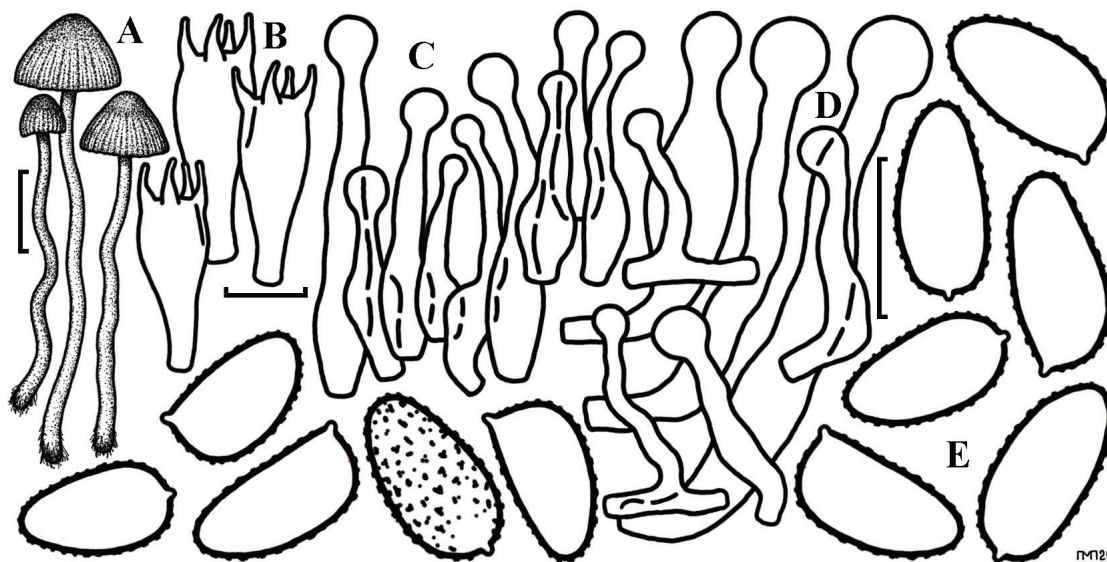


Рис. 6. *Galerina tibiicystis*. А: плодові тіла; В: базидії; С: хейлоцистиди; D: каулоцистиди; Е: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодових тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 6. *Galerina tibiicystis*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: caulocystidia; E: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μ m for microstructures

Хейлоцистиди $24-41 \times 6-8$ мкм, кеглеподібні, з голівками $3,0-6,5$ мкм завш. Плевроцистиди відсутні. Пілоцистиди не виявлені. Каулоцистиди $22-75 \times 5-11$ мкм, кеглеподібні, з голівками $4,0-10,5$ мкм завш. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи $5-10$ мкм завтов., злегка зернисто інкрустовані, блідо-коричневі. Пряжки є.

Поодинокі та маленькими групами на зелених мохах, у лісах та болотах. В Європі нечастий, проте й не рідкісний, вид, в Україні поки що знайдений у трьох локалітетах, ймовірно рідкісний. Плодові тіла трапляються в жовтні.

Досліджені зразки. Волинська обл., Шацький р-н, Шацький НПП, Пульмівське ПНДВ, 23 кв., сосновий ліс, на зелених мохах, N $51^{\circ}29'39.3''$, E $23^{\circ}44'26.6''$, 13.10.2018 (KW-M71318); там само, Любешівський р-н, НПП "Прип'ять-Стохід", близько 1,5 км на південь від с. Люб'язь, урочище Коростинка, луки, на зелених мохах, N $51^{\circ}49'05.2''$, E $25^{\circ}28'08.7''$, 09.10.2020 (KW-M71474). Рівненська обл., Рокитнівський р-н, Рівненський природний заповідник, відділення "Сира Погоня", Більське ПНДВ, кв. 24, сосновий ліс молінієвий, на зелених

мохах, N $51^{\circ}30'14.3''$, E $27^{\circ}13'43.4''$, 05.11.2020 (KW-M71475).

Загальне поширення. Європа (Австрія, Велика Британія, Данія, Естонія, Ірландія, Іспанія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Росія, Словаччина, Україна, Фінляндія, Франція, Швейцарія, Швеція). Азія (Росія – Сибір та Далекий Схід, Японія). Північна Америка (Канада, США) (Smith, Singer, 1964; Nezdoininogo, 1996; Gulden, 2012; GBIF, 2019: <https://www.gbif.org/species/2533865>).

Цей вид найближчий до *G. hybrida*, а відмінності між ним та *G. tibiicystis* вже були обговорені вище. Слід відмітити, що за літературними джерелами для *G. tibiicystis* типовим субстратом вказуються сфагнові мохи (Smith, Singer, 1964; Nezdoininogo, 1996; Gulden, 2012), проте всі українські зразки виявлені на зелених мохах. Хоча їхні морфологічні особливості цілком відповідають діагнозу *G. tibiicystis* (Watling, Gregory, 1993; Gulden, 2012), залишається ймовірність, що ми маємо справу з якимось видом-двійником. Ця проблема потребує подальших молекулярних досліджень.

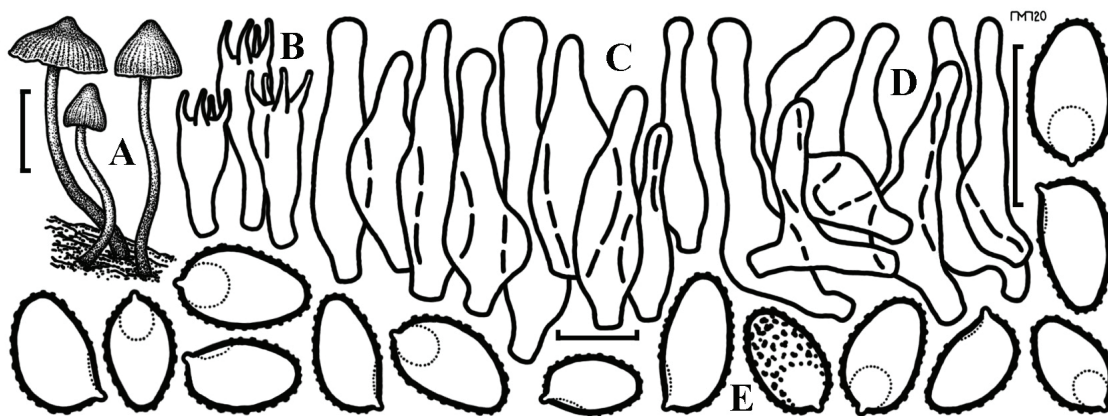


Рис. 7. *Galerina triscopa*. A: плодові тіла; B: базидії; C: хейлоцистиди; D: каулоцистиди; E: спори. Масштабна шкала: 1 см для плодових тіл, 10 мкм для мікроструктур

Fig. 7. *Galerina triscopa*. A: fruit bodies; B: basidia; C: cheilocystidia; D: caulocystidia; E: spores. Scale bars: 1 cm for fruit bodies, 10 μ m for microstructures

***Galerina triscopa* (Fr.) Kühner**, Encyclop. Mycol. 7: 206. 1935. – Рис. 7.

Agaricus triscopus Fr., Monogr. Hymenomyc. Suec. (Upsaliae) 1: 375. 1857. – *Naucoria triscopa* (Fr.) Quél., Bull. Soc. Amis Sci. Nat. Rouen, Sér. II 15: 159. 1880 [1879]. – *Galera triscopa* (Fr.) Quél., Enchir. fung. (Paris): 107. 1886. – *Galerina triscopa* f. *longicystis* A.H.Sm. & Singer, Mycologia 50(4): 489. 1958. – *Galerina triscopa* var. *tetrascopa* A.H.Sm. & Singer, Monogr. Galerina: 105. 1964. – *Galerina triscopa* f. *telamonioides* Curti & Musumeci, Errotari 8: [1]. 2011.

Шапінка 0,3–1,2 см, спочатку гостроконічна, згодом конічна в кінці випукла з добре помітним гострим горбиком у центрі, гігрофанна, прозоросмугаста майже до центру, сира – світло-коричнева, горіхово-коричнева або бурувата, підсихаючи, стає блідо- або коричнювато-вохристою. Пластинки вузькоприрослі до широкоприрослих, часом із зубцем, негусті ($L = 14\text{--}18$, $l = 1(-3)$), досить широкі (до 0,15 см), слабо випуклі, вохристо-коричневі до горіхово-коричневих, дещо світліші за шапінку. Ніжка 1,0–3,5 \times 0,05–0,15 см, циліндрична, зі злегка потовщеною основою, трубчаста, борошниста у верхній частині, жовтувато-коричнева, досить швидко темніє до темно-бурої, починаючи від основи, покривало спостерігається переважно в нижній частині ніжки у вигляді нечисленних білуватих павутинистих волокон, зрідка утворюється зачаткове волокнисте кільце у верхній частині ніжки. М'якуш у шапинці буруватий, в ніжці – жовтувато-коричневий

до бурого, без особливих запаху та смаку. Споровий порошок іржаво-рудий.

Спори 6,0–8,5 \times 3,5–5,0 мкм, $Q = 1,40\text{--}1,71$, ав. $L = 7,2 \pm 0,65$ мкм, ав. $B = 4,7 \pm 0,40$ мкм, ав. $Q = 1,54 \pm 0,10$, бородавчасті, з гладеньким, добре помітним супрагілярним диском, анфас яйцеподібні та еліпсоїдацеподібні, в профіль мигдалеподібні, з округлою верхівкою та калусом, товстостінні, жовтувато-коричневі до рудих. Базидії 17–20 \times 6–7 мкм, булавоподібні, чотириспорові. Хейлоцистиди 24–35 \times 7–11 мкм, веретенопляшкоподібні та пляшкоподібні, з закругленими або дещо голівчато потовщеними верхівками 3,0–5,5 мкм завш. Плевроцистиди відсутні. Пілоцистиди в обстежених зразків не виявлені. Каулоцистиди 25–35, \times 8–11 мкм, пляшкоподібні, з закругленими або дещо потовщеними верхівками 4,0–5,5 мкм завш. Кутикула шапинки гіфальна, гіфи 4,5–7,5 мкм завтов., гладенькі, блідо-коричневі. Пряжки є.

Поодинокі та маленькими групами на гнилій деревині хвойних, у хвойних і мішаних лісах. Рідкісний, поки що знайдений в Україні лише в двох локалітетах. Плодові тіла трапляються в серпні-вересні.

Досліджені зразки. Сумська обл., Середино-Будський р-н, НПП "Деснянсько-Старогутський", Старогутська частина, 108 кв., березово-сосновий ліс, на гнилій деревині сосни, N 52°19'20.7", E 33°47'55.4", 16.08.2003 (KW-M71319); там само, Очкінська

частина, 42 кв., сосновий ліс зеленомоховий, на гнилій деревині сосни, N 52°15'30.5", E 33°23'49.4", 23.09.2004 (KW-M71320), збір. Ю.І. Литвиненко.

Інші знахідки в Україні. Івано-Франківська обл., Косівський р-н, НПП "Гуцульщина", на гнилій деревині, травень-червень (Fokshei et al., 2013).

Загальне поширення. Європа (Австрія, Велика Британія, Данія, Естонія, Іспанія, Люксембург, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Росія, Україна, Фінляндія, Франція, Швеція). Азія (Росія – Сибір та Далекий Схід). Північна Америка (Канада, США) (Watling, Gregory, 1993; Nezdoininogo, 1996; Gulden, 2012; GBIF, 2019: <https://www.gbif.org/species/2533942>).

Вид досить легко розпізнати по розвитку на деревині хвойних, характерним плодовим тілам з гострим горбиком на шапинці та маленьким бородавчастим спорам (< 10 мкм завд.). Хоча *G. pallida* (Pilát) E.Horak & M.M.Moser теж розвивається на гнилій деревині та має дрібні спори, він відрізняється від *G. triscopa* завдяки блідозабарвленим плодовим тілам із випуклими шапинками без горбика в центрі та безбарвним гладеньким спорам (Gulden, 2012).

Подяки

Автор щиро вдячний І.О. Дудці та Ю.І. Литвиненко за люб'язно надані зразки, а також Я.І. Зеленчуку, О.І. Кислюку, О.В. Мнюху, Ю.О. Корху, М.В. Химину та С.М. Панченку за допомогу в польових дослідженнях.

Список посилань

- Besedina I.S. 1998. *Konspekt vydivoho skladu agarykoidnykh bazydiomitsetiv Prydniprovskoyi nyzovyny (v mezhakh Livoberezhnogo Lisostepu Ukrainy)* (Summary of the species composition of agaricoid basidiomycetes of the Pridneprovskoj lowland (within the Left-Bank Forest-Steppe of Ukraine)). Poltava, 41 pp. [Бесєдіна І.С. 1998. Конспект видового складу агарікоїдних базидіоміцетів Придніпровської низовини (в межах Лівобережного Лісостепу України). Полтава, 41 с.].
- Bobyak H. 1907. *Zbirnyk matematychno-pyrodopysnolikarskoyi seksii Naukovoho tovarystva imeni Shevchenka*, 11: 1–40. [Боб'як Г. 1907. Причинки до микології східної Галичини. Гриби околиць Бережан. Збірник математично-природописно-лікарської секції Наукового товариства ім. Шевченка, 11: 1–40].

- Dudka I.O., Heluta V.P., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya., Akulov O.Yu., Hayova V.P., Zykova M.O., Andrianova T.V., Dzhagan V.V., Shcherbakova Yu.V. 2019. *Fungi of Reserves and National Nature Parks of the Ukrainian Carpathians*. Ed. V.P. Heluta. Kyiv: Naukova Dumka, 214 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Придюк М.П., Тихоненко Ю.Я., Акулов О.Ю., Гайова В.П., Зикова М.О., Андріанова Т.В., Джаган В.В., Щербакова Ю.В. 2019. *Гриби заповідників і національних природних парків Українських Карпат*. Ред. В.П. Гелюта. Київ: Наукова думка, 214 с.].
- Dudka I.O., Heluta V.P., Andrianova T.V., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Prydiuk M.P., Golubtsova Yu.I., Kryvomaz T.I., Dzhagan V.V., Leontiev D.V., Akulov O.Yu., Syvokon O.V. 2009a. *Hryby zapovidnykh ta natsionalnykh pryrodnykh parkiv Livoberezhnoyi Ukrainy (Fungi of nature reserves and national nature parks of the Left-Bank Ukraine)*, vol. 2. Kyiv: Aristey, 428 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Кривомаз Т.І., Джаган В.В., Леонт'єв Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. 2009а. *Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України*, т. 2. Київ: Арістей, 428 с.].
- Dudka I.O., Prydiuk M.P., Golubtsova Yu.I., Andrianova T.V., Karpenko K.K. 2009b. *Hryby ta hrybopodobni organizmy Natsionalnoho pryrodnoho parku "Desniansko-Starohutskiy" (Fungi and fungi-like organisms of the National Nature Park "Desniansko-Starohutskiy")*. Sumy: Universitetska knyha, 224 pp. [Дудка І.О., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Андріанова Т.В., Карпенко К.К. 2009б. *Гриби та грибоподібні організми Національного природного парку "Деснянсько-Старогутський"*. Суми: Університетська книга, 224 с.].
- Fokshei S.I., Derzhypilskyi L.M., Baziuk I.V., Malaniuk V.B. 2013. Supplement 5. Species composition, terms of fructification, distribution by ecological-biological groups and edibility of macromycetes of National nature park "Hutsulshchyna". In: *National nature park "Hutsulshchyna"*. Eds V.V. Prorochuk, Yu.P. Stefurak, V.P. Brusak, L.M. Derzhypilskyi. Lviv: NVF "Karty i Atlasy", pp. 345–357. [Фокшей І.С., Держипільський Л.М., Базюк І.В., Маланюк В.Б. 2013. Додаток 5. Видовий склад, терміни плодоношення, розподіл за еколого-біологічними групами та їстівністю макроміцетів НПП "Гуцульщина". В кн.: *Національний природний парк "Гуцульщина"*. Ред. В.В. Пророчук, Ю.П. Стефурак, В.П. Брусак, Л.М. Держипільський. Львів: НВФ "Карті і Атласи", с. 345–357.].
- GBIF Secretariat: *GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset*. 2019. (Accessed 20 August 2020). <https://doi.org/10.15468/39omei>
- Gulden G. 2012. *Galerina* Earle. In: *Funga Nordica. Agaricoid, boletoid, clavarioid and gastroid genera*. Eds H. Knudsen, J. Vesterholt. Copenhagen: Nordsvamp, pp. 886–903.
- Gulden G., Stensrud Ø., Shalchian-Tabrizi K., Kauserud H. 2005. *Galerina* Earle: a polyphyletic genus in consortium of dark-spored agarics. *Mycologia*, 97(4): 823–837.

- Heluta V.P., Prydiuk M.P., Zykova M.O., Tykhonenko Yu.Ya., Shevchenko M.V., Akulov O.Yu., Mniukh O.V. 2019. *Chornomorskyi botanichnyi zhurnal*, 15(3): 275–296. [Гелюта В.П., Придюк М.П., Зикова М.О., Тихоненко Ю.Я., Шевченко М.В., Акулов О.Ю., Мнюх О.В. 2019. Гриби Національного природного парку "Мале Полісся". *Чорноморський ботанічний журнал*, 15(3): 275–296]. <http://dx.doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2019-15-3-6>
- Karpenko K.K. 2011. *Macromitsety zapovidnykh terytoriy Sumskoi oblasti*. Sumy: PP Vinnychenko, 200 pp. [Карпенко К.К. 2011. *Макроміцети заповідних територій Сумської області*. Суми: ПП Вінниченко, 200 с.].
- Nezdoimino E.L. 1996. *Opredelitel gribov Rossii: Poriadok Agarikovyje*, vol. 1. *Semeystvo Pautinnikovye*. St. Petersburg: Nauka, 408 pp. [Нездоймино Э.Л. 1996. *Определитель грибов России: Порядок агариковые*, вып. 1. *Семейство Паутинниковые*. Санкт-Петербург: Наука, 408 с.].
- Prydiuk M.P. 2016. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(1): 61–71. [Придюк М.П. 2016. Нові та рідкісні для України види роду *Galerina* із підроду *Tubariopsis* (*Strophariaceae*). *Український ботанічний журнал*, 73(1): 61–71]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.01.061>
- Prydiuk M.P. 2020. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 270–282. [Придюк М.П. 2020. Представники роду *Galerina* (*Hymenogastraceae*) з плевроцистидами в Україні. *Український ботанічний журнал*, 77(4): 270–282.]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.04.270>
- Prydiuk M.P. 2021. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(2): 123–131. [Придюк М.П. 2021. Види роду *Galerina* (*Hymenogastraceae*) з каліптратними спорами в Україні. *Український ботанічний журнал*, 78(2): 123–131.]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.02.123>
- Prydiuk M.P., Orlov O.O. 2003. *Ukrainian Botanical Journal*, 60(5): 501–509. [Придюк М.П., Орлов О.О. 2003. Рідкісні вищі базидіоміцети із сфагнових боліт Житомирського Полісся. *Український ботанічний журнал*, 60(5): 501–509].
- Smith A.H., Singer R. 1964. *A monograph of the genus Galerina Earle*. New York; London: Hafner Publishing Company, 384 pp.
- Watling R., Gregory N.M. 1993. *Cortinariaceae* p.p. 1. *Galerina* Earle. In: *British fungus flora Agarics and Boleti*, vol. 7. Eds D.M. Henderson, P.D. Orton, R. Watling. Edinburgh: Royal Bot. Garden, pp. 1–131.
- Рекомендує до друку В.П. Гелюта

Придюк М.П. 2021. **Нові знахідки видів роду *Galerina* (*Hymenogastraceae*) в Україні.** *Український ботанічний журнал*, 78(3): 201–213.

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

Реферат. Надано інформацію про розповсюдження в Україні деяких представників роду *Galerina*. Стаття є частиною серії публікацій, у попередніх випусках якої розглядалися види, згруповані за наявністю виразних морфологічних рис (на зразок кеглеподібних цистид, плевроцистид або каліптратних спор). Охарактеризовані види роду *Galerina*, які помітних особливостей не мають (*G. cephalotricha*, *G. norvegica*, *G. pumila* та *G. triscopa*), а також нещодавно знайдені в Україні види з плевроцистидами (*G. karstenii*) та кеглеподібними цистидами (*G. hybrida* та *G. tiblicystis*), що були виявлені вже після публікації відповідних статей серії. Внутрішньородове положення більшої частини розглянутих видів поки що залишається невизначеним. Для всіх наведених у статті видів грибів описані деталі макро- та мікроскопічної будови, подано дані про місця знахідок в Україні та загальне поширення в світі, а також оригінальні ілюстрації їхніх карпофорів і мікроструктур.

Ключові слова: кеглеподібні цистиди, мохи, нові знахідки, плевроцистиди, поширення, *Mycenopsis*, *Tubariopsis*



New for Azerbaijan records of agaricoid fungi collected in Shaki District

Elgun H. MUSTAFABAYLI^{1*}, Mykola P. PRYDIUK² , Dilzara N. AGHAYEVA¹ 

¹ Institute of Botany, Azerbaijan National Academy of Sciences, 40 Badamdar highway, Baku AZ1004, Azerbaijan

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

Abstract. The article provides information about new for Azerbaijan records of agaricoid fungi collected during the field trips in 2016–2019. In particular, 18 taxa (*Agaricus porphyrizon*, *Amanita strobiliformis*, *Aureoboletus gentilis*, *A. moravicus*, *Clavulina cinerea*, *C. coralloides*, *Clitocybe martiorum*, *Lactarius acerrimus*, *L. evosmus*, *L. mairei*, *Ramaria formosa*, *Russula aurora*, *R. heterophylla* f. *adusta*, *R. melitodes*, *R. melliolens*, *R. velenovskyi*, *Scleroderma areolatum*, *Tricholoma columbetta*, *T. fracticum*) belonging to ten genera, eight families, and five orders are reported. The data on the distribution patterns and habitats for each taxon are provided. The recorded mushrooms belong to two ecological groups: humus saprotrophs are represented by three species (*Agaricus porphyrizon*, *Clavulina coralloides*, and *Clitocybe martiorum*) while the remaining 14 species and one form are mycorrhizal. Data on conservation status in the European countries for *Amanita strobiliformis*, as well as for representatives of the genera *Aureoboletus*, *Russula*, *Tricholoma*, and *Lactarius*, are provided.

Keywords: Agaricomycetes, agaricoid fungi, diversity, ecological groups, Greater Caucasus, mycorrhiza, rare species, taxa

Article history. Submitted 05 February 2021. Revised 03 June 2021. Published 29 June 2021

Citation. Mustafabayli E.H., Prydiuk M.P., Aghayeva D.N. 2021. New for Azerbaijan records of agaricoid fungi collected in Shaki District. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(3): 214–220. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.03.214>

*Corresponding author (e-mail: a_dilzara@yahoo.com)

Introduction

The Caucasus is one of the botanically diverse regions representing one of the twenty-six "biodiversity hotspot" areas worldwide (Ali-zade, Shulkina, 2018). The area has rich flora and fauna; its conditions are favorable for agaricoid fungi as well. The mushroom diversity of the Greater Caucasus within Azerbaijan has been studied mainly in the second half of the 20th century. Initial information regarding edible species, such as *Morchella esculenta* (L.) Pers., *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev & Singer, *Tuber magnatum* Picco, *T. melanosporum* Vittad. along with a few lichens belonging to the genera *Lecanora* Ach., *Roccella* DC., and *Usnea* Dill. ex Adans. dates back to the medieval manuscripts written by physicians of those times (Alakbarli, 2006). Few fungal specimens were collected and reported by foreign botanists such as Voronov in

1922–1923, Kolenati in 1858, Gelesnov in 1869, etc. (Aghayeva, 2018). Until the 1960s, data on species diversity of macrofungi in the country was based on randomly collected specimens. In 1960–2010, Sadigov made a significant contribution in fungal diversity studies in Azerbaijan (Opredelitel..., 1985; Sadigov, 2007; Qambarov et al., 2012). As a result, 130 edible and 9 poisonous species were recorded across the country (Sadigov, 2007). Currently, 827 agaricoid fungi species belonging to 210 genera are known in Azerbaijan, based on herbarium materials kept at the Mycological herbarium (BAK) of the Institute of Botany, ANAS (Aghayeva, 2018).

The diversity of Agaricomycetes in the area along the Greater Caucasus in Azerbaijan has been studied more extensively during the last seven years; thus, over 140 taxa of fungi have been recorded, with 30 taxa reported

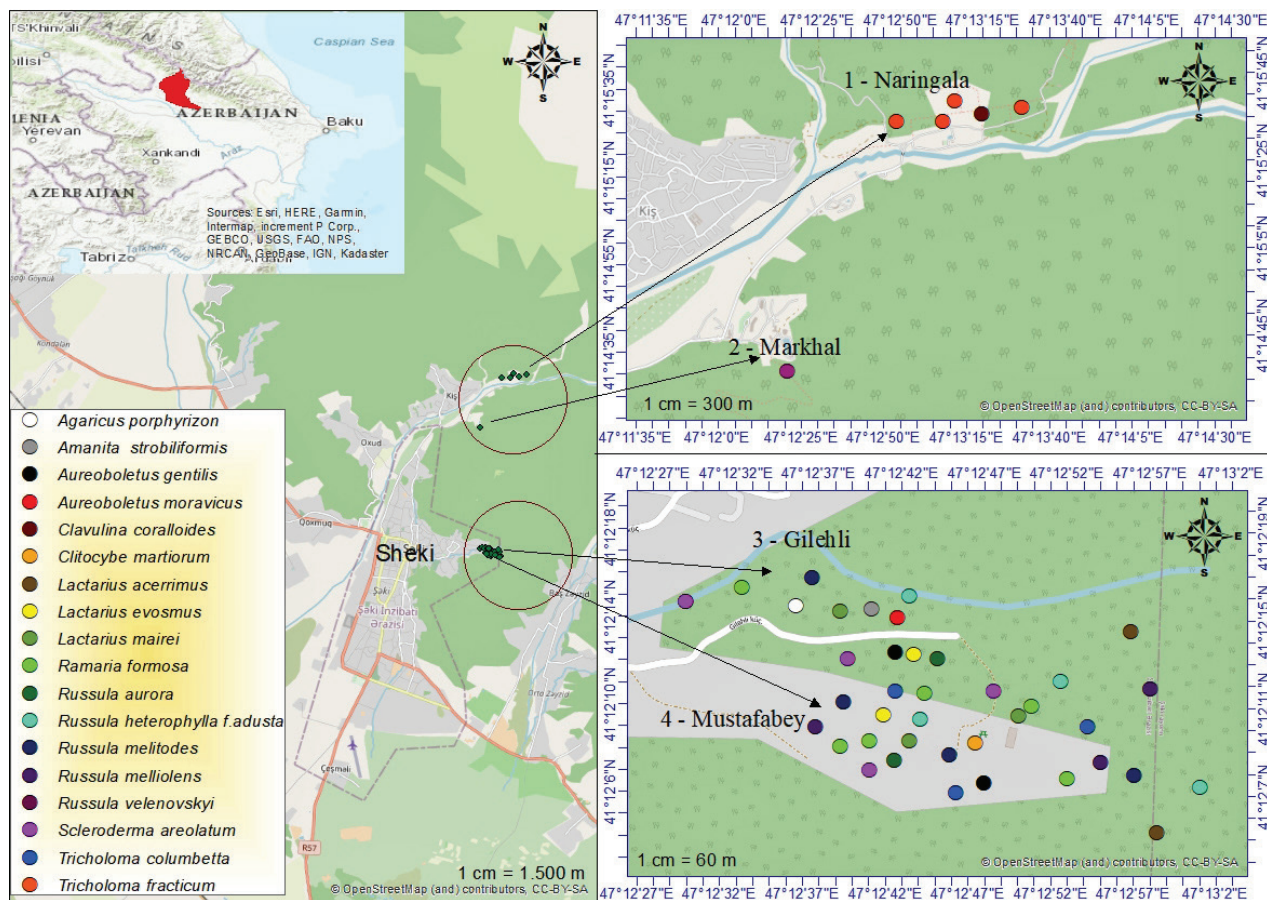


Fig. 1. Schematic map of the collection sites: 1 – Naringala pine forest; 2 – Markhal resort complex; 3 – Gilehli hazelnut forest; 4 – Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest. Species names of the fungi are indicated in the map

as new for the territory of the country (Mustafabayli, Aghayeva, 2019a, b; Mustafabayli, 2020; Mustafabayli et al., 2020a, b). Few edible species were also observed during the study of macromycetes of the southern part of the Greater Caucasus (Aghayeva, Sadigov, 2008; Mustafabayli, Aghayeva, 2019a, b). In recent years, interest in edible mushrooms in the country continues to grow; at the same time, the number of cases of mushroom poisonings increased and even mortality incidences in the northern regions were registered.

In this article, we report 18 new for Azerbaijan fungi taxa (17 species and one form); their distribution patterns, ecological features, and occurrence are also discussed.

Materials and methods

The territory of the Shaki District of Azerbaijan can be divided into three climatic zones (subtropical,

temperate, and semi-arid) (Climate..., 2017). Soils and climate are favorable for the growth of a wide range of macromycetes. During 2016–2019, more than 65 field expeditions were conducted and sampling was performed based on route methods on the territory of Shaki District; as a result, more than 250 specimens were collected and identified. The main study sites were the following four areas: Naringala pine forest (N 41°15'32.60"; E 47°13'5.60", 1100 ± 50–70 m a.s.l.); along the Gilehli, hazelnut forest (N 41°12'14.29", E 47°12'40.01", 835–860 m a.s.l.); Markhal resort complex (N 41°14'34.85"; E 47°11'57.38", 960–1000 m a.s.l.) and Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest (N 41°12'09.06", E 47°12'52.03", 820–930 m a.s.l.). Schematic maps of the study sites were prepared using a GPS device, as well as Google Earth and ArcGIS 10.6 software (Fig. 1). In the study, the reference coordinate system WGS 1984 UTM 39N is used.

Photographs of fungal specimens were taken during field excursions; some peculiarities of carpophores (shape

and colour of stipe and cap, character of their surface, etc.) were also observed in the field using a magnifying glass. Such features as taste, odor and discoloration of mushroom flesh, as well as colour of spore print were recorded in the laboratory. Microscopic details of carpophore structure, in particular peculiarities of spores, basidia, hymenial cystidia, and dermatocystidia (their size, shape, colour, etc.) were observed using a Nikon microscope (Eclipse E100 Tokyo, Japan). Mushroom taxa were identified using several monographs and other special literature (Pilát, 1969; Dermek, Pilát, 1974; Zerova et al., 1979; Wasser, 1980; Oprelidel..., 1985; Arora, 1986; Dudka, Wasser, 1987; Breitenbach, Kränzlin, 1995; Bondartseva, 1998; Grunert, Grunert, 2002; Muñoz, 2005; Funga Nodrica, 2012; Climate..., 2017; Prance, Fechner, 2017; Kamel et al., 2017; Ali-zade, Shulkina, 2018; Heluta et al., 2019). For microscope slides, distilled water and Congo red solution were used. All specimens are deposited in the Mycological herbarium of the Institute of Botany of ANAS (BAK). Nomenclature and taxonomy correspond to *Index Fungorum* (<http://www.indexfungorum.org/>).

Results and discussion

In total, 17 species and one form belonging to 10 genera (one species of *Incertae sedis*), seven families and five orders of the Agaricomycetes are reported. Information on the taxa, including species names, localities and collection dates as well as BAK numbers of the specimens, is provided below.

BASIDIOMYCOTA

Agaricomycetes

Agaricales

Incertae sedis

Clitocybe martiorum J.Favre (Fig. 2, A)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, solitary to scattered in forest, 05.10.2019 (BAK1681). Only three specimens of the species were found in the study area.

Agaricaceae

Agaricus porphyrizon P.D.Orton (Fig. 2, B)

Along the Gilehli, hazelnut forest, 06.10.2016 (BAK1672). The species was found several times as scattered or in small groups.

Amanitaceae

Amanita strobiliformis (Paulet ex Vittad.) Bertill. (Fig. 2, C)

Along the Gilehli, hazelnut forest, solitary under the *Corylus avellana* L., 11.06.2020 (BAK1716). In the Transcaucasian region the species has also been reported from Georgia and Armenia (Oprelidel..., 1985). It was recorded only twice in the study area.

Tricholomataceae

Tricholoma columbetta (Fr.) P.Kumm. (Fig. 2, D)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, under *Carpinus betulus* L., *Fagus sylvatica* L., *Quercus iberica* M.Bieb., 18.11.2016 (BAK1691). The species was found several times as scattered or in small groups. In the Transcaucasian region the species has been reported from Armenia (Oprelidel..., 1985).

T. fracticum (Britzelm.) Kreisel. (Fig. 2, E)

Naringala pine forest, under *Pinus sylvestris* L., on forest soil, 18.11.2016 (BAK1691). This species forms large rings/groups of fruit bodies.

Boletales

Boletaceae

Aureoboletus gentilis (Quél.) Pouzar (Fig. 2, F)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, solitary under *Quercus iberica*, 21.07.2017, 05.08.2019 (BAK1689). It was recorded only twice in the study area.

A. moravicus (Vaček) Klofac (Fig. 2, G)

Along the Gilehli, hazelnut forest, solitary under *Carpinus betulus* and *Corylus avellana*, 25.08.2018 (BAK1696). Only two specimens of the species were found.

Sclerodermataceae

Scleroderma areolatum Ehrenb. (Fig. 2, H)

Along the Gilehli, hazelnut forest, solitary or more often scattered, under *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, 05.10.2019 (BAK1678).

Cantharellales

Hydnaceae

Clavulina coralloides (L.) J.Schröt. (Fig. 2, I)

Naringala pine forest, in *Pinus sylvestris*, on soil, solitary, 06.10.2016 (BAK1676). A single specimen of the species was found.

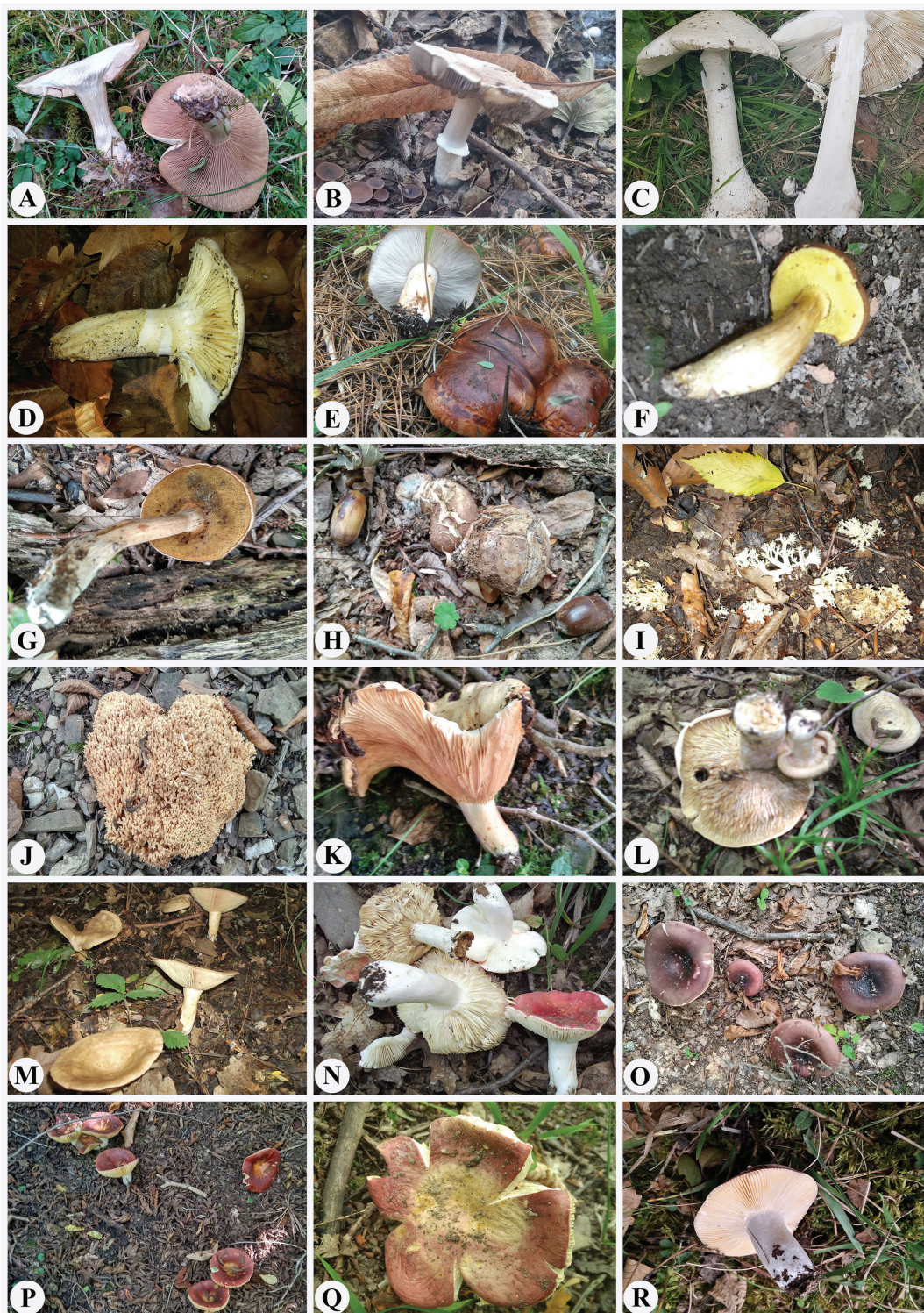


Fig. 2. New records of fungi for Azerbaijan. A: *Clitocybe martiorum*; B: *Agaricus porphyreus*, C: *Amanita strobiliformis*; D: *Tricholoma columbetta*; E: *T. fracticum*; F: *Aureoboletus gentilis*; G: *A. moravicus*; H: *Scleroderma areolatum*; I: *Clavulina coralloides*; J: *Ramaria formosa*; K: *Lactarius acerrimus*; L: *L. evosmus*; M: *L. mairei*; N: *Russula aurora*; O: *R. heterophylla* f. *adusta*; P: *R. melitodes*; Q: *R. melliolens*; R: *R. velenovskyi*

Gomphales

Gomphaceae

Ramaria formosa (Pers.) Quél. (Fig. 2, J)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, solitary or in small groups, 10.05.2019 (BAK1690).

Russulales

Russulaceae

Lactarius acerrimus Britzelm. (Fig. 2, K)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, in a small group, under *Fagus sylvatica* and *Quercus iberica*, 18.08.2018 (BAK1671). The species was found only once.

L. evosmus Hühner & Romang. (Fig. 2, L)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, solitary or in small groups, under *Quercus iberica* and *Carpinus betulus*, 18.08.2018 (BAK1674).

L. mairei Malençon (Fig. 2, M)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, under *Fagus sylvatica* and *Quercus iberica*, 03.07.2017 (BAK1682). The species was found once in a small group.

Russula aurora Krombh (Fig. 2, N)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, under *Fagus sylvatica* and *Quercus iberica*, 03.07.2017 (BAK1687). The species was recorded several times, scattered or in small groups.

R. heterophylla f. adusta J.E.Lange (Fig. 2, O)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, under *Fagus sylvatica*, *Quercus iberica*, 18.08.2018 (BAK1684). The species was recorded several times, scattered or in small groups.

R. melitodes Romagn. (Fig. 2, P)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, under *Carpinus betulus*, *Corylus avellana* and *Quercus iberica*, 25.08.2018 (BAK1680). The species was recorded several times, scattered or in small groups.

R. melliolens Quél. (Fig. 2, Q)

Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, under *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Fagus sylvatica* and *Quercus iberica*, 15.07.2018 (BAK1675). The species was recorded several times, scattered or in small groups.

R. velenovskyi Melzer & Zvára (Fig. 2, R)

Markhal resort complex, Mustafabey oak-beech, chestnut-beech forest, solitary, under *Betula pendula* Roth, *Quercus iberica*, 03.07.2017 (BAK1670). Two specimens were found only once.

Based on our observations, the collected fungi belong to two ecological groups, humus saprotrophs and mycorrhizal fungi. The former group includes three species (*Agaricus porphyizon*, *Clavulina coralloides*, *Clitocybe martiorum*), the latter one comprises 15 species (one represented by the form), namely *Amanita strobiliformis*, *Aureoboletus gentilis*, *A. moravicus*, *Lactarius acerrimus*, *L. evosmus*, *L. mairei*, *Ramaria formosa*, *Russula aurora*, *R. heterophylla f. adusta*, *R. melitodes*, *R. melliolens*, *R. velenovskyi*, *Scleroderma areolatum*, *Tricholoma columbetta*, and *T. fracticum*.

Through a search of the available publications, it was found that 12 of the reported here species are included in the Red Lists/Red Data Books of various European countries under several conservation categories. In particular, *Amanita strobiliformis*, *Aureoboletus gentilis*, and *A. moravicus* are listed in the *Red List of fungi in Bulgaria* as Endangered (EN) species (Gyosheva et al., 2006). *Lactarius acerrimus* and *Tricholoma fracticum* are included in the *Red Data Book of Lithuania* as Vulnerable (VU) species (Lajiene et al., 2007). *Tricholoma columbetta* is listed as a Vulnerable species in the *Red Data Book of Russia*, while *Amanita strobiliformis* is included there as a rare species with a narrow ecological confinement, given its occurrence only on calcareous soils (Krasnaya Kniga..., 2008). A number of species are included in the *Red List of mushrooms of Bavaria* (*Aureoboletus gentilis*, *Lactarius mairei*, *Russula aurora*, and *R. melliolens* as Endangered (EN), *Russula melitodes* as Critically Endangered (CR), *A. moravicus* as rare (R), *Lactarius acerrimus* and *Russula velenovskyi* as Vulnerable (VU), and *R. heterophylla f. adusta* as Near Threatened (NT) species) (Rote Liste..., 2010). Two of the reported species, *Aureoboletus gentilis* and *A. moravicus*, are listed in the *Red List of Fungi for Great Britain* as Near Threatened (NT) and Vulnerable (VU), respectively (Ainsworth et al., 2013). In the second edition of the *Red Data Book of the Azerbaijan Republic* (Red Data Book..., 2013), only 14 species of fungi are listed. We propose to include in the next edition of the national *Red Data Book* the following species: *Amanita strobiliformis*, *Aureoboletus gentilis*, *A. moravicus*, *Lactarius acerrimus*, *L. mairei*, *Russula aurora*, *R. melliolens*, *R. melitodes*, *R. velenovskyi*, *Tricholoma columbetta*, and *T. fracticum*.

Acknowledgements

Authors express their gratitude to Prof. Vasyl P. Heluta for his valuable advice and guidance.

References

- Aghayeva D.N. 2018. History of mycological investigation in Azerbaijan: classical approaches, modern initiatives and future challenges. In: *First International Scientific Conference on History of Science and Science of Science: Interdisciplinary studies* (29/30 October 2018), Baku, 593–599.
- Aghayeva D.N., Sadigov A.S. 2008. Macromycetes belonging to the various ecological groups collected from the Greater Caucasus and Talysh. *Proceedings of the Institute of Botany of ANAS*, 27: 176–183. [Ağayeva D.N., Sadıqov A.S. 2008. Böyük Qafqaz və Talışdan toplanılmış müxtəlif ekoloji qruplara aid makromitsetlər. *AMEA Botanika İnstitutunun elmi əsərləri*, 27: 176–183].
- Ainsworth A.M., Smith J.H., Boddy L., Dentinger B.T.M., Jordan M., Parfitt D., Rogers H.J., Skeates S.J. 2013. *Red List of fungi for Great Britain: Boletaceae; A pilot conservation assessment based on national database records, fruit body morphology and DNA barcoding, Species Status 14*. Peterborough: Joint Nature Conservation Committee, 37 pp.
- Alakbarli F. 2006. *Azerbaijan. Medieval manuscripts, history of medicine, medicinal plants*. Baku: Nurlan, 125 pp.
- Ali-zade V.M., Shulkina T. 2018. The flora of Azerbaijan for the world horticulture. *Plant & Fungal Research*, 1(1): 2–8. <http://dx.doi.org/10.29228/plantfungalres.26>
- Arora D. 1986. *Mushrooms demystified: A comprehensive guide to the fleshy fungi*. 2nd ed. Berkeley: Ten Speed Press, 959 pp.
- Bondartseva M.A. 1998. *Key to identification of fungi of Russia. Order Aphyllophorales*, issue 2. St. Petersburg: Nauka, 391 pp. [Бондарцева М.А. 1998. *Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые*, вып. 2. Санкт-Петербург: Наука, 391 с.].
- Breitenbach J., Kränzlin F. 1995. *Fungi of Switzerland. Entolomataceae, Pluteaceae, Amanitaceae, Agaricaceae, Coprinaceae, Bolbitiaceae, Strophariaceae*, vol. 4. Agarics, 2nd part. Eds J. Breitenbach, F. Kränzlin. Luzern: Verlag Mykologia, 368 pp.
- Climate change and security in the South Caucasus*. 2017. Ed. Geoff Hughes (Zoë Environment Network), Organization for Security and Co-operation in Europe, 115 pp.
- Dermek A., Pilát M. 1974. *Poznávací huby*. Veda: Vydavateľstvo Slovenskej Akadémie Vied, 256 pp.
- Dudka I.A., Wasser S.P. 1987. *Griby. Spravochnik mikologa i gribnika*. Kiev: Naukova Dumka, 534 pp. [Дудка И.А., Вассер С.П. 1987. *Грибы. Справочник миколога и грибника*. Киев: Наукова думка, 534 с.].
- Funga Nordica: Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. 2012. Eds H. Knudsen, J. Vesterholt. Copenhagen: Nordsvamp, 1086 pp.
- Grunert G., Grunert B. 2002. *Griby*. Moscow: Astrel, 287 pp. [Грюнерт Г., Грюнерт Б. 2002. *Грибы*. Москва: Астрель, 287 с.].
- Gyosheva M.M., Denchev C.M., Dimitrova E.G., Assyov B., Petrova R.D., Stoichev G.T. 2006. Red List of fungi in Bulgaria. *Mycologia Balcanica*, 3: 81–87.
- Heluta V.P., Prydiuk M.P., Zykhova M.O., Tykhonenko Yu.Ya., Shevchenko M.V., Akulov O.Yu., Mniukh O.V. 2019. *Chornomorski Botanical Journal*, 15(3): 275–296. [Гелюта В.П., Придюк М.П., Зикова М.О., Тихоненко Ю.Я., Шевченко М.В., Акулов О.Ю. 2019. Гриби Національного природного парку "Мале Полісся". *Чорноморський ботанічний журнал*, 15(3): 275–296].
- Kamel L., Keller-Pearson M., Roux C., Ane J.-M. 2017. Biology and evolution of arbuscular mycorrhizal symbiosis in the light of genomics. *New Phytologist*, 213: 531–536. <https://doi.org/10.1111/nph.14263>
- Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)*. 2008. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 855 pp. [Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 855 с.].
- Lajiene R., Oranskyte I., Strunga A., Kirstukas M. 2007. *Lietuvos Raudonoji Knyga*. Vilnius: Vilniaus Universiteto Ekologijos Institutas, 799 pp.
- Muñoz J.A. 2005. *Fungi Europaei. Boletus s.l. (excl. Xerocomus), Strobilomycetaceae, Gyroporaceae, Gyrodontaceae, Suillaceae, Boletaceae*. Alassio: Edizioni Candusso, 952 pp.
- Mustafabayli E.H., Aghayeva D.N. 2019a. New records of mushrooms for the mycobiota of Azerbaijan. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(4): 356–361. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.04.356>
- Mustafabayli E.H., Aghayeva D.N. 2019b. Mushroom diversity in Shaki district of Azerbaijan. *Plant & Fungal Research*, 2(1): 23–31.
- Mustafabayli E.H. 2020. Edible and poisonous fungi of Azerbaijan. *Plant & Fungal Research*, 3(1): 54–60.
- Mustafabayli E.H., Prydiuk M.P., Aghayeva D.N. 2020a. Mycorrhizal mushrooms associated with tree species in Shaki district of Azerbaijan. *Plant & Fungal Research*. 3(2): 8–19. <http://dx.doi.org/10.29228/plantfungalres.72>
- Mustafabayli H.L., Latifov E.K., Rahimov Y.R., Aghabalayev Q.M., Suleymanov U.S. 2020b. *Landscape-diagnostic and economic features of natural resources of Shaki-Zagatala region of Azerbaijan*. Publishing House of Shaki RSC of ANAS, 386 pp. [Mustafabəyli H.L., Lətifov E.K., Rəhimov Y.R., Ağabalayev Q.M., Süleymanov U.S. 2020b. *Azərbaycanın Şəki-Zaqatala bölgəsinin təbii resurslarının landşaft-diaqnostik və iqtisadi xüsusiyyətləri*. AMEA-nın Şəki REM-nin nəşriyyatı. 386 pp.]
- Opredelitel agarikalnykh gribov Zakavkazyia*. 1985. Ed. I.G. Nakhutsrishvili. Tbilisi: Metseniireba, 264 pp. [Определитель агарикальных грибов Закавказья. 1985. Ред. И.Г. Нахуцришвили. Тбилиси: Мецениереба, 264 с.].
- Pilát A. 1969. *Houby Československa ve svém životním prostředí*. Praha: Academia, Nakladatelství Československé Akademie Věd, 267 pp.
- Prance M., Fechner N. 2017. *Collecting and preserving fungi specimens, a manual*. 2.1 Queensland: Queensland

- Herbarium, Science Delivery Division, Department of Science, Information Technology and Innovation, 21 pp.
- Qambarov X.Q., Aghayeva S.A., Sadigov A.S. 2012. *Basidial mycorrhizal mushrooms of Talysh forests*. Baku: Elm, 178 pp. [Qənbərov X.Q., Ağayeva S.A., Sadıqov A.S. 2012. *Talış meşələrinin mikoriza əmələgətirən bazidial göbələkləri*. Bakı: Elm, 178 s.].
- Red Data Book of the Republic of Azerbaijan. Rare and endangered plant and mushroom species (Azyarbayzhan Respublikasynyn Gyrmzyzy kitaby. Nadir vya nasli kasilmyakda olan bitkilyar vya gyebyalyaklyar)*. 2013. 2nd ed. Baku: East-West Publishing House, 670 pp.
- Rote Liste gefährdeter Großpilze Bayerns*. 2010. Augsburg: Bayerisches Landesamt für Umwelt (LfU), 108 S.
- Sadigov A. 2007. *Edible and poisonous mushrooms of Azerbaijan*. Baku: Elm, 109 pp. [Sadıqov A. 2007. *Azərbaycanın yeməli və zəhərli göbələkləri*. Bakı: Elm, 109 s.].
- Wasser S.P. 1980. *Flora gribov Ukrainy. Agarikovyie griby*. Kiev: Naukova Dumka, 328 pp. [Васцер С.П. 1980. *Флора грибов Украины. Агариковые грибы*. Киев: Наукова думка, 328 с.].
- Zerova M.Ya., Sosin P.Ye., Rozhenko G.L. 1979. *Vyznachnyk grybiv Ukrainy*, vol. 5, book 2. *Boletalni, strobilomitsetalni, trixholomatalni, entolomatalni, rusulalni, agarikalni, gasteromitsety*. Kyiv: Naukova Dumka, 564 pp. [Зерова М.Я., Сосін П.Є., Роженко Г.Л. 1979. *Визначник грибів України*, т. 5, книга 2. *Болетальні, стробіломіцетальні, трихоломатальні, ентоломатальні, русуляльні, агарикальні, гастеромицети*. Київ: Наукова думка, 564 с.].
- Recommended for publication by V.P. Heluta

Мустафабайлї Е.Г., Придюк М.П., Агаєва Д.Н. 2021. **Нові для Азербайджану знахідки агарикоїдних грибів із Шекінського району**. *Український ботанічний журнал*, 78(3): 214–220 [In English].

Інститут ботаніки, Національна академія наук Азербайджану, Бадамдарське шосе 40, Баку AZ1004, Азербайджан: Е.Г. Мустафабайлї, Д.Н. Агаєва. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна: М.П. Придюк.

Реферат. Стаття містить інформацію про нові для Азербайджану види (а також одну форму) грибів, зібрані протягом польових виїздів, проведених у 2016–2019 рр. Зокрема були виявлені 18 таксонів (*Agaricus porphyrizon*, *Amanita strobiliformis*, *Aureoboletus gentilis*, *A. moravicus*, *Clavulina cinerea*, *C. coralloides*, *Clitocybe martiorum*, *Lactarius acerrimus*, *L. evosmus*, *L. mairei*, *Ramaria formosa*, *Russula aurora*, *R. heterophylla* f. *adusta*, *R. melitodes*, *R. melliolens*, *R. velenovskyi*, *Scleroderma areolatum*, *Tricholoma columbetta* та *T. fracticum*), які належать до десяти родів, восьми родин та шести порядків. Наведені дані про особливості їхнього поширення в регіоні досліджень та охарактеризовані місцезнаходження. Вказані гриби належать до двох екологічних груп, одна з яких (гумусові сапротрофи) представлена лише трьома видами (*Agaricus porphyrizon*, *Clavulina coralloides* і *Clitocybe martiorum*). Інші 14 є мікоризоутворювачами. Надано інформацію про природоохоронний статус у європейських країнах *Amanita strobiliformis*, а також представників родів *Aureoboletus*, *Russula*, *Tricholoma* та *Lactarius*.

Ключові слова: агарикоїдні гриби, Великий Кавказ, екологічні групи, мікориза, рідкісні види, різноманітність, таксони, Agaricomycetes



Аквапорини в регуляції захисних реакцій рослин на дію посухи

Ірина І. ОВРУЦЬКА* 

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

Abstract. Plasmolemma permeability is an integral indicator of the functional state of plant cells under stress. Aquaporins (AQPs), specialized transmembrane proteins that form water channels and play an important role in the adaptation of plants to adverse conditions and, in particular, to lack or excess of water, are involved in the formation of the response to drought. The main function of AQPs is to facilitate the movement of water across cell membranes and maintain aqueous cell homeostasis. Under stressful conditions, there is both an increase and decrease in the expression of individual aquaporin genes. Analysis of the data revealed differences in the expression of AQPs genes in stable and sensitive plant genotypes. It turned out that aquaporins in different stress-resistant varieties of the same species also respond differently to drought. The review provides brief information on the history of the discovery of aquaporins, the structure and function of these proteins, summarizes the latest information on the role of aquaporins in the regulation of metabolism and the response of plants to stressors, with particular emphasis on aquaporins in drought protection. The discovery and study of AQPs expands the possibilities of using genetic engineering methods for the selection of new plant species, in particular, more resistant to drought and salinization of the soil, as well as to increase their productivity. The use of aquaporins in biotechnology to improve drought resistance of various species has many prospects.

Keywords: aquaporins, gene expression, tolerant and sensitive plant genotypes, water stress

Article history. Submitted 11 March 2021. Revised 20 June 2021. Published 29 June 2021

Citation. Ovrutskaya I.I. 2021. **Aquaporins in regulation of plant protective responses to drought.** *Ukrainian Botanical Journal*, 78(3): 221–234 [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.03.221>

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

*Corresponding author (e-mail: airin1900@gmail.com)

Посуха є одним із несприятливих факторів, що призводить до екологічних стресів – погіршує ріст і розвиток рослин, зменшує врожай на зрошуваних землях. Проблема управління транспортом води в рослинництві стає особливо актуальною нині, коли внаслідок глобальних змін клімату зменшується кількість опадів та розширюються території посушливих зон в країнах з помірним кліматом (Morgun et al., 2010). У природних умовах зазвичай посуха поєднується з тепловим стресом і наносить серйозні пошкодження рослинам (Rizhsky et al., 2004). Для протидії таким несприятливим умовам у рослин виникли унікальні захисні механізми та процеси для акліматизації, що підвищують їхню толерантність до стресу (Zhu, 2016). Сприйнятливість або толерантність рослин до посухи залежать від

амплітуди стресу, тривалості стресового періоду, таксономічної приналежності рослин, стадії їхнього розвитку та взаємодії між іншими факторами стресу (Demirevska et al., 2009). Зумовлений посухою стрес викликає характерні та різноманітні реакції рослин, які охоплюють фізіологічні, метаболічні та молекулярні зміни. Метою нашого огляду є узагальнення новітніх відомостей щодо ролі аквапоринів у формуванні відповіді та регуляції метаболізму рослин за дії посухи.

Поглинання води та її рух угору в рослин відбувається за різницею потенціалу води: вода рухається від області з більш високим водним потенціалом до області з більш низьким. Постійна втрата води через транспірацію, призводить до зменшення водного потенціалу листків, який

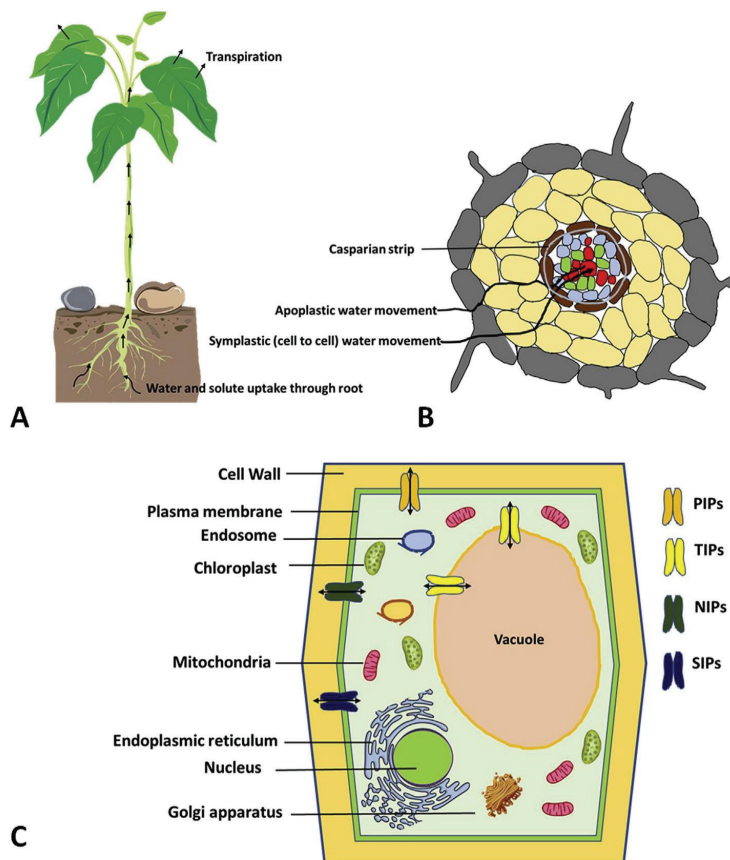


Fig. 1. "Water movement across the plant from soil through roots and subcellular distribution of plant aquaporins. (A) Uptake of water and solutes from plant roots through aquaporins and upward movement through vascular bundle. (B) Transverse section of plant roots showing cell to cell water movement from soil to the vascular bundle. Apoplastic water movement terminated at the endodermis because of the Casparian strip at the cell wall and follows the symplastic pathway further. (C) Subcellular localization of different classes of plant aquaporins" After Singh et al. (2020: 179)

Рис. 1. Рух води з ґрунту через корені та внутрішньоклітинний розподіл аквапоринів у рослині. А: поглинання води та розчинених речовин через корені рослин з участю аквапоринів і рух вгору крізь судинний пучок; В: поперечний розріз коренів рослин, показано рух води від клітини до клітини з ґрунту в судинний пучок. Апопластний рух води припиняється в ендодермі через смуги Каспарі на клітинній стінці, далі продовжується симпластним шляхом; С: субклітинна локалізація різних класів аквапоринів рослин. За Singh et al. (2020)

викликає висхідний рух води з коренів через ксилему. Радіальні та осьові шляхи транспортування послідовно полегшують поглинання води. Вода рухається радіальним шляхом від ґрунту до судин ксилеми, або від судин до сусідніх клітин для підтримки клітинного гомеостазу води трьома різними шляхами: апопластним (крізь клітинну стінку рослин), симпластним (від клітини до клітини, крізь плазмодесми та цитоплазму) і трансцелюлярним, який забезпечується специфічними білками на біологічних мембранах (рис. 1). Ці спеціалізовані трансмембранні білки, що утворюють водні канали, відомі як аквапорини (AQPs), які відіграють важливу

роль в адаптації рослин до несприятливих умов і, зокрема, до нестачі або надлишку води.

Однією з обов'язкових і переважних реакцій рослинної клітини на водний стрес є експресія аквапоринів (Prado, Maurel, 2013). Кілька досліджень вказують на те, що AQPs відповідають за стійкість рослин до посухи, регулюючи рух води (Sutka et al., 2016), а також виконують головну роль у різноманітних біологічних процесах, таких як проростання насіння (Liu et al., 2015), подовження клітин (Obroucheva, Sinkevich, 2010), гідралічна та продихова провідність листків (Pou et al., 2013).

Історія відкриття аквапоринів

Перший водний канал, який отримав пізніше назву "аквапорин 1" (AQP1), був відкритий на початку 1990-х років в мембрані еритроцитів американськими вченими (Preston et al., 1992). У 2003 році Пітер Егр (Peter Agre) отримав Нобелівську премію "за відкриття водних каналів" (Carbrey, Agre, 2009). До теперішнього часу відкрито та досліджено понад 450 ізоформ аквапоринів, які належать до суперродини внутрішньомембранних білків (membrane intrinsic proteins – MIPs), яка налічує понад 800 членів (Benga, 2009; Hub et al., 2009). Серед них 13 (AQP 0–AQP 12) – у ссавців і кілька сотень в інших організмів (AQPs рослин – одні з начислених). Залежно від селективної проникності AQPs ссавців розділили на: (1) селективні (власне) аквапорини, проникні тільки для води; (2) аквагліцеропорини, проникні для води, гліцерину, сечовини і деяких інших дрібних молекул (Agre, 2006; Carbrey, Agre, 2009). Пізніше виділили третю підродину AQPs – неортодоксальні (субцелюлярні, супераквапорини) (Ishibashi, 2006; Benga, 2009). Для рослин характерне широке розмаїття ізоформ AQPs. Так, багато рослин (арабідопсис, кукурудза, рис, пшениця та ін.) містять понад 30 генів різних AQPs (Johanson et al., 2001; Forrest, Bhav, 2008; Carbrey, Agre, 2009), а "чемпіоном" серед досліджених рослин, вірогідно, є бавовник (*Gossypium hirsutum* L.), в якому виявлено 71 ген AQPs, що належать до п'яти різних підродин (28 – PIP, 23 – TIP, 12 – NIP, 7 – SIP і 1 – XIP) (Park et al., 2010).

Структура та функції аквапоринів

Аквапорини – це не просто водні канали, а багатофункціональні трансмембранні білки. Вони утворюють у мембрані гомотетрамери, проте кожний мономер функціонує як окремий водний канал. Молекулярна маса мономера становить близько 30 кДа. Білок-мономер складається з шести α -спіральних доменів, які пронизують біологічну мембрану, утворюючи три позаклітинні (A, C, E) і дві внутрішньоклітинні (B, D) петлі. При цьому обидва (C- та N-) кінці білкової молекули розташовані в цитоплазмі. Домени мають високу гомологічність (симетричність) будови трьох перших і трьох наступних доменів. Сам канал перенесення води (водну пору) формують цитозольна петля B (між

другим і третім доменом) та екстрацелюлярна петля E (між п'ятим і шостим доменом). Обидві петлі утворюють короткі відносно гідрофобні спіралі, які вбудовані в мембрану з протилежних кінців. Кожна з двох петель містить високо консервативний мотив з трьох амінокислот – Asn-Pro-Ala (NPA – аспарагін, пролін, аланін), який формує звуження (пору) і розташований посередині каналу (Agre, 2006; Carbrey, Agre, 2009). Подальші рентгено-кристалографічні дослідження показали, що нижче цього "рота" каналу розташоване ще одне звуження (вужче, ніж центральне), що є другим енергетичним бар'єром. Воно сформовано чотирма амінокислотами (Phe, His, Cys і Arg), отримало назву ароматико-аргінінової пори (ar/R) і функціонує як селективний фільтр (Beitz et al., 2006; Mitani-Ueno et al., 2011). Показано, що заміна однієї амінокислоти в цьому фільтрі вже змінює його субстратну специфічність в AQPs рослин TIP родини (Azad et al., 2012). Транспорт води крізь AQPs здійснюється в двох напрямках, а його спрямованість визначають осмотичний і гідростатичний градієнти (Agre, 2006; Carbrey, Agre, 2009; Heinen et al., 2009). Сучасна просторова модель, підтверджена кріоелектронними і рентгеноструктурними дослідженнями, визначає, що AQPs мають форму пісочного годинника. Кожен кінець каналу має лійкоподібне розширення, яке відкривається, відповідно, у внутрішньоклітинний або позаклітинний простір. У найвужчому місці діаметр каналу становить близько 0,3 нм (0,28 нм у селективних AQPs, які пропускають тільки воду, та 0,34 нм – в аквагліцеропоринів) (Agre, 2006; Carbrey, Agre, 2009).

Основна функція AQPs – полегшення руху води крізь клітинні мембрани і підтримка водного гомеостазу клітин. Окрім водного транспорту, вони задіяні в обміні газів (O_2 та CO_2), транспортуванні невеликих розчинних речовин (сечовина, гліцерин, NH_3), мобілізації мікроелементів, включаючи кремній (Si), бор (B) або активні форми кисню (АФК), з одного боку, та адгезії клітина до клітини – з іншого (Li et al., 2014; Maurel et al., 2015; Deshmukh et al., 2016). За хімічною будовою (послідовністю амінокислот) і субклітинною локалізацією AQPs рослин розділили на сім підродин (Danielson, Johanson, 2010; Anderberg et al., 2011): (1) Plasma membrane intrinsic proteins (PIPs) – внутрішні білки плазматичних мембран; (2) Tonoplast intrinsic proteins (TIPs) – внутрішні білки тонопласта, мембрани клітинних вакуолей; (3) Nodulin26-like intrinsic proteins (NIPs) – білки

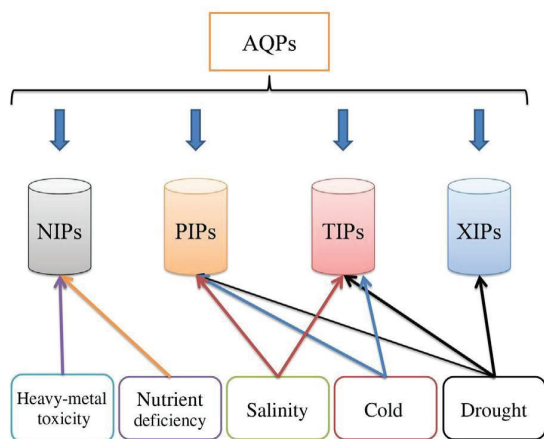


Fig. 2. "Different abiotic stress responses are mediated through different transporters belonging to the AQP family, in an integrated and cooperative pattern. XIPs are induced in drought in a salicylic acid-responsive pathway. However, drought, salinity, and cold stress are together regulated via PIPs and TIPs. The NIPs are involved in environmental stresses like nutrient starvation / deficiency and heavy-metal toxicity. AQPs, aquaporins; NIPs, NODULIN-26 LIKE INTRINSIC PROTEINS; PIPs, PLASMA MEMBRANE INTRINSIC PROTEINS; TIPs, TONOPLAST INTRINSIC PROTEINS; XIPs, uncategorized X intrinsic proteins". After Banerjee et al. (2020: 654)

Рис. 2. Експресія різних підродин AQPs за різних абіотичних стресів. Посуха, засоленість та холодний стрес регулюються разом через PIPs, TIPs та XIPs. NIPs беруть участь у відповіді на екологічні стреси, такі як нестача поживних речовин (голодування/дефіцит) та токсичність важких металів. AQPs, аквапорини; NIPs, нодулін-26, внутрішні білки; PIPs, внутрішні білки плазматичної мембрани; TIPs, внутрішні білки тонопласту; XIPs, не розпізнані X внутрішні білки (Banerjee et al., 2020)

плазматичних мембран, подібні виявленим уперше в плазматичних (перібактероїдних) мембранах вузлуватих коренів сої; (4) Small basic intrinsic proteins (SIPs) – малі основні внутрішні білки, які локалізуються переважно в ЕР; (5) GlpF-like intrinsic proteins (GIPs) – подібні гліцериновим каналам бактерій; (6) X intrinsic proteins (XIPs) "нерозпізнані", за послідовністю амінокислот вони відрізняються від п'яти раніше відомих підродин; (7) Hybrid intrinsic proteins (HIPs) – за будовою пори вони є ніби гібридом між PIPs і TIPs підродинами (Anderberg et al., 2012). Зазвичай усі зелені рослини містять PIPs, TIPs, NIPs та SIPs. У деяких дводольних трапляються XIPs (Venkatesh et al., 2013), які відсутні в однодольних (Danielson, Johanson, 2008). Повідомлялося, що HIPs та GIPs присутні у *Selaginella moellendorffii* Hieron. з плауноподібних та моху *Physcomitrella patens* (Hedw.)

Bruch & Schimp. (Kong et al., 2017). Цікаво, що більша кількість та експресія більшості PIPs і TIPs спостерігались у коренях, ніж у листках, однак багато ізоформ теж специфічні для листків (Chaumont, Tyerman, 2014). Абіотичні стреси (обумовлені засоленістю, посухою, екстремальними перепадами температур, нестачею поживних речовин, важкими металами) викликають експресію різних підродин AQPs (рис. 2).

Різні класи аквапоринів жорстко регулюють проходження води та біомолекул крізь мембрани в ліпідному бішарі, що забезпечує селективну проникність для фізіологічно важливих розчинених речовин, таких як сечовина, аміак, гліцерин, CO_2 , кремній, бор, H_2O_2 . Реакція рослин на коливання доступності води відбувається шляхом змін активності мембраннолокалізованих аквапоринів (Maurel et al., 2015). Аквапорини підродини PIPs розділили на дві підгрупи – PIP 1 і PIP 2, при цьому в другій підгрупі дещо коротша N-кінцева область і трохи довша C-кінцева (Hub et al., 2009). Відзначено, що AQPs підгрупи PIP 2 мають вищу водотransпортну активність порівняно з AQPs PIP 1, а останні виявляють здатність полегшувати транспорт води крізь біомембрани переважно при спільній дії з AQPs PIP 2 (Chaumont et al., 2000; Ayadi et al., 2011; Horie et al., 2011). Усередині кожної підгрупи індивідуальні ізоформи AQPs позначають номерами: PIP 2; 1, PIP 2; 2, PIP 2; 3 і т.д. Потік води крізь клітинну мембрану регулюється активністю та великою кількістю AQPs (Santos, Mazzafera, 2013). Будучи основним водним каналом у рослин, функції та регулювання аквапоринів в умовах дефіциту води завжди були цікаві для вивчення (Bárzana et al., 2014).

Експресія та активність аквапоринів у відповідь на водний стрес

Тривалий вплив дефіциту води в ґрунті на корені призводить до пригнічення активності аквапорину, що запобігає зворотному транспортуванню води з клітин коренів до сухого ґрунту (Alexandersson et al., 2005; Perrone et al., 2012; Maurel et al., 2015; Afzal et al., 2016). На відміну від цього, умови ранньої посухи активізували активність та експресію аквапорину для максимального уловлювання доступної ґрунтової води та боротьби з умовами водного дефіциту (Shekoofa, Sinclair, 2018). Експресія транскриптів аквапоринів під час стресу, спричиненого посухою,

є суперечливою, оскільки спостерігаються як підвищення, так і зниження експресії різних PIPs, TIPs та NIPs (Molina et al., 2008; Aroca et al., 2012; Afzal et al., 2016; Gambetta et al., 2017). Отже, експресія відбувається у відповідь на інтенсивність та характер застосованого стресу (Aroca et al., 2012; Bárzana et al., 2014), але також повинна залежати від різних стратегій, які може виробити певна група рослин. Незважаючи на мінливість, згадану раніше, існує загальна закономірність зниження експресії та активності аквапоринів у відповідь на дефіцит води, особливо в умовах тривалої посухи, що забезпечує менший рівень водозабору та транспорту через рослину. Ця загальна закономірність, у поєднанні зі структурними змінами, такими як відкладення суберину в окремих ділянках кореня переважно на ранній стадії розвитку, супроводжується зниженою гідрравлічною провідністю в коренях (Aroca et al., 2012; Cuneo et al., 2020). Таке зниження експресії, ймовірно, запобігає втраті води, а отже зі зниженим водним потенціалом уникає зворотного потоку води з коренів у ґрунт. Однак, первинне збільшення гідрравлічної провідності також зафіксовано за короткотривалих (протягом годин) умов посухи (Siemens, Zwiazek, 2004; Ruiz-Lozano et al., 2009). Воно узгоджується з тимчасовим збільшенням абсцизової кислоти (ABA) в умовах посухи та підвищенням рівня регуляції ABA-індукованих аквапоринів (Siefritz et al., 2001; Aroca et al., 2008; Ruiz-Lozano et al., 2009) залежно від концентрації (Beaudette et al., 2007). Таке регулювання можна розуміти як механізм, що дозволяє поглинати воду з ґрунту, коли потенціал ґрунтової води не опускається нижче потенціалу кореневої води. Експресія та трансдукція всіх PIPs аквапоринів зазвичай зменшується під впливом посухи, особливо в коренях (Jang et al., 2004; Alexandersson et al., 2005; Mahdich et al., 2008; Ruiz-Lozano et al., 2009; Bárzana et al., 2014; Martins et al., 2015), хоча, як повідомляється, експресія деяких PIP1 особливо збільшується в листках (Jang et al., 2004; Lian et al., 2004; Aroca et al., 2007; Mahdich et al., 2008; Li et al., 2009; Ruiz-Lozano et al., 2009; Vandeleur et al., 2009; Bárzana et al., 2014; Martins et al., 2015). Таке підвищення експресії специфічних ізоформ підгрупи PIPs в листках може бути пов'язане з їхньою участю в газо- і водообміні та поведінці продихових тканин за стресових умов (Flexas et al., 2006; Cui et al., 2008; Uehlein et al., 2012; Wang et al., 2016; Zwiazek et al., 2017).

Участь PIPs аквапоринів у посухостійкості було продемонстровано на трансгенних рослинах. Ті, які надмірно експресують PIPs аквапорини, були більш толерантними до стресу, зумовленого посухою, оскільки забезпечують збільшення поглинання води (Lian et al., 2004; Sreedharan et al., 2013; Xu et al., 2014; Zhuang et al., 2015; Ayadi et al., 2019), тоді як рослини з низькою експресією PIPs були менш толерантними (Martre et al., 2002; Siefritz et al., 2002; Yu et al., 2005). Така чітка кореляція між аквапоринами та толерантністю до водного стресу змусила деяких авторів запропонувати генетичну модифікацію експресії деяких аквапоринів у певних органах та тканинах як інструмент досягнення більшої посухостійкості рослин (Ding et al., 2018). Аквапорини TIPs та NIPs також можуть брати участь у реакції рослин на посуху (Sade et al., 2009). Однак, дослідження з надмірною експресією TIPs та NIPs показали суперечливі результати. Так, надмірна експресія TIP1 з *Panax ginseng* C.A.Mey. у рослин *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. знижує стійкість до екстремальної посухи, але може бути сприятливою при незначному водному стресі, якщо інші умови є оптимальними (Peng et al., 2007). Також надмірна експресія з *Solanum lycopersicum* L. TIP 2 та з *Thellungiella salsuginea* (Pall.) O.E.Schulz TIP 1 підвищує толерантність *A. thaliana* до втрати води, тоді як TIP 2 з *Glycine soja* Siebold & Zucc. та одного з *Triticum aestivum* L. – ні (Jarzyniak, Jasinski, 2014). Надмірна експресія у *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. NIP 5; 1 забезпечує стійкість до посухи трансгенним рослинам *A. thaliana* (Yu et al., 2015). В інших дослідженнях трансгенні рослини арабідопсису, що експресують NIPs з *Triticum aestivum*, мали набагато довші корені, що може бути корисним під час посухового стресу, хоча досліджували лише стрес на засоленість (Gao et al., 2010). Раніше було показано, що різні комбінації різних мономерів в активній формі гетеротетрамерів різноманітно впливають на мембранну гідрравліку (Fetter et al., 2004; Vandeleur et al., 2009), тому їхній перерозподіл у мембранах може змінити їхнє розташування та активність (Maurel et al., 2008). У зв'язку з цим відмічено, що коли маніпулюють експресією одного ізогену, він може змінити експресію інших ізогенів аквапорину (Jang et al., 2007). Тому, під час досліджень, пов'язаних із надмірною експресією аквапоринів під час посухи, слід враховувати цей факт (Bárzana, Carvajal, 2020).

Порівняльні дослідження транскриптомів у різних рослин показують, що PIPs і TIPs є основними

класами аквапоринів, експресія яких підвищується під час посухи в коренях, листках та квітках (Deshmukh et al., 2016). Експресія декількох *PIPs* та *NIPs* диференційовано регулювалася арбускулярним мікоризним симбіозом за короточасного та стійкого реагування на посуху в кукурудзи (Bárzana et al., 2014). Активність *PIPs* у коренях впливає на його гідралічні властивості, такі як гідропровідність та швидкість ексудації соку кореня під час водного дефіциту. Значення експресії аквапорину в гідропровідності кореня та швидкості ексудації його соку значно збільшилися для підтримки осмотичних потоків води під час та після посухи у різних сортів рису (Grondin et al., 2016). Гідралічна взаємодія між коренями і стеблом також може контролюватися активністю аквапорину. Наприклад, модуляція гідропровідності кореня шляхом застосування інгібіторів аквапорину призводить до зменшення тургору клітин у зоні розтягування листків, а також подальшого значного зниження швидкості розтягування листків у кукурудзи (Ehlert et al., 2009). Передбачається, що функціональна активність аквапоринів суттєво необхідна більше в період відновлення після стресу, ніж унаслідок екологічного стресу. Аквапорини, експресовані в клітинах паренхіми ксилеми, функціонально беруть участь у відновленні гідралічної провідності ксилеми під час періоду відновлення після водного стресу (Secchi et al., 2017). Надмірна експресія *PIPs* у різних сільськогосподарських культурах призвела до покращення взаємодії у відповідь на стрес від посухи.

Участь аквапоринів у захисті від посухи

Відомо про різну реакцію аквапоринів серед сортів одного і того ж виду (Vandeleur et al., 2009), а також про різницю між тканинами однієї і тієї ж рослини (Martins et al., 2015) або навіть між частинами однієї і тієї ж тканини (Nachez et al., 2006, 2008; Knipfer et al., 2011). При вивченні ролі аквапоринів у економічно важливих врожаєх чилі (*Capsicum annuum* L.), визначали зумовлену посухою експресію генів 12 аквапоринів у посухостійкого генотипу KCa-4884 та чутливого до посухи генотипу G-4. Одночасно оцінювали вплив посухи на стан води в листках та параметри фотосинтезу. Коли рослини чилі зазнали стресу, спричиненого посухою, у посухостійкого генотипу KCa-4884 спостерігалось підвищення

експресії *PIP1; 1* та *PIP1; 2* (Sahitya et al., 2019). Тривалий та посилений посуховий стрес призвів до підвищення рівня експресії досліджуваних генів *PIPs* (Galmes et al., 2007). У чутливого до посухи генотипу G-4 експресія аквапорину як *PIP1; 1*, так і *PIP1; 2* знижувалась, що було однією з причин чутливості генотипу G-4 (Sahitya et al., 2019). Повідомляється, що зменшення експресії *PIPs* прискорює в'янення при водному дефіциті (Siefritz et al., 2002). Існує значна різниця в експресії аквапорину *PIPs*, спричиненою посухою, залежно від тканини, виду, сорту, наявності або відсутності симбіонтів і тяжкості стресу. За комплексними дослідженнями *Arabidopsis thaliana* виявили зниження транскрипції деяких *PIPs* під час посухи, тоді як експресія інших *PIPs* була підвищеною (Jang et al., 2004; Alexandersson et al., 2005, 2008). Збільшення транскриптів *PIP 1; 1* та *PIP 1; 2* виявилось корисним у посухостійкого генотипу чилі, оскільки вони можуть бути пов'язані з поліпшенням гідропровідності та фотосинтезу. Індукована посухою експресія *NIPs* була підвищеною у посухостійкого генотипу KCa4884, тоді як у чутливого генотипу G-4 – зниженою (Sahitya et al., 2019). Встановлено, що експресія *NIP 4; 1* підвищена при впливі стресу, зумовленому посухою (Liu et al., 2009). Крім того, на думку Ma & Yamaji (2008), *NIPs* (*OsNIP 2; 1* та *OsNIP 2; 2*) у рослин рису здатні транспортувати більшу кількість розчиненої кремнієвої кислоти, яка посилює стійкість рослин до абіотичних стресів. Таким чином, підвищення експресії *NIPs*, можливо, забезпечило стійкість до посухи в посухостійкого генотипу KCa-4884 (Sahitya et al., 2019).

Відомо, що члени підродини *TIPs* здійснюють транспорт води крізь вакуолі. Окрім їхньої ролі як водних каналів, ізоформи *TIPs* також здатні транспортувати гліцерин, перекис водню (Maeshima, 2001), аміак (Kirscht et al., 2016) та сечовину (Liu et al., 2003). Диференціальна регуляція експресії генів *TIPs* підтвердила їхню відповідь на посуху, абсцизову кислоту (ABA) та засолення (Boursiac et al., 2005; Rodrigues et al., 2013; Regon et al., 2014). У дослідженні Sahitya et al. (2019) спостерігалось зниження експресії *TIPs* у чилі генотипу G-4, тоді як генотип KCa-4884 показав підвищення експресії всіх *TIPs*. Рівень експресії *OsNIPs* знижується за впливу посухи, засоленості та холоду (Liu et al., 2009). Збільшення рівня експресії *TIPs* сприяло толерантності до різних абіотичних стресів (Wang et al., 2013). Крім того, у трансгенних типів *Arabidopsis* надмірна експресія

TIP1 надала стійкості, перешкоджаючи втратам води порівняно з дикими типами за умов посухи (Martinez-Ballesta, Carvajal, 2014). Толерантність до посухи забезпечується надмірною експресією *TIPs* у трансгенних рослин (Peng et al., 2007; Khan et al., 2015; Li, Cai, 2015). Згідно із вищезазначеними твердженнями, підвищена експресія всіх *TIPs* буде причиною стійкості до посухи в чилі генотипу КСа-4884. У цьому дослідженні стійкий до посухи генотип КСа-4884 демонстрував підвищену експресію всіх досліджених генів *AQPs*. Остання була знижена в генотипі G-4 (Sahitya et al., 2019). Ці дані узгоджуються з результатами Reddy et al. (2017), який повідомив про більшу кількість транскриптів *AQPs* у посухостійкого генотипу шовковиці.

З метою визначення молекулярних ознак посухостійкості вивчали експресію гену аквапорину *PIP2;1* у коренях посухостійких ('Достаток', 'Флагман') та помірно-псухостійких ('Переяславський', 'Яхта') гібридів кукурудзи. Рослини зростали в природних умовах на піщаному субстраті, вологість якого поступово зменшували з контрольної 70% до 30%; рослини 10 діб росли в умовах вологості субстрату 30%. Експресія аквапорину *PIP2;1* у гібридів з високою посухостійкістю ('Достаток' та 'Флагман') підвищувалась за умов водного дефіциту. У гібриду з помірною посухостійкістю 'Переяславський' експресія *PIP2;1* навпаки, дещо знижувалася, а у гібриду 'Яхта' майже не змінювалася. Це свідчить про те, що посилення експресії *PIP2;1* може бути однією із визначальних ознак посухостійких гібридів (Ovrutskaya, Kordyum, 2019). Значну відмінність в експресії генів аквапоринів було виявлено у повітряно-водних *Sium sizaroides* L. та суходільних рослин *Sium latifolium* L. Експресія *PIP2;1* суходільної форми посилювалася порівняно з повітряно-водними рослинами і не змінювалася протягом онтогенезу (Bluma, 2010). Така тенденція експресії *PIP2;1* вказує на її можливість бути ознакою адаптації рослин до умов водного дефіциту. Незважаючи на довголітню історію досліджень аквапоринів, багато механізмів посухостійкості за їхньою участі досі залишаються нерозкритими. Так, водний стрес, викликаний обробкою рослин *Arabidopsis thaliana* 250 мМ розчину манітолу, по-різному змінював експресію більшості генів *PIP2* родини. Експресія *PIP2;2*, *PIP2;3* та *PIP2;6* швидко знижувалась майже в 10 разів, а експресія *PIP2;7* та *PIP2;8* залишалася незмінною в перші 12 годин стресу, а потім різко знижувалася (Morillon et al., 2001). Така різна реакція

генів аквапоринів родини *PIP2* у відповідь на водний стрес припускає, що різні ізоформи аквапоринів рослин відіграють різну роль у регуляції водного транспорту (Hachez et al., 2006), що забезпечує широкі адаптаційні можливості рослин. Таким чином, підсумовуючи існуючі дані, можна зробити висновок про те, що посилена експресія *PIP2;1* є характерною ознакою посухостійких гібридів кукурудзи 'Достаток' та 'Флагман' і, не виключено, однією з визначальних ознак посухостійкості (Ovrutskaya, Kordyum, 2019).

Разом із тим, є дані про участь *AQPs* у пристосуванні рослин до надлишку води. Відомо, що прискорення росту глибоководного рису є найважливішою умовою його виживання в сезон дощів. Показано, що швидкому його зростанню в умовах затоплення сприяє посилення експресії *AQPs OsTIP1;1*, *OsTIP2;2*, *OsPIP1;1*, *OsPIP2;1* і *OsPIP2;2*. Одночасно в рослинах підвищується експресія протонних pomp і зменшується експресія *AQPs*, що транспортують кремнієву та борну кислоти (*OsNIP2;2*, *OsNIP3;1*) (Muto et al., 2011).

Низка робіт присвячені ролі аквапоринів у пристосуванні винограду до зміни доступу води. У сорту винограду 'Ріхтер-110', що відрізняється високою стійкістю до посухи, виявлені зміни в експресії *AQP* в коренях і листках у відповідь на водний стрес (Galmés et al., 2007). В іншій роботі (Vandeleur et al., 2009) висвітлювали порівняльну реакцію на водний стрес двох сортів винограду 'Grenache' та більш посухостійкого 'Chardonnay'. За допомогою експресії в ооцитах шпорцевої жаби автори встановили, що у винограді, як і в інших рослин, *AQP PIP2;2* володіють вираженими властивостями водного каналу; *AQP PIP1;1* набуває таких властивостей лише при взаємодії з *AQP PIP2;2*. Обидва *AQPs* локалізуються спільно в коренях рослин, однак експресія мРНК *AQP PIP2;2* в коренях не змінюється щоденно і у відповідь на водний стрес, а експресія мРНК *PIP1;1* у обох випадках виявляє значні зміни. Це свідчить про те, що у винограду, як і в інших рослинах (Bae et al., 2011), саме *AQPs* підгрупи *PIP1* відіграють регулюючу роль у пристосуванні до змін доступу води.

Вивчали два толерантних (Co 98014 і Co 0118) і два чутливих (CoJ 85 і Co 89003) генотипи *Saccharum officinarum* L. на антиоксидантну реакцію з подальшою диференціальною експресією трьох генів аквапорину (*ShPIP2;1*, *ShPIP2;5* і *ShPIP2;6*) в умовах дефіциту води. Аналіз експресії *AQPs* виявив підвищення рівня експресії *ShPIP2;5*, тоді

як експресія *ShPIP 2; 1* і *ShPIP 2; 6* знижувалася, коли рослини зазнавали водного дефіциту (Kumar, 2021). Посухостійкість цукрової тростини різна для всіх видів, окрім того, в деяких видів механізми можуть діяти одночасно, викликаючи толерантність за рахунок їхнього сукупного впливу. Три ізоформи *PIP 2* беруть участь у відповіді на стрес, зумовлений посухою у вищих рослин. Дослідження транскриптів трьох *PIP* (*ShPIP 2; 1*, *ShPIP 2; 5* і *ShPIP 2; 6*), на двох генотипах цукрової тростини (IACSP94-2094 і IACSP97-7065) в умовах дефіциту води за допомогою qPCR, показало, що ці ізоформи чутливі до посухи, а характер їхньої експресії змінювався залежно від генотипу та умов експерименту (de-Andrade et al., 2016). Експресія AQPс була підвищена у ізоформи *ShPIP 2; 5* та знижена у *ShPIP 2; 1* і *ShPIP 2; 6*, коли рослини відчували дефіцит води. Отримані нами результати досліджень узгоджуються з повідомленнями інших дослідників (Silva et al., 2013; de Andrade et al., 2016). На основі аналізу існуючих даних про вплив посухи підтверджено розбіжність експресії AQPс у толерантних та чутливих генотипів цукрової тростини. Зазначено, що експресія AQPс є специфічною для генотипу (Silva et al., 2013). Сорти одного виду також по-різному реагують на посуху відповідно до їхньої толерантності (Heinen et al., 2009). Толерантні генотипи продемонстрували вищу антиоксидантну ферментну активність, порівняно більш високу експресію *ShPIP 2; 5* при дефіциті води, ніж чутливі генотипи. Припускають, що ген *ShPIP 2; 5* має механізм, яким рослина може направляти потік води на специфічні тканини, органи або клітини, які є життєво важливими для виживання рослин за дефіциту води. Проте, зниження експресії деяких AQPс може знадобитися, щоб зупинити синтез аквапорину при низькій вологості ґрунту для мінімізації втрат води у рослинах, а також для підтримки тиску тургору в листках (Almeida-Rodriguez et al., 2010; Afzal et al., 2016). Незважаючи на те, що загальне зниження MIPс є засобом зменшення втрати води, підвищення експресії окремих MIP є необхідною умовою спрямування потоку води до клітин, що мають вирішальне значення для виживання рослин під час стресу (Alexandersson et al., 2005).

Таким чином, результати дослідження мультигенної реакції кожної рослини на стрес, зумовлений посухою призведуть до активації тих транспортерів, що, як доведено, регулюють або підтримують на високому рівні експресію

в посухостійких сортів різних рослин. Багато експериментальних даних чітко вказують на різноманітну роль AQPс у формуванні толерантності до численних абіотичних стресів. Дослідженнями доведено, що його надмірна експресія одночасно призводить до поліпшення швидкості транспірації та фотосинтезу, а також збільшує споживання води в умовах стресу. Враховуючи закономірності експресії в різних органах та за різних абіотичних факторів стресу, можна зробити висновок, що мережа AQPс у мембранах рослин являє собою унікальну систему швидкого та точного регулювання водних відносин та ефективності фотосинтезу. Генетична модифікація генів аквапоринів змінює реакцію рослин на стрес на різних рівнях: архітектура кореневої системи, регулювання споживання води, антиоксидантний захист, накопичення іонів. Ці транспортери можуть бути досліджені як потенційні молекулярні мішені, які можуть бути генетично надмірно експресованими для розвитку толерантності фенотипів до абіотичного стресу у видів рослин, поширених у всьому світі, і, можливо, ці алелі можна буде перенести на нетолерантні сорти для поліпшення їхньої посухостійкості. Відкриття та вивчення AQPс розширює можливості використання методів генної інженерії для селекції нових видів рослин, зокрема більш стійких до дії посухи та засолення ґрунту, а також для підвищення їхньої продуктивності. Використання аквапоринів у біотехнологіях для поліпшення стійкості до посухи різних видів є досить перспективним.

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

Список посилань

- Agre P. 2006. The aquaporin water channels. *Proceedings of the American Thoracic Society*, 3(1): 5–13. <https://doi.org/10.1513/pats.200510-109JH>
- Afzal Z., Howton T.C., Sun Y., Mukhtar M.S. 2016. The roles of aquaporins in plant stress responses. *Journal of Developmental Biology*, 4(1): 9. <https://doi.org/10.3390/jdb4010009>
- Alexandersson E., Frayse L., Sjoval-Larsen S., Gustavsson S., Fellert M., Karlsson M., Johanson U., Kjellbom P. 2005. Whole gene family expression and drought stress regulation of aquaporins. *Plant Molecular Biology*, 59(3): 469–484. <https://doi.org/10.1007/s11103-005-0352-1>

- Alexandersson E., Danielson J.A., Rade J., Moparthi V.K., Fontes M., Kjellbom P., Johanson U. 2008. Transcriptional regulation of aquaporins in accessions of *Arabidopsis* in response to drought stress. *Plant Journal*, 61(4): 650–660. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2009.04087.x>
- Almeida-Rodriguez A.M., Cooke J.E., Yeh F. Zwiazek J.J. 2010. Functional characterization of drought responsive aquaporins in *Populus balsamifera* and *Populus simonii* × *balsamifera* clones with different drought resistance strategies. *Physiologia Plantarum*, 140(4): 321–333. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2010.01405.x>
- Anderberg H.I., Danielson J.Á.H., Johanson U. 2011. Algal MIPs, high diversity and conserved motifs. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1): 110. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-110>
- Anderberg H.I., Per K., Urban J. 2012. Annotation of *Selaginella moellendorffii* major intrinsic proteins and the evolution of the protein family in terrestrial plants. *Frontiers in Plant Science*, 3: 33. <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00033>
- de-Andrade L.M., Nobile P.M., Ribeiro R.V., de-Oliveira J.F.N.C., Figueira A.V.O., Frigel L.T.M., Nunes D., Perecin D., Brito M.S., Pires R.C.M., Landell M.G.A., Creste S. 2016. Characterization of PIP2 aquaporins in *Saccharum* hybrids. *Plant Gene*, 5: 31–37. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2015.11.004>
- Aroca R., Porcel R., Ruiz-Lozano J.M. 2007. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *New Phytologist*, 173(4): 808–816. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01961.x>
- Aroca R., Vernieri P., Ruiz-Lozano J.M. 2008. Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Lactuca sativa* plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery. *Journal of Experimental Botany*, 59(8): 2029–2041. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern057>
- Aroca R., Porcel R., Ruiz-Lozano J.M. 2012. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, 63 (1): 43–57. <https://doi.org/10.1093/jxb/err266>
- Ayadi M., Cavez D., Miled N., Chaumont F., Masmoudi K. 2011. Identification and characterization of two plasma membrane aquaporins in durum wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. *durum*) and their role in abiotic stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 49(9): 1029–1039. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.06.002>
- Ayadi M., Brini F., Masmoudi K. 2019. Overexpression of a wheat aquaporin gene, *TdPIP 2; 1*, enhances salt and drought tolerance in transgenic durum wheat cv. Maali. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(10): 2389. <https://doi.org/10.3390/ijms20102389>
- Azad A.K., Yoshikawa N., Ishikawa T., Sawa Y., Shibata H. 2012. Substitution of a single amino acid residue in the aromatic/arginine selectivity filter alters the transport profiles of tonoplast aquaporin homologs. *Biochimica et Biophysica Acta*, 818(1): 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2011.09.014>
- Bae E.K., Lee H., Lee J.S., Noh E.W. 2011. Drought, salt and wounding stress induce the expression of the plasma membrane intrinsic protein 1 gene in poplar (*Populus alba* × *P. tremula* var. *glandulosa*). *Gene*, 483(1-2): 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2011.05.015>
- Banerjee A., Roychoudhury A. 2020. *The role of aquaporins during plant abiotic stress responses*. In: Tripathi D.K., Chauhan D.K. et al. (Eds.), *Plant Life under Changing Environment. Responses and Management*. London, etc.: Academic Press / Elsevier, pp. 643–661. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818204-8.00028-X>
- Bárcana G., Aroca R., Bienert G.P., Chaumont F., Ruiz-Lozano J.M. 2014. New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 27(4): 349–363. <https://doi.org/10.1094/MPMI-09-13-0268-R>
- Bárcana G., Carvajal M. 2020. Genetic regulation of water and nutrient transport in water stress tolerance in roots. *Journal of Biotechnology*, 324: 134–142. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2020.10.003>
- Beaudette P.C., Chlup M., Yee J., Emery R. 2007. Relationships of root conductivity and aquaporin gene expression in *Pisum sativum*: diurnal patterns and the response to HgCl₂ and ABA. *Journal of Experimental Botany*, 58(6): 1291–1300. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl289>
- Beitz E., Wu B., Holm L.M., Schultz J.E., Zeuthen T. 2006. Point mutations in the aromatic/arginine region in aquaporin 1 allow passage of urea, glycerol, ammonia, and protons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103(2): 269–274. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507225103>
- Benga G. 2009. Water channel proteins (later called aquaporins) and relatives: past, present, and future. *IUBMB Life*, 61(2): 112–133. <https://doi.org/10.1002/iub.156>
- Bluma D. 2010. *Scientific Issue Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University Series: Biology*, 45(4): 3–8. [Блюма Д. 2010. Експресія генів аквапоринів підгрупи PIP2 в рослинах *Siua latifolium* L. в умовах різного водного режиму. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія Біологія*, 45(4): 3–8].
- Boursiac Y., Chen S., Luu D.T., Sorieul M., van den Dries N., Maurel C. 2005. Early effects of salinity on water transport in *Arabidopsis* roots. Molecular and cellular features of aquaporin expression. *Plant Physiology*, 139(2): 790–805. <https://doi.org/10.1104/pp.105.065029>
- Carbrey J. M., P. Agre, 2009. Discovery of the Aquaporins and Development of the Field. In: Beitz E. (Ed.). *Aquaporins* (Series *Handbook of Experimental Pharmacology*, vol. 190). Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 3–28. https://doi.org/10.1007/978-3-540-79885-9_1
- Chaumont F., Barrieu F., Jung R., Chrispeels M.J. 2000. Plasma membrane intrinsic proteins from maize cluster in two sequence subgroups with differential aquaporin activity. *Plant Physiology*, 122(4): 1025–1034. <https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1025>

- Chaumont F., Tyerman S.D. 2014. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiology*, 164(4): 1600–1618. <https://doi.org/10.1104/pp.113.233791>
- Cui X.H., Hao F.S., Chen H., Chen J., Wang X.C. 2008. Expression of the *Vicia faba* *VfPIP1* gene in *Arabidopsis thaliana* plants improves their drought resistance. *Journal of Plant Research*, 121(2): 207–214. <https://doi.org/10.1007/s10265-007-0130-z>
- Cuneo I.F., Barrios-Masias F., Knipfer T., Uretsky J., Reyes C., Lenain P., Brodersen C.R., Walker M.A., McElrone A.J. 2020. Differences in grapevine rootstock sensitivity and recovery from drought are linked to fine root cortical lacunae and root tip function. *New Phytologist*, 229(1): 272–283. <https://doi.org/10.1111/nph.16542>
- Danielson J.A., Johanson U. 2008. Unexpected complexity of the aquaporin gene family in the moss *Physcomitrella patens*. *BMC Plant Biology*, 8(1): 45. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-8-45>
- Danielson J.A., Johanson U. 2010. Phylogeny of major intrinsic proteins. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 679: 19–31. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-6315-4_2
- Demirevska K., Zasheva D., Dimitrov R., Simova-Stoilova L., Stamenova M., Feller U. 2009. Drought stress effects on Rubisco in wheat: changes in the Rubisco large subunit. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(6): 11–29. <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0331-2>
- Deshmukh R.K., Sonah H., Bélanger R.R., 2016. Plant Aquaporins: genome-wide identification, transcriptomics, proteomics, and advanced analytical tools. *Frontiers in Plant Science*, 7: 18–96. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01896>
- Ding L., Lu Z., Gao L., Guo S., Shen Q. 2018. Is nitrogen a key determinant of water transport and photosynthesis in higher plants upon drought stress? *Frontiers in Plant Science*, 9: 1143 <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01143>
- Ehlert C., Maurel C., Tardieu F., Simonneau T. 2009. Aquaporin-mediated reduction in maize root hydraulic conductivity impacts cell turgor and leaf elongation even without changing transpiration. *Plant Physiology*, 150(2): 1093–1104. <https://doi.org/10.1104/pp.108.131458>
- Fetter K., Van Wilder V., Moshelion M., Chaumont F. 2004. Interactions between plasma membrane aquaporins modulate their water channel activity. *Plant Cell*, 16(1): 215–228. <https://doi.org/10.1105/tpc.017194>
- Flexas J., Ribas-Carbó M., Hanson D.T., Bota J., Otto B., Cifre J., McDowell N., Medrano H., Kaldenhoff R. 2006. Tobacco aquaporin *NtAQPI* is involved in mesophyll conductance to CO₂ *in vivo*. *Plant Journal*, 48(3): 427–439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2006.02879.x>
- Forrest K. L., Bhavé M. 2008. The TIP and PIP aquaporins in wheat form a large and diverse family with unique gene structures and functionally important features. *Functional and Integrative Genomics*, 8(2): 115–133. <https://doi.org/10.1007/s10142-007-0065-4>
- Galmés J., Pou A., Alsina M.M., Tomas M., Medrano H., Flexas J. 2007. Aquaporin expression in response to different water stress intensities and recovery in Richter-110 (*Vitis* sp.): relationship with ecophysiological status. *Planta*, 226(3): 671–681. <https://doi.org/10.1007/s00425-007-0515-1>
- Gambetta G.A., Knipfer T., Fricke W., McElrone A.J. 2017. Aquaporins and root water uptake. In: Chaumont F., Tyerman S. (Eds.), *Plant Aquaporins, From Transport to Signaling*. Cham: Springer, pp. 133–154. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-49395-4>
- Gao Z., He X., Zhao B., Zhou C., Liang Y., Ge R., Shen Y., Huang Z. 2010. Overexpressing a putative aquaporin gene from wheat, *TaNIP*, enhances salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiology*, 51(5): 767–775. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq036>
- Grondin A., Mauleon R., Vadez V., Henry A. 2016. Root aquaporins contribute to whole plant water fluxes under drought stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant, Cell & Environment*, 39(2): 347–365. <https://doi.org/10.1111/pce.12616>
- Hachez C., Zelazny E., Chaumont F. 2006. Modulating the expression of aquaporin genes in planta: a key to understand their physiological functions? *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*, 1758(8): 1142–1156. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2006.02.017>
- Hachez C., Heinen R.B., Draye X., Chaumont F. 2008. The expression pattern of plasma membrane aquaporins in maize leaf highlights their role in hydraulic regulation. *Plant Molecular Biology*, 68(4–5): 337–353. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9373-x>
- Heinen R.B., Ye Q., Chaumont F. 2009. Role of aquaporins in leaf physiology. *Journal of Experimental Botany*, 60(11): 2971–2985. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp171>
- Horie T., Kaneko T., Sugimoto G., Sasano S., Panda S.K., Shibasaka M., Katsuhara M. 2011. Mechanisms of water transport mediated by PIP aquaporins and their regulation via phosphorylation events under salinity stress in barley roots. *Plant Cell Physiology*, 52(4): 663–675. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr027>
- Hub J.S., Grubmüller H., de Groot B.L. 2009. Dynamics and energetics of permeation through aquaporins. What do we learn from molecular dynamics simulations? In: Beitz E. (Ed.). *Aquaporins (Series Handbook of Experimental Pharmacology, vol. 190)*. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 57–76. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-79885-9>
- Ishibashi K. 2006. Aquaporin superfamily with unusual npa boxes: S-aquaporins (superfamily, sip-like and subcellular-aquaporins). *Cellular and Molecular Biology (Noisy-le-Grand, France)*, 52(7): 20–27. PMID: 17543217
- Jang J.Y., Kim D.G., Kim Y.O., Kim J.S., Kang H. 2004. An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology*, 54(5): 713–725. <https://doi.org/10.1023/B:PLAN.0000040900.61345.a6>
- Jang J.Y., Lee S.H., Rhee J.Y., Chung G.C., Ahn S.J., Kang H. 2007. Transgenic *Arabidopsis* and tobacco plants overexpressing an aquaporin respond differently to various abiotic stresses. *Plant Molecular Biology*, 64: 621–632. <https://doi.org/10.1007/s11103-007-9181-8>

- Jarzyński K.M., Jasiński M. 2014. Membrane transporters and drought resistance – a complex issue. *Frontiers in Plant Science*, 5: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00687>
- Johanson U., Karlsson M., Johansson L., Gustavsson S., Sjövall S., Frayssé L., Weig A.R., Kjellbom P. 2001. The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in *Arabidopsis* provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants. *Plant Physiology*, 126(4): 1358–1369. <https://doi.org/10.1104/pp.126.4.1358>
- Khan K., Agarwal P., Shanware A., Sane V.A. 2015. Heterologous expression of two *Jatropha* aquaporins imparts drought and salt tolerance and improves seed viability in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*, 10(6): e0128866. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128866>
- Kirscht A., Kaptan S.S., Bienert G.P., Chaumont F., Nissen P., de Groot B.L., Kjellbom P., Gourdon P., Johanson U. 2016. Crystal structure of an ammonia-permeable aquaporin. *PLoS Biology*, 14(3): e1002411. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002411>
- Knipfer T., Besse M., Verdeil J.L., Fricke W. 2011. Aquaporin-facilitated water uptake in barley (*Hordeum vulgare* L.) roots. *Journal of Experimental Botany*, 62(12): 4115–4126. <https://doi.org/10.1093/jxb/err075>
- Kong W., Shaozong Y., Yulu W., Mohammed B., Xiaopeng F. 2017. Genome-wide identification and characterization of aquaporin gene family in *Beta vulgaris*. *PeerJ*, 5(333): e3747. <https://doi.org/10.7717/peerj.3747>
- Kumar D. 2021. Transcriptional insights into sugarcane aquaporin genes under water deficit conditions. *Plant Cell Report*: 1–12. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-185344/v1>
- Li G., Santoni V., Maurel C. 2014. Plant aquaporins: roles in plant physiology. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1840(5): 1574–1582. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2013.11.004>
- Li D., Wu, Y., Ruan X., Li B., Zhu L., Wang H., Li X. 2009. Expressions of three cotton genes encoding the PIP proteins are regulated in root development and in response to stresses. *Plant Cell Reports*, 28(2): 291–300. <https://doi.org/10.1007/s00299-008-0626-6>
- Li J., Cai W. 2015. A ginseng *PgTIP1* gene whose protein biological activity related to Ser128 residue confers faster growth and enhanced salt stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Science: an International Journal of Experimental Plant Biology*, 234: 74–85. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.02.001>
- Lian H.-L., Yu X., Ye Q., Ding X.-S., Kitagawa Y., Kwak S.-S., Su W.-A., Tang Z.-C. 2004. The role of aquaporin RWC3 in drought avoidance in rice. *Plant Cell Physiology*, 45(4): 481–489. <https://doi.org/10.1093/pcp/pch058>
- Liu L.H., Ludewig U., Gassert B., Frommer W.B., von Wire'n N. 2003. Urea transport by nitrogen-regulated tonoplast intrinsic proteins in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 133(3): 1220–1228. <https://doi.org/10.1104/pp.103.027409>
- Liu Q., Wang H., Zhang Z., Wu J., Feng Y., Zhu Z. 2009. Divergence in function and expression of the NOD26-like intrinsic proteins in plants. *BMC Genomics*, 10(1): 313. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-313>
- Liu Z., Xin M., Qin J., Peng H., Ni Z., Yao Y., Sun Q. 2015. Temporal transcriptome profiling reveals expression partitioning of homeologous genes contributing to heat and drought acclimation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology*, 15(1): 152. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0511-8>
- Ma J.F., Yamaji N. 2008. Functions and transport of silicon in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 65(19): 3049–3057. <https://doi.org/10.1007/s00018-008-7580-x>
- Maeshima M. 2001. Tonoplast transporters: organization and function. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52(1): 469–497. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.52.1.469>
- Mahdieh M., Mostajeran A., Horie T., Katsuhara M. 2008. Drought stress alters water relations and expression of PIP-type aquaporin genes in *Nicotiana tabacum* plants. *Plant Cell Physiology*, 49(5): 801–813. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcn054>
- Martinez-Ballesta M., Carvajal M. 2014. New challenges in plant aquaporin biotechnology. *Plant Science: an International Journal of Experimental Plant Biology*, 217–218: 71–77. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.12.006>
- Martins C.D.P.S., Pedrosa A.M., Du D., Gonçalves L.P., Yu Q., Gmitter F.G., Costa M.G.C. 2015. Genome-wide characterization and expression analysis of major intrinsic proteins during abiotic and biotic stresses in sweet orange (*Citrus sinensis* L. Osb.). *PLoS One*, 10(9): e0138786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138786>
- Martre P., Morillon R., Barrieu F., North G.B., Nobel P.S., Chrispeels M.J. 2002. Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit. *Plant Physiology*, 130: 2101–2110. <https://doi.org/10.1104/pp.009019>
- Maurel C., Verdoucq L., Luu D.-T., Santoni V. 2008. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 595–624. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092734>
- Maurel C., Boursiac Y., Luu D.T., Santoni V., Shahzad Z., Verdoucq L. 2015. Aquaporins in plants. *Physiological Reviews*, 95(4): 1321–1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
- Mitani-Ueno N., Yamaji N., Zhao F.J., Ma J.F. 2011. The aromatic/arginine selectivity filter of NIP aquaporins plays a critical role in substrate selectivity for silicon, boron, and arsenic. *Journal of Experimental Botany*, 62(12): 4391–4398. <https://doi.org/10.1093/jxb/err158>
- Molina C., Rotter B.R., Horres R., Udupa S.M., Besser B., Bellarmino L., Baum M., Matsumura H., Terauchi R., Kahl G., Winter P. 2008. SuperSAGE: the drought stress-responsive transcriptome of chickpea roots. *BMC Genomics*, 9: 553. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-553>
- Morgun V.V., Kiriziy D.A., Shadchina T.M. 2010. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*, 42(1): 3–22. [Моргун В.В., Киризи́й Д.А., Шадчина Т.М. 2010. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата. *Физиология и биохимия*

- культурных растений, 42(1): 3–22]. Available at: <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/66260>
- Morillon R., Maarten J., Chrispeels D. 2001. The role of ABA and the transpiration stream in the regulation of the osmotic water permeability of leaf cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 98(24): 14138–14143. <https://doi.org/10.1073/pnas.231471998>
- Muto Y., Segami S., Hayashi H., Sakurai J., Murai-Hatano M., Hattori Y., Ashikari M., Maeshima M. 2011. Vacuolar proton pumps and aquaporins involved in rapid internode elongation of deep water rice. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 75(1): 114–122. <https://doi.org/10.1271/bbb.100615>
- Obroucheva N.V., Sinkevich I.A. 2010. *Russian Journal of Plant Physiology*, 57(2): 153–165. [Обручева Н.В., Синкевич И.А. 2010. Аквапорины и рост клеток. *Физиология растений*, 57(2): 153–165]. <https://doi.org/10.1134/S1021443710020019>
- Ovrukska I.I., Kordyuz E.L. 2019. *PIP 2; 1* aquaporin gene expression in maize hybrids different for drought tolerance to water deficit. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 5: 97–101. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/158112>
- Park W., Scheffler B.E., Bauer P.J., Campbell B.T. 2010. Identification of the family of aquaporin genes and their expression in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *BMC Plant Biology*, 10: 142. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-142>
- Peng Y., Lin W., Cai W., Arora R. 2007. Overexpression of a *Panax ginseng* tonoplast aquaporin alters salt tolerance, drought tolerance and cold acclimation ability in transgenic *Arabidopsis* plants. *Planta*, 226(3): 729–740. <https://doi.org/10.1007/s00425-007-0520-4>
- Perrone I., Gambino G., Chitarra W., Vitali M., Pagliarini C., Riccomagno N., Balestrini R., Kaldenhoff R., Uehlein N., Gribaudo I., Schubert A., Lovisolo C. 2012. The grapevine root-specific aquaporin *VvPIP 2; 4 N* controls root hydraulic conductance and leaf gas exchange under well-watered conditions but not under water stress. *Plant Physiology*, 160(2): 965–977. <https://doi.org/10.1104/pp.112.203455>
- Preston G.M., Carroll T.P., Guggino W.B., Agre P. 1992. Appearance of water channels in *Xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein. *Science*, 256: 385–387. <https://doi.org/10.1126/science.256.5055.385>
- Pou A., Hipolito M., Jaume F., Stephen D.T. 2013. A putative role for *TIP* and *PIP* aquaporins in dynamics of leaf hydraulic and stomatal conductances in grapevine under water stress and rewetting. *Plant, Cell and Environment*, 36(4): 828–843. <https://doi.org/10.1111/pce.12019>
- Prado K., Maurel C. 2013. Regulation of leaf hydraulics: from molecular to whole plant levels. *Frontiers in Plant Science*, 4: 255. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00255>
- Reddy K.S., Sekhar K.M., Reddy A.R. 2017. Genotypic variation in tolerance to drought stress is highly coordinated with hydraulic conductivity–photosynthesis interplay and aquaporin expression in field-grown mulberry (*Morus* spp.). *Tree Physiology*, 37(7): 926–937. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx051>
- Regon P., Panda P., Kshetrimayum E., Panda S.K. 2014. Genome-wide comparative analysis of tonoplast intrinsic protein (*TIP*) genes in plants. *Functional & Integrative Genomics*, 14(4): 617–629. <https://doi.org/10.1007/s10142-014-0389-9>
- Rizhsky L., Liang H., Shuman J., Shulaev V., Davletova S., Mittler R. 2004. When defense pathways collide. The response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiology*, 134(4): 1683–1696. <https://doi.org/10.1104/pp.103.033431>
- Rodrigues M.I., Bravo J.P., Sasaki F.T., Severino F.E., Maia I.G. 2013. The tonoplast intrinsic aquaporin (*TIP*) subfamily of *Eucalyptus grandis*: characterization of *EgTIP2*, a root-specific and osmotic stress-responsive gene. *Plant Science*, 213: 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.09.005>
- Ruiz-Lozano J.M., del Mar Alguacil M., B'árzana G., Vernieri P., Aroca R. 2009. Exogenous ABA accentuates the differences in root hydraulic properties between mycorrhizal and non mycorrhizal maize plants through regulation of *PIP* aquaporins. *Plant Molecular Biology*, 70(5): 565–579. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9492-z>
- Sade N., Vinocur B.J., Diber A., Shatil A., Ronen G., Nissan H., Wallach R., Karchi H., Moshelion M. 2009. Improving plant stress tolerance and yield production: is the tonoplast aquaporin *SlTIP2; 2* a key to isohydric to anisohydric conversion? *The New Phytologist*, 181(3): 651–661. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02689.x>
- Sahitya U. L., Krishna M. S. R., Suneetha P. 2019. Integrated approaches to study the drought tolerance mechanism in hot pepper (*Capsicum annum* L.). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 25(3): 637–647. <https://doi.org/10.1007/s12298-019-00655-7>
- Santos A.B., Mazzafera P. 2013. Aquaporins and the control of the water status in coffee plants. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 25(2): 79–93. <https://doi.org/10.1590/S2197-00252013000200001>
- Secchi F., Pagliarini C., Zwieniecki M.A. 2017. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. *Plant, Cell and Environment*, 40(6): 858–871. <https://doi.org/10.1111/pce.12831>
- Shekoofa A., Sinclair T.R. 2018. Aquaporin activity to improve crop drought tolerance. *Cells*, 7(9): 123. <https://doi.org/10.3390/cells7090123>
- Siefritz F., Biela A., Eckert M., Otto B., Uehlein N., Kaldenhoff R. 2001. The tobacco plasma membrane aquaporin *NtAQPI*. *Journal of Experimental Botany*, 52(363): 1953–1957. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.363.1953>
- Siefritz F., Tyree M.T., Lovisolo C., Schubert A., Kaldenhoff R. 2002. *PIP1* plasma membrane aquaporins in tobacco: from cellular effects to function in plants. *Plant Cell*, 14(4): 869–876. <https://doi.org/10.1105/tpc.000901>
- Siemens J., Zwiazek J. 2004. Changes in root water flow properties of solution culture grown trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings under different intensities

- of water-deficit stress. *Physiologia Plantarum*, 121(1): 44–49. <https://doi.org/10.1111/j.0031-9317.2004.00291.x>
- Silva M.D., Silva R.L.O., Ferreira-Neto J.R.C., Guimarães A.C.R., Veiga D.T., Chabregas S.M., Burnquist W.L., Kahl G., Benko-Iseppon A.M., Kido E.A. 2013. Expression analysis of sugarcane aquaporin genes under water deficit. *Journal of Nucleic Acids*, 2013: 1–14. <https://doi.org/10.1155/2013/763945>
- Sreedharan S., Shekhawat U.K.S., Ganapathi T.R. 2013. Transgenic banana plants overexpressing a native plasma membrane aquaporin *MusaPIP1; 2* display high tolerance levels to different abiotic stresses. *Plant Biotechnology Journal*, 11(8): 942–952. <https://doi.org/10.1111/pbi.12086>
- Sutka M. R., Manzur M.E., Vitali V.A., Micheletto S., Amodeo G. 2016. Evidence for the involvement of hydraulic root or shoot adjustments as mechanisms underlying water deficit tolerance in two *Sorghum bicolor* genotypes. *Journal of Plant Physiology*, 192: 13–20. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.01.002>
- Uehlein N., Sperling H., Heckwolf M., Kaldenhoff R. 2012. The *Arabidopsis* aquaporin *PIP1; 2* rules cellular CO₂ uptake. *Plant Cell Environment*, 35(6): 1077–1083. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02473.x>
- Vandeleur R.K., Mayo G., Shelden M.C., Gilliam M., Kaiser B.N., Tyerman S.D. 2009. The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. *Plant Physiology*, 149(1): 445–460. <https://doi.org/10.1104/pp.108.128645>
- Venkatesh J., Yu J.-W., Park S.W. 2013. Genome-wide analysis and expression profiling of the *Solanum tuberosum* aquaporins. *Plant Physiology and Biochemistry*, 73: 392–404. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.025>
- Wang L.L., Chen A.P., Zhong N.Q., Liu N., Wu X.M., Wang F., Yang C.L., Romero M.F., Xia G.X. 2013. The *Thellungiella salsuginea* tonoplast aquaporin *TsTIP1; 2* functions in protection against multiple abiotic stresses. *Plant and Cell Physiology*, 55(1): 148–161. <https://doi.org/10.1093/pcp/pct166>
- Wang C., Hu H., Qin X., Zeise B., Xu D., Rappel W.J., Boron W.F., Schroeder J.I. 2016. Reconstitution of CO₂ regulation of SLAC1 anion channel and function of CO₂-permeable *PIP 2; 1* aquaporin as CARBONIC ANHYDRASE 4 interactor. *Plant Cell*, 28(2): 568–582. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00637>
- Xu Y., Hu W., Liu J., Zhang J., Jia C., Miao H., Xu B., Jin Z. 2014. A banana aquaporin gene, *MaPIP1; 1*, is involved in tolerance to drought and salt stresses. *BMC Plant Biology*, 14: 59. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-59>
- Yu Q.J., Hu Y.L., Li J.F., Wu Q., Lin Z.P. 2005. Sense and antisense expression of plasma membrane aquaporin *BnPIP1* from *Brassica napus* in tobacco and its effect on plant drought resistance. *Plant Science*, 169(4): 647–656. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.04.013>
- Yu G., Li J., Sun X., Zhang X., Liu J., Pan H. 2015. Overexpression of *AcNIP5; 1*, a novel nodulin-like intrinsic protein from halophyte *Atriplex canescens*, enhances sensitivity to salinity and improves drought tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology Reporter*, 33(6): 1–12. <https://doi.org/10.1007/s11105-015-0881-y>
- Zhu J.K. 2016. Abiotic stress signalling and responses in plants. *Cell*, 167(2): 313–324. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>
- Zhuang L., Liu M., Yuan X., Yang Z., Huang B., Burgess P., Jespersen D., Keough J. 2015. Physiological effects of aquaporin in regulating drought tolerance through overexpressing of *Festuca arundinacea* aquaporin gene *FaPIP2; 1*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 140(5): 404–412. <https://doi.org/10.21273/JASHS.140.5.404>
- Zwiazek J.J., Xu H., Tan X., Navarro-Rodenas A., Morte A. 2017. Significance of oxygen transport through aquaporins. *Scientific Reports*, 7: 40411. <https://doi.org/10.1038/srep40411>

Рекомендує до друку І.В. Косаківська

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

Реферат. Проникність плазмолеми є інтегральним показником функціонального стану рослинних клітин за дії стресу. У формуванні реакції-відповіді на посуху задіяні аквапорини (aquaporins, AQP), спеціалізовані трансмембранні білки, що утворюють водні канали та відіграють важливу роль в адаптації рослин до несприятливих умов і, зокрема, до нестачі або надлишку води. Основна функція AQP – полегшити рух води крізь клітинні мембрани і підтримати водний гомеостаз клітин. За стресових умов спостерігається як підвищення, так і зниження експресії окремих генів аквапоринів. Аналіз отриманих результатів виявив розбіжності в експресії генів AQP у стійких і чутливих генотипів рослин. Виявилось, що аквапорини в різних за стресостійкістю сортів одного виду по-різному реагують на посуху. В статті наведені короткі відомості про історію відкриття аквапоринів, структуру та функції цих білків, узагальнені новітні відомості щодо ролі аквапоринів у регуляції метаболізму та формуванні реакції-відповіді рослин на дію стресорів, окрема увага зосереджена на участі аквапоринів у захисті від посухи. Відкриття і вивчення AQP розширює можливості використання методів генної інженерії для селекції рослин, зокрема більш стійких до дії посухи та засолення ґрунту, а також для підвищення їхньої продуктивності. Використання аквапоринів у біотехнологіях для поліпшення стійкості до посухи різних видів є досить перспективним.

Ключові слова: аквапорини, водний стрес, експресія генів, посуха, стійкі та чутливі генотипи рослин



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.03.235>

SHORT COMMUNICATION

Spanning the Globe – The Plant Phylogeny Poster (PPP) Project

Theodor C. H. COLE^{1*}, Hartmut H. HILGER¹ , Julien B. BACHELIER¹ , Peter F. STEVENS²,
Bernard GOFFINET³ , Natalia M. SHIYAN⁴ , Svitlana L. ZHYGALOVA⁴ , Sergei L. MOSYAKIN⁴ 

¹ Dahlem Centre of Plant Sciences (DCPS), Institute of Biology, Structural and Functional Plant Diversity, Freie Universität Berlin, Altensteinstr. 6, 14195 Berlin, Germany

² Department of Biology, University of Missouri-St. Louis, 1 University Boulevard, St. Louis, MO 63121, USA

³ Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, 75 North Eagleville Road, Storrs, CT 06269-3043, USA

⁴ M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Street, Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. Historically, wallcharts and posters created by botanical illustrators, often highly skilled artists, have played an important role in teaching botany at the university level. Large-scale panels and posters can visualize complex interrelationships and entire stories in a clear and appealing overview in graphs, tables, and diagrams. Carrying this concept of educational tools into the electronic era, the Plant Phylogeny Poster project uses this approach for displaying evolutionary relationships in systematic botany. The Angiosperm Phylogeny Poster (APP) displays, as phylogenetically arranged clades, the orders and families of flowering plants (with orders hyperlinked to APweb, Stevens, 2001–onwards), the Tracheophyte Phylogeny Poster (TPP) families and genera of ferns and gymnosperms, and the Bryophyte Phylogeny Poster (BPP) orders and families of liverworts, mosses, and hornworts. The portfolio currently also includes about 30 posters on individual orders and families of angiosperms. Each group within these evolutionary trees is matched with essentially relevant morphological features, biogeographic occurrences, and other information in compactly condensed text blocks. All posters are freely available online, some in more than 30 languages, coauthored by a team of more than 130 botanists. The posters are regularly updated, current literature is cited. The project is expanding steadily and rapidly.

Keywords: angiosperms, bryophytes, open access, phylogeny, posters, teaching, tracheophytes, wallcharts

Article history. Submitted 02 June 2021. Revised 16 June 2021. Published 29 June 2021

Citation. Cole T.C.H., Hilger H.H., Bachelier J.B., Stevens P.F., Goffinet B., Shiyani N.M., Zhygalova S.L., Mosyakin S.L. 2021. Spanning the Globe – The Plant Phylogeny Poster (PPP) Project. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(3): 235–241.

*Corresponding author (e-mail: t.c.h.cole@fu-berlin.de)

Botany (as the other life sciences) is largely built on observation and visual documentation, both essential for understanding plants and their structures, as well as for teaching, research, and publishing. Images of plants and their structures drawn on wallcharts and posters by botanical illustrators, who were often skilled professional artists, have played an important role in education, in particular as visual resources for lectures in the life sciences, for illustrating and teaching structure, function, and classification of organisms. Botanical and zoological institutions owned extensive collections of such large-sized wallcharts drawn and painted on canvas

or paper, usually fastened to wooden double half-round dowel rods on both ends, and rolled up for storage. The charts were hung in auditoriums and lecture halls for the daily lectures – some huge charts with evolutionary trees ("Stammbäume"), the Periodic Table, or biochemical pathways were even permanently displayed there. Skilled botanical artists were employed at university departments and museums – a highly respected profession of art drawing and lithography having particularly developed in Germany during the 19th century. Many of these beautiful masterpieces (e.g., Fig. 1) have survived over the ages and are preserved as a cultural heritage (Laurent, 2016).

© 2021 T.C.H. Cole, H.H. Hilger, J.B. Bachelier, P.F. Stevens, B. Goffinet, N.M. Shiyani, S.L. Zhygalova, S.L. Mosyakin. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited



Fig. 1. Botanical wallcharts. A, B: Institute of Systematic Botany and Plant Geography of Freie Universität Berlin, 1950s (A: *Azolla filiculoides*; B: dehiscent fruits). C, D: Fedkovych Chernivtsi National University, 1970s, publisher "Radianska Shkola" (C: *Solanaceae*, general morphology; D: *Equisetum arvense*, life cycle diagram – photographs by Vasyl V. Budzhak)

While with the advent of photography, projected slides soon became the preferred media of choice in teaching, drawings remain important in botany (as by the common quote attributed to the famous 19th century German botanist Julius Sachs in teaching his students: "Was man nicht gezeichnet hat, hat man nicht gesehen" / "What one has not drawn, one has not seen", Scott, 1924: 10). The digital era gave us fascinating new options in graphic design and means for presenting educational materials to students. Courses in graphic design software programs were being offered for members of the university.

Scientists themselves could now create appealing designs and carry out professional typesetting work with basic training or even by self-teaching.

Evolutionary relationships have traditionally been depicted by "family trees", interconnecting hypothetical ancestors with their descendants by a network of "branches" (as prominently exercised by Ernst Haeckel in the 19th century, Fig. 2). For publication of research results, such trees (as any other illustration or photo) must be condensed to fit the restricted space of the layout of a book or journal page, a constraint that leads to smaller

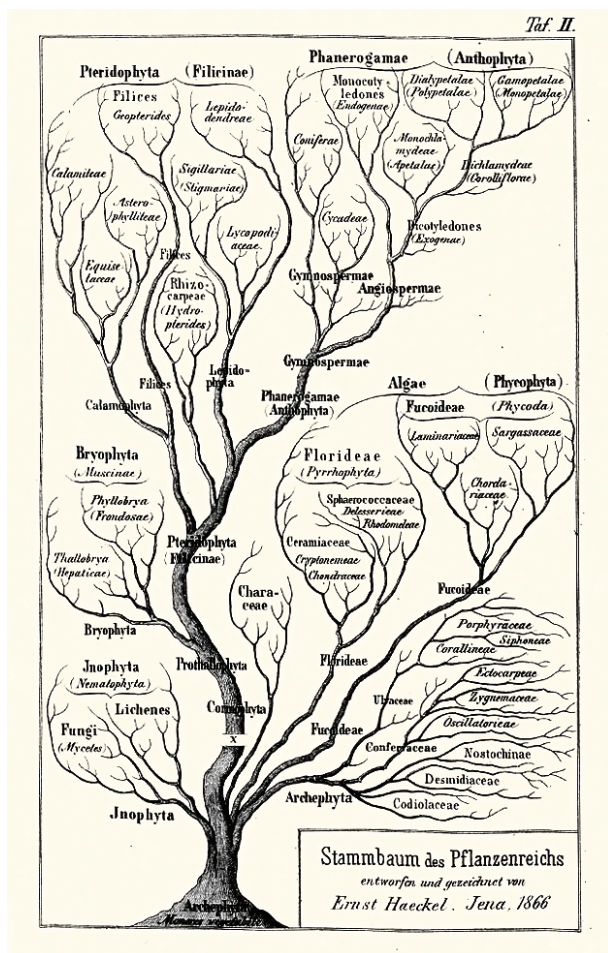


Fig. 2. Ernst Haeckel's historic evolutionary tree of the plant kingdom ("Stammbaum des Pflanzenreichs"); from: E. Haeckel (1866)

and often unreadable text and unrecognizable structures or patterns, thus also limiting the amount of displayable data.

The format of the Plant Phylogeny Posters, however, allows for large-size presentations of family trees providing a clear overview of complex relationships at a glance. In 2005, Theodor C. H. Cole (then lecturer at Heidelberg University and now Honorary Associate with Julien B. Bachelier at the Freie Universität Berlin) devised a "family tree" of angiosperm orders and families in poster format – including relevant features in condensed form – in preparation of teaching a botanical field course for pharmacy students to South Africa. A clear systematic overview of relationships among flowering plant families was needed, yet such a large phylogenetic tree also had to be a compact and transportable teaching tool. This first poster – pasted together as a "hard copy"

from cardboard with scissors and glue – was chiefly based on the phylogenetic tree topology from the first two publications of the Angiosperm Phylogeny Group (APG, 1998, 2003; see also APG, 2009, 2016) and the features were taken mainly from Peter Stevens' APweb database (Stevens, 2001–onwards) and the *Families and Genera of Vascular Plants* (FGVP) series (Kubitzki et al., 1990–2018), among other sources. Together with Hartmut H. Hilger of the Freie Universität Berlin (FU), the first German version entitled *POSTER – Systematik der Blütenpflanzen*, was published in 2007 by De Gruyter Publishers, Berlin, as a foldable A0-size color print (Cole & Hilger, 2007).

Peter H. Raven, President Emeritus of the Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO, USA (see Raven, 2000; Mosyakin, 2016), encouraged the production of an English version of the Angiosperm Phylogeny Poster (APP) and established the connection to Peter F. Stevens who has become coauthor of several poster titles (Fig. 3; Cole, Hilger, Stevens, 2019). The first electronic version of the APP (in German and English) was made available online on the homepage of the FU Berlin in 2007 and later on ResearchGate in 2012. Further internationalization of the project was triggered with the Chinese version of the APP by Jiang Chen-Kun of Beijing (Peking) University in 2014, which encouraged worldwide expansion, now spanning the globe. Meanwhile, the APP is now available in more than 30 languages.

In circumscriptions of families and orders of angiosperms, our updated APP versions mainly follow the latest version of the APG system (APG IV, 2016), but with necessary amendments and changes that result from recent research data. Also, we take into account the classification schemes provided by expert working groups on various taxa. For example, in recognizing the separate families *Amaranthaceae* sensu stricto and *Chenopodiaceae* (which were merged under *Amaranthaceae* s.l. in all versions of the APG classification) we followed the consensus classification of *Caryophyllales* accepted by Hernández-Ledesma et al. (2015) and other experts in the group. We also prefer to recognize in *Boraginales* several separate families (*Boraginaceae* s.str., *Cordiaceae*, *Ehretiaceae*, *Heliotropiaceae*, *Hydrophyllaceae*, *Lennoaceae*, *Namaceae*, etc.), following Luebert et al. (2016), in contrast to the widely circumscribed *Boraginaceae* as suggested by APG (see APG IV, 2016, and earlier versions).

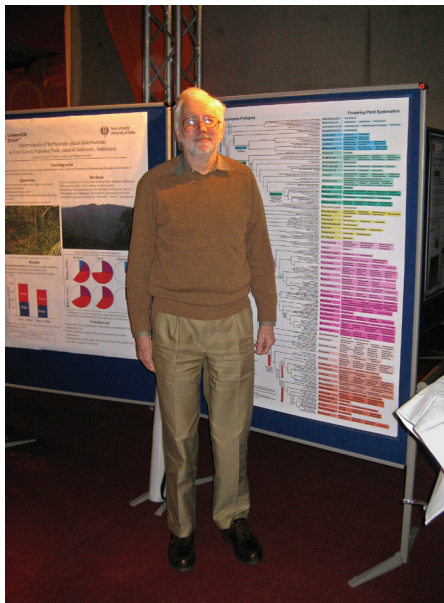


Fig. 3. Peter F. Stevens with the APP at the poster session at BioSystematics 2011 Berlin (Photo by Hartmut H. Hilger)



Fig. 4. Two of the Ukrainian plant phylogeny posters displayed by Svitlana L. Zhygalova, Sergei L. Mosyakin, and Natalia M. Shiyani (left to right) at the National Herbarium of Ukraine (KW) of the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv (Photo by Svitlana I. Antonenko)



Fig. 5. Dashzeveg Nyambayar teaching plant systematics and evolution at the National University of Mongolia, Ulaanbaatar, using the Mongolian APP, TPP, and BPP which she translated together with Oyuntsetseg Batlai, Urgamal Magsar and Enkhtaivan Enkhjargal (Photo by Oyuntsetseg Batlai)

The portfolio now encompasses the main trilogy of the APP, TPP (Tracheophyte Phylogeny Poster), BPP (Bryophyte Phylogeny Poster), a general overview of the embryophytes (EMB), and about 30 further posters on individual orders and families of angiosperms, cumulatively involving a team of more than 130 botanists. All posters are available in several languages (see the regularly updated list of all current posters with hyperlinks to each: Cole, 2021).

New collaborators write their translations into a "text extract" sent out to them by the coordinator. Team members are granted full coauthorship for their language versions. The translated texts, once received by the coordinator, are transferred into a template and formatted for uniform layout. After proofreading, the final high-quality print PDFs are published on ResearchGate with Digital Object Identifiers (DOIs), some on preprint platforms, and uploaded to the authors' homepages. The advantage of this publishing scheme is the possibility to regularly update the posters based on most recent research.

Since 2016, Julien B. Bachelier, the successor of Hartmut H. Hilger at the Freie Universität Berlin, has become a coauthor of the Tracheophyte Phylogeny Poster (TPP) – meanwhile in 24 languages. In 2018, Bernard Goffinet joined the Bryophyte Phylogeny Poster (BPP) team as a fully co-responsible partner and has since promoted the project by inviting several prominent bryologists – expanding the BPP to currently 20 languages.

All posters are updated regularly according to recent phylogenetic research results, and are freely downloadable from *ResearchGate* (Cole, 2021) and the webpages of Hartmut H. Hilger at FU Berlin (<http://www2.biologie.fu-berlin.de/sysbot/> and <https://userpage.fu-berlin.de/hahilger/>). The high-quality print PDFs can be printed in A0 or even larger sizes on professional plotters. Printouts are useful for exhibits, herbaria, lecture halls and seminar rooms. Lecturers may prefer to use the electronic files via projectors to zoom in and out and focus on particular areas moving from one group (taxon or clade) to another.

Several of the Plant Phylogeny Posters have been presented at international conferences and meetings (BioSystematics Berlin, Germany 2011; Monocots VI, Natal, Brazil, 2018; IV International Boraginales Meeting, Florence, Italy, 2018; IAB Bryology Madrid, Spain, 2019; 70 Years of Botanical Garden of Pavol Jozef Šafárik University, Košice, Slovakia, 2020).

Of the meanwhile 268 posters, 59 are in Slavic languages (Russian 20, Ukrainian 19, Czech 6, Slovak 6, Polish 3, Serbian 4, Bulgarian 1). A suite of Czech and Slovak posters is being coordinated by Ľuboš Majeský and Pavol Mártonfi (Majeský et al., 2020). Since 2016, the Ukrainian and Russian posters have largely been coordinated by Sergei L. Mosyakin, the majority being now implemented and coauthored by Natalia M. Shiyan and Svitlana L. Zhygalova. Anastasiya V. Odintsova of the Ivan Franko National University of Lviv has made a considerable contribution to the first Ukrainian and Russian translations of the APP and TPP, especially in standardizing morphological and some other terms and their matching to English-language equivalents. It should be noted that the task of translating the first Ukrainian and Russian versions of APP and TPP posed some interesting challenges for the Ukrainian collaborators. In several cases it was even necessary to alter or correct the terms that occurred in recent Ukrainian literature, and so this experience with translations was also useful for standardizing the national terminology in the fields of phylogenetic taxonomy and plant morphology. Similar challenges were also met by other team members, resulting in adaptations of the respective national terminology to the internationally recognized standards (mostly based on English, with linguistic roots in classical Latin and Greek).

An additional series of three educational "Language Phylogeny Posters" by T.C.H. Cole and Erika Siebert-Cole has drawn on recent work in the increasingly popular field of phylolinguistics – the study of the evolution of languages – using, among others, the same phylogenetic methods commonly applied in the life sciences (population genetics, Bayesian Inference, etc.). The series is currently available in 10 languages on ResearchGate. The Ukrainian versions of the three posters have been translated and are coauthored by Andrey V. Podgurenko (Андрій В. Подгуренко), formerly Department of Foreign Languages, Petro Mohyla Black Sea National University, Mykolaiv, Ukraine (Кафедра романо-германської філології, Чорноморський національний університет імені Петра Могили, Миколаїв, Україна) (Cole et al., 2020).

As free online educational resources the posters are extensively used in teaching and as a reference for research at universities and herbaria worldwide (Figs. 4, 5). The project is growing steadily with new titles and versions in different languages.

References

- APG (Angiosperm Phylogeny Group). 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85: 531–553. <https://doi.org/10.2307/2992015>
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141: 399–436. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 105–121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Cole T.C.H. 2021–onwards. *Plant Phylogeny Posters (PPP) – poster titles and languages with links*. Available at: https://www.researchgate.net/publication/344193089_Plant_Phylogeny_Posters_PPP_-_poster_titles_and_languages_with_links
- Cole T.C.H., Hilger H.H. 2007. *Systematik der Blütenpflanzen: Stammbaum der Angiospermen [Poster]*. Wandkarte. Berlin, New York: de Gruyter, ISBN 978-3-11-020066-9.
- Cole T.C.H., Hilger H.H., Stevens P.F. 2019. Angiosperm Phylogeny Poster (APP) – Flowering plant systematics, 2019. *PeerJ Preprints*, 7e2320v6. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.2320v6>
- Cole T.C.H., Siebert-Cole E., Podgurenko A.V. 2020. *Henealohichni dereva mov [Poster]*. [Коул Т.К.Г., Зіберт-Коул Е., Подгуренко А.В. 2020. Генеалогічні дерева мов. Постер]. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.15203.17449>
- Haeckel E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. [Band 2: *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*, Berlin, Boston: De Gruyter, 2020]. <https://doi.org/10.1515/9783111419336>
- Hernández-Ledesma P., Berendsohn W.G., Borsch T., von Mering S., Akhiani H., Arias S., Castañeda-Noa I., Egli U., Eriksson R., Flores-Olvera H., Fuentes-Bazán S., Kadereit G., Klak C., Korotkova N., Nyffeler R., Ocampo G., Ochoterena H., Oxelman B., Rabeler R.K., Sanchez A., Schlumpberger B.O., Uotila P. 2015. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order *Caryophyllales*. *Willdenowia*, 45(3): 281–383. <https://doi.org/10.3372/wi.45.45301>
- Kubitzki K. et al. (eds). 1990–2018. *Families and genera of vascular plants (FGVP)*, vols. 1–15. Berlin; Heidelberg; Cham, etc.: Springer. <https://www.springer.com/series/1306>
- Laurent A. 2016. *The Botanical Wallchart: Art from the Golden Age of scientific discovery*. Chicago: University of Chicago Press, 224 pp.
- Luebert F., Cecchi L., Frohlich M.W., Gottschling M., Guilliams C.M., Hasenstab-Lehman C.E., Hilger H.H., Miller J.S., Mittelbach M., Nazaire M., Nepi M., Nocentini D., Ober D., Olmstead R.G., Selvi F., Simpson M.G., Sutorý K., Valdés B., Walden G.K., Weigend M. 2016. Familial classification of the *Boraginales*. *Taxon*, 65(3): 502–522. <https://doi.org/10.12705/653.5>
- Majeský L., Mártonfi P., Cole T.C.H. 2020. Plant Phylogeny Posters – providing clear and concise overviews of plant phylogeny. In: Mártonfi L., Suvák M., Mártonfi P. (eds) *Book of Abstracts. Conference 70 Years of Botanical Garden of Pavol Jozef Šafárik University (Slovakia, Košice, 3–4 Sep. 2020): The History and the Present of the Botanical Research and Nature Conservation*. Pavol Jozef Šafárik University in Košice, p. 22. <https://doi.org/10.33542/BOA2020-879-8>
- Mosyakin S.L. 2016. The knight of biodiversity. The 80th anniversary of Peter Hamilton Raven. *Visnyk of the National Academy of Sciences of Ukraine*, [vol. of 2016], No. 6: 95–101. [Мосякін С.Л. 2016. Лицар біорізноманіття. До 80-річчя Пітера Рейвена. *Вісник НАН України*, No. 6: 95–101].
- Raven P.H. 2000. Primary producers. In: Newbold H. (ed.). *Life stories: world-renowned scientists reflect on their lives and on the future of life on earth*. Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press, pp. 28–41.
- Scott D.H. 1925. German reminiscences of the early 'Eighties', *New Phytologist*, 24(1): 9–16. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1925.tb06645.x>
- Stevens P.F. 2001–onwards. *Angiosperm Phylogeny website (APweb)*. Available at: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

Recommended for publication by G.V. Boiko

Коул Т.К.Г., Хільгер Х.Х., Башельє Ж.Б., Стівенс П.Ф., Гоффіне Б., Шиян Н.М., Жигалова С.Л., Мосякін С.Л. 2021. **Об'єднуючи світ – Проект постерів з філогенії рослин.** *Український ботанічний журнал*, 78(3): 235–241 [In English].

Далемський центр дослідження рослин, Інститут Біології, Вільний університет Берліна, Альтенштейнштрассе 6, 14195 Берлін, Німеччина: Т.С.Х. Коул, Х.Х. Хільгер, Ж.Б. Башельє. Відділ біології, Університет Міссурі–Сент-Луїс, Університетський бульвар 1, Сент-Луїс, Міссурі, 63121, США: П.Ф. Стівенс. Відділ екології та еволюційної біології, Університет Коннектикуту, Північний Іглвіл-роуд 75, Стоппс, Коннектикут, 06269-3043, США: Б. Гоффіне. Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного, НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна: Н.М. Шиян, С.Л. Жигалова, С.Л. Мосякін.

Реферат. Традиційно, настінні графіки та плакати, створені ботанічними ілюстраторами, а часом і професійними художниками, відіграють важливу роль у вивченні ботаніки в університетах та інших навчальних закладах. Масштабні панно та плакати можуть візуалізувати складні та історичні взаємозв'язки у чіткому та естетичному вигляді через графіки, таблиці та діаграми. Використавши дану освітню концепцію в умовах сучасної електронної епохи, проект "Плакати з філогенії рослин" застосовує підхід візуалізації для відображення еволюційних взаємозв'язків у сучасній ботанічній систематиці. Плакати з філогенії покритонасінних (Angiosperm Phylogeny Poster – APP) відображають сучасні філогенетичні співвідношення і взаємозв'язки між кладами, порядками та родинami квіткових рослин (із посиланнями на APweb, Stevens, 2001–onwards), плакат з філогенії судинних рослин (Tracheophyte Phylogeny Poster – TPP) крім іншого – родів папоротей і голонасінних, а плакат з філогенії мохоподібних (Bryophyte Phylogeny Poster – BPP) – родин печіночників, мохів та антоцеротів. На тепер в активі проекту нараховується близько 30 плакатів вибраних порядків та родин покритонасінних. Особливістю цих філогенетичних дерев є те, що їхні окремі групи характеризуються систематично важливими морфологічними ознаками, біогеографічними даними та іншою інформацією, поданою в компактних блоках тексту. Усі плакати розміщені у вільному доступі в Інтернеті, ряд з них перекладені 30 мовами, завдяки команді з понад 130 ботаніків світу. Плакати регулярно оновлюються, в них цитуються актуальні літературні джерела. Проект неухильно та швидко розширюється.

Ключові слова: відкритий доступ, мохоподібні, філогенія, навчання, плакати, покритонасінні, судинні рослини, таблиці



**До 120-річчя від дня народження
Миколи Миколайовича ГРИШКА
(06.01.1901 – 03.01.1964)**

**Mykola M. GRYSKO
(on his 120th anniversary)**



У 2020 р. виповнилося 120 років від дня народження видатного вченого – генетика, селекціонера, ботаніка, академіка АН УРСР, директора Інституту ботаніки АН УРСР (1939–1944), директора ботанічного саду АН УРСР (1944–1958) Миколи Миколайовича Гришка.

Народився Микола Миколайович у м. Полтава. З відзнакою закінчивши в 1925 р. Полтавський агрокооперативний технікум (нині Полтавський державний аграрний університет), продовжив навчання на педагогічному факультеті Київського сільськогосподарського інституту. По його

закінченню в 1926 р. М.М. Гришко був направлений на викладацьку роботу до Майнівського сільськогосподарського технікуму, де вдало поєднував педагогічну та наукову роботу. На навчально-дослідному полі він працював з сортами озимої пшениці, картоплі, вівса. Згодом М.М. Гришко викладав у Сумському та Чернігівському інститутах технічних культур (1930–1931), у Глухівському сільськогосподарському інституті (1932–1940), читав курс генетики і селекції в Київському державному університеті імені Т.Г. Шевченка (1944–1948). Микола Миколайович був автором першого підручника з генетики для ВУЗів українською мовою (1933).

У 1932 р. М.М. Гришко очолив відділ генетики і селекції Всесоюзного науково-дослідного інституту конопель у м. Глухів Сумської області. Вивчав біологію цієї рослини, зокрема статевий диморфізм. Вивів сорт 'ОСО-72' з одночасним дозріванням чоловічих та жіночих особин, що уможливило механізацію збирання сировини. М.М. Гришку належить пріоритет у вирішенні проблеми зміни статі у конопель. За ці роботи в 1936 р. його було нагороджено найвищою відзнакою – орденом Леніна і без захисту дисертації присуджено ступінь доктора сільськогосподарських наук, а в 1937 р. – наукове звання професора.

У 1939 р. Миколу Миколайовича було обрано дійсним членом АН УРСР та призначено директором Інституту ботаніки АН УРСР. Багато уваги вчений приділяв організаційній роботі установи та початку будівництва нового ботанічного саду як підрозділу інституту. Під керівництвом М.М. Гришка науковці Інституту ботаніки займалися інвентаризацією флори та рослинності УРСР, управлінням онтогенетичним розвитком рослин з метою збільшення їхньої продуктивності, трансплантацією та вегетативною гібридизацією у рослин, розробкою методів спрямованої зміни сільськогосподарських рослин з метою збільшення їхньої врожайності.

На початку війни в 1941 р. Інститут ботаніки разом з Академією наук УРСР були евакуйовані до Уфи (Башкирія). Під керівництвом М.М. Гришка науковці інституту змінили робочі плани та зосередилися на вирішенні питань підвищення врожайності сільськогосподарських культур та інвентаризації рослинності Башкірської АРСР. Роботу в Інституті ботаніки Микола Миколайович поєднував з керівництвом Башкірською державною селекційною станцією. Він організував вирощування сільськогосподарських продуктів та сировини лікарських рослин для фронту, за що був нагороджений медаллю "За доблесну працю у Великій Вітчизняній війні 1941–1945 рр.". В евакуації Академія наук УРСР продовжувала свою роботу, М.М. Гришко був головою Відділу біологічних наук АН УРСР, членом Президії АН УРСР, писав наукові праці, виступав з доповідями.

Навесні 1944 р. Микола Миколайович першим з академіків прибув до щойно звільненого Києва, щоб створити умови для повернення з евакуації Академії наук України та розгортання її подальшої роботи. Вже 23 березня 1944 р. вийшла постанова "Про відновлення будівництва і наукової роботи ботанічного саду Академії наук України". У липні 1944 р. ботанічний сад був відокремлений від Інституту ботаніки, його директором став М.М. Гришко.

Ідея розбудови в Києві нового академічного ботанічного саду з'явилася одночасно зі створенням Української академії наук ще в 1918 р., а будівельні роботи на Звіринці розпочалися в 1935 р. Проте через брак грошей у довоєнний час будівництво призупинили, а зроблене було знищене під час окупації Києва (1941–1943). Тому Миколі Миколайовичу Гришку довелося розпочинати роботи та керувати будівництвом ботанічного саду АН УРСР майже із самого початку.

Вже в 1944 р. були розроблені основні ідеї та сформульовані завдання Ботанічного саду АН УРСР як центру науково-дослідної роботи з теорії та практики інтродукції рослин, розробки питань зеленого будівництва, декоративного садівництва і квітникарства та селекції нових для України культур. Сад мав стати не тільки центральним ботанічним садом України, а й одним з найбільших ботанічних садів СРСР та світу за розмірами території, складом колекцій рослин та обсягом наукової роботи. Ці завдання практично співпадають з тими, які виконує Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України нині.

Під керівництвом М.М. Гришка була проведена колосальна робота зі створення колекцій рослин.

Завдяки енергії, організаційному таланту та науковим зв'язкам Миколи Миколайовича в 1946–1947 рр. були відправлені експедиції до радянської окупаційної зони Німеччини, Угорщини, Румунії, де придбано десятки тисяч одиниць посадкового матеріалу. Були здійснені численні експедиції у різні регіони колишнього Радянського Союзу, з яких привезено сотні кілограмів насіння, в тому числі ендемічних та реліктових рослин.

Вчені ботанічного саду під керівництвом М.М. Гришка розробили науковий проект Ботанічного саду та обґрунтували принципи створення його колекцій. Микола Миколайович запропонував в основу будівництва саду покласти ботаніко-географічний принцип, а не систематичний, який був більш поширений. За його керівництва в ботанічному саду була започаткована селекційна робота. Вчений сприяв уведенню в сільське господарство і зелене будівництво нових видів харчових, технічних, плодкових, квітниково-декоративних рослин. Впродовж 1952–1958 рр. М.М. Гришко очолював Раду ботанічних садів України та Молдавії.

У 1945 р. в Академії наук УРСР був створений відділ сільськогосподарських наук, який очолив М.М. Гришко. На той час широкого поширення набуло вчення Трохима Лисенко. В ті важкі часи наукові дискусії перейшли в політичну площину, багато вчених було репресовано. У 1948 р. М.М. Гришка звільнили з посади Голови відділення сільськогосподарських наук АН УРСР, розпочалося цькування його в наукових колах. Фактично Миколу Миколайовича позбавили можливості займатися генетикою. Але він залишився керівником будівництва нового Ботанічного саду, віддавши цій справі свої сили та знання.

В 1959 р. Микола Миколайович важко захворів і вже не міг виконувати обов'язки директора, проте до останнього залишався на посаді старшого наукового співробітника відділу культурної флори. Кілька місяців не дожив він до урочистого відкриття ботанічного саду для відвідувачів, яке відбулося 29 травня 1964 р. Нажаль, ті, хто від початку створює сади та парки, дуже рідко бачать плоди своєї праці, вони працюють на майбутнє. Пізніше, у 1967 р. ботанічний сад набув статусу науково-дослідного інституту, в якому були організовані нові наукові підрозділи. Нині, як і мріяв Микола Миколайович, Національний ботанічний сад НАН України, який з 1991 р. носить його ім'я, є провідним науковим центром з інтродукції та збереження фіторізноманіття рослин, сортознавства та селекції рослин.

Наталія В. ЧУВІКІНА, Олена Л. РУБЦОВА

Український ботанічний журнал. 2021 • 78 • 3. 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 No. 6 від 15 червня 2021 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. Synoptic table of syntaxa of *Stellarietea mediae* class in Kiyv (by *phi* coefficient)

Number of association	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Numbers of relevés	7	6	7	8	22	5	33	9	27	3	2	5	2	5	56	7	28	61	90	9	16	3	7	6
<i>Amaranthus retroflexus</i>	46,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Digitaria ischaemum</i>	—	—	—	93,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Medicago sativa</i>	—	—	—	45,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bromus squarrosus</i>	—	—	—	40,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Crepis rheoadifolia</i>	—	—	—	38,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solidago canadensis</i>	—	—	—	—	39,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Xanthium strumarium</i> s.l.	—	—	—	—	27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cynodon dactylon</i>	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Digitaria sanguinalis</i>	—	—	—	—	—	—	54,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Festuca ovina</i> s.l.	—	—	—	—	—	—	38,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Amaranthus albus</i>	—	—	—	—	—	—	—	78,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	—	—	—	—	—	—	—	66,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sonchus arvensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	50,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lepidium ruderales</i>	—	—	—	—	—	—	—	42,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tribulus terrestris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	36,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Linaria vulgaris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	81,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Fallopia convolvulus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	74,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Atriplex prostrata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	83,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> s.l.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	96,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Atriplex sagittata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	87,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Atriplex tatarica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	80,5	—	—	—	19	—	—	—	—	—	—
<i>Glechoma hederacea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Kochia scoparia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	89	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oenothera biennis</i> s.l.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29,3	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anisantha tectorum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	44,1	—	—	—	—	—	—
<i>Hordeum murinum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	51,6	—	—	—	—	—
<i>Taraxacum serotinum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31,1	—	—	—	—	—
<i>Malva neglecta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	74,8	—	—	—	—
<i>Poa annua</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	56	—	—	—	—
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	47,8	34,1	—	—	—
<i>Trifolium repens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32	—	—	—	—
<i>Cyclachaena xanthiifolia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	90,6	—	—
<i>Artemisia vulgaris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	52,2	—	—	—	—	—	—	—	—	52,2	—	—
<i>Diplotaxis tenuifolia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,5	—	—	—	—	58,9	—
<i>Berteroa incana</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41,5	—
<i>Picris hieracioides</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29,9	—
<i>Bromopsis inermis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	57
<i>Carex caryophyllea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	51,2
<i>Echinochloa crus-galli</i>	—	68,2	—	—	—	—	—	60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Setaria viridis</i>	25,3	27,4	35	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phalacroloma annuum</i> s.l.	—	—	—	33,4	—	47,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Setaria pumila</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	17,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25,1	—	—	—
<i>Potentilla argentea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	43	—
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	—	—	—	—	26,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26,6	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lolium perenne</i>	—	—	—	—	—	—	—	43,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32,2	—	—	—	—
<i>Portulaca oleracea</i> s.l.	—	—	—	—	—	—	—	—	36,6	—	—	36,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sisymbrium loeselii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27,1	—	—	—	68
<i>Salsola tragus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	78,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chenopodium album</i> s.l.	—	—	—	—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Convolvulus arvensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25,1	—	—	—
<i>Lactuca serriola</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19,1	—	39,1	—	—	—
<i>Conyza canadensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28,7	—	—	—

Number marks the associations: 1 – *Amarantho retroflexi*-*Setarietum glaucae*; 2 – *Echinochloo*-*Setarietum pumilae*; 3 – *Setario viridis*-*Erigeronetum canadensis*; 4 – *Digitarietum ischaemii*; 5 – *Ambrosio artemisiifoliae*-*Chenopodietum albi*; 6 – *Cynodontetum dactyli*; 7 – *Digitario sanguinalis*-*Eragrostietum minoris*; 8 – *Eragrostio-Amarantheum albi*; 9 – *Portulacetum oleracei*; 10 – *Salsoletum ruthenicae*; 11 – *Fallopia convolvuli*-*Chenopodietum albi*; 12 – *Atriplicetum hastatae*; 13 – *Atriplicetum nitentis*; 14 – *Atriplicetum tataricae*; 15 – *Chenopodietum stricti*; 16 – *Kochietum densiflorae*; 17 – *Ambrosietum artemisiifoliae*; 18 – *Brometum tectorum*; 19 – *Hordeetum murini*; 20 – *Hyoscyamo nigri*-*Malvetum neglectae*; 21 – *Erigeronto*-*Lactucetum serriolae*; 22 – *Ivaetum xanthiifoliae*; 23 – *Lactuco serriolae*-*Diplotaxietum tenuifoliae*; 24 – *Sisymbrietum loeselii*