ISSN 2415-8860 (online)
ISSN 0372-4123 (print)
2025 Vol. 82 No. 1 (486)

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

A JOURNAL FOR BOTANY & MYCOLOGY

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

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

Publication languages: English and Ukrainian

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

Статті друкуються англійською та українською мовами

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief
Sergei L. MOSYAKIN

Associate Editors
Ganna V. BOIKO
Vera P. HAYOVA

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

Editorial Assistant
Mariya D. ALEINIKOVA

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор
Сергій Л. МОСЯКІН

Заступники головного редактора
Ганна В. БОЙКО
Віра П. ГАЙОВА

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

Відповідальний секретар
Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

Front cover: *Leptochlorella arboricola* Mikhailyuk sp. nov., Holosiiv National Nature Park, Kyiv, Ukraine (see the article by Mikhailyuk et al. on pages 3–30 in this issue).

Photo by © Tatiana Mikhailyuk

На обкладинці: *Leptochlorella arboricola* Mikhailyuk sp. nov., Національний природний парк "Голосіївський", Київ, Україна (див. статтю Михайлюк та ін. на стор. 3–30 у цьому номері).

Фото © Тетяна Михайлюк

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

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

2025
Vol. 82
1 (486)

PUBLISHED BIMONTHLY
SCIENTIFIC JOURNAL
FOUNDED IN 1921
KYIV

CONTENTS

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

MIKHAILYUK T.I., VINOGRADOVA O.M., DEMCHENKO E.M., PETLOVANA V.R., GLASER K., KARSTEN U. Terrestrial algae and cyanobacteria of the Holosiiv National Nature Park (Kyiv, Ukraine), with the description of *Leptochlorella arboricola* sp. nov. (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) 3

Red Data Book of Ukraine

MELNYK V.I., BARANSKY A.R. The range dynamics of *Hemipilia cucullata* (*Orchidaceae*) within Ukraine 31

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

PEREGRYM M.M., OLSHANSKYI I.G. New nomenclatural combinations in *Cleome* sensu stricto (*Cleomaceae*) from Eastern Europe and the Caucasus 46

ЗМІСТ

Систематика, флористика, географія рослин

МИХАЙЛЮК Т.І., ВИНОГРАДОВА О.М., ДЕМЧЕНКО Е.М., ПЕТЛЬОВАНА В.Р., ГЛАЗЕР К., КАРСТЕН У. Водорості наземних місцезростань Національного природного парку "Голосіївський" (Київ, Україна) з описом *Leptochlorella arboricola* sp. nov. (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) 3

Червона книга України

МЕЛЬНИК В.І., БАРАНСЬКИЙ О.Р. Динаміка ареалу *Hemipilia cucullata* (*Orchidaceae*) в межах України 31

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

ПЕРЕГРИМ М.М., ОЛЬШАНСЬКИЙ І.Г. Нові номенклатурні комбінації в роді *Cleome* sensu stricto (*Cleomaceae*) зі Східної Європи та Кавказу 46

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

Fungi and Fungi-like Organisms

KRASNOPIRKA V.A., ZABOLOTNIA A.S., AKULOV O.Yu. First verified records in Ukraine of *Diaporthe caulivora* (*Diaporthales*, *Ascomycota*), a causal agent of northern stem canker of soybean 50

Structural Botany

ODINTSOVA A.V. Morphological and taxonomic overview of fruits in representatives of subclass *Caryophyllidae* in the flora of Ukraine 60

Гриби і грибоподібні організми

КРАСНОПІРКА В.А., ЗАБОЛОТНЯ А.С., АКУЛОВ О.Ю. Перші верифіковані знахідки в Україні гриба *Diaporthe caulivora* (*Diaporthales*, *Ascomycota*) — збудника північного раку стебла сої 50

Структурна ботаніка

ОДІНЦОВА А.В. Морфологічний і таксономічний аналіз плодів у представників підкласу *Caryophyllidae* флори України 60

Approved by the Academic Council of the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine
(Resolution No. 2 of 10 February 2025)

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

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

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

Technical editor O.Ye. Bondarenko

Layout N.S. Reshetnykova

Submitted for printing on 03.03.2025. Format 84 . 108/16. Typeface. Minion Pro
Conventional printed sheets 8,19. Physical printed sheets 9,84. Circulation 102 copies. Order no. 7596

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

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

PLANT TAXONOMY, GEOGRAPHY AND FLORISTICS

СИСТЕМАТИКА, ФЛОРИСТИКА, ГЕОГРАФІЯ РОСЛИН

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.003

RESEARCH ARTICLE

Terrestrial algae and cyanobacteria of the Holosiiv National Nature Park (Kyiv, Ukraine), with the description of *Leptochlorella arboricola* sp. nov. (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*)

Tatiana I. MIKHAILYUK [1*], Oksana M. VINOGRADOVA [1], Eduard M. DEMCHENKO [1], Viktoriya R. PETLOVANA [2], Karin GLASER [3], Ulf KARSTEN [4,5]

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

[2] Educational and Scientific Center "Institute of Biology and Medicine", Taras Shevchenko National University of Kyiv, 64/13 Volodymyrska Str., Kyiv 01601, Ukraine

[3] Institute of Biological Sciences, Biology/Ecology, Technical University Bergakademie Freiberg, 29 Leipziger Str., Freiberg 09599, Germany

[4] Institute of Biological Sciences, Department of Applied Ecology and Phycology, University of Rostock, 3 Albert-Einstein-Strasse, Rostock 18057, Germany

[5] Interdisciplinary Faculty, Department of Maritime Systems, University of Rostock, 21 Albert-Einstein-Straße, Rostock 18059, Germany

*Author for correspondence: *t-mikhailyuk@ukr.net*

Abstract. The article provides the results of a study on terrestrial algae inhabiting various substrates in the Holosiiv National Nature Park, which was established to protect the remnants of natural ecosystems in the Kyiv metropolitan area, Ukraine. Totally, 75 species were identified: *Cyanobacteria* (10 species), *Chlorophyta* (52), *Charophyta* (7), and *Heterokontophyta* (6). The largest number of species was recorded on concrete (44 species) and dead wood (41); both substrates exhibited the most diverse composition of dominant species of algae. Less species were found on tree trunks (34), soil crusts (25), and fruiting bodies of the polypore fungus (18). The genera *Klebsormidium* (5 species) and *Stichococcus* (4 species) were the most diversely represented on different substrates. Representatives of green algae, *Stichococcus bacillaris*, *Coccomyxa subellipsoidea*, *Interfilum terricola*, *Desmococcus olivaceus*, *Elliptochloris subsphaerica*, and *Trentepohlia* cf. *umbrina*, were most frequent in the studied habitats. Some new and noteworthy taxa have been revealed using molecular phylogenetic methods. Among them, three genera (*Wilmottia*, *Chromochloris*, and *Leptochlorella*) and five species (*Wilmottia murrayi*, *Drouetiella epilithica*, *Chromochloris zofingiensis*, *Neocystis mucosa*, and *Coccomyxa arvernensis*) were for the first time recorded for the algal flora of Ukraine. In addition, five rare species of the genera *Coelastrella*, *Pseudochlorella*, *Coenochloris*, *Dictyochloropsis*, and *Coccomyxa* are also reported. Finally, a new species of the genus *Leptochlorella*, *L. arboricola* Mikhailyuk, is described.

Keywords: algae, biological soil crusts, cyanobacteria, dead wood, forest phytocenoses, fruiting bodies of polypore fungi, ITS, *Leptochlorella arboricola*, *rbc*L, stony substrates, tree trunks, Ukraine, 16S/18S rRNA

ARTICLE HISTORY. Submitted 31 December 2024. Revised 13 February 2025. Published 27 February 2025

CITATION. Mikhailyuk T.I., Vinogradova O.M., Demchenko E.M., Petlovana V.R., Glaser K., Karsten U. 2025. Terrestrial algae and cyanobacteria of the Holosiiv National Nature Park (Kyiv, Ukraine), with the description of *Leptochlorella arboricola* sp. nov. (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*). *Ukrainian Botanical Journal*, 82(1): 3–30. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.003

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

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

Introduction

Cyanobacteria and microalgae are important components of terrestrial ecosystems. Inhabiting soil, rocks, tree trunks, and other substrates of natural and artificial origin, they not only enrich the environment with carbon and nitrogen, but also exert a direct and/or indirect impact on its substrate due to their biological activity or presence (Evans, Johansen, 1999; Büdel et al., 2014; Hauer et al., 2015; Baumann et al., 2017, 2021). The diversity of this terrestrial group has been studied much less than that of aquatic forms, although in recent decades the interest in studying terrestrial algae has noticeably increased (Hallmann et al., 2017). A special focus was placed on taxonomic studies using an integrative (polyphasic) approach, which has resulted in the description of numerous taxa of various ranks (Neustupa et al., 2013a, 2013b; Škaloud et al., 2016; Rybalka et al., 2020; Kaštovský, 2023, etc.). It is obvious that terrestrial habitats, with their almost infinite variety of microecological conditions, are an inexhaustible source of new knowledge about the diversity of microalgae and cyanobacteria. In this context, algological studies of protected areas are especially important.

The Holosiiv National Nature Park (HNNP) was established in Kyiv in 2007 (Decree of the President of Ukraine, 2007) to protect and preserve the especially valuable natural complexes of the Forest-Steppe (the western reaches of the East European Forest Steppe ecoregion) and Kyiv Polissya (the eastern edge of the Central European Mixed Forests ecoregion). The uniqueness of this territory is evident from the fact that the national park is located within the metropolitan area, in the southern (and western) parts of Kyiv City, west of the Dnipro River. It includes several territorially separated forest areas: the Holosiiv Forest (together with the Maxim Rylskyi Holosiiv Park), the Bychok and Teremky forest tracts, the Lisnyky protected area (Southern section), and the Svyatoshyn-Bilychi Forest. The soils in the park are relatively rich, formed on loess deposits. The territory of the HNNP belongs to a region with a temperate continental climate along with the background microclimatic influence of a large industrial city. The average annual temperature is +7.2 °C, with an average annual rainfall of 600 mm, which provides sufficient moisture to the study site.

Due to its location within and near the territory of Kyiv City, this area has long attracted the attention of naturalists. Scientific research has been conducted here for a century and a half; in particular, its flora and vegetation have been reported in a number of publications (Onishchenko et al., 2012, 2016, and references therein). Considerable attention has been paid to algae occurring in water bodies of the park (Radzimovskyi, 1928; Frolova, 1955; Dubyna et al., 2002, 2005; Tsarenko et al., 2004; Klochenko et al., 2006, 2010, 2018, 2022; Klochenko, Tsarenko, 2007; Zub et al., 2007; Berezovska, 2018). There exists also some information on terrestrial algae, in particular, soil algae of the Lisnyky tract (Demchenko, 2000, 1996; Kostikov et al., 2001, 2009).

The aim of our research was to study the diversity of cyanobacteria and microalgae in various terrestrial habitats of the HNNP, using an integrative (polyphasic) approach, with special attention to their taxonomy and ecological peculiarities. Under terrestrial habitats we understand, as proposed in Hoffmann (1989), all habitats situated outside water bodies, such as soil and aerophytic habitats on stony substrates, bark of trees, decomposing wood, etc.

Materials and Methods

The material for the study was based on 43 samples taken in different parts of the Holosiiv National Nature Park: Lisnyky (22 samples), Holosiiv Forest (10), Teremky (8), and Bychok (3), collected during 2012–2015, usually in spring and autumn. Samples were taken from the soil surface (biological soil crusts), hard substrates (mainly pillboxes, concrete fortifications of World War II), dead wood, fruiting bodies of polypore fungi, and trunks of living trees. Fragments of algal biofilms were collected as intact as possible with a scalpel and placed in a paper box or a Petri dish. In the laboratory, samples were dried and stored in the dark.

Strains isolation, cultivation, and morphological studies. To obtain enrichment cultures, samples were placed in Petri dishes with Bold (1N BBM) agarized medium (Bischoff, Bold, 1963). The cultures were grown under standard laboratory conditions: with a 12-hour alternation of light and dark phases and irradiation of 25 μmol photons • m^{-2} • s^{-1} at a temperature of +20 ± 5 °C. Microscopic observation of enrichment cultures began in the third week of cultivation. Unialgal cultures were established using an Olympus ZS40 stereomicroscope

(Tokyo, Japan), isolated and purified from other organisms through multiple passages. Purified strains of cyanobacteria were cultivated on BG-11 medium (SigmaAldrich, Stanier et al., 1971), eukaryotic algae — on 3N BBM (Bischoff, Bold, 1963), under the conditions specified above. Identification and morphological treatment of isolated cultures were performed using Olympus IX70 and BX51 light microscopes with Nomarski differential interference (DIC) optics. Photomicrographs were taken using ColorView II and Olympus UC30 digital cameras attached to the microscopes, and then processed with analySIS and cellSens Entry software.

The algae that did not grow on nutrient media (including those dominating on tree trunks) were studied using a humid chamber. Particles of the bark with algal biofilms were placed on the surface of agar medium in Petri dishes for the period of several days to 1–2 weeks, and examined.

Molecular studies. Phylogenetic analysis was performed for 19 strains of cyanobacteria and eukaryotic microalgae based on the sequences of the 16S/18S rRNA, ITS, and sometimes *rbc*L genes. Genomic DNA was extracted using a special DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen GmbH, Hilden, Germany) using the manufacturer's instructions. Nucleotide sequences of the 16S/18S rRNA gene together with the 16S-23S ITS/ITS-1,2 region was amplified using the Taq PCR Mastermix Kit (Qiagen GmbH) in a T gradient Thermoblock thermocycler (Biometra, Germany) under the conditions described in Mikhailyuk et al. (2016). Information on the primers used and sequencing conditions was also provided in earlier publications (Rybalka et al., 2020; Mikhailyuk et al., 2021). For the *Leptochlorella* strain, primers Pras1F and ellaR2 were used for PCR and sequencing of the *rbc*L gene (Nozaki et al., 1995; Neustupa et al., 2013a).

The resulting sequences were assembled and edited using Geneious software (version 8.1.8; Biomatters) and deposited with GenBank under the accession numbers PV102503-PV102512, PV102579, PV107113, and PV156796-PV156800.

For comparison with the original strains, nucleotide sequences of cyanobacteria and eukaryotic microalgae from the GenBank database were used, as well as the BLASTn software (http://blast.ncbi.nlm.nih.gov) to search for similar sequences. Multiple alignment of nucleotide sequences was performed using the MAFFT web server (version 7: see Katoh, Standley, 2013) with subsequent manual editing in the BioEdit program (version 7.2). Alignment for phylogeny along the 16S-23S ITS/ITS-1,2 region was performed manually in BioEdit, taking into account the secondary RNA structure of this region (see below). The evolutionary model that best fits the available data sets was selected based on the smallest AIC index (Akaike, 1974) calculated in MEGA (version 6, Tamura et al., 2013).

Phylogenetic trees were constructed in MrBayes 3.2.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003), using the GTR+G+I evolutionary model, with 5,000,000 generations. Two of the four runs of the Markov chains Monte Carlo method were performed simultaneously, with the trees selected every 500 generations. Split frequencies between runs at the end of the calculation were below 0.01. The trees selected before the likelihood rate reached saturation were rejected. The reliability of tree topology verified by the maximum likelihood analysis (ML) was performed using iqtree (version 2.3.6) with the model GTR+G4+I and 1000 bootstraps (Minh et al., 2020; Hoang et al., 2018). Bayesian probability below 0.9 and bootstrap support below 75 are not shown in the phylogenetic tress for better visibility.

To model and visualize the secondary structure of the 16S-23S ITS region of cyanobacteria or some helices of 18S rRNA and ITS-2 of green algae, the online service mfold (Zuker, 2003) and Pseudoviewer (Byun, Han, 2009) were used.

Species identification and the adopted classification. For identification of cyanobacteria and algae, we used appropriate identification manuals and monographs (Lokhorst, 1996; Komárek, Anagnostidis, 2005; Komárek, 2013; Ettl, Gärtner, 2014), as well as publications on phylogeny of some taxonomically problematic groups (Pröschold et al., 2001; Darienko et al., 2010, 2015, 2016; Fučíková, Lewis, 2012; Eliáš et al., 2013; Neustupa et al., 2013a; Škaloud et al., 2016; Kim et al., 2023, etc.).

Taxonomic position of the revealed cyanobacterial species is given according to Strunecký et al. (2023). Eukaryotic algae are presented according to the system adopted in the compendiums *Algae of the Soils of Ukraine* (Kostikov et al., 2001) and *Algae of Ukraine* (2006, 2009, 2011, 2014), with changes according to the modern interpretation of *Chlorophyta* s. l. (Guiry, Guiry, 2025).

The frequency of occurrence (F) was defined as the ratio of the number of samples in which the species was detected to the total number of studied samples.

Results

As a result of the cultural study of the samples from terrestrial habitats of the HNNP, 75 species from 4 divisions and 8 classes of cyanobacteria/algae were identified (Table 1). The leading role in the taxonomic diversity (Table 2) is played by green algae sharing 68.0% of all revealed species, while cyanobacteria (13.3%) ranked second. The divisions *Charophyta* (9.3%) and *Heterokontophyta* (8.0%) were less diverse. Among classes, *Trebouxiophyceae* (48.0%) and *Chlorophyceae* (17.3%) prevailed.

Hard substrate was represented by concrete fortifications of World War II. The largest number of microalgae (44 species) was found there. The samples were also the most species-rich, containing 8 to 17 species, on average 11.8 species per sample. Green algae (63.6%) were the most diverse group, followed by cyanobacteria and charophytes (13.6 and 11.4%, respectively). Representatives of *Heterokontophyta* (xanthophytes, eustigmatophytes, and diatoms, 2.3, 2.3, and 6.8%) were scarce. Among the green algae, representatives of the class *Trebouxiophyceae* prevailed (40.9%). The taxonomic spectrum of dominant species was also most diverse among all studied types of substrates. It was formed by representatives of *Chlorophyceae* (*Tetracystis vinatzeri*, Fig. 1I, M), *Trebuxiophyceae* (*Coccomyxa subellipsoidea*, Fig. 3H; *Elliptochloris bilobata*), *Ulvophyceae* (*Pseudoendoclonium* sp.), and *Klebsormidiophyceae* (*Interfilum terricola*, Fig. 3I; *Klebsormidium flaccidum*, Fig. 3E; *K.* cf. *dissectum*, Fig. 3N; *K. nitens*). The species composition of microalgae on concrete was most specific: 34.9% of the species were revealed only on this substrate. From this microhabitat, we isolated strains of two genera (*Wilmottia* O. Strunecký, J. Elster & J. Komárek and *Chromochloris* Kol & Chodat), which are new for the flora of Ukraine (see below).

Biological soil crusts mainly occurred on paths, fallen trees, and near-trunk areas. They were characterized by a small number of species, 25, among which green and charophyte algae prevailed (64 and 20%, respectively, see Table 2). *Cyanobacteria* (12%) and xanthophytes (4%) were less diverse. The crust framework was mainly formed by representatives of the genus *Klebsormidium* P.C. Silva, Mattox & W.H. Blackwell (*K. flaccidum*; Fig. 3E; *K.* cf. *dissectum*, Fig. 3N; and *K. crenulatum*), sometimes by moss protonema. Other species were found sporadically, only *Nannochloris* sp. (Fig. 2J) was abundant. The number of species in biocrust samples ranged from 7 to 11 and averaged 8.8 species per sample. A strain of the taxonomically interesting alga *Coccomyxa subellipsoidea* was isolated from the biocrust (Fig. 3H).

On tree bark, 34 algal species were identified; among them chlorophytes (82.4%) from the class *Trebouxiophyceae* (64.7%) prevailed (see Table 2). *Charophyta* (11.7%) and cyanobacteria (5.9%) were sporadically found. The number of species per sample ranged from 3 to 12, with an average of 6.4 species. On the tree trunks, algae formed macroscopic spots mainly colored green and, sometimes, orange-brown. The dominant species of green biofilms were *Desmococcus olivaceus* (Fig. 2N) or *Apatococcus lobatus* (Fig. 2O, P), of orange-brown ones — *Trentepohlia* cf. *umbrina* (Fig. 3L, M). Algal growths on tree trunks were studied at different distances above the ground. On the pine trunk at a height of 1–2 m from the ground *A. lobatus* dominated, while at a 10–20 cm from the ground *Klebsormidium* cf. *subtile* prevailed. At the same time, the samples were similar in the number and composition of accompanying species. This difference in dominant taxa probably was caused by higher humidity and soil particles that fall at the base of the tree trunk.

Some differences in abundant species on the tree bark were noted at different sites of the park. In particular, in the Holosiiv Forest and Teremky, *D. olivaceus* dominated in green biofilms, while in the Lisnyky and Bychok tracts the dominant species was *A. lobatus*. Although both species have a similar sarcinoid morphotype, they differ in certain details of morphology, in particular, in cell dimensions, structure of chloroplasts, etc. (see Fig. 2N and Fig. 2O, P). This allows to confidently confirm their occurrence in a particular site of the park.

In the present study we investigated samples of the bark from various tree species: *Quercus robur* L. (20 species of algae were revealed), *Pinus sylvestris* L. (18), *Robinia pseudoacacia* L. (12), *Carpinus betulus* L. (16), *Acer platanoides* L. (8), *Betula pendula* Roth (7), and *Populus nigra* L. (7). In general, we did not observe notable effect of the tree species on the algae composition, except for one case. The green powdery coating on the bark of *R. pseudoacacia* (black locust) was characterized by the consistent occurrence of the dominant species (*D. olivaceus*) regardless of the tract in which it grew. Probably, the bark chemistry or some physical properties

contribute to the development of this particular species. Earlier we conducted a similar comparative study in Rostock, Germany. It has been found that *A. lobatus* dominated on the bark of birch and maple. However, on the black locust trunks neighboring these trees in the same locality, *D. olivaceus* dominated. We additionally examined the bark of other taxa of *Fabaceae* (*Caesalpinia* L., *Gleditsia* L.) cultivated in the city of Rostock, but their trunks were covered by *A. lobatus* as well.

The most interesting records were made on the Scots pine bark. There we isolated the strains of *Leptochlorella* Neustupa, Veselá, Nemcová & Škaloud, a genus new for Ukraine (Fig. 3A–D, F), and the rather rare taxa *Drouetiella epilithica* (Fig. 1A) and *Coccomyxa arvernensis* (Fig. 3G). These species are first observed and hence reported for the algal flora of Ukraine.

Dead wood, unlike the bark of living trees, was characterized by a rather diverse composition of algae, as 41 species were found. Green algae (75.5%), mainly *Trebouxiophyceae* (56.1%), were significantly predominant, followed and accompanied by cyanobacteria, charophytes, xanthophytes, and diatoms (see Table 2). The number of species per sample ranged from 10 to 12 and averaged by 11.7 species. The dominant biofilm complex was rich in species, including the trebuxiophycean algae, *S. bacillaris*, *D. olivaceus* (Fig. 2N), *C. subellipsoidea* (Fig. 3H), *Elliptochloris subsphaerica*, *Chloroidium ellipsoideum* (Fig. 3J), *Dictyochloropsis splendida* (Fig. 2K, L), *Gloeocystis* cf. *polydermatica* (Fig. 2H), and the ulvophytes *Trentepohlia* cf. *umbrina* (Fig. 3L, M) and *Printzina lagenifera*. Quite often the dominant species on dead wood were identical to those that sporadically occur on the bark of living trees (see Tab. 1). The most interesting and rare species of the genera *Coelastrella* Chodat, *Coccomyxa* Schmidle, *Neocystis* Hindak, and *Dictyochloropsis* Geitler (see below) were found on dead wood.

Fruiting bodies of polypore fungi. Green biofilms on the fruiting bodies of *Trametes versicolor* were also studied. This fungus is usually characterized by significant greening of its fruiting bodies due to the associated microalgae. On this living substrate, 18 species of algae were found; 77.7% of them belonged to green algae and 16.7% to charophytes. Cyanobacteria were represented by only one species, *Nostoc* cf. *edaphicum*. The number of species per sample ranged from 5 to 8 (mean 7 species). The dominant taxa were *S. bacillaris*, *D. olivaceus* (Fig. 2N), *C. subellipsoidea* (Fig. 3H), and *Interfilum terricola* (Fig. 3I). Similar to the pattern observed on dead wood, some of the dominant species are those that occur sporadically on the bark of living trees. A strain of a rare alga belonging to the genus *Pseudochlorella* J.W.G. Lund was isolated from the fruiting bodies (see below).

Comparison of the species composition of algae on different substrates. The genera *Klebsormidium* P.C. Silva, Mattox & W.H. Blackwell (5 species) and *Stichococcus* Nägeli (4 species) were most diversely represented on the different substrates investigated. *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault, *Chloromonas* Gobi, *Coccomyxa*, and *Elliptochloris* Tschermak-Woess had three species each. Representatives of the green algae, *S. bacillaris* (F = 69.0%), *C. subellipsoidea* (66.7%), *I. terricola* (47.6%), *D. olivaceus* (40.5%), *E. subsphaerica* (40.5%), and *Trentepohlia* cf. *umbrina* (38.1%), were most common in the studied habitats.

Comparison of the species composition of algae according to the Sørensen-Czekanowsky coefficient (Fig. 4) showed that the closest (most similar) communities are those on woody substrates, i.e. bark of living trees and dead wood, followed by concrete, soil crusts, and fruiting bodies of polypore fungus.

Study of isolated strains using an integrative approach. Nineteen strains isolated from the terrestrial habitats of HNNP were studied by molecular phylogenetic methods. This helped to clarify their taxonomic position and species affiliation. On phylogenetic trees based on the 18S rRNA gene strains of cyanobacteria joined molecular clades formed by representatives of the genera *Wilmottia*, *Drouetiella* Mai, J.R. Johanson & Pietrasiak, and *Timaviella* Sciuto & Moro, associating with the already known species: *W. murrayi*, *D. epilithica*, and *T. edaphica* (Fig. 5). For the original strain of *Drouetiella*, its relation to *D. epilithica* was also confirmed by the analysis based on the 16S-23S ITS region (Fig. 8A) showing a high level of support.

The strains of green algae of the class *Chlorophyceae* on the phylogenetic tree based on the 18S rRNA gene were included in the clades of the genera *Chloromonas*, *Lobochlamys* Pröschold, B. Marin, U.G. Schlösser & Melkonian, *Chromochloris*, and *Coelastrella* (Fig. 6). Analysis of this phylogeny and the phylogeny based on the ITS region (Fig. 8B, Supplementary Fig. S1A) showed the clustering of our strains with the species *Chloromonas reticulata*, *L.*

Table 1. **Species composition of algae found in terrestrial habitats of the Holosiiv National Nature Park**
(* — species whose strains were studied by molecular phylogenetic methods; D — dominant species)

Taxon	Concrete	Biocrusts	Tree bark	Dead wood	Polypore fungus fruiting bodies
CYANOBACTERIA					
Cyanophyceae	**6**	**3**	**2**	**2**	**1**
Drouetiella lurida (Gomont) Mai, R.J. Johansen & Pietrasiak	+	–	–	–	–
**Drouetiella epilithica* D.-H. Kim, N.-J. Lee, H.-R. Wang, A.-S. Lim & O.-M. Lee	–	+	+	–	–
**Timaviella edaphica* (Elenkin) O.N. Vinogradova & Mikhailyuk	+	+	–	+	–
Phormidium corium Gomont	–	+	–	–	–
Microcoleus autumnalis (Gomont) Strunecký, Komárek & R.J. Johansen	–	–	+	–	–
Microcoleus vaginatus Gomont	+	–	–	–	–
**Wilmottia murrayi* (West & G.S. West) Strunecký, Elster & Komárek	+	–	–	–	–
Nostoc cf. *punctiforme* Hariot	+	–	–	–	–
Nostoc cf. *edaphicum* N.V. Kondrateva	+	–	–	–	+
Nostoc sp.	–	–	–	+	–
CHLOROPHYTA					
Chlorophyceae	**8**	**6**	**4**	**6**	**1**
Chlamydomonas sp.	–	–	+	–	–
**Chloromonas* sp.	+	+	–	+	–
**Chloromonas reticulata* (Goroschankin) Gobi	–	–	–	+	–
Chloromonas chlorococcoides (H. Ettl & K. Schwarz) Matsukaki, Y. Hara & Nozaki	–	+	–	–	–
Lobochlamys culleus (Ettl) Pröschold, B. Marin, U.W.Schlösser & Melkonian	–	+	+	+	+
Chlorococcum sp.	–	–	+	–	–
Tetracystis vinatzeri Ettl & Gärtner	D	–	–	–	–
Chlorosarcinopsis sp.	+	–	–	–	–
Bracteacoccus cf. *minor* (Schmidle ex Schodat) Petrová	+	+	–	+	–
Bracteacoccus giganteus H.W. Bischoff & Bold	+	+	–	+	–
**Chromochloris zofingiensis* (Döns) Fuciková & L.A. Lewis	+	–	–	–	–
Coelastrella sp.	+	+	+	+	–
Coelastrella cf. *multistriata* (Trenkwalder) Kalina & Punkochárová	+	–	–	–	–
Trebouxiophyceae	**18**	**10**	**22**	**23**	**13**
Neocystis sp.	–	+	+	+	–
**Neocystis mucosa* Krienitz, C. Bock, Nozaki & M. Wolf	–	–	+	+	–
Gloeocystis cf. *polydermatica* (Kützing) Hindák	+	–	–	D	+
**Coenochloris* cf. *signiensis* (Broady) Hindák	+	+	+	+	+
Keratococcus bicaudatus (A. Braun ex Rabenhorst) J.B. Petersen	+	–	–	–	–
Nannochloris sp.	+	D	+	–	–
Apatococcus lobatus (Chodat) J.B. Petersen	–	–	D	+	–
**Leptochlorella arboricola* Mikhailyuk sp. nov.	–	–	+	+	–
Chlorella vulgaris Beijerinck	–	+	–	–	–
Chlorella sp.	–	–	–	+	–
Stichococcus bacillaris Nägeli	+	+	+	D	D
Stichococcus minutus Grintzesco & Petefi	+	–	–	–	–
Stichococcus sp.	–	–	+	+	+
Pseudostichococcus undulatus (Vinatzer) Van & Glaser	–	–	+	–	–

Taxon	Concrete	Biocrusts	Tree bark	Dead wood	Polypore fungus fruiting bodies
Desmococcus olivaceus (Persoon ex Archarius) J.R. Laundon	–	–	D	D	D
Diplosphaera chodatii Bialosuknia	+	–	+	+	+
**Pseudochlorella signiensis* (Friedl & O'Kelly) Darienko & Pröschold	–	–	–	–	+
Elliptochloris subsphaerica (Reisigl) Ettl & Gärtner	+	+	+	D	+
Elliptochloris bilobata Tschermak-Woess	D	–	–	–	–
Elliptochloris cf. *reniformis* Ettl & Gärtner	–	–	+	–	–
Chloroidium ellipsoideum (Gerneck) Darienko & al.	+	+	+	D	–
**Chloroidium saccharophilum* (W. Krüger) Darienko & al.	+	–	+	+	–
Myrmecia biatorellae J.B. Petersen	–	+	–	+	–
Lobosphaera incisa (Reisigl) Karsten & al.	+	–	–	–	–
Parietochloris cf. *alveolaris* (Bold) Shin Watanabe & G.L. Floid	+	+	–	+	–
**Dictyochloropsis splendida* Geitler	+	–	+	D	+
Symbiochloris cf. *symbiontica* (Tschermak-Woess) Skaloud, Friedl, A. Beck & Dal Grande	–	–	+	–	–
Symbiochloris cf. *reticulata* (Tschermak-Woess) Skaloud, Friedl, A. Beck & Dal Grande	+	–	–	+	–
Trebouxia cf. *arboricola* Puymaly	+	–	+	+	+
Trebouxia cf. *crenulata* Archibald	–	–	+	–	–
Asterochloris sp.	–	–	–	+	–
**Coccomyxa subellipsoidea* E. Acton	D	+	+	D	D
Coccomyxa cf. *simplex* Mainx	–	–	+	+	+
**Coccomyxa arvernensis* Jaag	–	–	+	+	+
Leptosira sp.	+	–	–	–	–
Xerochlorella minuta (J.B. Petersen) Mikhailyuk & P.M. Tsarenko	–	–	–	+	–
Ulvophyceae	**2**	–	**2**	**2**	–
Pseudoendoclonium sp.	D	–	–	–	–
Trentepohlia umbrina (Kützing) Bornet	+	–	D	D	–
Printzina cf. *lagenifera* (Hildebrand) R.H. Thompson & Wujek	–	–	+	D	–
CHAROPHYTA					
Klebsormidiophyceae	**5**	**5**	**4**	**4**	**3**
Interfilum terricola (J.B. Petersen) Mikhailyuk & al.	D	–	+	+	D
Interfilum cf. *massjukiae* Mikhailyuk & al.	–	–	+	–	–
**Klebsormidium flaccidum* (Kützing) P.C. Silva, Mattox & W.H. Blackwell	D	D	+	+	–
Klebsormidium cf. *subtile* (Kützing) Mikhailyuk, Glaser, Holzinger & Karsten	+	+	D	+	+
Klebsormidium dissectum (F. Gay) Ettl & Gärtner	D	D	–	–	+
Klebsormidium nitens (Kützing) Lokhorst	+	+	–	+	–
Klebsormidium crenulatum (Kützing) Lokhorst	–	D	–	–	–
HETEROKONTOPHYTA					
Xanthophyceae	**1**	**1**	–	**2**	–
Pleurochloris cf. *meiringensis* Vischer	+	+	–	+	–
**Xanthonema bristolianum* (Pascher) P.C. Silva	–	–	–	+	–
Eustigmatophyceae	**1**	–	–	–	–
Vischeria magna (J.B. Petersen) Kryvenda, Rybalka, Wolf & Friedl	+	–	–	–	–
Bacillariophyceae	**3**	–	–	**2**	–
Luticola cohnii (Hilse) D.G. Mann	+	–	–	–	–
Luticola mutica (Kützing) D.G. Mann	+	–	–	+	–
Hantzschia amphioxys (Ehrenberg) Grunow	+	–	–	+	–
Number of species, units	**44**	**25**	**34**	**41**	**18**

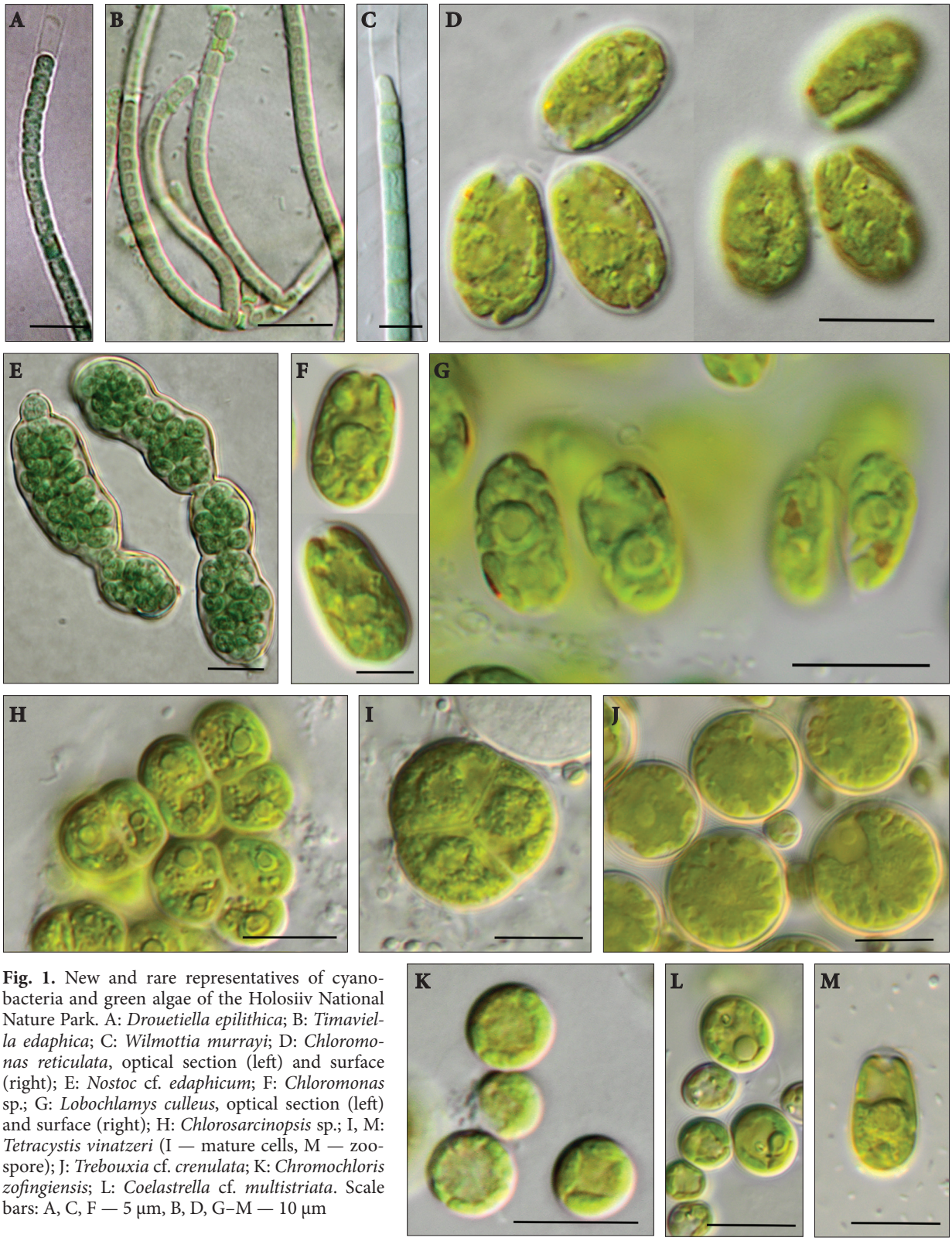

Fig. 1. New and rare representatives of cyanobacteria and green algae of the Holosiiv National Nature Park. A: *Drouetiella epilithica*; B: *Timaviella edaphica*; C: *Wilmottia murrayi*; D: *Chloromonas reticulata*, optical section (left) and surface (right); E: *Nostoc* cf. *edaphicum*; F: *Chloromonas* sp.; G: *Lobochlamys culleus*, optical section (left) and surface (right); H: *Chlorosarcinopsis* sp.; I, M: *Tetracystis vinatzeri* (I — mature cells, M — zoospore); J: *Trebouxia* cf. *crenulata*; K: *Chromochloris zofingiensis*; L: *Coelastrella* cf. *multistriata*. Scale bars: A, C, F — 5 μm, B, D, G–M — 10 μm

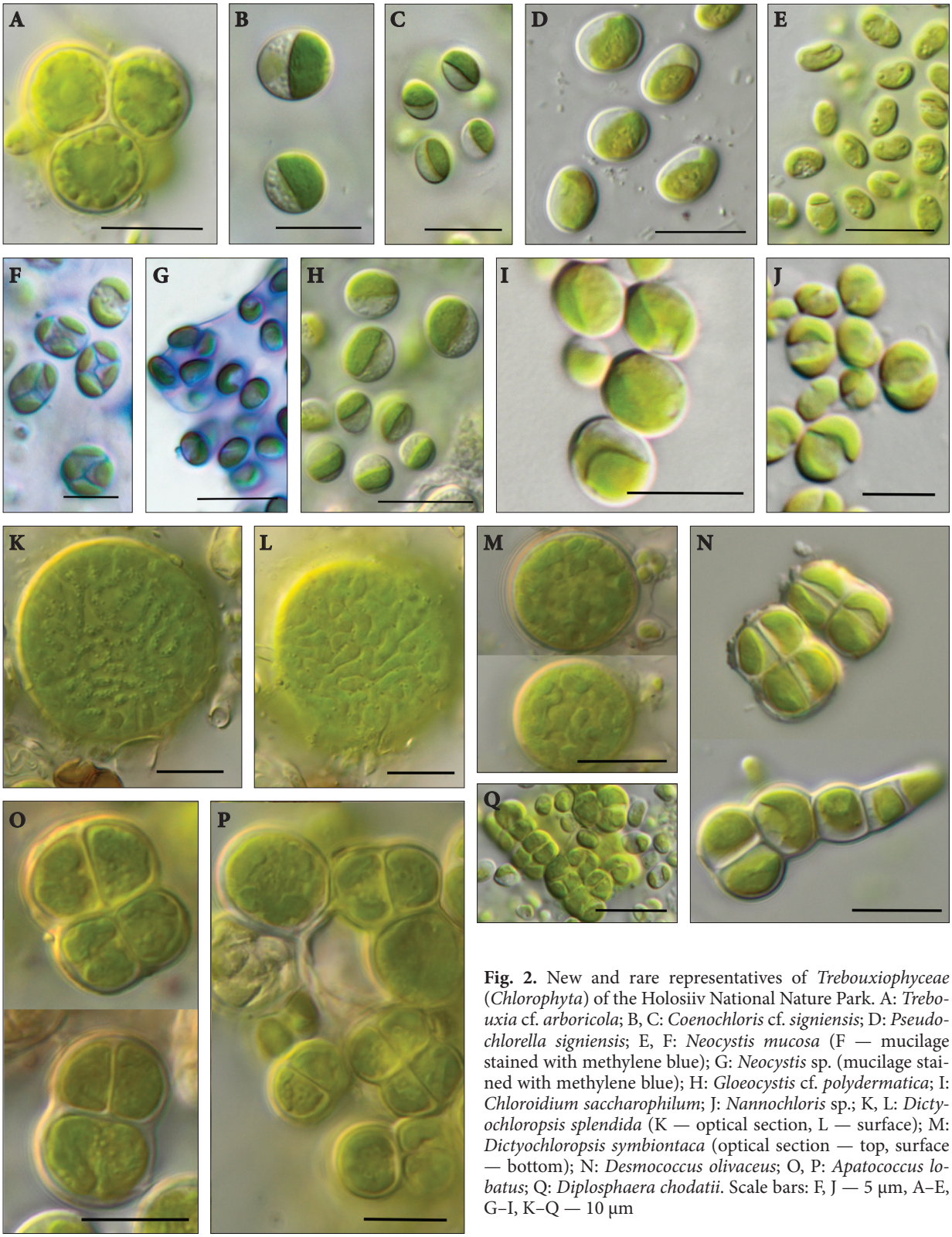

Fig. 2. New and rare representatives of *Trebouxiophyceae* (*Chlorophyta*) of the Holosiiv National Nature Park. A: *Trebouxia* cf. *arboricola*; B, C: *Coenochloris* cf. *signiensis*; D: *Pseudochlorella signiensis*; E, F: *Neocystis mucosa* (F — mucilage stained with methylene blue); G: *Neocystis* sp. (mucilage stained with methylene blue); H: *Gloeocystis* cf. *polydermatica*; I: *Chloroidium saccharophilum*; J: *Nannochloris* sp.; K, L: *Dictyochloropsis splendida* (K — optical section, L — surface); M: *Dictyochloropsis symbiontaca* (optical section — top, surface — bottom); N: *Desmococcus olivaceus*; O, P: *Apatococcus lobatus*; Q: *Diplosphaera chodatii*. Scale bars: F, J — 5 μm, A–E, G–I, K–Q — 10 μm

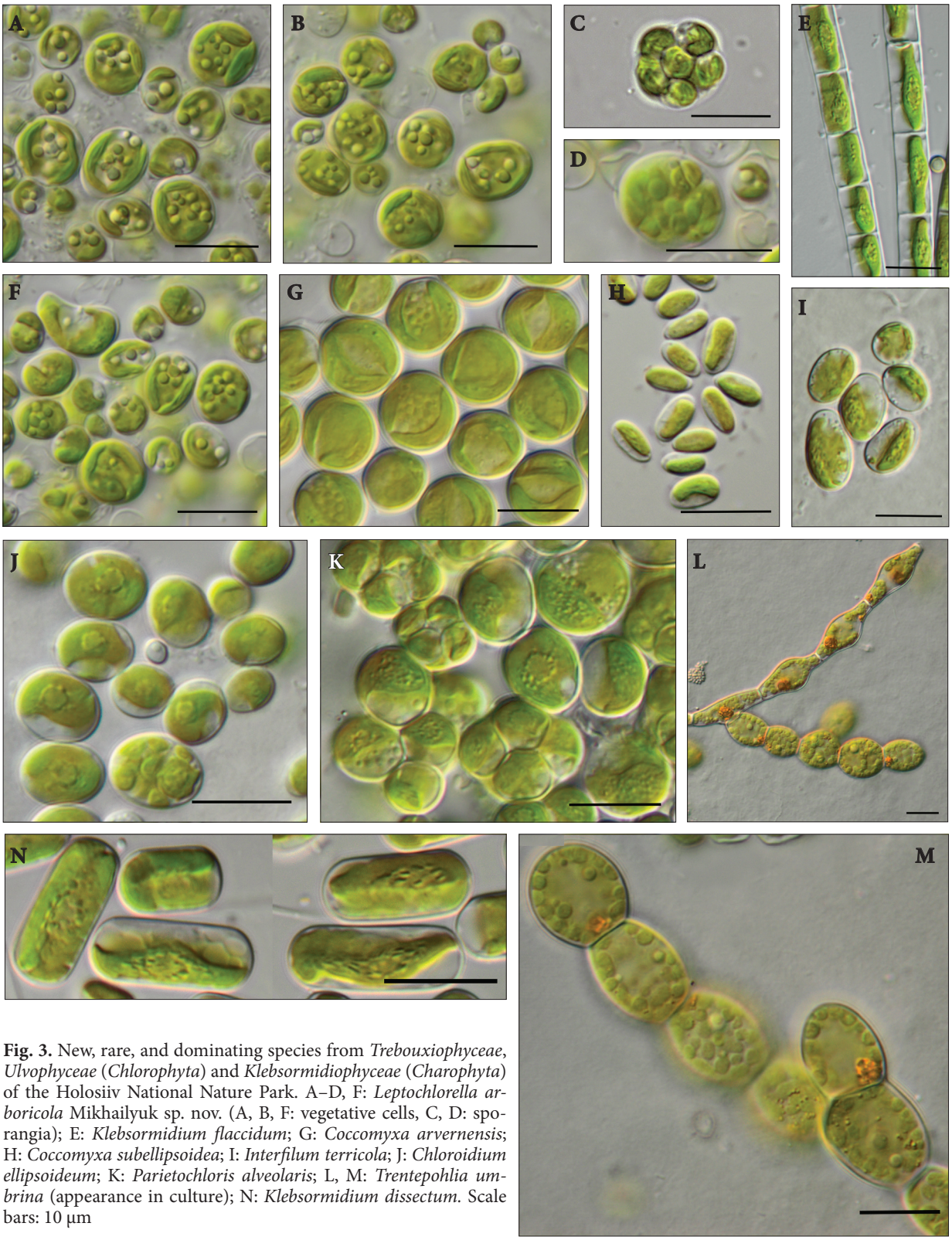

Fig. 3. New, rare, and dominating species from *Trebouxiophyceae*, *Ulvophyceae* (*Chlorophyta*) and *Klebsormidiophyceae* (*Charophyta*) of the Holosiiv National Nature Park. A–D, F: *Leptochlorella arboricola* Mikhailyuk sp. nov. (A, B, F: vegetative cells, C, D: sporangia); E: *Klebsormidium flaccidum*; G: *Coccomyxa arvernensis*; H: *Coccomyxa subellipsoidea*; I: *Interfilum terricola*; J: *Chloroidium ellipsoideum*; K: *Parietochloris alveolaris*; L, M: *Trentepohlia umbrina* (appearance in culture); N: *Klebsormidium dissectum*. Scale bars: 10 μm

Table 2. **Taxonomic structure of the terrestrial algal flora of the Holosiiv National Nature Park**

Taxon	Number of species, units (%)					
	Concrete	Biocrusts	Tree bark	Dead wood	Polypore fungus fruiting bodies	In total
CYANOBACTERIA	**6 (13.6)**	**3 (12.0)**	**2 (5.9)**	**2 (4.9)**	**1 (5.6)**	**10 (13.3)**
Cyanophyceae	6 (13.6)	3 (12.0)	2 (5.9)	2 (4.9)	1 (5.6)	10 (13.3)
CHLOROPHYTA	**28 (63.6)**	**16 (64.0)**	**28 (82.4)**	**31 (75.5)**	**14 (77.7)**	**51 (68.0)**
Chlorophyceae	8 (18.2)	6 (24.0)	4 (11.8)	6 (14.5)	1 (5.6)	13 (17.3)
Trebouxiophyceae	18 (40.9)	10 (40.0)	22 (64.7)	23 (56.1)	13 (72.1)	36 (48.0)
Ulvophyceae	2 (4.5)	-	2 (5.9)	2 (4.9)	-	3 (4.0)
CHAROPHYTA	**5 (11.4)**	**5 (20.0)**	**4 (11.7)**	**4 (9.8)**	**3 (16.7)**	**7 (9.3)**
Klebsormidiophyceae	5 (11.4)	5 (20.0)	4 (11.7)	4 (9.8)	3 (16.7)	7 (9.3)
HETEROKONTOPHYTA	**5 (11.4)**	**1 (4.0)**	**-**	**4 (9.8)**	**-**	**6 (8.0)**
Xanthophyceae	1 (2.3)	1 (4.0)	-	2 (4.9)	-	2 (2.7)
Eustigmatophyceae	1 (2.3)	-	-	-	-	1 (1.3)
Bacillariophyceae	3 (6.8)	-	-	2 (4.9)	-	3 (4.0)
Total, units (%)	**44 (100)**	**25 (100)**	**34 (100)**	**41 (100)**	**18 (100)**	**75 (100)**
Mean number of species per sample	11.8	8.8	6.4	11.7	7.0	8.4

culleus, *Chromochloris zofingiensis*, and *C. multistriata*. However, one of the original *Chloromonas* strains formed an independent branch on the tree based on the ITS-2 region. The strains of the class *Trebouxiophyceae* joined the clades of the genera *Coenochloris*/*Gloeocystis*, *Chloroidium* Nadson, *Dictyochloropsis*, *Pseudochlorella*, *Neocystis*, *Leptochlorella*, and *Coccomyxa*, while only one strain joined the combined clade of *Nannochloris*- or *Chlorella*-like algae (Fig. 7). This phylogeny and analysis of the ITS region showed the association of our strains with the clades of known species: *Coenochloris signiensis*, *Chloroidium saccharophilum*, *Dictyochloropsis splendida*, *Pseudochlorella signiensis*, *Neocystis mucosa*, *Coccomyxa subellipsoidea*, and *C. arvernensis* (Figs. 9, 10A, Supplementary Fig. S1B). The *Leptochlorella* strain formed a separate branch in the phylogeny of this genus according to the 18S rRNA gene. It was also confirmed by the tree based on the *rbc*L gene (Fig. 10B). The strain of the streptophyte algae of the genus *Klebsormidium* on the phylogenetic tree based on the ITS-1,2 region joined the clade formed by *K. flaccidum* strains (Supplementary Fig. S2).

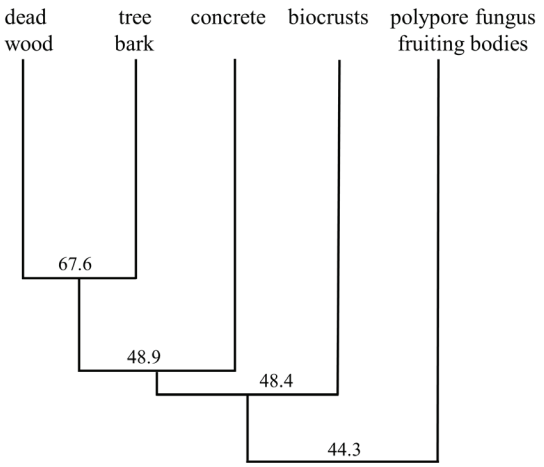

Fig. 4. Dendrite of the floristic resemblance of the species composition of terrestrial algae of different habitats of the Holosiiv National Nature Park according to the Sørensen-Czekanowsky coefficient (%)

Discussion

Concrete is a mixture of cement, water, and sand. Cement, in turn, consists mainly of calcium oxide and silicon dioxide. Therefore, it is most similar in chemical properties to natural sandstone, although some types of concrete have a low pH (John, 1988). Concrete is a light and porous material often inhabited by algae of various taxonomic groups (Ferrari et al., 2015; Nowicka-Krawczyk et al., 2022). High overall algal diversity and significant diversity of dominant species for similar substrates, such as concrete fences and building walls, in the Kaniv Nature Reserve were also previously noted (Mikhailyuk, 1999).

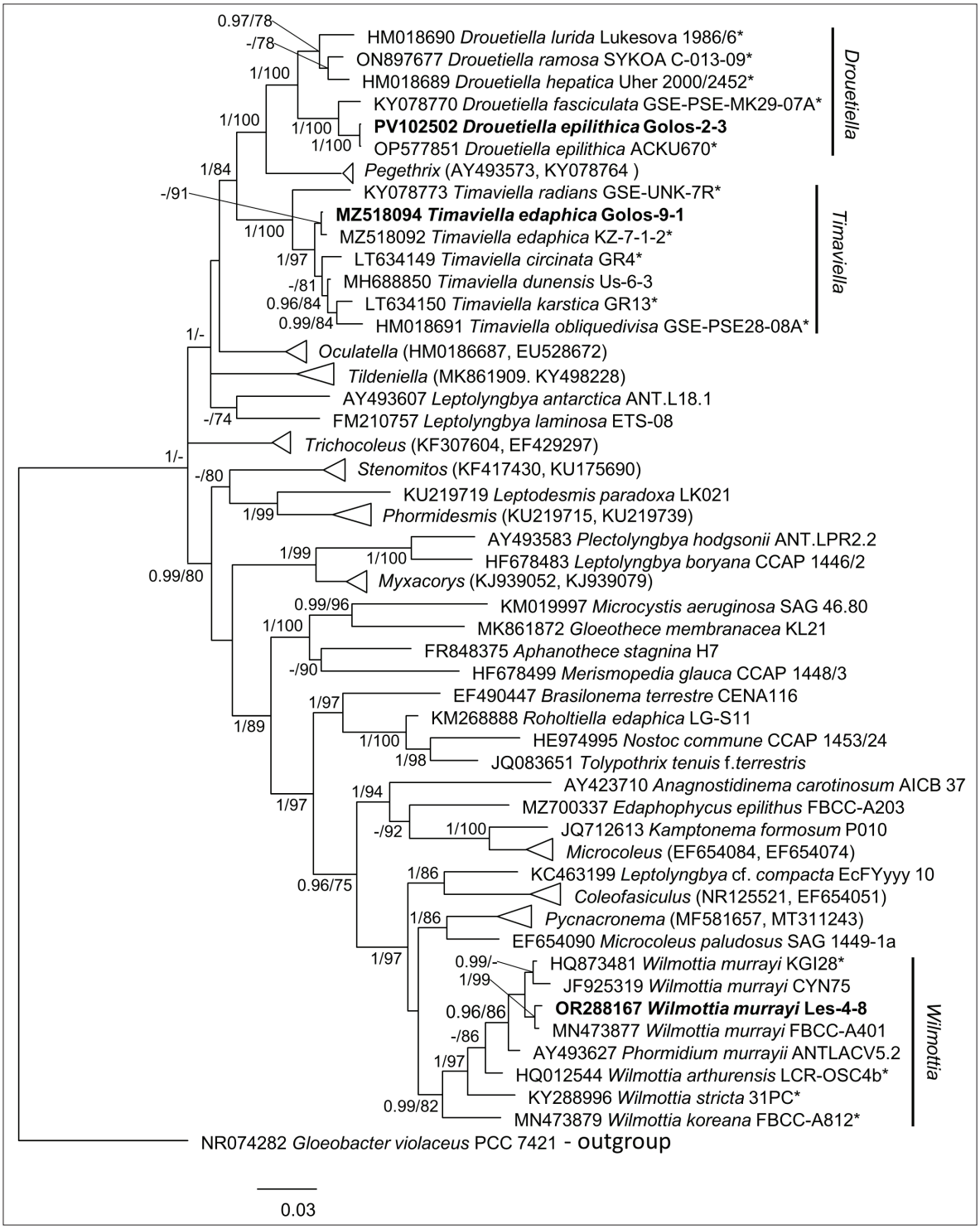

Fig. 5. Molecular phylogeny of *Cyanobacteria* based on comparison of the nucleotide sequences of the 16S rRNA gene. Phylogenetic trees in Figs. 5–10 were inferred by the Bayesian Posterior Probabilities (PP) values (left) and Maximum Likelihood bootstrap support (BP, right). Only values of PP above 0.8 and BP above 50% are specified. Sequences in bold represent newly sequenced strains. Authentic strains are marked with an asterisk

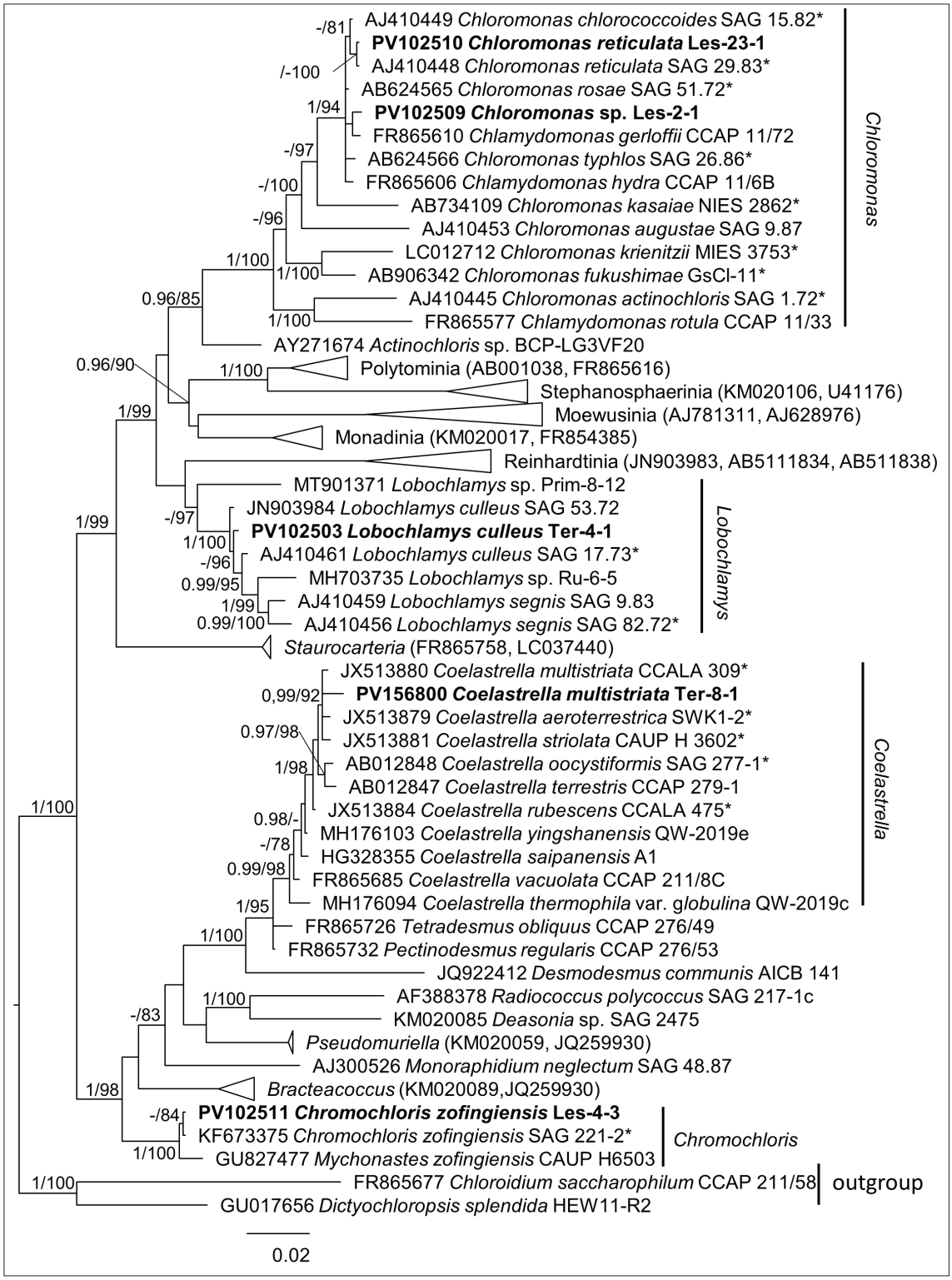

Fig. 6. Molecular phylogeny of *Chlorophyceae* (*Chlorophyta*) based on comparison of the nucleotide sequences of the 18S rRNA

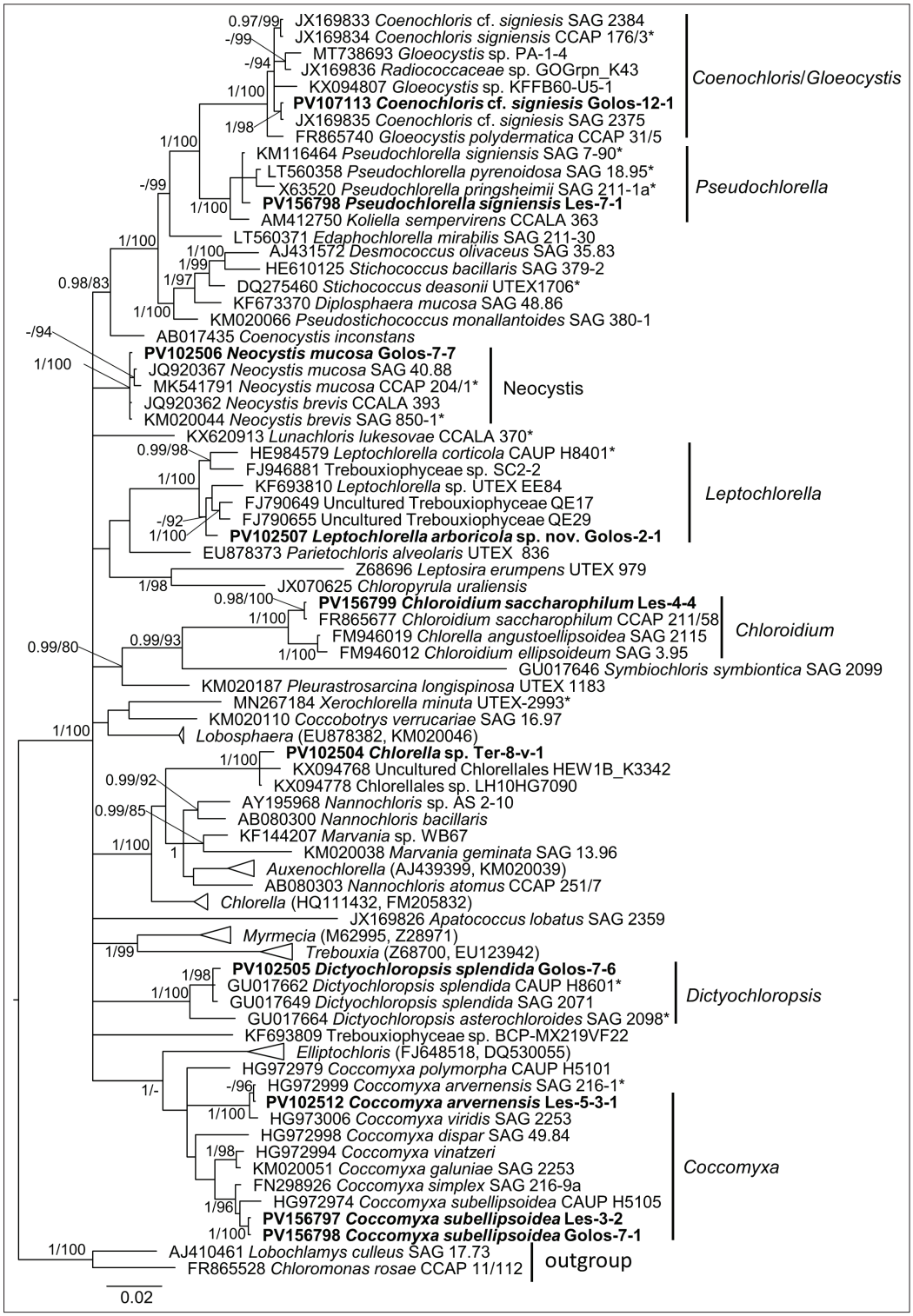

Fig. 7. Molecular phylogeny of *Trebouxiophyceae* (*Chlorophyta*) based on comparison of the nucleotide sequences of the 18S rRNA

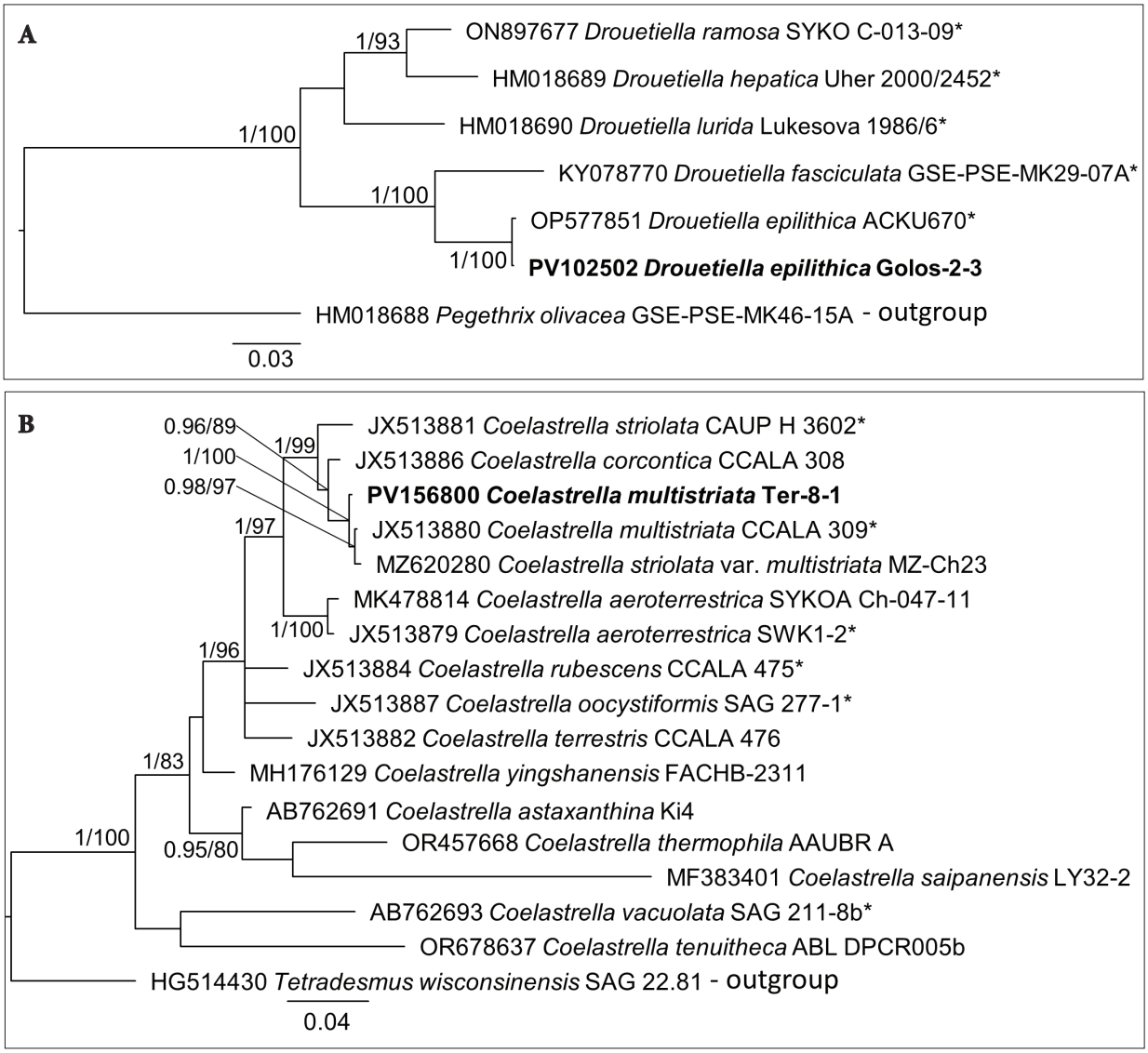

Fig. 8. Molecular phylogeny based on comparison of the nucleotide sequences of sites containing the ITS region. A: *Drouetiella*, 16S-23S ITS; B: *Coelastrella*, ITS-1,2

The dominating species complex included representatives of the genera *Coccomyxa*, *Pseudoendoclonium*, and *Klebsormidium*. Green filamentous algae, such as *Klebsormidium* and *Prasiola*, have been found to be typically abundant in biofilms on buildings in Western European cities, along with a high diversity of cyanobacteria under conditions of high humidity (Rindi, Guiry, 2003; 2004). Green algae and cyanobacteria are considered pioneers of rocky substrate colonisation, with representatives of *Chlorophyta* dominating sandstones (Macedo et al., 2009). Representatives of *Trebouxiophyceae* and *Klebsormidiophyceae* are the most common taxa in terrestrial habitats, especially on hard anthropogenic substrates (Leliaert et al., 2012; Nowicka-Krawczyk et al., 2022). Diatoms occur sporadically on rocky substrates with sufficient moisture (Nienow, 1996; Johansen, 1999). *Luticola* and *Hantzschia* have been found on concrete structures, as they are typical terrestrial representatives of diatoms (Johansen, 1999). It has been reported that the development of algae on substrates of anthropogenic origin mainly depends on the physical properties (porosity, roughness, hygroscopicity) and to a lesser

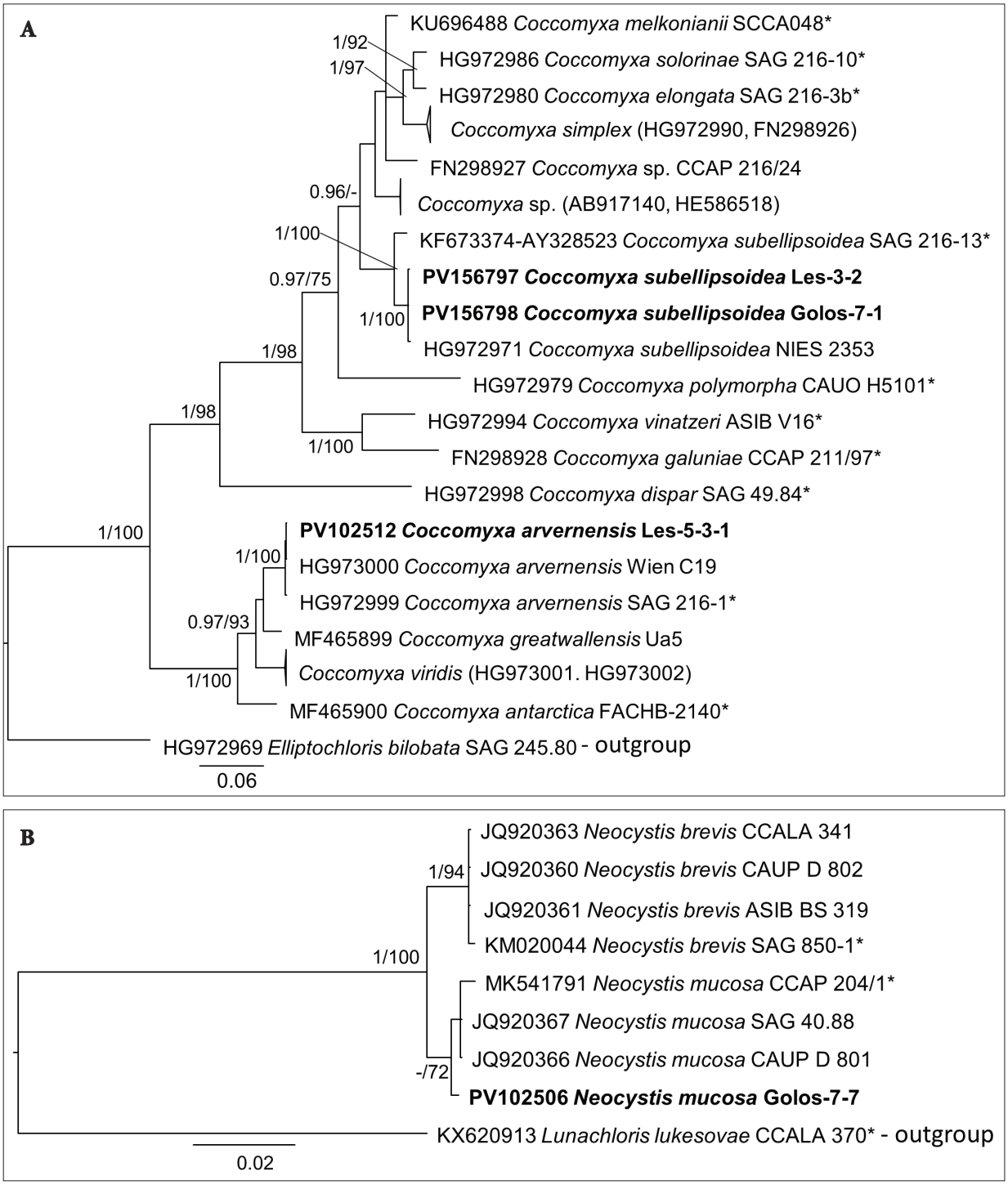

Fig. 9. Molecular phylogeny based on comparison of the nucleotide sequences of 18S rRNA and ITS-1,2. A: *Coccomyxa*; B: *Neocystis*

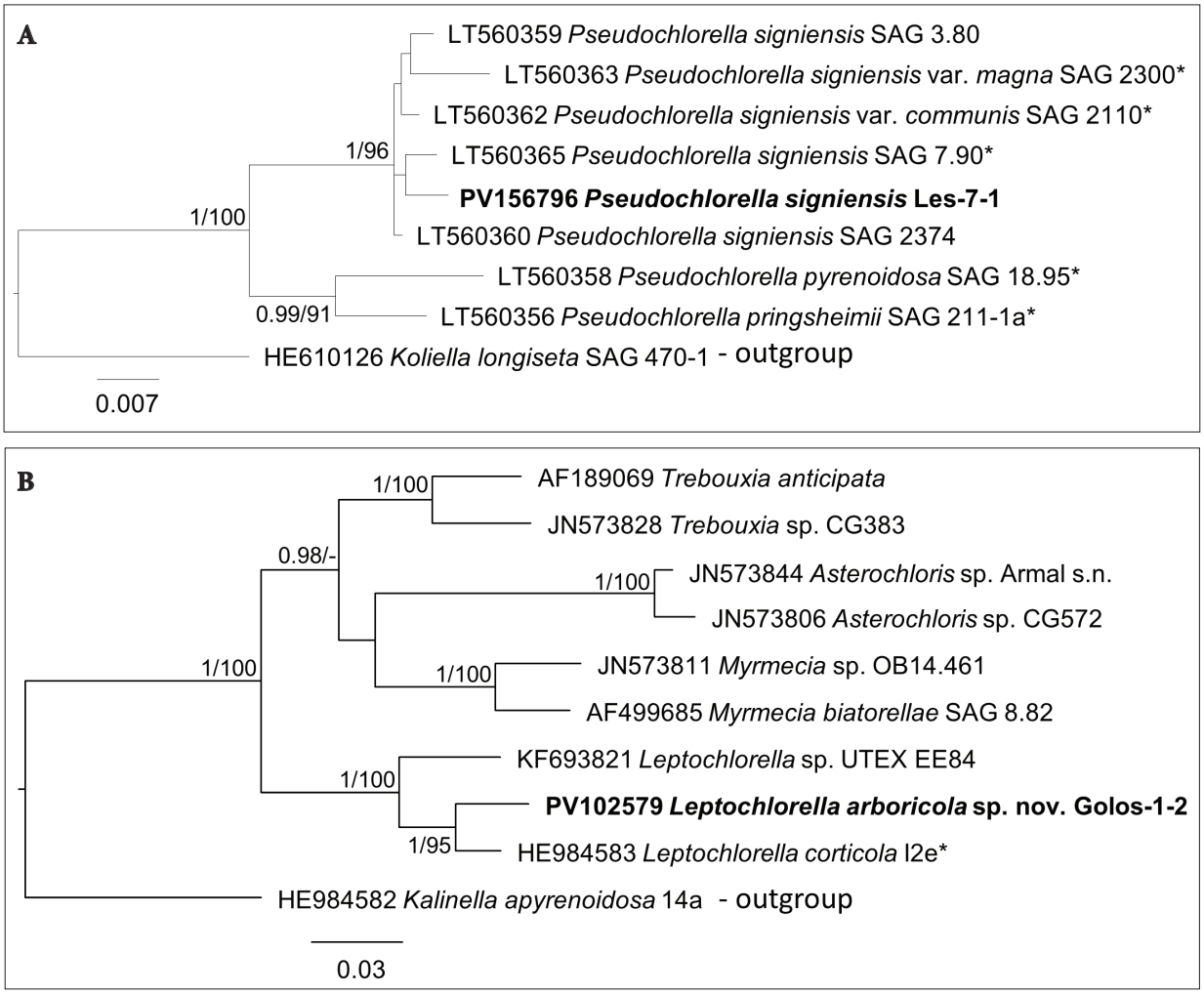

Fig. 10. Molecular phylogeny based on comparison of the nucleotide sequences of 18S rRNA and ITS-1,2 (A: *Pseudochlorella*) and *rbc*L gene (B: *Leptochlorella* species and relatives)

extent on chemical composition of these substrates (John, 1988; Nienow, 1996; Macedo et al., 2009). However, the influence of the local climate on algae is usually more significant than the properties of the substrate (Rindi, Guiry, 2004; Macedo et al., 2009; Nowicka-Krawczyk et al., 2022). In tropical humid climates, buildings are predominantly covered with cyanobacteria and *Trentepohliales*, while in temperate latitudes green trebuxiophycean algae mainly develop (John, 1988). The seasonal changes are minor on stony substrates of anthropogenic origin (Mikhailyuk, 1999; Rindi, Guiry, 2004).

Biological soil crusts are complex microecosystems consisting of many organism groups that play a significant role in numerous phytocenoses, mainly in drylands (Belnap, Lange, 2001; Weber et al., 2016). However, in temperate forests, the biocrusts, as a rule, do not play such a significant role as abundant vegetation, as they occur only sporadically in places where the plant cover had been damaged, for example, after wind breakage. Here, the dominance of mainly *Klebsormidium* and moss protonema along with the low occurrence of cyanobacteria are typical for biocrusts of forest plant communities (phytocenoses), which has been shown for forests of central Germany (Glaser et al., 2017; 2018). *Klebsormidium* is one of the main algal components of biocrusts, especially in temperate zones (Mikhailyuk et al., 2015; Donner et al., 2017; Rindi et al., 2011). Forest biocrusts are characterized by an impoverished and homogeneous species composition compared to sand dune biocrusts, where green

algae and cyanobacteria are diverse and the number of taxa per sample can vary within wider limits (from 16 to 31 species; Schulz et al., 2016). The biocrusts of deserts and other arid regions are more diverse, with a predominance of cyanobacteria, and an important and often dominant ecological role in phytocenoses (Tomas, Dougill, 2006; Büdel et al., 2009).

Bark of living trees. The dominant algal species *D. olivaceus*, *A. lobatus*, and *Trentepohlia* cf. *umbrina* are typical edificators of tree biofilms in temperate zones (Hoffmann, 1989; Nienow, 1996). Such algal communities have been described in Europe (Barkmann, 1958), including Pleurococcocetum (green biofilms on bark dominated by *Apatococcus* or *Desmococcus*), Trentepohlietum (dominance of trentepohlian algae, with the formation of orange or brown biofilms) and Prasioletum (woolly green biofilms dominated by *Prasiola*). It is known that with the advancement from Western to Eastern Europe, *Klebsormidium* replaces *Prasiola* as the dominant in communities (Rindi, Guiry, 2003). Therefore, it can be stated that in the Holosiiv NNP we revealed all three communities of corticolous algae: Pleurococcocetum or Trentepohlietum along the tree trunks, and Prasioletum near the bases of trees.

The change of the main dominant taxa on tree bark from *D. olivaceus* to *A. lobatus* probably occurs due to the influence of microclimatic factors, in particular due to the higher atmospheric humidity of the Lisnyky and Bychok tracts, which are located near the Dnipro floodplain. We observed a similar replacement of *D. olivaceus* dominating on the bark of trees in the forest tract of the Kaniv Nature Reserve, by *A. lobatus* on the trees of Zmiyini Islands (not to be confused with Zmiinyi/Snake Island in the Black Sea), which are surrounded by the waters of the Dnipro River (Mikhailyuk, 1999). *Apatococcus lobatus* is common in the aerophytic communities of Western Europe (Hallmann, et al., 2011; Neustupa, Štifterová, 2013; Karsten et al., 2022). It was also noted that *Desmococcus* and *Apatococcus* can replace each other in aerophytic communities (Hallmann et al., 2013).

Epiphytic algal habitats are generally among the most arid sites compared to other terrestrial habitats (Hoffmann, 1989). The bark of living trees does not accumulate or retain moisture, unlike porous or fissured rocky substrates and soil. Atmospheric moisture is the main water source in epiphytic communities (Barkmann, 1958; Hoffmann, 1989; Nienow, 1996), therefore their development and diversity directly depend on the amount and frequency of precipitation and/or on the present air humidity. The rapid runoff and evaporation of water is also facilitated by vertically oriented tree trunks. The low number of algae species found on the bark is typical for this type of habitat in the temperate zone (Mikhailyuk, 1999). The number of species on tree bark is significantly higher in tropical regions (Neustupa, Škaloud, 2010; Neustupa, Štifterová, 2013), evidently because of the generally more humid air.

The species composition of corticolous algae is significantly dependent on climate, so their distribution clearly demonstrates geographical trends. In particular, the distribution of typical inhabitants of Pleurococcocetum decreases in tropical regions, while the frequency of Trentepohlietum increases, where they compete in distribution and diversity with cyanobacteria (Nienow, 1996; Lemes-da-Silva et al., 2010; Kharkongor, Ramanujam, 2014; Arguelles, 2019; Saraphol et al., 2024). *Trentepohliales* on tree bark can grow in the temperate zone locally, where there is the sufficient moisture, but they are common in humid tropical and subtropical regions, where cyanobacteria (*Scytonema*, *Brasilonema*, etc.) also form the main part of the epiphytic algal flora (Hoffmann, 1989; Neustupa, Škaloud, 2008; 2010; Neustupa, Štifterová, 2013). Terrestrial cyanobacteria require periodic moistening for their active development; therefore, they are common on tree bark only in regions with frequent rains, which provide water flowing down the trunks (Nienow, 1996). They are probably not able to exist only due to water evaporation (unlike representatives of *Trebouxiophyceae*), and therefore they typically lack occurrence in bark biofilms in the temperate zone.

The composition of tree bark algae depends mainly on external conditions and much less on the host tree species (Hoffmann, 1989; Mikhailyuk, 1999; Neustupa, Škaloud, 2008; 2010; Neustupa, Štifterová, 2013). However, it is likely that such parameters as the pH value of the bark and the degree of its fracturing can affect the composition and diversity of algae. A certain influence of these parameters on algae has been noted (in particular, the higher the pH and fracturing, the more diverse the communities), but it is rather indirect (Neustupa, Štifterová, 2013; Kulichová et al., 2014).

Dead wood, unlike the bark of living trees, is a completely different, much more favorable substrate

for both algae and other cryptogams (Mikhailyuk, 1999; Neustupa, Škaloud, 2010). It is a porous material capable of retaining water, which is available in the form of vapor and liquid moisture (Nienow, 1996). In addition, water retention is often facilitated by the horizontal arrangement of fallen trunks or fallen branches. Dead wood is also characterized by its increased trophicity; decomposing wood promotes active development of algae and occurrence of representatives of various taxonomic groups with different environmental requirements. The fact that some dominant species on dead wood and fruiting bodies of polypore fungi sporadically occur on the bark of living trees has been reported earlier (Mikhailyuk, 1999).

Fruiting bodies of polypore fungi. The literature concerning the development of algae on the surface of fruiting bodies of fungi is scarce (Stoyneva et al., 2015). The question of what underlies this phenomenon remains debatable, whether algae use the fruiting bodies as a suitable substrate, or whether there is some kind of consortial relationship between them and the fungus, similar to recently described *alcobiosis* (Vondrák et al., 2023), i.e. symbiotic relationships between algae and corticioid fungi living on trees. It has been proven that carbon is transferred as part of the synthesized organic matter from the algae to the fungus. Interestingly, one of the components of alcobiosis, *Desmococcus olivaceus* and a representative of *Stichococcus* s.l., were dominants of algal biofilms on polypore fungi in the HNNP. The data on algal participation in symbiotic relationships was obtained concerning algae growing on wood-destroying fungi (Mukhin et al., 2016, 2017). Such algae were called *mycetobionts*, although it was shown that they are not fungi-specific taxa, but rather common aerophytic species growing on tree bark. The number of species in the fungal sample was low and ranged from 4 to 6, which is consistent with our data. Another study (Voytsekhovich et al., 2015) showed that wood-destroying fungi of the genus *Hyphodontia* can exist both without algae and with them (species of *Coccomyxa* and *Elliptochloris*), forming symbiotic associations.

Molecular studies and novel floristic discoveries. Our molecular phylogenetic study of the strains isolated from terrestrial habitats of the HNNP allowed not only to clarify their taxonomic affiliation, but also to find a number of new floristic novelties and the habitats of rare and noteworthy species. In particular, the strains of cyanobacteria studied using the polyphasic approach turned out to be representatives of the genera *Wilmottia*, *Drouetiella*, and *Timaviella* (Fig. 5). For *Wilmottia*, it is the first morphologically and molecularly confirmed record in Europe (for details, see Mikhailyuk et al., 2023). The strain of fine-filamentous cyanobacteria isolated from the pine bark, on a phylogenetic tree based on the both the 16S rRNA gene and the 16S-23S ITS sequences joined the subclade of *Drouetiella epilithica* with a similarity level of 100% (Fig. 8A). This is the second discovery of this species in the world. It was so far described only from a stone monument in South Korea (Kim et al., 2023), and hence our Kyiv record expands the ecological and biogeographical spectrum of *D. epilithica* (Fig. 1A). Another *Leptolyngbya*-like strain isolated from a biocrust sample joined the subclade of *Timaviella edaphica* (Fig. 1B, Mikhailyuk et al., 2022).

Among the studied *Chlorophyceae* strains, two were found to be representatives of *Chloromonas*, one each of *Lobochlamys*, *Chromochloris*, and *Coelastrella* (Fig. 6). Phylogeny based on the ITS region showed that one of the strains is *Chloromonas reticulata* (Fig. 1D), while the other can only be assigned as *Chloromonas* sp. (Fig. 1F, Supplementary Fig. S1A). Both strains were isolated from dead wood. The *Lobochlamys* strain (black locust bark) on the 18S rRNA tree joined the clade with *L. culleus* (Fig. 1G; Fig. 6), together with its authentic strain. The ITS-1,2 sequence for the *Chromochloris* strain was identical to the authentic strain of *Ch. zofingiensis* (Fučíková, Lewis, 2012). It also joined the clade of *Ch. zofingiensis* on the tree based on 18S rRNA (Fig. 6). This record is a new genus and species for the flora of Ukraine. *Chromochloris zofingiensis* (Fig. 1K) is a cryptic taxon widely distributed worldwide (Fučíková, Lewis, 2012). Probably, based on morphological features, it was previously identified as a species of *Bracteacoccus* Tereg. or *Muriella* J.B. Petersen. The *Coelastrella* strain on the ITS based phylogenetic tree joined the clade of *C. multistriata* (Fig. 8B). It is the second record of this species (Fig. 1L) in Ukraine; previously, it was reported from granite outcrops of the Teteriv River (Mikhailyuk et al., 2011).

Nine strains, according to our phylogenetic analysis, belong to class *Trebouxiophyceae* (Fig. 7). Two of them joined the clades of still unrevised groups. Therefore, at present their molecular identification is impossible. One of these strains (Fig. 2J), isolated

from the dead wood, joined the clade of *Nannochloris*- or *Chlorella*-like algae. Most often, such microalgae from terrestrial habitats are identified as *Chlorella minutissima* or *Mychonastes homosphaera* (*Chlorophyceae*), but phylogenetically they belong to another class of green algae. The second strain is a representative of the *Coenochloris signiensis* / *Gloeocystis polydermatica* group (Fig. 7), which has also not yet been phylogenetically studied in depth. We identified this representative as *Coenochloris* cf. *signiensis* (Fig. 2B, C). In Ukraine, it was reported from the granite outcrops of the Southern Bug, Teteriv, and Ros rivers valleys (Mikhailyuk et al., 2011), sandstone outcrops of the Hutsulshchyna National Nature Park (Mikhailyuk, Darienko, 2013), and tuff breccias and lichen thalli (as an epiphyte) of the Karadag Nature Reserve in Crimea (Voytsekhovich, 2008; Voytsekhovich et al., 2009). Molecular phylogenetic data confirmed the morphological identification of other trebouxiophycean strains; among them, the common species, *Chloroidium saccharophilum* (Supplementary Fig. S1B), and the rare one, *Dictyochloropsis splendida* (Fig. 2K, L, Fig. 7; *Prodromus*, 2024). One of the strains was identified as *Pseudochlorella signiensis* (Fig. 2D, Fig. 10A; on *Trametes* fruiting bodies) by the results of 18S rRNA and ITS phylogeny. It is its second record in Ukraine. Previously this species was found on sandstone outcrops of the Hutsulshchyna National Nature Park (Mikhailyuk, Darienko, 2013). Based on the same molecular markers, two strains were assigned to *Coccomyxa subellipsoidea* (Fig. 3H, Fig. 9A; dead wood and biocrust). This species has been repeatedly found in Ukraine (*Prodromus*, 2024), but its record has been molecularly confirmed for the first time.

Several strains represent new taxa for the flora of Ukraine. Among them are *Neocystis mucosa* (Fig. 2E, F, Fig. 9B) isolated from dead wood and *Coccomyxa arvernensis* (Fig. 3G, Fig. 9A) inhabiting *Pinus* bark. These species are difficult to identify by morphological characters which are implicit, but they are clearly separated by molecular phylogeny (Fig. 7, Fig. 9A, B). Previously we identified *C. arvernensis* as *Elliptochloris bilobata* due to their high morphological similarity. *Coccomyxa arvernensis* in mature culture has large broadly ellipsoidal cells with a bilobate chloroplast without a pyrenoid, which is similar to *E. bilobata* (Fig. 3G, Darienko et al., 2015). Also, from the pine bark we isolated unicellular alga with *Chlorella*-like morphology. According to 18S rRNA phylogenetic analysis, our strain joined the clade of the rare monospecific genus *Leptochlorella* (Fig. 7; Neustupa et al., 2013a). It was described from the bark of *Cupressus sempervirens* L. in Slovenia, and up till now is known only from this location. On the 18S rRNA based phylogenetic tree, the Ukrainian strain of *Leptochlorella* distances itself from the type species of this genus (Fig. 7); therefore, we propose the description of a new species (see below).

Among streptophyte algae, molecular phylogenetic methods revealed *Klebsormidium flaccidum* (*Robinia* bark, Fig. 3E, Supplementary Fig. S2). To identify the strain of the yellow-green alga isolated from the dead wood, the sequence of the chloroplast gene *rbc*L was analyzed. As a result, it turned out to be a noteworthy species *Xanthonema bristolianum*, which has already been reported previously (Rybalka et al., 2020).

Description of a new species of the rare genus *Leptochlorella*. Besides the authentic strain *Leptochlorella corticola* (CAUPH8401) (Neustupa et al., 2013a), other strains of this clade include *Leptochlorella* sp. (UTEX EE84) isolated from the Negev Desert, Israel (Fucíková et al., 2014) and two unidentified representatives, from hypolithic communities growing on quartz in the high-altitude tundra of Central Tibet (Uncultured *Trebouxiophyceae* clone QE17 and clone QE29; Wong et al., 2010) and from a lake in Antarctica (SC2-2, Schirmacher Oasis; De Wever et al., 2009). Thus, this clade contains ecologically diverse algae inhabiting various extreme habitats (tree bark in subtropical and temperate climates, desert, high-mountain tundra or an Antarctic lake). The strain we isolated forms a separate lineage on the 18S rRNA tree (Fig. 7). Comparison of the 18S rRNA sequence of our strain with others showed that their similarity ranges from 90 to 93%, which corresponds to different species of the same genus (Supplementary Tables S1, S2). Compared to the authentic strain of *L. corticola*, the Ukrainian strain has 16 different nucleotides of the 18S rRNA gene. A comparison of the most informative helices of the secondary structure of 18S rRNA (E23_1/E23_2, 43 and 49, see Darienko et al., 2016) showed their significant similarity (Supplementary Fig. S3). The Ukrainian strain differs from *L. corticola* (CAUPH8401) by 1 hCBC, 2 mismatches and 3 changes in the loops of helix E23_1/E23_2. With other helices (43 and 49), the differences were only in a few nucleotides in the loops. A model of the

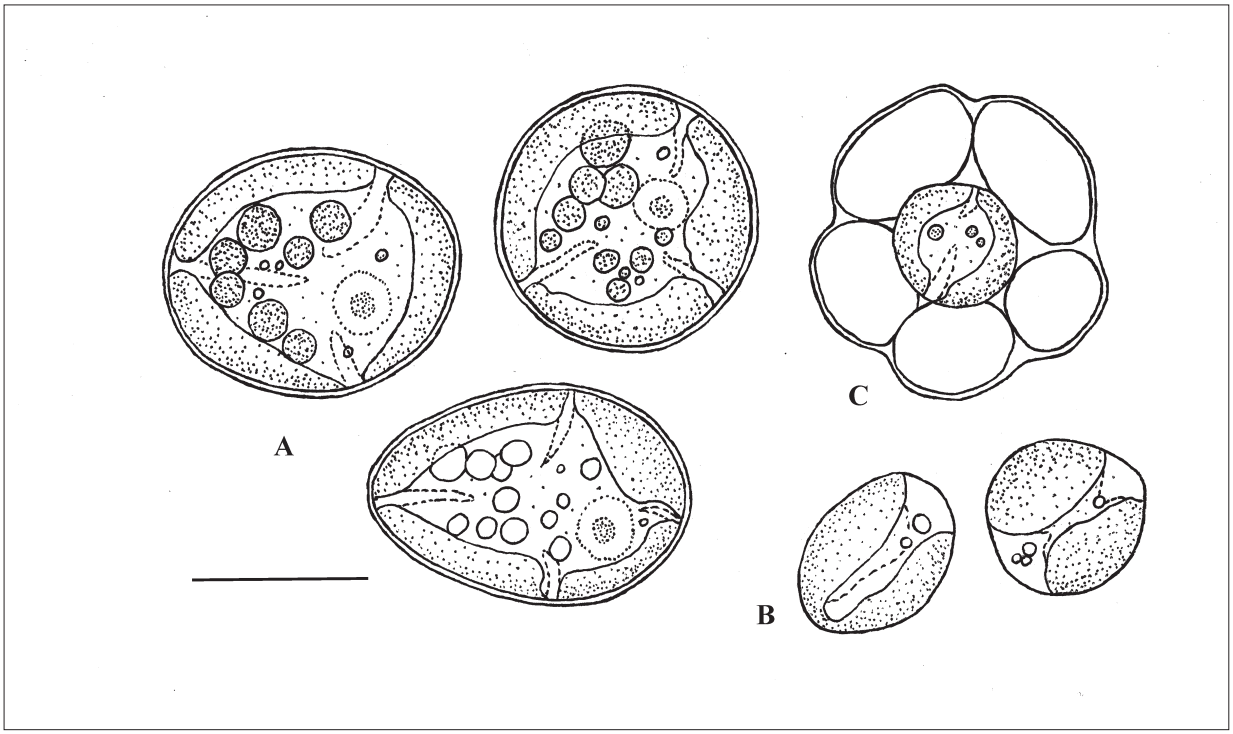

Fig. 11. *Leptochlorella arboricola* Mikhailyuk sp. nov. A: mature vegetative cells; B: young cells; C: sporangium. Scale bar: 10 μm

secondary structure of ITS-2 of our strain (Supplementary Fig. S4) is characterized by a unique structure, since it consists of 3 helices, the last of which is branched. Unfortunately, the ITS was not obtained for the authentic strain of *L. corticola*; however, the sequence of the *rbc*L gene was obtained (Neustupa et al., 2013a). Comparison of the *rbc*L gene sequences of the original strain and *L. corticola* (CAUPH8401) (Fig. 10B) showed a significant difference in 45 nucleotides (59% similarity, see Supplementary Tables S3, S4). *Leptochlorella corticola* strain CAUPH8401, *Leptochlorella* sp. UTEX EE84, and Ukrainian strain Golos-2-1 have *Chlorella*-like morphology, a parietal chloroplast without a pyrenoid, and differ only in details. All of the above data provide justification for the description of a new species of *Leptochlorella*.

***Leptochlorella arboricola* Mikhailyuk sp. nov.** (Fig. 3A–D, F, Fig. 11).

Diagnosis: Vegetative cells solitary, uninucleate. Cells widely ellipsoid, ovoid to almost spherical and pyriform, (11.1–)13.9–17.8(–21.1) μm in length, (8.3–)10.6–15.6(–20.6) μm in width. Chloroplast single, parietal, without a pyrenoid, divided into two or three-four lobes. Vegetative cells richly filled with transparent spherical droplets. Secondary carotenoids not produced. Asexual reproduction via 2–8(16) widely ellipsoid to spherical autospores, 5.6–8.3 × 5.0–6.7 μm.

Morphologically differs from *L. corticola* by the cell shape and transparent spherical droplets richly filling vegetative cells. Phylogenetically differs by its composition and secondary structure of 18S rRNA region (PV102507) and *rbc*L sequences (PV102579).

Type locality: algal biofilm growing on the bark of *Pinus sylvestris*, Holosiiv Forest, Holosiiv National Nature Park, Kyiv, Ukraine.

Holotype (designated here): KW-A32656, preserved culture material of authentic strain Golos-2-1 (IBASU-A-812), Algotheca, Herbarium of the M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine (KW).

Iconotype (in support of the holotype indicated here): Figures 3A–D, F, 11.

Authentic strain: Golos-2-1 was deposited in IBASU-A collection, M.G. Kholodny Institute of Botany of NASU of Ukraine, Kyiv, Ukraine, under number IBASU-A-812.

Etymology: *arboricola* = from the Latin word *arbor*, meaning tree (referring to the type habitat).

Conclusion

As a result of the study of terrestrial algae and cyanobacteria of the Holosiiv National Nature Park, 75 species were discovered. Among them, *Chlorophyta*, especially representatives of class *Trebouxiophyceae*, dominated. The most diverse species composition of algae was found on rocky substrates (44 species) and dead wood (41), the same substrates had the most diverse composition of dominant species. Fewer species were found on tree trunks (34), biocrusts (25) and fruiting bodies of polypore fungus (18). The genera *Klebsormidium* (5 species) and *Stichococcus* (4 species) were most diversely represented on different substrates. Representatives of green algae, *Stichococcus bacillaris*, *Coccomyxa subellipsoidea*, *Interfilum terricola*, *Desmococcus olivaceus*, *Elliptochloris subsphaerica*, and *Trentepohlia* cf. *umbrina*, were most frequent in the studied habitats. A study on the relationship between the species composition of algae and the tree species revealed a positive interaction only for *Robinia*, while other tree trunks were dominated by the same algal species regardless of the location. The algal species composition differed at the base of the tree and at a height along the trunk. The dominant algal species of dead wood and fruiting bodies of polypore fungi are the same that sporadically occur on the bark of trees. Woody substrates (tree bark and dead wood) have the closest composition of algae. A number of new and noteworthy taxa was revealed using molecular phylogenetic methods. Among them, three genera (*Wilmottia*, *Chromochloris*, and *Leptochlorella*) and five species (*Wilmottia murrayi*, *Drouetiella epilithica*, *Chromochloris zofingiensis*, *Neocystis mucosa*, *Coccomyxa arvernensis*) are for the first time reported for Ukraine. Five rare species of *Coelastrella*, *Pseudochlorella*, *Coenochloris*, *Dictyochloropsis*, and *Coccomyxa* were found, and a new species of *Leptochlorella*, *L. arboricola* Mikhailyuk, was described.

Acknowledgements

This research was partially supported by the Alexander von Humboldt Foundation, Germany (Alexander von Humboldt Stiftung, Deutschland) (TM). This project has received funding from the European Union's Horizon 2020 research and innovation programme under grant agreement No. 871072 (TM, ED, VP). The research was carried out with the support of the programmatic and competitive project of the National Academy of Sciences of Ukraine, state registration number 0125U000701 (TM).

SUPPLEMENTARY MATERIAL

This article includes Supplementary Material (Tables S1–S4, Figs. S1–S4) available as: ukrbotj82-01-003-S1.pdf (1,498 KB).

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

T.I. Mikhailyuk: https://orcid.org/0000-0002-7769-2848
O.M. Vinogradova: https://orcid.org/0000-0002-9243-8231
E.M. Demchenko: https://orcid.org/0000-0003-4997-6744
V.R. Petlovana: https://orcid.org/0000-0001-5056-0813
K. Glaser: https://orcid.org/0000-0002-5962-3603
U. Karsten: https://orcid.org/0000-0002-2955-0757

REFERENCES

Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(3): 716–723. https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705

Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. 2006, 2009, 2011, 2014. Vol. 1–4. Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G.

Arguelles E.D. 2019. New records of corticolous microalgae and cyanobacteria for Philippine algal flora from Mt. Makiling Forest Reserve. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*, 9(1): 1–8. https://doi.org/10.15414/jmbfs.2019.9.1.1-8

Barkmann J.J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: Van Gorkum, xiii + 628 pp. https://doi.org/10.1017/S0024282971000227

Baumann K., Glaser K., Mutz J.-E., Karsten U., MacLennan A., Hu Y., Michalik D., Kruse J., Eckhardt K.-U., Schall P., Leinweber P. 2017. Biological soil crusts of temperate forests: Their role in P cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 109, 156–166. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.02.011

Baumann K., Eckhardt K.U., Acksel A., Gros P., Glaser K., Gillespie A.W., Karsten U., Leinweber P. 2021. Contribution of biological soilcrusts to soil organic matter composition and stability in temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 160(1): 108315. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108315

Belnap J., Lange O.L. (eds.). 2001. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer, 503 p.

Berezovska V.Yu. 2018. Algae of water bodies of the botanical reserve of national importance Lisnyki (Holosiiv National Nature Park). *Chornomorski Botanical Journal*, 14(2): 162–172. [Березовська В.Ю. 2018. Водорості водойм ботанічного заказника загальнодержавного значення "Лісники" (Національний природний парк "Голосіївський"). *Чорноморський ботанічний журнал*, 14(2): 162–172.] https://doi.org/10.14255/2308-9628/18.142/6

Bischoff H.W., Bold H.C. 1963. Phycological studies. IV. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species. *University Texas Publications*, 6318: 1–95.

Büdel B., Darienko T., Deutschewitz K., Dojani S., Friedl T., Mohr K.I., Salisch M., Reisser W., Weber B. 2009. Southern African biological soil crusts are ubiquitous and highly diverse in drylands, being restricted by rainfall frequency. *Microbial Ecology*, 57: 229–247. https://doi.org/10.1007/s00248-008-9449-9

Büdel B., Colesie C., Green T.A., Grube M., Lazaro R., Loewen-Schneider K., Maier S., Peer T., Pintado A., Raggio J. 2014. Improved appreciation of the functioning and importance of biological soil crusts in Europe: the Soil Crust International Project (SCIN). *Biodiversity and Conservation*, 23(7): 1639–1658. http://dx.doi.org/10.1007/s10531-014-0645-2

Byun Y., Han K. 2009. PseudoViewer3: generating planar drawings of large-scale RNA structures with pseudoknots. *Bioinformatics*, 25(11): 1435–1437. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp252

Darienko T., Gustavs L., Mudimu O., Menendes C., Schumann R., Karsten U., Friedl T., Pröschold T. 2010. *Chloroidium*, a common terrestrial coccoid green alga previously assigned to *Chlorella* (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*). *European Journal of Phycology*, 45(1): 79–95. https://doi.org/10.1080/09670260903362820

Darienko T., Gustavs L., Eggert A., Wolf W., Pröschold T. 2015. Evaluating the species boundaries of green microalgae (*Coccomyxa*, *Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) using integrative taxonomy and DNA barcoding with further implications for the species identification in environmental samples. *PLOS One*, 10: 1–31. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127838

Darienko T., Gustavs L., Pröschold T. 2016. Species concept and nomenclatural changes within the genera *Elliptochloris* and *Pseudochlorella* (*Trebouxiophyceae*) based on an integrative approach. *Journal of Phycology*, 52: 1125–1145. https://doi.org/10.1111/jpy.12481

Decree of the President of Ukraine 794/2007 (2007). [Указ Президента України 794/2007 (2007)] https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/794/2007#Text

Demchenko E.M. 1996. Soil algae of the pine forest of the Lisnyki protected site. *Ukrainian Botanical Journal*, 53(3): 296–298. [Демченко Е.М. 1996. Ґрунтові водорості соснового лісу заказника "Лісники". *Український ботанічний журнал*, 53(3): 296–298.]

Demchenko E.M. 2000. On the vitality of some species of soil algae stored in a dried state. In: *Modern Problems of Botany and Ecology. Materials of the conference of young scientists-botanists of Ukraine (13–16 September 2000, Chernigiv–Sedniv)*. Kyiv: Centre for Environmental Education and Information, pp. 12–13. [Демченко Е.М. 2000. Про життєздатність деяких видів ґрунтових водоростей, що зберігаються у висушеному стані. *Сучасні проблеми ботаніки та екології. Матеріали конференції молодих учених-ботаніків України (13–16 вересня 2000 р., Чернігів–Седнів)*. Київ: Центр екологічної освіти та інформації, с. 12–13.]

De Wever A., Leliaert F., Verleyen E., Vanormelingen P., Van der Gucht K., Hodgson D.A., Sabbe K., Vyverman W. 2009. Hidden levels of phylodiversity in Antarctic green algae: further evidence for the existence of glacial refugia. *Proceedings of the Royal Society B*, 276(1673): 3591–3599. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0994

Donner A., Ryšánek D., Mikhailyuk T., Karsten U. 2017. Ecophysiological traits of various genotypes of a green key alga in biological soil crusts from the semi-arid Colorado Plateau, USA. *Journal of Applied Phycology*, 29(6): 2911–2923. https://doi.org/10.1007/s10811-017-1158-7

Dubyna D.V., Tsarenko M.P., Yakubenko B.E. 2002. Phytodiversity of water bodies of Didorivskyi tract (Holosievsky District of Kyiv). *Proceedings of the National Aviation University*, 53: 257–264. [Дубина Д.В., Царенко М.П., Якубенко Б.Є. 2002. Фіторізноманіття водойм Дідорівського урочища (Голосієвський р-н м. Києва). *Науковий вісник Національного авіаційного університету*. 53: 257–264.]

Dubyna D.V., Tsarenko M.P., Yakubenko B.E. 2005. Phytodiversity of water bodies of Kytaiv tract (Holosievsky District of Kyiv). *Proceedings of the National Aviation University*, 53: 24–30. [Дубина Д.В., Царенко М.П., Якубенко Б.Є. 2005. Фіторізноманіття водойм урочища "Китаєво" (Голосієвський р-н. м. Києва). *Науковий вісник Національного авіаційного університету*, 53: 24–30.]

Eliáš M., Neustupa J., Pažoutová M., Škaloud P. 2013. A case of taxonomic inflation in coccoid algae: *Ellipsoidion parvum* and *Neocystis vischeri* are conspecific with *Neocystis* (=*Nephrodiella*) *brevis* (*Chlorophyta*, *Trebouxiophyceae*). *Phytotaxa*, 76: 15–27. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.76.2.1

Ettl H., Gärtner G. 2014. *Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen*. 2nd ed. Munich: Spektrum Akademischer Verlag, 773 pp.

Evans R.D., Johansen J.R. 1999. Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18(2): 183–225. https://doi.org/10.1080/07352689991309199

Ferrari C., Santunione G., Libbra A., Muscio A., Sgarbi E., Siligardi C., Barozzi G.S. 2015. Review on the influence of biological deterioration on the surface properties of building materials: organisms, materials, and methods. *International Journal of Design & Nature and Ecodynamics*, 10: 21–39. https://doi.org/10.2495/DNE-V10-N1-21-39

Frolova I.O. 1955. Peculiarities of the algal flora of the flowing Holosiivskyi ponds in the vicinity of Kyiv. *Scientific Notes of Kyiv University*, 13(15) (*Proceedings of the O.V. Fomin Botanical Garden* No. 24): 141–153. [Фролова І.О. 1955. Особливості альгофлори проточних Голосіївських ставків в околицях Києва. *Наукові записки Київського університету*, 13(15) (*Праці Ботанічного саду ім. О.В. Фоміна*. № 24): 141–153.]

Fučíková K., Lewis L.A. 2012. Intersection of *Chlorella*, *Muriella* and *Bracteacoccus*: Resurecting the genus *Chromochloris* Kol et Chodat (*Chlorophyceae*, *Chlorophyta*). *Fottea*, 12(1): 83–93.

Fučíková K., Lewis P.O., Lewis L.A. 2014. Widespread desert affiliation of Trebouxiophycean algae (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) including discovery of three new desert genera. *Phycological Research*, 62(4): 294–305.

Glaser K., Donner A., Albrecht M., Mikhailyuk T., Karsten U. 2017. Habitat-specific composition of morphotypes with low genetic diversity in the green algal genus *Klebsormidium* (*Streptophyta*) isolated from biological soil crusts in Central European grasslands and forests. *European Journal of Phycology*, 52 (2): 188–199. https://doi.org/10.1080/09670262.2016.1235730

Glaser K., Baumann K., Leinweber P., Mikhailyuk T., Karsten U. 2018. Algal richness in BSCs in forests under different management intensity with some implications for P cycling. *Biogeosciences*, 15(13): 4181–4192. https://doi.org/10.5194/bg-15-4181-2018

Guiry M.D., Guiry G.M. 2025. *AlgaeBase. World electronic publication. National University of Ireland*. Galway. Available at: http://www.algaebase.org/

Hallmann C., Rüdrich J., Enseleit M., Friedl T., Hoppert M. 2011. Microbial diversity on a marble monument: a case study. *Environmental Earth Sciences*, 63: 1701–1711. https://doi.org/10.1007/s12665-010-0772-3

Hallmann C., Wedekind W., Hause-Reitner D., Hoppert M. 2013. Cryptogam covers on sepulchral monuments and re-colonization of a marble surface after cleaning. *Environmental Earth Sciences*, 69: 1149–1160. https://doi.org/10.1007/s12665-012-2213-y

Hallmann C., Hoppert M., Mudimu O., Friedl T. 2017. Biodiversity of green algae covering artificial hard substrate surfaces in a suburban environment: A case study using molecular approaches. *Journal of Phycology*, 52(5): 732–744. https://doi.org/10.1111/jpy.12437

Hauer T., Mühlsteinová R., Bohunická M. 2015. Diversity of cyanobacteria on rock surfaces. *Biodiversity and Conservation*, 24: 759–779. https://doi.org/10.1007/s10531-015-0890-z

Hoang D.T., Chernomor O., von Haeseler A., Minh B.Q., Vinh L.S. 2018. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular Biology and Evolution*, 35: 518–522. https://doi.org/10.1093/molbev/msx281

Hoffmann L. 1989. Algae of terrestrial habitats. *Botanical Review*, 55(2): 77–105. https://doi.org/10.1007/DF02858529

Johansen J.R. 1999. Diatoms of aerial habitats. In: *The diatoms: applications for the environmental and earth sciences*. Eds E.F. Stoermer, J.P. Smol. Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 264–273.

John D.M. 1988. Algal growth on buildings: a general review and methods of treatment. *Biodeterioration Abstracts*, 2(67): 81–102.

Karsten U., Peine M., Gustavs L., Schumann R. 2022. *Apatococcus lobatus* (*Trebouxiophyceae*) dominates green algal biofilms on roof tiles in Northern Germany. *Nova Hedwigia*, 114: 303–320.

Kaštovský J. 2023. Welcome to the jungle!: An overview of modern taxonomy of cyanobacteria. *Hydrobiologia*, 851: 1063–1077. https://doi.org/10.1007/s10750-023-05356-7

Katoh K., Standley D.M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 772–780. https://doi.org/10.1093/molbev/mst010

Kharkongor D., Ramanujam P. 2014. Diversity and species somposition of subaerial algal communities in forested areas of Meghalaya, India. *International Journal of Biodiversity*, 3: 1–10. https://doi.org/10.1155/2014/456202

Kim D.-H., Lee N.-J., Wang H.-R., Lim A.-S., Lee O.-M. 2023. *Drouetiella epilithica* sp. nov. and *Drouetiella lurida* (*Oculatellaceae*, *Synechococcales*) isolated in the Republic of Korea based on the polyphasic approach. *Phycological Research*, 71(3): 1–14. https://doi.org/10.1111/pre.12515

Klochenko P.D., Tsarenko P.M. 2007. Phytoplankton as an indicator of the ecological state of the Kytaiv Ponds (Kyiv). *Proceedings of the National Aviation University*, 107: 66–72. [Клоченко П.Д., Царенко П.М. 2007. Фітопланктон як показник екологічного стану Китаївських ставків (м. Київ). *Науковий вісник Національного авіаційного університету*, 107: 66–72.]

Klochenko P.D., Gorbunova Z.N., Marchenko G.V., Tsarenko P.M., Yakubenko B.E. 2006. Peculiarities of the ecological state of the Horikhovatsky ponds (Holosiivo, Kyiv). *Proceedings of the National Aviation University*, 95: 54–65. [Клоченко П.Д., Горбунова З.Н., Марченко Г.В., Царенко П.М., Якубенко Б.Є. 2006. Особливості екологічного стану Горіховатських ставків (Голосіїво, м. Київ). *Науковий вісник Національного авіаційного університету*, 95: 54–65.]

Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Kharchenko T.V. 2022. Phytoepiphyton of water bodies of the Holosiiv National Nature Park (Ukraine). *Hydrobiological Journal*, 58(1): 16–29. [Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Харченко Т.В. 2022. Фітоепіфітон водойм Національного природного парку Голосіївський (Україна). *Гідробіологічний журнал*, 58(1): 16–29.]

Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Lilitskaya G.G. 2018. Bioindication of the ecological state of water bodies of the Holosiiv National Nature Park. *Hydrobiological Journal*, 54(3): 18–28. [Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Лилицкая Г.Г.

2018. Биоиндикация экологического состояния водоемов национального природного парка "Голосеевский". *Гидробиологический журнал*, 54(3): 18–28.]

Klochenko P.D., Tsarenko P.M., Ivanova I.Yu. 2010. Peculiarities of the phytoplankton species composition of reservoirs of the Holosiiv National Nature Park (Kyiv). *Hydrobiological Journal*, 46(1): 37–46. [Клоченко П.Д., Царенко П.М., Иванова И.Ю. 2010. Особенности видового состава фитопланктона водоемов национального природного парка "Голосеевский" (Киев). *Гидробиологический журнал*, 46(1): 37–46.]

Komárek J. 2013. *Cyanoprokaryota*. 3. Heterocytous Genera. In: *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Bd 19/3. Berlin; Heidelberg: Springer Spectrum, 1130 pp.

Komárek J., Anagnostidis K. 2005. *Cyanoprokaryota.* 2. *Oscillatoriales*. In: *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Bd 19/2. München: Elsevier Spectrum, 759 pp.

Kostikov I.Yu., Romanenko P.O., Demchenko E.M., Darienko T.M., Mikhailyuk T.I. Rybchinskiy O.V., Solonenko A.M. 2001. *The soil algae of Ukraine (history and methods of investigation, classification system, floristics).* Kyiv: Phytosociocenter. 300 p. [Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М., Дарієнко Т. М., Михайлюк Т.І., Рибчинський О.В., Солоненко А.М. 2001. *Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори)*. Київ: Фітосоціоцентр. 300 с.]

Kostikov I.Yu., Demchenko E.N., Berezovskaya M.A. 2009. Microalgae culture collection at the Taras Shevchenko National University, Kyiv. Catalogue of strains (2008). *Chornomorski Botanical Journal*, 5(1): 37–79. [Костіков І.Ю., Демченко Е.М., Березовська М.А. Коллекция культур микроводорослей Национального университета имени Тараса Шевченко, Киев. Каталог штаммов (2008). *Чорноморський ботанічний журнал*, 5(1): 37–79.]

Kulichová J., Škaloud P., Neustupa J. 2014. Molecular diversity of green corticolous microalgae from two sub-Mediterranean European localities. *European Journal of Phycology*, 49(3): 345–355. https://doi.org/10.1080/09670262.2014.945190

Leliaert F., Smith D.R., Moreau H., Herron M.D., Verbruggen H., Delwiche C.F., De Clerck O. 2012. Phylogeny and molecular evolution of the green algae. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 31(1): 1–46. https://doi.org/10.1080/07352689.2001.615705

Lemes-da-Silva N.M., Branco L.H.Z., Necchi-Júnior O. 2010. Corticolous green algae from tropical forest remnants in the northwest region of São Paulo State, Brazil. *Brasilian Journal of Botany*, 33(2): 215–226. https://doi.org/10.1590/S0100-84042010000200003

Lokhorst G.M. 1996. Comparative taxonomic studies on the genus *Klebsormidium* (*Charophyceae*) in Europe. *Cryptogamic Studies*, 5: 1–55.

Macedo M.F., Miller A.Z., Dionísio A., Saiz-Jimenez C. 2009. Biodiversity of cyanobacteria and green algae on monuments in the Mediterranean Basin: an overview. *Microbiology*, 155: 3476–3490. https://doi.org/10.1099/mic.0.032508-0

Mikhailyuk T.I. 1999. Eusubaerial algae of the Kaniv Nature Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(5): 507–514. [Михайлюк Т.І. 1999. Еусубаеральні водорості Канівського природного заповідника (Україна). *Український ботанічний журнал*, 56 (5): 507–514.]

Mikhailyuk T.I., Darienko T.M. 2013. Algae of terrestrial habitats. Hutsulshchyna National Nature Park. Prorochuk V.V. et al. (eds.). Lviv; Kosiv: NRF Maps and Atlases, 407 p. [Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. 2013. Водорості наземних місцезростань. Національний природний парк "Гуцульщина". За ред. В.В. Пророчука та ін. Львів; Косів: НВФ "Карти і атласи", 407 с.

Mikhailyuk T.I., Darienko T.M. 2013. *Algae of terrestrial habitats. Hutsulshchyna National Nature Park*. Ed. V.V. Prorochuk. Lviv; Kosiv: NRF Maps and Atlases, 407 pp. [Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. 2013. Водорості наземних місцезростань. Національний природний парк "Гуцульщина". Ред. В.В. Пророчук. Львів; Косів: НВФ "Карти і атласи", 407 с.]

Mikhailyuk T.I., Kondratyuk S.Ya., Nyporko S.O., Darienko T.M., Demchenko E.M., Voytsekhovich A.O. 2011. *Lichens, mosses and terrestrial algae of granites of Ukraine*. Kyiv: Alterpress, 398 pp. [Михайлюк Т.І., Кондратюк С.Я., Нипорко С.О., Дарієнко Т.М., Демченко Е.М., Войцехович А.О. 2011. *Лишайники, мохоподібні та наземні водорості гранітних каньйонів України*. Київ: Альтерпрес, 398 с.]

Mikhailyuk T., Glaser K., Holzinger A., Karsten U. 2015. Biodiversity of *Klebsormidium* (*Streptophyta*) from Alpine biological soil crusts (Alps, Tyrol, Austria, and Italy). *Journal of Phycology*, 51: 750–767. https://doi.org/10.1111/jpy.12316

Mikhailyuk T.I., Vinogradova O.N., Glaser K., Karsten U. 2016. New taxa for the flora of Ukraine, in the context of modern approaches to taxonomy of *Cyanoprokaryota*/*Cyanobacteria*. *International Journal on Algae*, 18(4): 301–320. https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v18.i4.10

Mikhailyuk T.I., Vinogradova O.M., Glaser K., Rybalka N.A., Demchenko E., Karsten U. 2021. Algae of biological soil crusts from sand dunes of the Danube Delta Biosphere Reserve (Odessa Region, Ukraine). *International Journal on Algae*, 23(1): 7–42. https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v23.i1.20

Mikhailyuk T.I., Vinogradova O.M., Holzinger A., Glaser K., Akimov Yu., Karsten U. 2022. *Timaviella dunensis* sp. nov. from sand dunes of the Baltic Sea, Germany, and emendation of *Timaviella edaphica* (Elenkin) O.M. Vynogr. & Mikhailyuk (*Synechococcales*, *Cyanobacteria*) based on an integrative approach. *Phytotaxa*, 532(3): 192–208. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.532.3.1

Mikhailyuk T.I., Vinogradova O.M., Gromakova A.B., Glaser K., Karsten U. 2023. A polyphasic approach leading to the discovery of new taxa of terrestrial *Cyanobacteria* for the flora of Ukraine. *International Journal on Algae*, 25(4): 301–322. http://dx.doi.org/10.1615/InterJAlgae.v25.i4.10

Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O., Schrempf D., Woodhams M.D., von Haeseler A., Lanfear R. 2020. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution*, 37: 1530–1534. https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015

Mukhin V.A., Patova E.N., Kiseleva I.S., Neustroeva N., Novakovskaya I.V. 2016. Mycetobiont algae-symbionts of wood-destroying fungi. *Ecologia*, 2: 103–108. [Мухин В.А., Патова Е.Н., Киселева И.С., Неустроева Н., Новаковская І.В. 2016. Мицетобионтные водоросли-симбионты дереворазрушающих грибов. *Экология*, 2: 103–108.] https://doi.org/10.7868/S036705971600200 86

Mukhin V.A., Neustroeva N., Novakovskaya I.V., Patova E.N. 2017. Host-depending variability of mycetobiont algae. *Mordovia University Bulletin*, 27(3): 291–296. [Мухин В.А., Неустроева Н., Новаковская І.В., Патова Е.Н. 2017. Гостальная изменчивость мицетобионтных водорослей. *Бюллетень Мордовского университета*, 27(3): 291–296.]

Neustupa J., Škaloud P. 2008. Diversity of subaerial algae and cyanobacteria on tree bark in tropical mountain habitats. *Biologia*, 63(6): 806–812. https://doi.org/10.2478/s11756-008-0102-3

Neustupa J., Škaloud P. 2010. Diversity of subaerial algae and cyanobacteria growing on bark and wood in the lowland tropical forests of Singapore. *Plant Ecology and Evolution*, 143(1): 51–62. https://doi.org/10.5091/plecevo.2010.417

Neustupa J., Štifterová A. 2013. Distribution patterns of subaerial corticolous microalgae in two European regions. *Plant Ecology and Evolution*, 146(3): 279–289. https://doi.org/10.5091/plecevo.2013.862

Neustupa J., Němcová Y., Veselá J., Steinová J., Škaloud P. 2013a. *Leptochlorella corticola* gen. et sp. nov. and *Kalinella apyrenoidosa* sp. nov.: two new *Chlorella*-like green microalgae (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) from subaerial habitats. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 63(1): 377–387. https://doi.org/10.1099/ijs.0.047944-0

Neustupa J., Němcová Y., Veselá J., Steinová J., Škaloud P. 2013b. *Parachloroidium* gen. nov. (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*), a novel genus of coccoid green algae from subaerial corticolous biofilms. *Phycologia*, 52(5): 411–421. https://doi.org/10.2216/13-142.2

Nienow J.A. 1996. Ecology of subaerial algae. *Nowa Hedwigia*, 112: 537–552.

Nowicka-Krawczyk P., Komar M., Gutarowska B. 2022. Towards understanding the link between the deterioration of building materials and the nature of aerophytic green algae. *Science of the Total Environment*, 802: 149856. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149856

Nozaki H., Ito M., Sano R., Uchida H., Watanabe M.M., Kuroiwa T. 1995. Phylogenetic relationships within the colonial *Volvocales* (*Chlorophyta*) inferred from *rbc*L gene sequence data. *Journal of Phycology*, 31: 970–979.

Onishchenko V.A., Priadko O.I., Arap R.J. 2012. Holosiiv NNP. In: *Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. Part 2. National nature parks*. Eds V.A. Onishchenko, T.L. Andrienko. Kyiv: Phytosociocenter, pp. 139–151. [Онищенко В.А., Прядко О.І., Арап Р.Я. 2012. Голосіївський НПП. В кн.: *Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч. 2. Національні природні парки*. Ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр, с. 139–151.]

Onishchenko V.A., Pryadko O.I., Virchenko V.M., Arap R.Ya., Orlov O.O., Datsiuk V.V. 2016. *Vascular plants and bryophytes of the Holosiivskyi National Nature Park*. Kyiv: Alterpress, 94 pp. [Онищенко В.А., Прядко О.І., Вірченко В.М., Арап Р.Я., Орлов О.О., Дацюк В.В. 2016. *Судинні рослини і мохоподібні національного природного парку "Голосіївський"*. Київ: Альтерпрес, 94 с.]

Prodromus of spore plants of Ukraine: algae. Book 2. 2024. Ed. P.M. Tsarenko. Kyiv: Naukova Dumka, 679 pp. [*Продромус спорових рослин України: водорості. Книга 2*. 2024. Ред. П.М. Царенко. Київ: Наукова думка, 679 с.]

Pröschold T., Marin B., Schlösser U.G., Melkonian M. 2001. Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*). I. Emendation of *Chlamydomonas* Ehrenberg and *Chloromonas* Gobi, and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov. *Protist*, 152(4): 265–300. https://doi.org/10.1078/1434-4610-00068

Stoyneva M.P., Uzunov B.A., Gärtner, G. 2015. Aerophytic green algae, epimycotic on *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Kickx. In: *Annual of Sofia University "St. Kliment Ohridski", Faculty of Biology*. Book 2 — Botany. Vol. 99. Sofia: St. Kliment Ohridski University press, pp. 19–25. http://dx.doi.org/10.60066/GSU.BIOFAC.Bot.99.19-25

Radzimovskyi D.O. 1928. To the microflora of reservoirs in the vicinity of Kyiv. I. Plankton of "Didova Makitra". *Proceedings of the Physics and Mathematics Department of the Ukrainian Academy of Sciences*, 10(2): 99–112. [Радзімовський Д.О. 1928. До мікрофлори водоймищ по околицях Києва. І. Планктон "Дідової макітри". *Труди фізико-математичного відділу УАН*, 10(2): 99–112.]

Rindi F., Guiry M.D. 2003. Composition and distribution of subaerial algal assemblages in Galway City, western Ireland. *Cryptogamie Algologie*, 24(3): 245–267.

Rindi F., Guiry M.D. 2004. Composition and spatial variability of terrestrial algal assemblages occurring at the bases of urban walls in Europe. *Phycologia*, 43(3): 225–235. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-43-3-225.1

Rindi F., Mikhailyuk T.I., Sluiman H.J., Friedl T., López-Bautista J.M. 2011. Phylogenetic relationships in *Interfilum* and *Klebsormidium* (*Klebsormidiophyceae*, *Streptophyta*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58(2): 218–231. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.030

Ronquist F., Huelsenbeck J.P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(2): 1572–1574. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180

Rybalka N., Mikhailyuk T., Darienko T., Dultz S., Blanke M., Friedl T. 2020. Genotypic and phylogenetic diversity of new isolates of terrestrial *Xanthophyceae* (*Stramenopiles*) from maritime sandy habitats. *Phycologia*, 5(6): 506–514. http://dx.doi.org/10.1080/00318884.2020.1802950

Saraphol S., Rindi F., Sanevas N. 2024. Diversity of epiphytic subaerial algal communities in Bangkok, Thailand, and their potential bioindicator with air pollution. *Diversity*, 16(1): 55. https://doi.org/10.3390/d16010055

Schulz K., Mikhailyuk T., Dreßler M., Leinweber P., Karsten U. 2016. Biological soil crusts from coastal dunes at the Baltic Sea: cyanobacterial and algal biodiversity and related soil properties. *Microbial Ecology*, 71: 178–193. https://doi.org/10.1007/s00248-015-0691-7

Škaloud P., Friedl T., Hallmann Ch., Beck A., Dal Grande F. 2016. Taxonomic revision and species delimitation of coccoid green algae currently assigned to the genus *Dictyochloropsis* (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*). *Journal of Phycology*, 52(4): 599–617. https://doi.org/10.1111/jpy.12422

Stanier R.Y., Kunisawa R., Mandel M., Cohen-Bazire G. 1971. Purification and properties of unicellular blue-green algae (order *Chroococcales*). *Bacteriology Reviews*, 35: 171–205. https://doi.org/10.1128/br.35.2.171-205.1971

Strunecký O., Ivanova A.P., Mareš J. 2023. An updated classification of cyanobacterial orders and families based on phylogenomic and polyphasic analysis. *Journal of Phycology*, 59(1): 12–51. https://doi.org/10.1111/jpy.13304

Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30(12): 2725–2729. https://doi.org/10.1093/molbev/mst197

Tomas A.D., Dougill A.J. 2006. Distribution and characteristics of cyanobacterial soil crusts in the Molopo Basin, South Africa. *Journal of Arid Environments*, 64: 270–283. https://doi:10.1016/j.jaridenv.2005.04.011

Tsarenko P.M., Yakubenko B.E., Klochenko P.D., Medvid V.O. 2004. Algae flora of water bodies in Kyiv and its environs. *Proceedings of the National Aviation University*, 72: 56–66. [Царенко П.М., Якубенко Б.Є., Клоченко П.Д., Медвідь В.О. 2004. Альгофлора водойм м. Києва та його околиць. *Науковий Вісник Національного авіаційного університету*, 72: 56–66.]

Vondrák J., Svoboda S., Zíbarová L., Štenclová L., Mareš J., Pouska V., Košnar J., Kubásek J. 2023. Alcobiosis, an algal-fungal association on the threshold of lichenization. *Scientific Reports*, 13: 2957 https://doi.org/10.1038/s41598-023-29384-4

Voytsekhovich A.A. 2008. Photobionts and algae-epiphytes of lithophilic lichens of the Coastal Ridge of the Karadag Nature Reserve (Crimea, Ukraine). In: *Current Problems of Botany and Ecology*. Issue 2. Kyiv: Phytosociocentr, pp. 46–51. [Войцехович А.А. 2008. Фотобионты и водоросли-эпифиты литофильных лишайников Берегового хребта Карадагского природного заповедника (Крым, Украина). У зб.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології*. Вип.2. Київ: Фітосоціоцентр, с. 46–51.]

Voytsekhovich A.O., Mikhailyuk T.I., Darienko T.M. 2009. Algae of terrestrial habitats of the Karagach ridge (Karadag Nature Reserve (Ukraine). In: *Collection of scientific works dedicated to the 95th anniversary of the Karadag Scientific Station and the 30th anniversary of the Karadag Nature Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine*. Eds A.V. Gaevskaya, A.L. Morozova. Sevastopol: Ecosi-Hydrophysics, pp. 50–60. [Войцехович А.О., Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. 2009. Водорості наземних місцезростань хребта Карагач (Карадазький природний заповідник (Україна). У зб.: *Збірник наукових праць, присвячений 95-річчю Карадазької наукової станції та 30-річчю Карадазького природного заповідника НАНУ*. Ред. А.В. Гаєвська, А.Л. Морозова. Севастополь: Екосі-Гідрофізика, с. 50–60.]

Voytsekhovich A., Mikhailyuk T., Akimov Y., Ordynets A., Gustavs L., Karsten U. 2015. Optionally lichenized fungi of *Hyphodontia* (*Agaricomycetes*, *Schizoporaceae*). In: *8th International Symbiosis Society (ISS) Congress, Lisbon (Portugal), 12–18 July 2015*. Vol. 1. Lisbon, p. 217.

Weber B., Büdel B., Belnap J. 2016. *Biological soil crusts: An organizing principle in drylands*. Cham: Springer, 549 pp. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0

Wong F.K., Lacap D.C., Lau M.C., Aitchison J.C., Cowan D.A., Pointing S.B. 2010. Hypolithic microbial community of quartz pavement in the high-altitude tundra of central Tibet. *Microbial Ecology*, 60 (4): 730–739. https://doi.org/10.1007/s00248-010-9653-2

Zub L.M., Dubrovsky Y.V., Savytsky O.L. 2007. Peculiarities of the ecological state of cascades of channel ponds of the Holosiivskyi Forest. In: *Ecology of the Holosiivskyi forest*. Kyiv: Phoenix, pp. 302–308. [Зуб Л.М., Дубровський Ю.В., Савицький О.Л. 2007. Особливості екологічного стану каскадів руслових ставків Голосіївського лісу. В кн.: *Екологія Голосіївського лісу*. Київ: Фенікс, с. 302–308.]

Zuker M. 2003. Mfold web server for nucleic acid folding and hybridization prediction. *Nuclear Acids Research*, 31(13): 3406–3415. https://doi.org/10.1093/nar/gkg595

Водорості наземних місцезростань
Національного природного парку "Голосіївський" (Київ, Україна)
з описом *Leptochlorella arboricola* sp. nov. (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*)

Т.І. МИХАЙЛЮК [1], О.М. ВИНОГРАДОВА [1], Е.М. ДЕМЧЕНКО [1],
В.Р. ПЕТЛЬОВАНА [2], К. ГЛАЗЕР [3], У. КАРСТЕН [4,5]
[1] Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Україна
[2] Освітньо-науковий центр "Інститут біології та медицини",
Київський університет імені Тараса Шевченка, Україна
[3] Інститут біологічних наук, Біологія/Екологія,
Технічний університет Гірнича академія Фрайберга, Німеччина
[4] Інститут біологічних наук, Університет Ростока, Німеччина
[5] Міждисциплінарний факультет, Університет Ростока, Німеччина

Реферат. Національний природний парк "Голосіївський" створено з метою охорони природних екосистем Лісостепу та Київського Полісся, що збереглися на території мегаполісу Києва. У природному парку активно вивчали мікроводорості водойм, тоді як дані про наземні водорості дуже обмежені. Досліджено різноманіття водоростей наземних місцезростань в урочищах Голосіївський ліс, Теремки, Лісники та Бичок. Всього виявлено 75 видів: *Cyanobacteria* (10 видів), *Chlorophyta* (52), *Charophyta* (7), *Heterokontophyta* (6). Найрізноманітніший видовий склад виявлено на кам'янистих субстратах — бетонних довготривалих оборонних точках Другої світової війни (ДОТах, 44 види, з домінуванням *Tetracystis vinatzeri*, *Coccomyxa subellipsoidea*, *Elliptochloris bilobata*, *Pseudoendoclonium* sp. та ін.) та мертвій деревині (41, *Stichococcus bacillaris*, *Desmococcus olivaceus*, *Coccomyxa subellipsoidea*, *Elliptochloris subsphaerica* та ін.). Менше видів виявлено на корі дерев (34, *Desmococcus olivaceus*, *Apatococcus lobatus*, *Trentepohlia* cf. *umbrina*, *Klebsormidium* cf. *subtile*), ґрунтових кірочках (25, *K. flaccidum*, *K.* cf. *dissectum* та *K. crenulatum*, *Nannochloris* sp.) та плодових тілах трутовикового гриба (18, *Stichococcus bacillaris*, *Desmococcus olivaceus*, *Coccomyxa subellipsoidea*, *Interfilum terricola*). Найспецифічнішими за видовим складом водоростей виявилися кам'янисті субстрати, а найбільш подібними — деревні субстрати, кора живих дерев і мертва деревина. За допомогою молекулярно-філогенетичних методів виявлено низку нових і рідкісних таксонів. Серед них три роди (*Wilmottia*, *Chromochloris* і *Leptochlorella*) та п'ять видів уперше наведено для флори України (*Wilmottia murrayi*, *Drouetiella epilithica*, *Chromochloris zofingiensis*, *Neocystis mucosa* та *Coccomyxa arvernensis*). Виявлено п'ять рідкісних видів з родів *Coelastrella*, *Pseudochlorella*, *Coenochloris*, *Dictyochloropsis* і *Coccomyxa* та описано новий вид з роду *Leptochlorella*.

Ключові слова: біологічні ґрунтові кірочки, водорості, кам'янисті субстрати, кора живих дерев, лісові фітоценози, мертва деревина, плодові тіла трутовиків, Україна, ціанобактерії, 16S/18S рРНК, ITS, *rbc*L, *Leptochlorella arboricola*

RED DATA BOOK OF UKRAINE
ЧЕРВОНА КНИГА УКРАЇНИ

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.031
RESEARCH ARTICLE

Динаміка ареалу *Hemipilia cucullata* (*Orchidaceae*) в межах України

Віктор І. МЕЛЬНИК *, **Олександр Р. БАРАНСЬКИЙ**
Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України,
вул. Садово-Ботанічна 1, Київ 01014, Україна
* Автор для листування: *melnykviktor@gmail.com*

Реферат. *Hemipilia cucullata* (*Orchidaceae*) — рідкісний вид флори України. Детальне вивчення його географічного поширення дало змогу встановити особливості динаміки ареалу виду в нашій країні. За понад двохсотрічний період ботанічних досліджень (з 1805 до 2018 рр.) в Україні було зареєстровано 45 локальних популяцій *H. cucullata*, зокрема 28 — на Українському Поліссі, 16 — у Лісостепу та одну — в горах Криму. У XIX — на початку XX ст. ареал виду охоплював північну частину України, у Криму існував окремий ексклав. Екотопами *H. cucullata* є соснові ліси з розвиненим моховим ярусом. Інтенсивне вирубування природних лісів призвело до руйнування мохового покриву разом з підстилкою та до порушення водного балансу екотопів виду та елімінації популяцій *H. cucullata* на території України, в тому числі за рахунок погіршення умов для розвитку мікоризного гриба-симбіонта *Ceratorhiza goodyerae-repentis*. Єдиний, що зберігся до наших днів, локалітет *H. cucullata* в Національному природному парку "Кременецькі гори" тепер відділений від основної частини загального ареалу значною диз'юнкцією. Наявність популяції *H. culullata* в охоронній зоні національного природного парку є хорошою передумовою її збереження. З огляду на інтенсивну інвазію адвентивних рослин в екотоп *H. cucullata*, пропонується проводити природоохоронний менеджмент, пов'язаний із моніторингом і прогнозуванням подальшого розвитку популяції виду, видаленням чужорідних рослин.

Ключові слова: зміни чисельності, охорона, стан популяції, Червона книга України, *Hemipilia cucullata*

Вступ

Розроблення наукових основ охорони флористичного різноманіття — актуальне завдання ботанічних досліджень. Особливої уваги при цьому потребують рідкісні та зникаючі види рослин. Однією з найбагатших на рідкісні види є родина *Orchidaceae*. Усі представники цієї родини в Україні охороняються на національному рівні. Види роду *Hemipilia* Lindl. поширені переважно в Південно-Східній Азії (Lang et al., 1997; Averyanov et al., 2020). Ареал лише одного виду цього роду — *Hemipilia cucullata (Neottianthe cucullata)* — виходить за межі Південно-Східної Азії, і цей вид є євразійським бореальним елементом флори України.

Матеріали та методи

Метою наших досліджень було встановлення динамічних тенденцій ареалу виду в межах України, причин деградації та елімінації популяцій *H. cucullata* і специфіки його екотопів в Україні.

ARTICLE HISTORY. Submitted 11 June 2024. Revised 04 February 2025. Published 27 February 2025
CITATION. Melnyk V.I., Baransky A.R. 2025. The range dynamics of *Hemipilia cucullata* (*Orchidaceae*) within Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(1): 31–45. [In Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.031
© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

Об'єктом досліджень є локальні популяції *H. cucullata* в Україні. Детальний аналіз географічного поширення та еколого-ценотичних умов зростання *H. cucullata* в історичному аспекті проведено на основі літературних, гербарних відомостей і матеріалів власних експедиційних досліджень. Польові дослідження проводили в 2022–2023 рр. Фітоценотичний опис місцезростання *H. cucullata* в урочищі Барабан на території національного природного парку (НПП) "Кременецькі гори" (Тернопільська обл.) проводили за методикою, прийнятою у Східній Європі (Rabotnov, 1984). Фотографії рослин із опису представлено на ресурсі *iNaturalist* у проєкті (Kremenets…, 2024–onward). Прийняті наукові назви судинних рослин наведено за базою даних *Plants of the World Online* (POWO, 2024–onward), мохів — за *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, 2024–onward).

Опрацьовано гербарні зразки *H. cucullata* з гербарних фондів України (KW, LW, LWS, LUM, UM); Австрії (LI, W, WU); Нідерландів (NL); Німеччини (B, LZ); Польщі (KRA, KRAM, UGDA); Росії (LE, MW, MHA); США (CAS, GH, MO; US); Франції (P); Чехії (BRNU); Швеції (LD). Акроніми гербаріїв наведено за *Index Herbariorum* (Thiers, 2024). У Переліку локалітетів *Hemipilia cucullata* в Україні подано повну інформацію з гербарних етикеток мовою оригіналу, додатково в квадратних дужках наведено, за потреби, уточнені сучасні географічні назви та вказано кількість екземплярів виду на кожному гербарному аркуші.

Результати та обговорення

Hemipilia cucullata (L.) Y. Tang, H. Peng & T. Yukawa (*Neottianthe cucullata* (L.) Schltr., *Gymnadenia cucullata* (L.) Rich., *Orchis cucullata* L., *Habenaria cucullata* (L.) Höfft ex Ledeb., *Ponerorchis cucullata* (L.) X.H. Jin, Schuit. & W.T. Jin) — рідкісний вид флори Євразії, внесений до Червоних книг Білорусі, Латвії, Литви, Польщі, Росії та України (Cepurite, 2003; Ryla, 2007; Averyanov, 2008; Protopopova, Mosyakin, 2009; Krusselnickij, 2014; Lebedko, 2015), до Червоних списків Китаю та Південної Кореї (Kim et al., 2014; Xiaohua et al., 2023) і рекомендований до внесення до Червоних книг Казахстану та Монголії (Dulamsuren et al., 2003; Kubentayev et al., 2023). Цей вид внесено також до Європейського Червоного списку судинних рослин (Biltz et al., 2011).

Ареал *Hemipilia cucullata* охоплює простір від Польщі до Японії з окремим ексклавом у Гімалаях. Європейська частина ареалу включає в себе територію Східної Польщі, Литви, Латвії, Білорусі, України та Росії. Азійська частина ареалу охоплює територію Росії від Уралу до Далекого Сходу, досягаючи Сахаліну, а також Кокчетавську височину в Північному Казахстані, Монголію, Китай (Тибетське плато, Маньчжурія), Корейський півострів та Японські острови (Хокайдо, Хонсю, Сікоку). Гімалайський ексклав розміщений на території Індії, Бутану і Непалу (Hultén, Fries, 1986; GBIF, 2024–onward).

У межах України *Hemipilia cucullata* була зафіксована на Поліссі, в Лісостепу та в Гірському Криму (див. рис. 1; Перелік локалітетів *Hemipilia cucullata* в Україні).

Перелік локалітетів *Hemipilia cucullata* в Україні

ЗОНА ЛИСТЯНИХ І МІШАНИХ ЛІСІВ

ПОЛІСЬКА НИЗОВИНА

Волинське Полісся

Волинська обл. Луцький р-н: Ur. Julanie pod Łuckiem [ур. Ульяни, ок. с. Жабка], 18.08.1935, S. Macko (LUM s.n., 3 екземпляри (далі — екз.)); Цумань (Vandas, 1886); Volhynia, in silvis, 01.07.1890, Vandas (CAS641435, 1 екз.; LZ s.n., 1 екз.).

Рівненська обл. Рівненський р-н: Lasy sosnowe w Susku nad Horyniem, często (Panek, 1939); Костопільський р-н: Маща, 20.07.1948, Мельничук, det. М. Загульський, 8.10.1993 (LWS24573, 2 екз.).

Житомирське Полісся

Житомирська обл. Житомирський р-н: Volynia, Zhitomir, 31.07.1874, C. Golde (LE s.n., 4 екз.); ок. Psyscze (Żytomierz), [с. Псище, з 1946 р. — с. Зарічани], 29.07.1878 і 19.07.1890, R. Sobkiewicz, (KRAM076999, 8 екз.); Житомирский у., д. Псыще [Зарічани], смешанный лес, 25.07.1911, M. Kopaczewskiae (KW043491, 1 екз.); окол. м. Житомира, сосновий ліс, 1.08.1925, Д. Зеров, П. Оксіюк (KW043493, 3 екз.); Коростишів (Sovinskiy, 1878); Радомишльська с.г. дослідна станція, станція Ірша, мішаний ліс коло станції, 18.07.1923, П. Оксіюк, А. Лазаренко (KW043494, 6 екз., KW043506, 4 екз.; KW043507, 5 екз., KW043508, 6 екз., KW043510, 2 екз.).

Рис. 1. Картосхема поширення *Hemipilia cucullata* в Україні. Локальні популяції, виявлені в XXI (1), XX (2) і XIX (3) століттях

Fig. 1. Distribution map of *Hemipilia cucullata* in Ukraine. Local populations recorded in the 21st (1), 20th (2), and 19th (3) centuries

Мале Полісся

Львівська обл. Золочівський р-н: Brody, las sosnovy, w Pasiece Szczpana, 1/4 mile od Brody do granicy, 08.1860, zbr. Gomolinski, ozn. Łobarźewski (LWS24560, 2 екз., LWS24561, 8 екз.); Brody in Galicia Austriaca, in pinetis muscosis, planities arenosa, 26.07.1868, J.C.Eqnes a Pittoni (BRNU060786, 1 екз.; MNHN s.n., 1 екз.; P02102484, 2 екз.); Brody, w lesie sosnowym od strony rossyjskiej granicy, 26.07.1868, E. Kloeber (LW s.n., 1 екз.; KRAM076996, 4 екз., GH s.n., 1 екз.); Brody, S. Trusz (LW s.n. 2 екз.); Brody, Nadelwälder [хвойний ліс], July, E. Kloeber (B100745501, 2 екз., B100745537, 3 екз., B100745825, 2 екз.; BRNU060785, 2 екз.; KRAM076992, 8 екз.; MO2356823, 2 екз.; MO103257562, 3 екз.; W0271943, 1 екз., W0271944, 3 екз., W0271945, 4 екз., W0271947, 4 екз., W0271948, 8 екз., 0271954, 2 екз.; WU0127625, 2 екз., WU0282901, 3 екз.); An nassen stellen in wäldern bei Brody, Rehmann (WU0282902, 3 екз., WU028903, 3 екз.); м. Броди — м. Радивилів 1871, 1875, Rehmann (LW s.n., 2 екз.; LWS s.n., 1 екз.). Wälder um Brody in Galizien. Planta rarissima, 1874 (W0271949, 1 екз.); Las Folwarszczyzna koło Brodów, las sosnowy na wydmach piaszczystych, 31.07.1937, O. Duda (LW s.n., 2 екз., KRAM13696, 11 екз.); с. Бордуляки (Motyka, 1947). Бродівський р-н: с. Гаї Дітковецькі, 3.06.1938, Шелест (LW s.n., 3 екз.).

Рівненська обл. Дубенський р-н: Флора Волыни. Окр. г. Дубно, лес на 13 версте по Кременецкому шоссе [сучасне Смигівське лісництво], 21.08.1899 Н. Пуринг (LE s.n., 5 екз.). Рівненський р-н: Волынская губ., близ Острога, 1.08.1886, I. Schmalhausen (KW s.n., 3 екз.).

Тернопільська обл. Кременецький р-н: Kremenets, in pinetis, W. Besser (LE s.n., 1 екз.); (Besser, 1809); лісовий масив між селами Веселівка — Лішня, урочище Барабан, 11.07.2017 (Штогрин,

Штогун, 2019); урочище Барабан, 31.08.2022 і 25.07.2023, В. Мельник, О. Баранський, О. Левон, С. Діденко (*iNaturalist* https://www.inaturalist.org/observations/176938010, GBIF), (рис. 3).

Хмельницька обл. Шепетівський р-н: Sławuta, 1846, F. Berdau (KRAM076994, 9 екз.); Sławuta na Wołyniu, 1887, K. Hankŭwicz, (LWS24570, 3 екз.); біля м. Славута (Vandas, 1886).

Київське Полісся

Київська обл. Київ: в сосновом лесу близ станции Беличи, In pinetis pr. p. Beliczi, 26.08.1902 A. Rakoczi (KW043500, 5 екз.; LE s.n., 9 екз.; MHA0011757, 2 екз.; MW0297585, 4 екз., WU0155124, 4 екз.; UM s.n., 1 екз.); Бл. станции Борщаговка, довольно обыкновенно в старом сосновом лесу, между кустарниками, 12.07.1923, Ю.Н. Семенкевич (KW043495, 3 екз.); Kijew, Puschtscha, in pines, spa., 08.08.1911, A. Lonatschewskij (BRNU003910, 2 екз.; LE s.n., 4 екз.; NL1731, 6 екз.; P s.n., 1 екз.; UGDA s.n., 3 екз.; US1312592, 2 екз.; W0271955, 4 екз., W0271956, 6 екз., W0271957, 6 екз.); Київ, Пуща, у змішаному лісі (сире літо), 26.06.1911, Лоначевський (KW043481, 3 екз.); Пуща, в смешаном лесу, сор., сырое лето, 26.07.1911, А. Лоначевский (KW043482, 8 екз.); Rossija S-W Kijew. Puschtscha. In pinetis spa., 08.08.1911, Lonatschewskij (B100745897a, 4 екз.); Городской лес [Пуща-Водица], "в бору на мху куртин *Hypnum schreberi*. Много" [*Pleurozium schreberi*] (Vasilev-Yakovlev, 1915); Киев, Городской лес [Пуща-Водиця], 12.07.1916, Ю.Н. Семенкевич (KW043477, 4 екз.); В окол. м. Києва, Бір Пуща-Водиця, 23.07.1919, Д. Зеров (KW043512, 4 екз.); В лісі за літнівкою Бернера [Пуща-Водиця] в напрямі до [болота] Імшаного, ліс сосновий, місцями в суміші з чорнолісом, ґрунт піщаний, 25.07.1919, О. Соколовський, (KW043511, 3 екз.); сосновий ліс Пуща-Водиця, 01.08.1921, Д. Зеров, П. Оксіюк, (KW043483, 5 екз.); Городской лес [Пуща-Водиця], в старом сосновом насаждении, довольно обыкновенно среди кустарников, 1.07.1923, Ю.Н. Семенкевич, (KW043502, 2 екз.); Окресности Киева, Романовка, 23.06.1905, Васильев-Яковлев, (KW043501, 5 екз.); Київський повіт, сосновий ліс коло с. Романівки, над р. Ірпенем, 2.09.1918, Д. Зеров (KW043480, 2 екз.). Фастівський р-н: Близ станции Боярка, сосновый лес, 24.07.1893, Н. Цингер (LWS24568, 2 екз.); Bojarka, in pinetis, raro, 27.07.1913, I. Paczoski (LE s.n., 1 екз.); Боярское лесничество, урочище "Кладовая", в сосновом лесу, 28.07.1916, Ю.Н. Семенкевичъ (KW043498, 2 екз.); Боярка, сосновый лес, 1927, I. Paczoski (KW043509, 1 екз.); с. Дзвонковая [Дзвінкове], в сосновом лесу, 1912, Ю.Н. Семенкевич (KW043478, 4 екз.); с. Звонкова [с. Дзвінкове], сосновий ліс, Є. Полонська, 5.08.1928 (KW043499, 5 екз.); Васильковский р-н, Дзвонковая, лесничество, старая суборь 180 лет, 6.08.1945, М. Котов (KW043503, 10 екз., KW043504, 7 екз.).

Чернігівське Полісся

Київська обл. Київ: Между Киевом и Броварами в сосновом лесу, 6.08.1884, А. Рогович, I. Schmalhausen (KW s.n., 4 екз.); Kiev, in pineto ad fl. Dnepr, 07.1889, I. Schmalhausen (LE s.n., 3 екз.); Близ ст. Дарница, сосновый лес, 28.07.1898, Н.М. Ларченков (LWS24569, 1 екз.); В сосновом лесу близ Дарницы, 1.08.1909, Евг. Бордзиловский (LE s.n., 4 екз.); Окр. Киева, Дарницкое опытное лесничество, в старом сосновом лесу, между кустарниками, 12.07.1930, Семенкевич (KW043479, 1 екз.); Броварской лес, 1894, s. coll. (KW043496, 2 екз.). Броварський р-н: ок. Семиполки, Чернигов. губ., сосновый лес, 25.07.1901, I. Сележинский (LE s.n., 3 екз.; WU0155127, 3 екз.); Летковское лесничество Остерского уезда, в сосновом лесу, 39 кв. в тени леса, 10.08.1905, I. Сележинский (KW043497, 3 екз.).

Чернігівська обл. Корюківський р-н: Черниг. у. Сосновый лес около Домницкаго монастыря, в тени больших деревьев, 12.07.1905, Г. Неводовский (LE s.n., 4 екз., LW); Домница, сосновый лес, в тени больших деревьев, разсеяно, 12.07.1905, Г. Неводовский (KW043487, 3 екз.); Черниг. уезд, Домницкий монастырь, сосновый лес 12.07.1905, Г. Неводовский (LWS24564, 4 екз.).

Новгород-Сіверське Полісся

Сумська обл. Шосткинський р-н: Черниговская губерния, Глуховский уезд, между деревнею Чарторыею [с. Шевченкове] и хутором Курдюмовкою, в лесу, 17.07.1854, А. Рогович (KW s.n., 5 екз.; LE s.n., 7 екз.); Gub. Tschernigov, prope Gluchov in sylvis, 27.07.1854, A. Rogovitsch, det. K. Rechinger (W0271953, 4 екз.).

РОЗТОЧЧЯ

Львівська обл. Львів: 1805, W. Besser (Rehman, 1871); Pr. Leopolim [Львів], Hołosko, in pinetis, rarissime, 08.1883, Błocki, (KRAM076995, 1 екз.; LWS24559, 4 екз.); Hołosko, in pinetis — solo humida, sparse, 07.08.1891, Błocki (LW072678, 6 екз., LW122364, 3 екз., LW122365, 3 екз.);

Hołosko, wielki las, 8.08.1881, Błocki (LW072673, 4 екз. LW24568, 2 екз., LWS24569, 1 екз.); Hołosko, las sosnowy, 08.08.1881, Błocki (LW072680, 3 екз.); Hołosko, rzadko, 05.1881, S. Trusz (LW072674, 1 екз.); Holosko (bei Lemberg), in Nadelwäldern selten, 1885, Błocki (B100745861, 1 екз., B100745933, 1 екз.); Holosko, 01.08.1888, Błocki (LD1822705, 2 екз.); Polen (ehem. Galizien); Holosko b. Lemberg [Львів], 7.08.1891, J. Fleischmann (W0271950, 8 екз.); Hołosko pr. Leopolim (Galiciae) in pinetis — solo arenoso — rasissimo, 07.08.1891, Błocki (W0271951, 5 екз., W0271952, 6 екз.). Яворівський р-н: с. Лелехівка (Besser, 1809); с. Ставки (Besser, 1809); між с. Ставки і с. Лелехівка (Tomaschek, 1862).

ЛІСОСТЕП

ПРАВОБЕРЕЖНИЙ ЛІСОСТЕП

ВОЛИНСЬКА ВИСОЧИНА

Рівненська обл. Рівненський р-н: Ozhenyn [с. Оженин], W. Besser (LE s.n., 1 екз.).

ПОДІЛЬСЬКА ВИСОЧИНА

Львівська обл. Золочівський р-н: м. Золочів, урочище Романова Гора (Gustawicz, 1880); с. Підгородище (Gustawicz, 1880); околиці с. Бенів [с. Золочівка] поблизу Золочева, "w lesie sosnowym, w jednym tylko miejscu" (Trusz, 1883). Львівський р-н: Flora Galicia, in circulo Bobrecensi [окол. м. Бібрка], 1878, Gustavicz (KRA s.n., 3 екз.).**Тернопільська обл.,** Кременецький р-н: gub. Volhynia, distr. Kremenetz, Kolassowa [с. Колосова], 1898, Ricle (LE s.n, 2 екз.).

ПРИДНІПРОВСЬКА ВИСОЧИНА

Житомирська обл. Житомирський р-н: Gubernii Kiovienski, Chodorkow [с. Ходорків], 1845, s.coll. (LE s.n., 3 екз.).

Київська обл., Київ: В Трипольском сосновом лесу, недалеко Пирогова, 1.07.1877, А. Рогович, В. Монтрезор (KW043488, 3 екз.). Обухівський р-н: Forêt de Tripolje, 15.07.1878, 11.08.1895, В. Монтрезор (KW043484, 7 екз., KW043485, 6 екз., KW043486, 10 екз.); Forêt de Tripolje, entre Tripolie × Bezradytchy [між Трипіллям і Безрадичами], 27.07. 1889, В. Монтрезор (KW s.n., 5 екз., KW043489, 5 екз., KW043490, 13 екз.).

Черкаська обл., Черкаський р-н: Черкаський повіт, сосновий бір коло Мошногірського монастиря [Мошни], 5.07.1923, Д. Зеров (KW043492, 1 екз.).

ЛІВОБЕРЕЖНИЙ ЛІСОСТЕП

ПІВНІЧНОПОЛТАВСЬКА РІВНИНА

Сумська обл. Конотопський р-н: Глинская Пустынь, 17.05.1828, Черняев, determ. S. Ganeschin (LE s.n., 2 екз.); Путивльский уезд, около монастыря Глинская Пустынь, 23.06.1861, Августинович (LE s.n., 3 екз.); Путивльский уезд, Спащинская казенная дача, сыроватые места в сосняке, 26.06.1905, В. Сукачев (LE s.n., 2 екз.).

КРИМ

КРИМСЬКІ ГОРИ

Автономна Республіка Крим. Tauria, [col. & det.] M. Bieberstein як *Orchis cucullata*, [det.] H.G. Rchb. як *Gymnadenia cucullata* (W271942, 1 екз.), (рис. 2).

На Волинському Поліссі в період між 1886 та 1948 р. було виявлено лише чотири локальні популяції *H. cucullata*. J. Panek (1939) вказував, що цей вид часто трапляється в соснових лісах в околицях с. Суськ понад Горинню. S. Macko (1934, 1937) виявив *H. cucullata* в урочищі Ульяни (Julanie) поблизу Луцька. З огляду на дачну забудовою цього урочища в радянський час, його природні екосистеми, зокрема соснові ліси з *H. cucullata*, було знищено. Востаннє на Волинському Поліссі *H. cucullata* виявлено в околицях с. Маща Костопільського р-ну (тепер Рівненський р-н) в 1948 р. У Центральному (Житомирському) Поліссі в період від 1874 до 1925 р. було зафіксовано лише чотири популяції *H. cucullata* (див. Перелік локалітетів…).

Шість локальних популяцій *H. cucullata* було зафіксовано на Київському Поліссі, що підтверджують гербарні збори (1893–1928 рр.). Найчастіше цей вид знаходили в Пущі-Водиці, де, як свідчать літературні дані (Vasilev-Yakovlev, 1915), рослин цієї орхідеї було багато. Цю інформацію доповнює напис на етикетці до зразка, зібраного Ю.Н. Семенкевичем у 1923 р. (KW043502), *H. cucullata* траплявся "довольно обыкновенно". У тому ж році цей самий колектор гербаризував зазначений вид в околицях Борщагівки. На етикетці відмічено, що він там ріс "довольно обыкновенно в старом сосновом лесу" (KW043500).

На Лівобережному Поліссі було зафіксовано шість локальних популяцій *H. cucullata*, зокрема чотири в Київській обл., по одній — в Чернігівській і Сумській. У Київській обл. *H. cucullata* гербаризували в період від 1884 до 1930 р.

Найбільше гербарних зборів походить із Дарниці (передмістя Києва) — п'ять. З інших місць в гербаріях представлено по одному збору. На Чернігівщині вид гербаризували лише один раз на території сучасного Корюківського р-ну в 1905 р.; у Сумській обл. — поблизу Глухова в 1854 р. (LE, LW, KW) (див. Перелік локалітетів).

За всю історію флористичних досліджень на Малому Поліссі було зафіксовано не більше восьми популяцій *H. cucullata* — на території Львівської, Рівненської, Тернопільської та Хмельницької областей. Найчастіше цей вид гербаризували в околицях м. Броди на Львівщині в період між 1860 і 1937 рр. За свідченням F. Herbich (1864), *H. cucullata* тут траплявся досить часто ("sehr häufig") у хвойних лісах. У минулому вид був доволі чисельним ("ziemlich Zahlreich") також в околицях м. Славута на Хмельниччині (Vandas, 1886), звідки його гербаризували в період з 1846 до 1887 р. Є.Л. Шелест (Shelest, 1956) наводить *H. cucullata* для бродівських лісів, очевидно, опираючись на свою останню знахідку виду в цьому регіоні (Шелест, 1938, LW). Лише дві локальні популяції було зафіксовано на Малому Поліссі в межах території Рівненської обл. (гербарні збори 1886 та 1889 рр.). На Малому Поліссі в межах Тернопільської обл. донедавна був відомий єдиний локалітет *H. cucullata* в околицях Кременця ("Kremenets in pinetis", 1809, LE). У 2018 р. було виявлено новий локалітет *H. cucullata* в околицях м. Кременця — в урочищі Барабан у Білоцерківському лісництві на території НПП "Кременецькі гори" (Bobryk et al., 2018).

У лісостеповій зоні України *H. cucullata* було зафіксовано менше місцезнаходжень, ніж на Поліссі. Лише чотири локальні популяції виду було виявлено в Розточчі-Опіллі. Найчастіше її знаходили в урочищі Голоско поблизу Львова. У гербаріях України та інших європейських країн зберігаються зразки виду на 14 гербарних аркушах, які були зібрані в період з 1805 до 1891 р. (Перелік локалітетів…). Тут ця орхідея траплялася в соснових лісах (Szafer, 1914). На деяких етикетках міститься інформація про рідкісність *H. cucullata* в цьому урочищі ("In pinetis, rarissimo", Błocki, 1883, KRAM; "In pinetis — solo humide, sparse", Błocki, LW, W). Два інші локалітети виду на Розточчі були зафіксовані В.Г. Бессером (Besser, 1809) в околицях сіл Лелехівка та Ставки на території сучасної Львівської обл. та підтверджені Томашеком (Tomashek, 1862).

На Подільській височині було зафіксовано лише чотири локальні популяції, які підтверджені гербарними зборами з 1878 до 1938 р., проведеними на території сучасних Золочівського р-ну Львівської обл. та Кременецького р-ну Тернопільської обл. S. Trusz (Trusz, 1883) виявив *H. cucullata* в сосновому лісі в околицях с. Бенів [Золочівка] поблизу Золочева тільки в одному місці. На Волинській височині було зафіксовано лише один локалітет *H. cucullata* в околицях с. Оженин на Рівненщині (Besser, LW, дата збору відсутня).

Чотири локальні популяції *H. cucullata* було зафіксовано на Придніпровській височині — дві на території Київської обл. і по одній — на територіях сучасних Житомирської та Черкаської областей. В адміністративних межах Києва вид гербаризували тільки в лісовому масиві південніше Пирогова та двічі — в околицях с. Трипілля (сучасний Обухівський р-н) за період від 1877 по 1899 р. (KW). На території сучасної Житомирської обл. він був виявлений в околицях с. Ходорів (LE, 1845). Найпівденніший в рівнинній частині локалітет *H. cucullata* зафіксовано в околицях с. Мошни на Черкащині (Зеров, KW, 1923).

У Лівобережному Лісостепу України було зафіксовано лише одну популяцію *H. cucullata* на території сучасного Конотопського р-ну Сумської обл., де цей вид тричі гербаризували упродовж 1828–1905 рр.

Унікальним за своїм географічним походженням є зразок *H. cucullata*, що зберігається у віденському гербарії (W), який зібрав Ф.А. Маршалл фон Біберштейн (рис. 2). На етикетці вказано місце збору "Tauria", без зазначення дати знахідки. Як відомо, Таврією в минулому називали переважно Кримський півострів. Видатний німецький ботанік Фрідріх Август Маршалл фон Біберштейн (1768–1826) вивчав флору Криму в кінці XVIII — на початку XIX ст. До цього часового відрізку можна віднести його знахідку *H. cucullata* з його території. На нашу думку, вона найімовірніше зроблена в горах Криму. Отже, є всі підстави вважати зараз *H. cucullata* зниклим видом флори Криму.

За більш ніж двохсотрічний період з 1805 до 2018 р. в Україні було зафіксовано 45 локальних популяцій *H. cucullata*, зокрема 28 з них — на

Рис. 2. Гербарний зразок *Hemipilia cucullata* з Криму, зібраний Ф.А. Маршалом фон Біберштейном (W). Фото люб'язно надіслав Андреас Бергер

Fig. 2. Herbarium specimen of *Hemipilia cucullata* from Crimea, collected by F.A. Marshall von Biberstein (W). Photo kindly sent by Andreas Berger

Таблиця 1. **Просторово-часовий розподіл локальних популяцій *Hemipilia cucullata* в Україні**
Table 1. **Spatial and temporal distribution of local populations of *Hemipilia cucullata* in Ukraine**

Фізико-географічний регіон	Кількість локальних популяцій, виявлених у часовому проміжку			Загалом
	до 1900 р.	1901–2000 рр.	2001–2024 рр.	
Українське Полісся	11	16	1	28
Розточчя і Лісостеп	13	3	–	16
Кримські гори	1	–	–	1
Загалом	25	19	1	45

Українському Поліссі, 16 — у Лісостепу, 1 — у горах Криму (табл. 1).

Якщо в XIX ст. кількість локальних популяцій *Hemipilia cucullata* на Поліссі та в Лісостепу була приблизно однаковою з невеликою перевагою для Лісостепу у співвідношенні 11 до 13, то вже у першій половині XX ст. спостерігаємо різкий дисбаланс у цьому співвідношенні — відповідно 16 для Полісся і лише 3 — для Лісостепу, отже в першій половині XX ст. *H. cucullata* фактично зник у Лісостепу, оскільки популяції виду зазвичай є вразливішими на межі його ареалу. Це засвідчують детальні відомості про спостереження *H. cucullata* на північних околицях Львова в урочищі Голоско. Протягом XIX ст. ботаніки багаторазово спостерігали та колекціонували *H. cucullata* в різних частинах урочища, тоді як для XX ст. немає жодної інформації про наявність цього виду у вказаному урочищі. Також у XX ст. вид вже не фіксували в раніше відомих локалітетах на Подільській височині, на Лівобережному Поліссі та в Криму. Востаннє в XX ст. *H. cucullata* була зафіксована в 1948 р. на Волинському Поліссі в околицях с. Маща Костопільського р-ну Рівненської обл. Оскільки в другій половині XX ст. і на початку XXI ст. не було виявлено нових і не підтверджено відомих локалітетів *H. cucullata* в Україні, вважали, що цей вид зник зі складу флори нашої країни (Melnik, 2007). Знахідка виду в околицях Кременця спростувала цей висновок і дала змогу зарахувати його до категорії зникаючих видів флори України.

Українська частина ареалу *H. cucullata* розташована у його південно-західній частині. Детальний аналіз конкретних локалітетів виду дозволяє уточнити межу ареалу в цій частині в минулому. N. Wiśniewski (Wiśniewski, 1976) вказує на складну конфігурацію ареалу виду в його західній частині у вигляді окремих "язиків", у межах кожного з яких відомі локації *H. cucullata* значно відрізняються між собою. Один із таких "язиків", на думку дослідника, займає територію України та південно-східну частину Польщі, інший — Білорусь, Литву, північно-східну частину Польщі та південний схід Латвії. Таке трактування структури ареалу *H. cucullata* в його західній частині вважаємо неправильним, оскільки не було враховано відомості про географічне поширення виду в Розточчі та на Українському Поліссі. Саме тут проходила межа ареалу *H. cucullata* від польського міста Любліна по лінії населених пунктів Львів — Луцьк до м. Брест у Білорусі, що свідчить про те, що в минулому не існувало розривів між південно-західною та північно-західною частинами ареалу *H. cucullata.* Однак такою була межа ареалу в XIX — на початку XX ст. У наш час не лише в Україні, а й в інших країнах більша частина локалітетів виду в західній частині його ареалу не збереглась, тому його межа значно змістилася на північний схід і проходить за межами України.

Аналіз гербарних матеріалів XIX — початку XX ст. дає змогу провести південну межу ареалу *H. cucullata* по лінії населених пунктів Лелехівка (Львівська обл.) — Львів — Бібрка — Золочів — Броди — Славута — Житомир — Коростишів — Київ, яка в Придніпров'ї опускається до с. Мошни на Черкащині. На Лівобережжі України вона проходила від Києва до Чернігова і далі до Конотопа і Глухова. Як і західна, південна межа поширення виду також змістилася, вийшовши за межі України і проходить на території Білорусі по лінії населених пунктів Браслав (Вітебська обл.) — Глибоке — Хотинь (Логойський р-н, Мінська обл.) — Могилів — Лемень (Чечерський р-н, Гомельська обл.) (Lebedko, 2017).

Для того, щоб з'ясувати причини катастрофічних змін чисельності *H. cucullata* в Україні, потрібно знати специфіку екотопів цього виду. Як свідчать нечисленні літературні дані (Szafer, 1914; Kleopov, 1935; Panek, 1939; Bordzilovskyi, 1950), місцезростання цього виду в Україні приурочені до соснових лісів. Ці відомості

доповнює інформація на етикетках до гербарних зразків, на яких зазначено, що, окрім соснових лісів, *H. cucullata* траплявся в мішаних лісах (Перелік локалітетів…). Очевидно, у мішаних лісах цей вид ценотично був пов'язаний з їхніми сосновими парцелами. Екотопи *H. cucullata* приурочені до кислих ґрунтів, утворених на піщаних дрібнозернистих відкладах. Гумусовий горизонт утворений із розкладеної соснової хвої (Motyka, 1947).

У роботі М. Штогрина зі співавторами (Shtohryn et al., 2023) стисло описані еколого-ценотичні умови нововиявленої популяції *H. cucullata* в урочищі Барабан поблизу Кременця. Характеристика екотопу в цьому описі є вкрай неповною. Так, у складі фітоценозу наведено лише вісім видів трав'яних рослин і жодного виду мохоподібних. Зважаючи на наукову та созологічну цінність цього локалітету як єдиного, що зберігся до наших днів в Україні, наводимо його детальну фітоценотичну характеристику. Урочище Барабан, до якого приурочене місцезростання *H. cucullata*, — це лісовий масив, площею 72,5 га, сформований на дерново-підзолистих ґрунтах. Популяція *H. cucullata* займає площу 250 м^2 в 19 кварталі Білокриницького лісництва. За даними обліків, які проводить НПП "Кременецькі гори" з 2019 р. чисельність у різні роки становила від 81 до 360 особин різних вікових станів (Shtohryn et al., 2023). У минулому ця територія була вкрита дубовим лісом, який повністю зрубали в післявоєнні роки. У середині 1950-х рр. тут закладено культури сосни звичайної (Shtohryn et al., 2023). На сьогодні це насадження 70-річного соснового лісу зі значним флористичним різноманіттям.

До складу деревного ярусу, крім *Pinus sylvestris* L., входять *Acer platanoides* L., *A. pseudoplatanus* L., *Betula pubescens* Ehrh., *Carpinus betulus* L., *Populus tremula* L., *Prunus avium* (L.) L., *Sorbus aucuparia* L., *Juglans regia* L. Зімкненість крон становить 0,7. У підрості зрідка трапляються *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* L., а також *Juglans regia*. У чагарниковому ярусі зафіксовано *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wol.) Klásk., *Cornus sanguinea* L., *Crataegus rhipidophylla* Gand., *Frangula alnus* Mill., *Juniperus communis* L., *Prunus fruticosa* Pall., *Salix caprea* L., *Rosa canina* L., *Rhamnus cathartica* L., *Rubus caesius* L., *Viburnum opulus* L. Флористично багатий трав'яно-чагарничковий покрив мозаїчний без помітного домінування жодного з видів, з проєктивним покриттям 70%. До його складу входять *Achillea millefolium* L., *Agrimonia eupatoria* L., *Ajuga genevensis* L., *Anemone sylvestris* L., *Anthericum ramosum* L., *Anthyllis vulneraria* subsp. *polyphylla* (DC.) Nyman, *Argentina anserina* (L.) Rydb., *Asarum europaeum* L., *Asperula tinctoria* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *A. onobrychis* L., *Betonica officinalis* L., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv., *Bupleurum falcatum* L., *Campanula glomerata* L., *C. sibirica* L., *Carex leporina* L., *Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem., *Centaurea stoebe* L., *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C. Barton, *Clinopodium vulgare L.*, *Dactylis glomerata* L., *Daucus carota* L., *Erigeron acris* L., *Erigeron annuus (*L.) Pers., *Euphorbia cyparissias* L., *Fragaria vesca* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Genista tinctoria* L., *Gypsophila fastigiata* L., *Hemipilia cucullata* (див. рис. 2), *Hieracium lachenalii* subsp. *irriguum* (Fr.) Zahn, *Hypericum perforatum* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Lotus corniculatus* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Medicago lupulina* L., *Melampyrum pratense* L., *Melilotus officinalis* (L.) Lam., *Melittis melissophyllum* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Monotropa hypopitys* L., *Mycelis muralis* (L.) Dumort., *Ononis arvensis* L., *Origanum vulgare* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Paris quadrifolia* L., *Pastinaca sativa* L., *Picris hieracioides* L., *Pilosella officinarum* Vaill., *Pimpinella saxifraga* L., *Potentilla* × *collina* Wibel, *Prunella vulgaris* L., *Ranunculus acris* L., *R. polyanthemos* L., *Salvia verticillata* L., *Securigera varia* (L.) Lassen, *Scabiosa ochroleuca* L., *Silene vulgaris* (Moench) Garcke, *Solidago canadensis* L., *Thalictrum aquilegiifolium* L., *Teucrium chamaedrys* L., *Thymus serpyllum* L., *Torilis japonica* (Houtt.) DC., *Trifolium pratense* L., *Valeriana officinalis L.*, *Verbena officinalis* L., *Veronica spicata* L., *Vicia cracca* L.

Моховий покрив є добре розвиненим (проєктивне покриття 75%) і різноманітним. До його складу входять *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Dicranum polysetum* Sw., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Hylocomiadelphus triquetrus* (Hedw.) Ochyra & Stebel, *Mesochaete undulata* Lindb., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Hylocomiadelphus triquetrus* (Hedw.) Ochyra & Stebel, *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske.

Окрім *Hemipilia cucullata*, у зазначеному локалітеті зафіксовані й інші види родини *Orchidaceae* — *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) Rich.,

Рис. 3. *Hemipilia cucullata* в урочищі Барабан (фото О. Баранського, 2023)

Fig. 3. *Hemipilia cucullata* in the Baraban tract (photo by A. Baransky, 2023)

Epipactis atrorubens (Hoffm.) Besser, *E. helleborine* (L.) Crantz, *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *P. chlorantha* (Custer) Rchb. Серед рідкісних в межах Тернопільської обл. видів рослин тут поширені *Bupleurum falcatum* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Pyrola minor* L., *Juniperus communis* L., *Prunus fruticosa* Pall.

Досить щільний моховий покрив сприяє достатньому і постійному незалежно від погодних умов зволоженню підстилки із розкладеної хвої сосни. У такому середовищі трапляється мікоризний гриб *Ceratorhiza goodyerae-repentis* (Costantin & L.M. Dufour) R.T. Moore — гриб-симбіонт *H. cucullata*, без якого є неможливим ріст і розвиток цієї орхідеї (Hadley, 1983). Антропогенний вплив на локалітет *H. cucullata* призводить до руйнування мохового покриву разом із підстилкою, що порушує водний баланс екотопу та ризосфери і призводить до елімінації популяцій. Як вже зазначалося, лісостепові локалітети *H. cucullata* зникли раніше, ніж поліські. Це, очевидно, пов'язано з тим, що лісові екосистеми лісостепової зони України в XIX — на початку XX ст. експлуатувались більш інтенсивно, оскільки тут в цей період вирубувались ліси заради розширення площ під сільськогосподарські угіддя (Melnyk, 2022), що не могло не вплинути на стан популяцій виду в цій природній зоні. Поліські ґрунти є менш продуктивними порівняно з лісостеповими, тому лісові угіддя тут меншою мірою заміщувались на сільськогосподарські. На Поліссі вирубки залишали під природне поновлення або на них закладали лісові культури. Вони інтенсивно заростали чагарниками, що кардинально змінювало світловий режим екотопів. *Hemipilia cucullata* є надзвичайно чутливою до руйнування підстилки та мохового покриву під час трелювання деревини та закладки лісових культур. Це порушує режим зволоження екотопу та руйнує мікоризу, що призводить до елімінації популяцій.

Шкоди популяціям *H. cucullata* в Україні, можливо, завдало і непомірне колекціонування. Так, у гербаріях України та світу, зберігається понад 455 екземплярів загербаризованих рослин *H. cucullata*, які колектори викопали разом з коренебульбами в популяціях виду на території України, серед них 340 екземплярів з території Полісся і 114 з території Розточчя та Лісостепу (табл. 2).

Зокрема, 127 екземплярів *H. cucullata* було загербаризовано з околиць Києва, включаючи 74 з Пущі-Водиці і 32 з Біличів; 104 екземпляри — з околиць м. Броди, 49 — з околиць Львова, 46 екземплярів — з с. Трипілля, 32 — з околиць Боярки, 23 — з околиць Ірші, 16 — з околиць Житомира і т. д. Враховуючи, що в деяких локалітетах (наприклад, в урочищі Голоско поблизу Львова) цей вид був рідкісним уже на період гербаризації, надмірне колекціонування не могло не вплинути на стан його популяцій.

Hemipilia cucullata — вид, який є вимогливим до зволоження у літній вегетаційний період. Згідно з відомостями на гербарних етикетках О. Лоначевського (1911, KW043481, KW043482), він особливо рясно траплявся у Пущі-Водиці в роки "сирого" літа. Очевидно, понад 100 років тому на Київському Поліссі засушливі періоди вегетаційних сезонів не були такими тривалими, як у наш час, що дозволяло рослинам *H. cucullata* виживати та інтенсивно вегетувати в сприятливі для росту і розвитку вологі сезони літа. Нині ж, з огляду на глобальне потепління клімату і ксерофітизацію, впродовж десятків років у літні періоди ми спостерігаємо суху й спекотну погоду, що також могло негативно вплинути на стан популяцій *H. cucullata* та інших бореальних видів поблизу південних меж їхніх ареалів.

Регресивні зміни ареалу *H. cucullata* відбуваються і в інших його частинах. У Польщі було зафіксовано близько 20 локалітетів виду, більша частина з яких не була підтверджена після 1980 р. До сьогодні вид зберігся лише в Августовській Пущі, можливо, також і в Біловезькій. У 1980-х рр. в Августовській Пущі було виявлено 30 особин цього виду. За матеріалами J. Sarosiek et al. (1990) тут було зафіксовано три локальні популяції *H. cucullata*: (1) 1200 особин, в тому числі 128 квітуючих, щільність популяції — 11–16 особин на 1 м^2; (2) 800 особин, зокрема 86 квітуючих, щільність популяції — 3–5 особин на 1 м^2; (3) 710 особин, зокрема 69 квітуючих, щільність популяції — 6–9 особин на 1 м^2. Згідно з даними M. Wódkiewicz (2004), на початку XXI ст. в Августовській Пущі була досліджена популяція *H. cucullata*, яка займала площу 1 га. Рослини розміщувались у куртинах по 10–200 особин у кожній. Відзначено флуктуації чисельності виду в цій популяції. У різні роки чисельність коливалася від 280 до 780 особин. Пізніше в цій місцевості фіксували від кількох одиниць до кількох десятків особин (Harmuszkiewicz, 2011; Krusselnickij, 2014).

У Литві *H. cucullata* був зафіксований в східній та південній частинах країни. Більшість локалітетів було виявлено в 1930–1970 рр. В останній декаді XX ст. було виявлено або підтверджено тільки шість локалітетів. Чисельність популяцій критично зменшується. Вид зникає через вирубування лісів, закладення лісових культур, формування густого підліску та рекреацію (Gudžinskas, 2001a, 2001b). *Hemipilia cucullata* — зникаючий вид в Латвії, який був зафіксований лише в чотирьох локалітетах у східній частині Західної Латвії та на півдні Східної Латвії (Cepurite, 2003).

Таблиця 2. **Кількість особин *Hemipilia cucullata*, зібраних в Україні для гербарних колекцій**

Table 2. **Number of individuals of *Hemipilia cucullata* collected in Ukraine as herbarium specimens**

Фізико-географічні регіони		Кількість особин	Загалом
Українське Полісся	ВП *	7	340
	ЖП	38	
	МП	116	
	КП	128	
	ЧП	35	
	НСП	16	
Розточчя і Лісостеп	РО	48	114
	ВВ	1	
	ПДВ	5	
	ПРВ	53	
	ЛЛ	7	
Крим		1	1
Всього			455

* ВП — Волинське Полісся, ЖП — Житомирське Полісся, МП — Мале Полісся, КП — Київське Полісся, ЧП — Чернігівське Полісся, НСП — Новгород-Сіверське Полісся, РО — Розточчя, ВВ — Волинська височина, ПДВ — Подільська височина, ПРВ — Придніпровська височина, ЛЛ — Лівобережний Лісостеп

Hemipilia cucullata також зникає в Білорусі, більша частина його локальних популяцій була зареєстрована до 1970 р. У Мінській обл. у 1924–2002 рр. було виявлено шість локалітетів. У 1973 р. було знайдено лише дві особини в околиці с. Красна Швабівка Логайського р-ну. У 1990 р. популяція з кількох десятків особин була виявлена в лісі між селами Круптяки та Мордвиловичі в Любанському р-ні (Bibikov, 1992). У сосновому лісі на березі р. Вілії в околицях с. Засковичі Молодечнівського р-ну Мінської обл., на ділянці площею 50–70 м × 200 м, було зафіксовано 698 генеративних особин *H. cucullata* (40% чисельності популяції) (Chumakov, 2010). Невелика популяція *H. cucullata* була виявлена в околицях с. Волинці Карменського р-ну Гомельської обл., приурочена до соснового лісу в долині р. Сож, і займала ділянку площею 20 × 25 м. До її складу входила 71 генеративна особина виду (Dubovik et al., 2018).

У європейській частині Росії найвищими показниками відзначаються популяції *H. cucullata* в Московській обл., чисельність яких становить 1200–2000 особин. Середня щільність цих популяцій становила 10–12 особин на 1 м^2 (Vakhrameeva, Zhirnova, 2003). Чотири невеликі популяції *H. cucullata*, виявлені на початку XX ст. в Мордовії, налічували у своєму складі від 20 до 171 особин. Щільність цих популяцій варіювала від 1 до 73 особин на 1 м^2 (Khapugin et al., 2016). Локальна популяція виду, нещодавно виявлена в Брянській обл., налічує близько 1000 особин (Silchenko, Silchenko, 2023). Локальні популяції *H. cucullata* в Калінінградській обл., де було знайдено окремий екслав ареалу (Wiśniewski, 1976), до сьогодні не збереглись (Ingelög et al., 1993).

Вид є рідкісним і в азійській частині Росії. У 1980-х роках ми спостерігали чисельну (близько 2000 особин) популяцію *H. cucullata* в сосновому бору на березі Обського водосховища в зеленій зоні м. Новосибірськ. Середня щільність популяції складала 12 особин на 1 м^2. В останні роки масово під виглядом санітарних рубок винищуються вікові сосни, а вирубки засаджуються кедровою сосною, що може призвести до деградації та повної елімінації унікальної популяції *H. cucullata*.

У Тюменській обл. виявлена локальна популяція *H. cucullata* чисельністю 260 особин, щільність — 9 особин на 1 м^2. У Кемеровській обл. знайдено популяцію чисельністю 500 особин, щільність — 7 особин на 1 м^2 (Kovrigina et al., 2015).

Лише шість локалітетів *H. cucullata* було виявлено в Північному Казахстані в соснових лісах Кончетавської височини в Акмолинській та Павлодарській областях (Kubentayev et al., 2023). У Китаї в горах Тибету виявлено 51 локальну популяцію *H. cucullata* на висотах 3348–4115 м. У Південній Кореї зафіксовано лише п'ять локальних популяцій (Kim, 2014).

Таким чином, *H. cucullata* — рідкісний вид у межах всього свого ареалу, в Європі він є зникаючим видом, а в Україні йому загрожує повне зникнення. З огляду на це, охорони потребує кожна локальна популяція виду. Єдина збережена до наших днів в Україні локальна популяція *H. cucullata* в урочищі Барабан поблизу м. Кременця перебуває в заповідній зоні НПП "Кременецькі Гори", тому охорону цього виду в нашій країні можна вважати задовільною. Єдиним фактором ризику для *H. cucullata* та інших видів орхідей, які тут трапляються, є інвазія агресивних адвентивних видів (*Solidago canadensis*, *Juglans regia* та ін.). Проте ефективний природний менеджмент з розчищенням території від заростей чужоземних рослин є запорукою збереження *H. cucullata* разом з іншими видами орхідей в цьому унікальному урочищі.

Висновки

Hemipilia cucullata — рідкісний вид флори Євразії, який в Європі є зникаючим, а в Україні йому загрожує повне зникнення. Українська частина ареалу була розміщена поблизу його південно-західної межі, яка в XIX — на початку XX ст. проходила по лінії населених пунктів с. Лелехівка (Львівська обл.) — Львів — Бібрка — Золочів — Броди — Кременець — Славута — Житомир — Київ — Трипілля — с. Мошни (Черкаська обл.) — Чернігів — Конотоп — Глухів з окремим екславом в горах Криму. Серед 45 локальних популяцій *H. cucullata*, зафіксованих в Україні, до сьогодні збереглася лише єдина популяція в урочищі Барабан поблизу м. Кременець.

Катастрофічна деградація популяцій *H. cucullata* в Україні та зміщення його ареалу за межі нашої країни пов'язана із винищенням соснових лісів, до яких приурочені екотопи виду. Особливістю екотопів *H. cucullata* є наявність щільного мохового покриву, завдяки чому формується підстилка із розкладеної соснової хвої, що створює умови для розвитку мікоризного гриба *Ceratorhiza goodyerae-repentis*. Підстилка ґрунту є достатньо зволоженою незалежно від погодних умов. При цьому поверхнева коренева система *H. cucullata* постійно забезпечена вологою та мікоризними зв'язками з грибом, що є необхідним для її розвитку. Надмірна експлуатація лісів призвела до розриву ценотичних зв'язків *H. cucullata* в його локалітетах та до майже повної елімінації його популяцій в Україні. Також критичними для виживання популяцій *H. cucullata* стали такі чинники, як глобальне потепління і ксерофітизація, інвазія під намет лісу агресивних адвентивних видів, надмірне колекціонування і збір орхідей. Усі ці фактори спричинили деградацію місць поширення *H. cucullata* та призвели до елімінації популяцій виду. Оскільки єдина відома в сучасній Україні популяція *H. cucullata* в урочищі

Барабан поблизу Кременця перебуває в охоронній зоні Національного природного парку "Кременецькі гори", її охорона є задовільною. Необхідними є постійний моніторинг і видалення інвазійних видів флори, які можуть загрожувати існуванню унікальної популяції *H. cucullata*.

Подяки

Висловлюємо вдячність директорові Національного природного парку "Кременецькі гори" к.с.н. Миколі Штогрину та завідувачу відділом фітосозології Кременецького ботанічного саду к.б.н. Ліані Онук за сприяння в проведенні польових досліджень. Щиро вдячні к.б.н. Віталію Гончаренку (Львівський національний університет ім. І.Я. Франка), к.б.н. Олександру Кузяріну (Державний природничий музей НАН України у Львові), Алісі Шуміловій (гербарій Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України), професору Марціну Нобісу (Marcin Nobis) (Інститут ботаніки Ягелонського університету в Кракові), доктору Агнєшці Нікель (Agnieszka Nikel) (Інститут ботаніки ім. В. Шафера ПАН в Кракові), доктору Андреасу Бергеру (Andreas Berger) (Віденський природничий музей), доктору Дітеру Райху (Dieter Reich) (Віденський університет), доктору Юраю Пауле (Juraj Paule) (Ботанічний сад Берлін-Далем в Німеччині), к.б.н. Артему Леостріну за допомогу в опрацюванні гербарних зразків та к.б.н. Віталію Вірченку (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України) за допомогу у визначенні мохоподібних.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

В.І. Мельник: https://orcid.org/0000-0001-8315-8468
А.Р. Баранський: https://orcid.org/0000-0002-9808-1990

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

Averyanov L.V. 2008. *Neottiante klobuchkovaya*. In: *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii*. Ed. Yu.P. Trutnev. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy, pp. 392–393. [Аверьянов Л.В. 2008. *Неоттианте клобучковая.* В кн.: *Красная книга Российской Федерации*. Ред. Ю.П. Трутнев. Москва: Товарищество научных изданий КМК, с. 392–393.]

Averyanov L.V., Truong B.V., Nguyen V.C., Maisak T.V., Dinch Q.D., Nuraliev M.S., Nguyen K.S., Chu V.T. 2020. New Orchids in the flora of Vietnam III (*Collabieae*, *Malaxideae*, *Nervilieae* and *Orchideae*). *Taiwania*, 65(4): 478–492. https://doi.org/10.6165/tai.2020.65.478

Besser V.G. [W.S.J.G.]. 1809. *Primitiae Florae Galiciae Austriacae utriusque. Enchiridion ad excursiones botanicas.* Pars 1. Viennae: Sumtibus Ant. Doll., 399 p. Available at: https://www.wbc.poznan.pl/dlibra/publication/560804/edition/494776

Bibikov Yu.A. 1992. O proizrastanii *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter v Minskoy oblasti. *Vestnik Belarusskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 2. Khimiya. Biologiya. Geografiya*, 1: 72–73. [Бибиков Ю.А. 1992. О произрастании *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter в Минской области. *Вестник Белорусского государственного университета. Серия 2. Химия. Биология. География*, 1: 72–73.]

Biltz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdoun B.V. 2011. *European Red List of Vascular Plants*. Luxembourg: Publishing Office of the European Union. 130 pp.

Bobryk I.V., Onuk L.L., Shtohun A.O. 2018. Zakhody shchodo zberezhennya vydiv rodyny *Orchidaceae* v urochyshchi Baraban Natsionalnoho pryrodnoho parku "Kremenetski Gory". *Naukovi zapysky Ternopilskoho natsionalnoho pedahohichnoho universytetu. Seriya Biolohiya*, 74(3–4): 17–20. [Бобрик І.В., Онук Л.Л., Штогун А.О. 2018. Заходи щодо збереження видів родини *Orchidaceae* в урочищі Барабан Національного природного парку "Кременецькі Гори". *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія Біологія*, 74(3–4): 17–20.]

Bordzilovskyi Ye.I. 1950. *Orchidaceae*. In: *Flora URSR*. Vol. 3. Kyiv: Vyd-vo AN URSR, pp. 312–401. [Бордзіловський Є.І. 1950. *Orchidaceae.* В кн.: *Флора УРСР.* Т. 3. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 312–401.]

Cepurite B. 2003. *Neottianthe cucullata* (L.) Schltr. In: *Latvijas sarkunā grāmuta*. Riga: LU Biologijas instituts, pp. 210–211.

Chumakov L.S. 2010. Ecological and morphological characteristics of the population *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (*Orchidaceae*) in Belarus. *Botanika (Issledovaniya)*, 38: 148–159. [Чумаков Л.С. 2010. Экологическая и морфологическая характеристика популяции *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (*Orchidaceae*) в Беларуси. *Ботаника (Исследования)*, 38: 148–159.]

Dubovik D.V., Savchuk S.S., Skuratovich A.N., Lebedko V.N., Saulov A.O. 2018. New data on distribution of some rare and protected species of vascular plants of the flora of Belarus. *Botanika (Issledovaniya)*, 47: 32–51. [Дубовик Д.В., Савчук С.С., Скуратович А.Н., Лебедько В.Н., Саулов А.О. 2018. Новые данные о распространении некоторых редких и охраняемых видов сосудистых растений флоры Беларуси. *Ботаника (Исследования)*, 47: 32–51.]

Dulamsuren C., Solongo B., Mühlenberg M. 2003. Comments on the Red Data Book of endangered plant species of Mongolia. *Mongolian Journal of Biological Sciences*, 3(2): 43–48.

GBIF: *Global Biodiversity Information Facility*. 2024–onward. Available at: https://www.gbif.org (Accessed 23 May 2024)

Gudžinskas Z. 2001a. Diversity, state and protection of *Orchidaceae* species in Lithuania. *Journal of European Orchids*, 33(1): 415–441.

Gudžinskas Z. 2021b. Miškinė plikaplaiskė *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechtr. In: *Lietuvos raudonoji knyga*. Vilnius: Lututė, p. 414.

Hadley G. 1983. Symbiotic germination of orchid seed. *Orchid Review*, 94: 44–47.

Harmuszkiewicz J. 2011. Występowanie roślin z rodziny storczykowatych *Orchidaceae* na terenie Nadleśnictwa Augustów. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, 67(6): 511–518.

Herbich F. 1864. Ein Blick auf die pflanzengeographischen Verhältnisse Galiziens. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 14: 125–136.

Hultén E., Fries M. 1986. *Atlas of North European Vascular Plants: North of the Tropic of Cancer*. Vol. 1. Königstein: Koeltz Scientific Books, 498 pp.

Ingelög T., Andersson R., Tjernberg M. 1993. *Red Data Book of the Baltic Region. Part 1: Lists of threatened vascular plants and vertebrates*. Uppsala: Swedish Threatened Swedish Unit, 95 pp.

Khapugin A.A., Chugunov G.G., Sitaeva T.B., Kunaeva E. 2016. *Neottianthe cucullata* (L.) Schlt. (*Orchidaceae* Juss.), an endangered orchid in Central Russia. *Wulfenia*, 23: 189–202.

Kim S.B., Suh M.H., Lee B.Yo., Kim S.T., Park S.H., Oh H.K., Kim H.Yo., Lee J.H., Lee S.Ye. 2014. *Korean Red List of Treatened Spesies*. 2th ed. Incheon: National Institute of Biological Resources, 242 pp.

Kleopow Yu.D. 1935. *Orchidaceae*. In: *Flora of the Ukrainian SRR. Handbook of Flowering and Higher Spore-bearing Plants of the Ukr. SRR. Part 1. Higher Spore-bearing Plants, Gymnosperms and Monocotyledonous Angiosperms*. Ed. M. Liaskivskyi. Kyiv: State Publishing House of Collective and State Farm Literature of the Ukrainian SRR, pp. 327–344. [Клеопов Ю.Д. 1935. *Orchidaceae*. В кн.: *Флора УСРР. Визначник квіткових та вищих спорових рослин УСРР. Частина 1. Вищі спорові, голонасінні та вкритонасінні односім'ядольні*. Ред. М. Лясківський. Київ: Державне видавництво колгоспної та радгоспної літератури УСРР, с. 327–344.]

Kovrigina D.I., Romanova I.G. Filippova A.V., Tarasova I.V. 2015. Vozrastnaya struktura i sostoyanie tsenopopulyatsii *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter. *Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 67(2): 16–18. [Ковригина Д.И., Романова И.Г. Филиппова А.В., Тарасова И.В. 2015. Возрастная структура и состояние ценопопуляции *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter. *Вестник Кемеровского государственного университета. Биология*, 67(2): 16–18.]

Kremenets Mountains National Park. 2024–onward. In: *iNaturalist*. Available at: https://www.inaturalist.org/projects/kremenets-mountains-national-park (Accessed 23 May 2024)

Krusselnickij J. 2014. *Neottianthe cucullata*. In: *Polska Czerwona Księga Roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe*. Kraków: Instytut Ochrony Przyrody PAN, pp. 758–759.

Kubentayev S.A., Efimov P.G., Alibekov D.T., Kupriyanov A.N., Izbastina K.S., Khalymbetova A.E., Perezhogin Y.V. 2023. Review of *Orchidaceae* of the northern part of Kazakhstan. *PhytoKeys*, 229: 185–213. https://doi.org/10.3897/phytokeys.229.105457

Lang K.-Y., Xi Y.-Z., Hu Y.-S. 1997. The genus *Neottianthe* Schltr. (*Orchidaceae*) in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 35(6): 533–549.

Lebedko V.N. 2017. *Orchidaceae*. In: *Flora Belarusi*. Vol. 3. Minsk: Belarusskaya navuka, pp. 232–310. [Лебедько В.Н. 2017. *Orchidaceae*. В кн.: *Флора Беларуси*. Т. 3. Минск: Беларусская навука, с. 232–310.]

Macko S. 1934. O niektórych rzadczych gatunkach roślinnych na Wołyniu. *Kalendarz ziem wschódnich*, 1: 234–238.

Macko S. 1937. Roślinność projektowanych rezerwatów na Wołyniu. *Ochrona Pryrody*, 18: 111–185.

Motyka J. 1947. *Rozmieszenie i ekologia roślin naczyniowych na pólnocnej krawędzi zachodniego Podola*. Lublin: Nakładem Universytetu Marii Curie-Skłodowskiej, 400 pp.

Melnik V.I. 2007. Populyatsii orkhidnykh v ravninnoy chasti Ukrainy. *Vesnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta*, 8(36): 27–31. [Мельник В.И. 2007. Популяции орхидных в равнинной части Украины. *Весник Тверского государственного университета*, 8(36): 27–31.]

Melnyk V.I. 2022. Vzayemodiya mizh lyudynoyu ta lisovymy ekosystemamy Velykoi Volyni v 19 — na pochatku 20 stolittya. *Gumanitarnyi ekologichnyi zhurnal*, 22(4): 22–32. [Мельник В.І. 2022. Взаємодія між людиною та лісовими екосистемами Великої Волині в XVI — на початку XX століття. *Гуманітарний екологічний журнал*, 22(4): 22–32.]

Panek J. 1939. Roślinnność stepowa i naskalna lessowego Wołynia. *Rocznik Wolyński*, 8: 57–79.

POWO: *Plants of the World Online*. 2024–onward. Available at: https://powo.science.kew.org (Accessed 23 May 2024)

Protopopova V.V., Mosyakin S.L. 2009. *Neottianthe cucullata*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 197. [Протопопова В.В., Мосякін С.Л. 2009. *Neottianthe cucullata*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 197.]

Rabotnov T.A. 1984. *Fitotsenologiya*. 2nd ed. Moscow: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 296 pp. [Работнов Т.А. 1984. *Фитоценология*. 2-е изд. Москва: Изд-во Московского университета, 296 с.]

Ryla M. 2007. *Neottianthe cucullat*a (L.) Schltr. In: *Lietuvas raudonoji kniga*. Vilniaus: Lutute, p. 557.
Sarosiek J.K., Kolon G., Giza G., Wójcik G. 1990. Ecological characteristic of populations of *Neottianthe cucullat*a (L.) Schlechter in Augustow Forest. *Acta Universitatis Wratislaviensis*, 1055: 95–102.
Silchenko I.I., Silchenko I.V. 2023. O novoy nakhodke redkogo vida *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (*Orchidaceae*) v Bryanskoy oblasti. *Raznoobrazie rastitelnogo mira*, 1(16): 68–72. [Сильченко И.И., Сильченко И.В. 2023. О новой находке редкого вида *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (*Orchidaceae*) в Брянской области. *Разнообразие растительного мира*, 1(16): 68–72.]
Shelest S.L. 1956. Pro deyaki ridkisni roslyny Lvivskoi oblasti. *Ukrainian Botanical Journal*, 13(4): 45–46. [Шелест С.Л. 1956. Про деякі рідкісні рослини Львівської області. *Український ботанічний журнал*, 13(4): 45–46.]
Shtohryn M., Shtohun A., Lyashchuk I. 2023. Stan tsenopopulyatsii *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (*Orchidaceae*) na terytorii natsionalnoho pryrodnoho parku "Kremenetski hory". *Naukovyi visnyk Vinnytskoi akademii bezperervnoi osvity*, 4: 33–37. [Штогрин М., Штогун А., Лящук І. 2023. Стан ценопопуляції *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (*Orchidaceae*) на території національного природного парку "Кременецькі гори". *Науковий вісник Вінницької академії безперервної освіти*, 4: 33–37.]
Sovinskiy V.K. 1878. Spisok yavnobrachnykh rasteniy, sobrannykh v okrestnostyakh m. Korostysheva, Radomyslskogo uezda, Kievskoy gubernii. *Notes of the Kiev Society of Naturalists*, 5: 276–369. [Совинский В.К. 1878. Список явнобрачных растений, собранных в окрестностях м. Коростышева, Радомысльского уезда, Киевской губернии. *Записки Киевского общества естествоиспытателей*, 5: 276–369.]
Szafer W. 1914. Osobliwości i zabytki flory okolic Lwowa. *Rozprawy i Wiadomości z Muzeum im. Dzieduszyckich*, 1: 10–17.
Thiers B. 2024–onward. *Index Herbariorum*. A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: http://sweetgum.nybg.org/science/ih (Accessed 15 December 2024)
Tomaschek A. 1862. Dritter Beitrag zur Flora der Umgebung Lembergs. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 12: 63–86.
Trusz S. 1883. Przyczynek do flory Galicyi względnie miasta Złoczowa i okolic tegoż. *Kosmos*, 8: 18–21.
Vakhrameeva M.G., Zhirnova T.V. 2003. *Neottianthe cucullata.* In: *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti*. Issue 15. Moscow: Izdatelstvo MGU, pp. 50–61. [Вахрамеева М.Г., Жирнова Т.В. 2003. *Neottianthe cucullata*. В кн.: *Биологическая флора Московской области*. Вып. 15. Москва: Издательство МГУ, с. 50–61.]
Vandas K. 1886. Ein Beitrag zur Kenntnis der Flora Wolhynien. *Österreichische botanische Zeitschrift*, 36: 192–195.
Vasilev-Yakovlev S. 1915. Ocherk fiziko-geograficheskikh usloviy Kievskogo gorodskogo lesnichestva. *Lesnoy zhurnal*, 8-9: 1161–2221. [Васильев-Яковлев С. 1915. Очерк физико-географических условий Киевского городского лесничества. *Лесной журнал*, 8-9: 1161–2221.]
Wiśniewski N. 1976. Zum Verhalten von *Neottianthe cucullata* (L.) Schltr. an der Westgrenze ihrer Verbreitung in Europa. *Feddes Repertorium*, 87(9–10): 587–609. https://doi.org/10.1002/fedr.19760870903
Wódkiewicz M. 2004. Population dynamics of the Polish Red Book orchid *Neothianthe cucullata* (*Orchidaceae*) in NE Poland. *Scripta Botanica Belgica*, 29: 151–155.
Xiaohua J., Jianwu L., Deping Y. 2023. *Atlas of Chinese Native Orchids*. Singapore: Springer Nature, 776 pp.

The range dynamics of *Hemipilia cucullata* (*Orchidaceae*) within Ukraine

V.I. MELNYK, A.R. BARANSKY
M.M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine,
1 Sadovo-Botanichna Str., Kyiv 03142, Ukraine

Abstract. *Hemipilia cucullata*: *Orchidaceae* is a rare species in the flora of Ukraine. A detailed study of its geographical distribution was carried out to establish the peculiarities of the species range dynamics in the country. Over the two hundred-year period of botanical research since 1805 till 2018, in total 45 local populations of *H. cucullata* have been recorded in Ukraine, including 28 in the Ukrainian Polissya, 16 in the Forest-Steppe, and one in the Crimean Mountains. In the 19th and early 20th centuries, the species range covered the northern part of Ukraine, with a separate exclave located in Crimea. The habitats of *H. cucullata* are pine forests with a moss layer. Intensive deforestation in the species habitats resulted in the destruction of the moss and litter cover, disruption of water balance, decreased growth of the mycorrhizal fungus *Ceratorhiza goodyerae-repentis*, and elimination of the populations of *H. cucullata* in Ukraine. The only locality of *H. cucullata* is currently known in the Kremenets Mountains National Nature Park, which is separated from the main part of the species range by a significant disjunction. Growth of the population of *H. cucullata* within the protected area is a prerequisite for its preservation. Due to large-scale invasions of alien plants into habitats of *H. cucullata*, it is proposed to carry out environmental management, monitoring of the species population, and control of alien plants.

Keywords: conservation, *Hemipilia cucullata*, population changes, *Red Data Book of Ukraine*

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

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.046
SHORT COMMUNICATION

New nomenclatural combinations in *Cleome* sensu stricto (*Cleomaceae*) from Eastern Europe and the Caucasus

Mykyta M. PEREGRYM [1,2], **Ihor G. OLSHANSKYI** [3*]
[1] University of Oulu, P.O. Box 3000, Oulu 90014, Finland
[2] Taras Shevchenko National University of Luhansk, 90 Gogol' Str., Myrhorod 37600, Poltava Region, Ukraine
[3] M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine
* Author for correspondence: *olshansky1982@ukr.net*

Abstract. The genus *Cleome* sensu stricto comprises ca. 22 species naturally distributed across several regions of western Eurasia and Africa, but taxonomic uncertainty persists, particularly in Eastern Europe and the Caucasus. This study addresses conflicting taxonomic viewpoints regarding several *Cleome* taxa, namely *C. canescens*, *C. donetzica*, *C. circassica*, and *C. daghestanica*, which some authors consider distinct species, while others synonymize them under *C. iberica* or *C. ornithopodioides*. Based on morphological distinctions and geographic isolation, the recognition of these taxa as subspecies within *C. iberica* is proposed. The necessary nomenclatural combinations are provided. This study contributes to standardizing the taxonomy of *Cleome* s. str., offering nomenclatural options for future floristic research and plant conservation efforts.

Keywords: *Cleome*, endemics, plant naming, subspecies

Introduction

A recent study indicates that the genus *Cleome* L. sensu stricto comprises ca. 22 species distributed across regions from the western Mediterranean to Central Asia, India, the Arabian Peninsula, and northern and eastern Africa (Roalson, 2021). However, different opinions still exist regarding the number of species and general circumscription of *Cleome* (*sensu lato* or *sensu stricto*). For example, the *Plants of the World Online* database (POWO, 2025–onward) accepts *Cleome* in a wide sense (including *Andinocleome* Iltis & Cochrane, *Areocleome* R.L. Barrett & Roalson, *Arivela* Raf., *Cochranella* E.M. McGinty & Roalson, *Corynandra* Schrad. ex Spreng., *Physostemon* Mart., *Podandrogyne* Ducke, *Pterocleome* Iltis ex E.M. McGinty & Roalson, etc.) and lists in this genus ca. 200 species. Here we accept the genus *Cleome* as circumscribed by Roalson (2021).

Current and previous revisions of *Cleome* s. str., whether at the genus level or lower taxonomic

ARTICLE HISTORY. Submitted 17 December 2024. Revised 22 January 2024. Published 27 February 2025
CITATION. Peregrym M.M., Olshanskyi I.G. 2025. New nomenclatural combinations in *Cleome* sensu stricto (*Cleomaceae*) from Eastern Europe and the Caucasus. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(1): 46–49. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.046
© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

ranks (e.g., Tzvelev, 1963, 1979, 2012; Carlström, 1984; Iljinska, 2014), rely predominantly on morphological approaches. This has led to persistent debate over the precise number of species within the genus. Eastern Europe and the adjacent region of the Caucasus exemplify this uncertainty, as many taxa of *Cleome* s. str. were originally described from this region. To date, no unified consensus exists regarding the circumscriptions and reliable diagnostic characters of these taxa. If there have been practically no discussions regarding the acceptance of *C. stevensiana* Schultes, the situation is the opposite with other taxa of *Cleome* series *Ornithopodioides* Tzvelev. For instance, Carlström (1984) and Roalson (2021) synonymized several *Cleome* names under *C. iberica* DC., including *C. canescens* Steven ex DC., *C. ornithopodioides* subsp. *canescens* (Steven ex DC.) Tzvelev, *C. ornithopodioides* var. *sessilis* Boiss., *C. circassica* Tzvelev, *C. ornithopodioides* f. *daghestanica* Rupr., *C. daghestanica* (Rupr.) Tzvelev, *C. donetzica* Tzvelev, and *C. ornithopodioides* subsp. *donetzica* (Tzvelev) Tzvelev. This taxonomic view is currently supported by databases such as the *Plants of the World Online* (https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:147109-1, here and below accessed 15 December 2024) and the *Euro+Med Plantbase* (https://europlusmed.org/cdm_dataportal/taxon/26f1f7cd-e27d-4832-ba8d-75fb2326f0ff).

In contrast, other taxonomists argue that *C. canescens*, *C. donetzica*, *C. circassica*, and *C. daghestanica* should be recognized as distinct endemic species (Tzvelev, 2012; Iljinska, 2014; Dzotsenidze, 2024). This ongoing disagreement underscores the need for detailed molecular studies, which could potentially resolve these taxonomic uncertainties. Unfortunately, the ongoing Russian-Ukrainian war and broader political instability in the region hinder prospects for such studies in the near future.

Our study does not aim to provide a comprehensive revision of the genus *Cleome* s. str. in the region concerned. Instead, we focus on standardizing the nomenclature of taxa found within the region. This effort holds particular importance for plant conservation, because *C. ornithopodioides* subsp. *canescens* and *C. ornithopodioides* subsp. *donetzica* are recognized as rare taxa (Dubovik, Tkachenko, 1967; Peregrym, 2006; Didukh, Burda, 2007; Onyshchenko et al., 2022), and they both, as *C. ornithopodioides* L. s.l., are currently listed in the *Red Data Book of Ukraine* (Ostapko et al., 2009).

Nomenclature

In this study, we mainly adopt the viewpoints of Carlström (1984) and Roalson (2021), treating *C. canescens*, *C. donetzica*, *C. circassica*, and *C. daghestanica* within the widely circumscribed taxon *C. iberica*, because of their strong arguments including the differences in seed morphology among *Cleome* series *Ornithopodioides*. However, considering the morphological distinctions previously highlighted (Tzvelev, 1963) and the geographic isolation of these taxa, occurring, respectively, in the Donetsk Upland (*C. donetzica*), the Crimean Mountains (*C. canescens*), and the westernmost (*C. circassica*) and eastern (*C. daghestanica*) parts of the Caucasus, we propose recognizing them at the subspecies level within *C. iberica*. Accordingly, we provide the necessary nomenclatural combinations below:

***Cleome iberica* subsp. *canescens* (Steven ex DC.) Peregrym & Olshanskyi, comb. nov.**

Basionym: *Cleome canescens* Steven ex DC., Prodr. 1: 241 (1824).

Type: UKRAINE, Autonomous Republic of Crimea: In Tauria merid., 1820, *Steven* (lectotype, designated here (or perhaps holotype): G00207233; isolectotypes: H, LE) (Tzvelev, 1963; Roalson, 2021).

In formally designating the lectotype, we follow the advice of McNeill (2014: 1113).

Homotypic synonym: *Cleome ornithopodioides* subsp. *canescens* (Steven ex DC.) Tzvelev, Fl. Evropeĭskoĭ Chasti SSSR 4: 30 (1979).

***Cleome iberica* subsp. *donetzica* (Tzvelev) Peregrym & Olshanskyi, comb. nov.**

Basionym: *Cleome donetzica* Tzvelev, Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 22: 131 (1963).

Type: RUSSIAN FEDERATION [Rostov Region, near Krasnodonetskaya settlement, formerly Ekaterininskaya]: In declivitate saxosa ad vallem fl. Donetz. bor. prope pag. Ekaterininskaja, 21.VI 1887, *D. Litwinow* (holotype: LE) (Tzvelev, 1963).

Homotypic synonym: *Cleome ornithopodioides* subsp. *donetzica* (Tzvelev) Tzvelev, Fl. Evropeĭskoĭ Chasti SSSR 4: 30 (1979).

***Cleome iberica* subsp. *circassica* (Tzvelev) Olshanskyi & Peregrym, comb. et stat. nov.**

Basionym: *Cleome circassica* Tzvelev, Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 22: 132 (1963).

Type: RUSSIAN FEDERATION [Krasnodar Krai, near Novorossiysk]: In viciniis urb. Novorossijsk,

07.VII 1892, *V. Lipsky* (holotype: LE; isotype: LE) (Tzvelev, 1963).

***Cleome iberica* subsp. *daghestanica* (Rupr.) Olshanskyi & Peregrym, comb. et stat. nov.**

Basionym: *Cleome ornithopodioides* f. *daghestanica* Rupr., Mém. Acad. Imp. Sci. Saint Pétersbourg, Sér. 7, 15(2): 137 (1869). [https://www.biodiversitylibrary.org/item/176551#page/407/mode/1up]

Type: RUSSIAN FEDERATION, Republic of Dagestan: Caucasus orientalis, supra pag. Tindi, 07.VII 1861, *F. Ruprecht* (lectotype or perhaps holotype: LE [not seen]).

Homotypic synonym: *Cleome daghestanica* (Rupr.) Tzvelev, Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 22: 128 (1963).

Conclusion

Thus, the genus *Cleome* s. str. within the flora of Eastern Europe and the Caucasus is represented by five subspecies of *C. iberica* (*C. iberica* subsp. *iberica*, *C. iberica* subsp. *canescens*, *C. iberica* subsp. *donetzica*, *C. iberica* subsp. *circassica*, *C. iberica* subsp. *daghestanica*) and *C. stevensiana* Schultes.

Acknowledgments

The authors are grateful to Prof. Dr. Eric H. Roalson (School of Biological Sciences, Washington State University, USA) for providing the full text of his recently published article, as well as anonymous reviewers for their comments and editing. We are grateful to Sergei L. Mosyakin (M.G. Kholodny Institute of Botany, Kyiv, Ukraine) for his valuable comments and editing. Also, the first author thanks to the facilitators, especially Dr. Thomas Pape (Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark) and Dr. Torbjörn Tyler (Biological Museum, Lund University, Lund, Sweden), of a training course "Nomenclature Codes in Biology" (November 20–22, 2024, Gothenburg, Sweden) organized by the Research School in Biosystematics (Norway) and the Swedish Taxonomy Initiative (Sweden) for obtained knowledge and skills which promoted the appearance of this research idea.

ETHICS DECLARATION

The author declares no conflict of interest.

ORCID

M.M. Peregrym: https://orcid.org/0000-0001-5989-4406
I.G. Olshanskyi: https://orcid.org/0000-0002-8615-7054

REFERENCES

Carlström A. 1984. A revision of *Cleome* series *Ornithopodioides* Tzvelev (*Capparaceae*). *Willdenowia*, 14: 119–130.

Didukh Ya.P., Burda R.I. 2007. *Cleome ornithopodioides*. In: *Ecoflora of Ukraine*. Vol. 5. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Phytosociocentre, pp. 542–543. [Дідух Я.П., Бурда Р.І. 2007. *Cleome ornithopodioides*. В кн.: *Екофлора України*. Т. 5. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, с. 542–543.]

Dubovik O.N. [Dubovyk O.M.], Tkachenko V.S. 1967. Some new and rare plants of Southeastern Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 24(3): 50–54. [Дубовик О.М., Ткаченко В.С. 1967. Деякі нові та рідкісні рослини південно-східної України. *Український ботанічний журнал*, 24(3): 50–54.]

Dzotsenidze N. 2024. Endemics of the flora of Khvamli and Nakerala Ridges. *Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences*, 18(1): 105–109.

Iljinska A.P. 2014. The family *Cleomaceae* in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(1): 29–35. [Ільїнська А.П. 2014. Родина *Cleomaceae* у флорі України. *Український ботанічний журнал*, 71(1): 29–35.] https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.01.029

McNeill J. 2014. Holotype specimens and type citations: General issues. *Taxon*, 63(5): 1112–1113. https://doi.org/10.12705/635.7

Onyshchenko V.A., Mosyakin S.L., Korotchenko I.A., Danylyk I.M., Burlaka M.D., Fedoronchuk M.M., Chorney I.I., Kish R.Ya., Olshanskyi I.H., Shiyan N.M., Zhygalova S.L., Tymchenko I.A., Kolomiychuk V.P., Novikov A.V., Boiko G.V., Shevera M.V., Protopopova V.V. 2022. *IUCN Red List categories of vascular plant species of the Ukrainian flora*. Ed. V.A. Onyshchenko. Kyiv: FOP Huliaeva V.M., 198 pp.

Ostapko V.M., Yena A.V., Mulienkova O.H., Peregrym M.M. 2009. *Cleome ornithopodioides*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 383. [Остапко В.М., Єна А.В., Мулєнкова О.Г., Перегрим М.М. 2009. Клеома птахоніжкоподібна. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 383.]

Peregrym M.M. 2006. New locations of rare species of plants in the Donetsk Ridge area. *Ukrainian Botanical Journal*, 63(4): 519–522. [Перегрим М.М. 2006. Нові місцезнаходження рідкісних видів рослин на території Донецького кряжу. *Український ботанічний журнал*, 63(4): 519–522.]

POWO. 2024–onward. *Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew*. Available at: http://www-plantsoftheworldonline.org (Accessed 14 January 2024)

Roalson E.H. 2021. A revised synonymy, typification, and key to species of *Cleome* sensu stricto (*Cleomaceae*). *Phytotaxa*, 496(1): 54–68. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.496.1.2

Tzvelev N.N. 1963. *Cleome ornithopodioides* L. sensu lato in URSS. *Botanicheskie Materialy Gerbariya Botanicheskogo Instituta Imeni V.L. Komarova Akademii Nauk SSSR (Leningrad [St. Petersburg])*, 22: 122–134. [Цвелев Н.Н. 1963. *Cleome ornithopodioides* L. sensu lato в СССР. *Ботанические материалы Гербария Ботанического института имени В.Л. Комарова*, 22: 122–134.]

Tzvelev N.N. 1979. *Cleome*. In: *Flora Evropeískoí Chasti SSSR*. Vol. 4. Ed. A.A. Fedorov. Leningrad [Saint Petersburg]: Nauka, pp. 29–30. [Цвелев Н.Н. 1979. *Cleome*. В кн.: *Флора Европейской части СССР*. Т. 4. Ред. А.А. Федоров. Ленинград [Санкт-Петербург]: Наука, с. 29–30.]

Tzvelev N.N. 2012. *Cleome*. In: *Conspectus Florae Europae Orientalis*. Vol. 1. Ed. N.N. Tzvelev. Saint Petersburg; Moscow: KMK, p. 363. [Цвелев Н.Н. 2012. *Cleome*. В кн.: *Конспект флоры Восточной Европы*. Т. 1. Ред. Н.Н. Цвелев. Санкт-Петербург; Москва: Товарищество научных изданий КМК, с. 363.]

Нові номенклатурні комбінації в роді *Cleome* sensu stricto (*Cleomaceae*) зі Східної Європи та Кавказу

М.М. ПЕРЕГРИМ [1,2], І.Г. ОЛЬШАНСЬКИЙ [3]

[1] Університет міста Оулу, а/с 3000, Оулу 90014, Фінляндія

[2] Луганський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Гоголя 90, Миргород 37600, Полтавська обл., Україна

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

Реферат. Рід *Cleome* sensu stricto включає 22 види, поширені в різних регіонах Євразії та Африки. Таксономічний ранг багатьох із них є спірним, а особливо таксонів, які описані зі Східної Європи та Кавказу. У цьому дослідженні розглянуто *C. canescens*, *C. donetzica*, *C. circassica* та *C. daghestanica*. Ці таксони деякі автори розглядають як окремі види, а інші відносять до синонімів *C. iberica* або *C. ornithopodioides*. На основі морфологічних відмінностей і географічної ізоляції запропоновано визнання цих таксонів підвидами *C. iberica*. Відповідно, нами запропоновані нові номенклатурні комбінації. Це дослідження сприяє стандартизації таксономії *Cleome* s. str. та вносить необхідну ясність для майбутніх флористичних досліджень і заходів зі збереження рослин.

Ключові слова: *Cleome*, ендеміки, назви рослин, підвиди

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.050
RESEARCH ARTICLE

Перші верифіковані знахідки в Україні гриба *Diaporthe caulivora* (*Diaporthales*, *Ascomycota*) — збудника північного раку стебла сої

Валентин А. КРАСНОПІРКА *, Анастасія С. ЗАБОЛОТНЯ, Олександр Ю. АКУЛОВ
Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, кафедра мікології та фітоімунології, майдан Свободи 4, Харків 61077, Україна
*Автор для листування: *krasnopirko@gmail.com*

Реферат. Соя є однією з найважливіших сільськогосподарських культур України, і в умовах війни площі під її посіви навіть збільшилися. Ця культура походить із Південно-Східної Азії і вирощується в Україні відносно нетривалий час. Більшість збудників хвороб сої є адвентивними видами, і деякі з них потрапили до країни лише нещодавно. На основі молекулярно-генетичних досліджень двох чистих культур, ізольованих із ураженого насіння сої, вирощеного в західних регіонах України, було ідентифіковано *Diaporthe caulivora* — збудника північного раку стебла сої. Це перша верифікована знахідка виду в Україні. У статті описано морфолого-культуральні характеристики цього гриба та особливості його діагностики у зразках насіння. Окрему увагу приділено історичному розвитку вивчення роду *Diaporthe*, починаючи від його виокремлення у XIX ст. і дотепер. Проаналізовано видовий склад збудників фомопсидозу сої, наведено інформацію про реєстрацію окремих представників у Європі та обговорено перспективи їх виявлення в Україні.

Ключові слова: *Glycine max*, *Phomopsis*, діагностика, культури, насіннєва інфекція, ПЛР

Вступ

Diaporthe Nitschke — великий рід фітотрофних сумчастих грибів, що включає фітопатогенні, ендофітні та сапротрофні види. Представники цього роду трапляються на всіх континентах, причому деякі з них мають глобальне поширення. Серед них є багато збудників небезпечних хвороб культурних рослин, які мають велике господарське значення. Види роду часто виявляються під час аналізу рослинного матеріалу. Однак надійна ідентифікація видів, визначення їхньої субстратної спеціалізації та потенційної небезпеки для рослин є складним завданням, що потребує використання культуральних і молекулярно-генетичних методів дослідження (Gomes et al., 2013; Hongsanan et al., 2023).

Серед видів *Diaporthe*, що викликають захворювання сільськогосподарських рослин, найліпше дослідженими на сьогодні є збудники хвороб винограду та цитрусових. Однак для багатьох

ARTICLE HISTORY. Submitted 22 September 2024. Revised 10 February 2025. Published 27 February 2025
CITATION. Krasnopirka V.A., Zabolotnia A.S., Akulov O.Yu. 2025. First verified records in Ukraine of *Diaporthe caulivora* (*Diaporthales*, *Ascomycota*), a causal agent of northern stem canker of soybean. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(1): 50–59. [In Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.050
© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

інших культурних рослин інформація про видовий склад, географічне поширення та стратегії живлення представників цього роду грибів досі залишається недостатньою (Udayanga et al., 2015). Зокрема, це стосується видів, які викликають ураження стебел і бобів сої (*Glycine max* (L.) Merr.) — однієї з найпоширеніших сільськогосподарських культур у світі, в тому числі в Україні.

Для позначення хвороб рослин, збудниками яких є гриби роду *Diaporthe*, традиційно використовують термін "фомопсидози". Це пов'язано з тим, що протягом тривалого часу для найменування нестатевої стадії спороношення цих грибів використовувалась родова назва *Phomopsis* (Levchuk et al., 2022).

На сьогодні на сої зареєстровано близько 20 видів роду *Diaporthe*, які відрізняються біологічними властивостями, патогенністю, чутливістю до фунгіцидних препаратів та іншими важливими ознаками. Деякі з цих видів мають карантинне значення (Petrović, 2012; Hosseini et al., 2020; Hongsanan et al., 2023). Однак в Україні питання видового складу *Diaporthe* на сої досі не було предметом цілеспрямованого наукового дослідження. У науковій літературі нами не знайдено відомостей щодо верифікованих (тобто підтверджених молекулярно-генетичним аналізом) знахідок представників цього роду на території України. Вітчизняні фітопатологічні джерела часто не містять інформації про збудників фомопсидозу сої, а в тих випадках, коли вони згадуються, визначення патогенів зазвичай обмежується рівнем роду (https://www.syngenta.ua/klyuchovi-khvoroby-soyi-v-sezoni-2022; Kyrychenko et al., 2016; Markov et al., 2019; Levchuk et al., 2022). Тому метою проведеного нами дослідження було уточнення видового складу і поширення *Diaporthe* spp. на сої в Україні.

Матеріали та методи

Матеріалом для дослідження слугували зразки насіння сої, вирощеної в західних областях України (Івано-Франківська, Львівська та Тернопільська обл.). Експериментальна частина роботи була розпочата у 2021 р. на базі кафедри мікології та фітоімунології Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (Zabolotnia, 2022). Внаслідок повномасштабного вторгнення РФ в Україну всі культури були втрачені, а дослідження призупинені. У 2023–2024 рр. роботу вдалося відновити у науково-дослідному відділі агрохолдингу "Контінентал Фармерз Груп". Для досліджень застосовувались вегетаційні, культуральні та молекулярно-генетичні методи.

Для дезінфекції поверхні насіння зразки занурювали на 3 хв у 0,5%-ний розчин гіпохлориту натрію, після чого тричі промивали дистильованою водою. Потім насіння розкладали у стерильні чашки Петрі на підкислений картопляно-декстрозний агар (PDA) з pH 4,5. Чашки з насінням інкубували в термостаті при температурі 25 °C, і з розвитком міцелію патогенних грибів його пересівали у чисті культури. Для ідентифікації отриманих культур використовували молекулярно-генетичний аналіз.

Екстрагування геномної ДНК проводили з культур грибів за допомогою набору NeoPrep100 DNA plant reagent kit (Neogen, Україна). Ампліфікацію ITS-регіону рибосомальної ДНК здійснювали з використанням пар праймерів ITS1 (5′-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3′) та ITS4 (5′-CAGGAGACTTGTACACGGTCCAG-3′) (Vilgalys, Hester, 1990; White et al., 1990).

Реакційна ПЛР-суміш (12,5 мкл) складалася з 6,25 мкл OneTaq® Quick-Load® 2X Master Mix (New England BioLabs), 0,25 мкл прямого та зворотного праймерів, 4,75 мкл води та 1 мкл екстракту ДНК. ПЛР проводили в ампліфікаторі Biometra thermal cycler із стандартними для реакцій умовами (White et al., 1990). Продукти ПЛР об'ємом 2 мкл візуалізували за допомогою електрофорезу в 1% агарозному гелі з додаванням Tris-acetate-EDTA (TAE) буферу з бромистим етидієм (0,1 мг/мл). Секвенування продуктів ПЛР здійснювали на комерційній основі в компанії Macrogen Inc. (Нідерланди).

Для перевірки якості хроматограм та їхнього редагування (обрізання неякісних початку та кінця послідовності) використовували програму MEGA X (Kumar et al., 2018). Пошук схожих нуклеотидних послідовностей у базі даних GenBank проводили за допомогою алгоритмів BLAST (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST). Нуклеотидні послідовності ITS-регіону рибосомальної ДНК для досліджених культур було депоновано в базі даних GenBank (NCBI) під реєстраційними номерами PQ877696 та PQ877669 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov).

Результати

У результаті проведених досліджень нами було доведено, що *Diaporthe* sp. є складовою частиною насіннєвої інфекції сої в Україні, однак ураженість насіння цим патогеном зазвичай не перевищує 5%. Винятком було насіння врожаю 2022 р., коли через надлишок опадів під час дозрівання сої збір врожаю затримався майже на місяць. У таких випадках ураженість насіння фомопсидозом перевищувала гранично допустимі 15%, досягаючи в окремих зразках 27,4–39,8%.

Кількісну діагностику представників роду *Diaporthe* значно ускладнює наявність супутніх насіннєвих інфекцій. Варто зазначити, що іноді на одній насінині можуть одночасно розвиватися кілька видів грибів. Наприклад, з насіння сорту Адеса (Saatbau, 1 репродукція) було виділено 39,8% *Diaporthe* spp., 38,3% *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. та 33,0% *Fusarium* spp. Крім того, 19,3% насінин були заражені бактеріозом, а на 6,7% насінин, незважаючи на використання поверхневих дезінфектантів, розвивалися сапротрофні гриби, такі як *Aspergillus* spp., *Epicoccum nigrum* Link та *Penicillium* spp. (рис. 1).

Ми підтвердили літературні дані, що види роду *Diaporthe* здатні колонізувати різні частини насінини — тканини оболонки, сім'ядолі та навіть зародок. Інфіковане насіння зазвичай є недорозвиненим, зі зморщеними тьмяно забарвленими, часто вдавленими покривами, але за незначного ураження інфікування може бути безсимптомним (Li, 2011). Залежно від ступеня ураження, хворе насіння або не проростає, або проростає повільніше і формує аномальні проростки (рис. 2), значна частина яких швидко гине. Наприклад, у зразку сорту Адеса, що був наведений вище, 19,6% насінин виявилися нежиттєздатними, а 22,5% проростків були аномальними і невдовзі загинули, що призвело до зниження польової схожості до 57,8%.

У серпні 2024 р. на окремих полях Кременецького р-ну Тернопільської обл. нами було зафіксовано передчасне всихання сої (до 12% рослин в посіві). Після розміщення фрагментів інфікованих стебел на поживне середовище PDA, на них масово розвивалися колонії представника роду *Diaporthe*. Ідентифікація цих культур на видовому рівні ще триває. Зазначимо, що на уражених рослинах не було виявлено пікнід гриба, тому без використання культуральних методів хворобу можна помилково ідентифікувати як склеротиніоз. На даному етапі досліджень уже можна констатувати наявність фомопсидозу стебла сої в західних областях України та його шкідливість у цьому регіоні.

Для проведення молекулярно-генетичного аналізу нами було відібрано дві типові культури з ураженого насіння: ZA4 (зі Львівської обл.) та Kh6 (з Тернопільської обл.). Аналіз послідовностей ITS-регіону рибосомальної ДНК впевнено підтвердив їхню належність до *Diaporthe caulivora*. Отримані нуклеотидні послідовності зазначених культур зареєстровані в базі даних GenBank (NCBI) під номерами PQ877696 і PQ877669, відповідно.

Чисті культури *D. caulivora* добре розвиваються на картопляно-декстрозному агарі з pH 5,5–6,5, але для пригнічення розвитку конкурентних грибів під час виділення з хворого насіння середовище закислюють до pH 4,5. Колонії зазвичай швидко розростаються, досягаючи діаметра 5–7 см за 7–10 діб при температурі 25 °C. Культури мають характерний габітус, що дозволяє провести первинну ідентифікацію гриба принаймні на рівні роду без залучення додаткових методів аналізу. Колонії мають щільну консистенцію, у молодому стані гладеньку або злегка зернисту поверхню, з віком — виразні радіальні міцеліальні тяжі, забарвлення від білого до кольору слонової кістки. Краї колоній рівні або злегка хвилясті, добре окреслені, з чіткою межею між міцелієм і поживним середовищем. Реверс колоній спочатку світлий, але в старих культурах поступово набуває темно-коричневого забарвлення. Протягом тривалого часу міцелій гриба залишається стерильним, і лише в старих культурах спостерігається утворення пікнід (рис. 3).

Обговорення

Культурна соя (*Glycine max*) походить із Південно-Східної Азії. Сьогодні вона є однією з найпоширеніших сільськогосподарських культур у світі, посідаючи третє місце після кукурудзи та пшениці. Попри своє азійське походження, сучасні центри вирощування сої розташовані у всьому світі. Найбільшими її виробниками є Бразилія, Аргентина та США, які разом забезпечують близько 80% світового

Рис. 1. Розвиток міцелію гриба *Diaporthe* sp. (окреслено червоним колом) під час фітопатологічного аналізу зразків насіння з використанням картопляно-декстрозного агару

Fig. 1. Mycelium growth of *Diaporthe* sp. (outlined in red) during the phytopathological analysis of seed samples using potato dextrose agar

виробництва. Найбільшим виробником сої в Європі є Україна (Hartman et al., 2011; SoyStats, 2024; FAS USDA, 2024).

Варто зазначити, що на початку XX ст. соя в Україні була майже невідомою культурою, і її вирощування обмежувалося експериментальними ділянками. Лише в середині XX ст. вона почала впроваджуватися в сільськогосподарське виробництво, проте площі посівів залишалися незначними. На початку 1990-х рр. площа посівів сої в Україні становила близько 50 тис. га, а відтоді стрімко зросла, досягнувши у 2022 р. 1,82 млн. га (Kyrychenko et al., 2016; FAS USDA, 2024).

В умовах війни значення сої для економіки України значно зросло. Незважаючи на втрату частини придатних для господарювання земель, площі під цією культурою в Україні суттєво збільшилися, досягнувши у 2024 р. 2,3 млн га. Таке зростання відбулося переважно за рахунок скорочення площ під кукурудзою. Врожайність сої в Україні варіює залежно від регіону та агротехнічних умов, але в середньому становить 2,5–3 т з гектара, тоді як кукурудза може давати близько 10 т з гектара. При цьому ціна на сою більш ніж вдвічі перевищує ціну на кукурудзу. Крім того, вирощування кукурудзи потребує більших витрат на її живлення, а також сушіння, зберігання і транспортування зерна, що робить часткове заміщення кукурудзи соєю закономірним процесом (FAS USDA, 2024).

В Україні соя вирощується переважно у центральних і західних регіонах. Насиченість сівозмін та кліматичні особливості цих регіонів сприяють розвитку численних захворювань, зокрема фомопсидозів, що спричинюються сумчастими грибами з роду *Diaporthe*. Ці хвороби негативно впливають на врожай сої та його якість.

Рис. 2. Зовнішній вигляд насінин (A–D) і проростків (B–D) сої, уражених фомопсидозом
Fig. 2. External appearance of soybean seeds (A–D) and seedlings (B–D) affected by *Phomopsis* blight

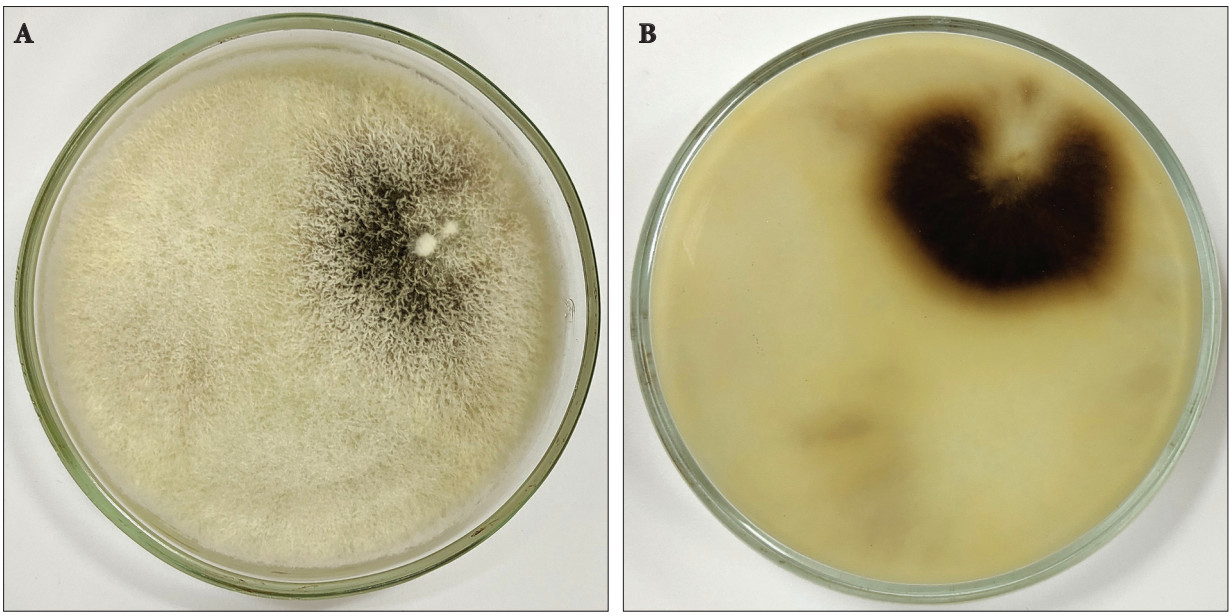

Рис. 3. Чиста культура *Diaporthe caulivora* ZA4 на картопляно-декстрозному агарі через 12 діб. A: поверхня колонії; B: реверс
Fig. 3. Pure culture of *Diaporthe caulivora* ZA4 on potato dextrose agar after 12 days. A: colony surface; B: reverse

Родову назву *Diaporthe* вперше використав Л. Фукель у 1867 р., розмістивши у п'ятому томі мікологічних ексикатів "Fungi Rhenani Exsiccati" гербарний зразок нового для науки виду *D. alnea* Fuckel. Однак детальний морфологічний опис роду та характеристики 70 його представників трьома роками пізніше надав Т. Ніцшке у другому томі монографії "Pyrenomycetes Germanici"

(Nitschke, 1870). Автор зазначив, що види роду *Diaporthe* розвиваються переважно у стеблах вищих рослин і характеризуються двома типами спороношення: нестатевим із простими або багатокамерними пікнідами, що містять два типи спор — овально-веретеноподібні та ниткоподібні, і статевим, представленим перитеціями, зануреними в тканини рослини або строми, які прориваються назовні короткими або подовженими остіолями. Сумки містять 8 спор, розташованих в один ряд; спори безбарвні або слабко забарвлені, овальні або веретеноподібні, в зрілому стані септовані, зазвичай з 2–4 великими краплями олії; парафізи відсутні (Nitschke, 1870).

Хоча запропонована Т. Ніцшке назва роду не є пріоритетною, саме він першим надав його детальну характеристику. У зв'язку з цим, назву *Diaporthe* Nitschke було законсервовано, і вона наразі вважається відправною точкою у вивченні роду (Rossman et al., 2015). Оскільки в оригінальній роботі типовий вид роду не був виокремлений, у 1931 р. ним було обрано одного з найпоширеніших представників — *Diaporthe eres* Nitschke (Clements, Shear, 1931).

Протягом 60 років після виокремлення роду *Diaporthe* різні автори трактували його по-різному, що призвело до опису понад 600 видів, які не завжди відповідали оригінальній концепції Т. Ніцшке. Першу ревізію роду в 1933 р. здійснив Л. Вемайєр, який запропонував залишити в складі *Diaporthe* s. str. лише ті види, які утворюють чіткі чорні зони на межі між здоровою й ураженою тканиною рослини та мають двоклітинні рівнобічні сумкоспори. На основі перегляду численних гербарних матеріалів Л. Вемайєр залишив у складі роду 70 видів, тоді як багато раніше запропонованих назв було зведено до синонімів. Крім того, багато видів, раніше описаних як представники роду *Diaporthe*, були перенесені до інших родів або визнані сумнівними (Wehmeyer, 1933).

Варто зазначити, що протягом тривалого часу в мікології була поширена практика надання окремих родових назв статевим і нестатевим стадіям спороношення грибів. Для позначення анаморф роду *Diaporthe* використовували назву *Phomopsis* Sacc., яку запропонував П. Саккардо в 1884 р. На початок XXI ст. було відомо близько 1000 видів *Diaporthe* та приблизно стільки ж видів під назвою *Phomopsis*. При цьому деякі види були відомі лише в анаморфній стадії, деякі — в телеоморфній, але чимало видів мали різні наукові назви для їхньої статевої і нестатевої морфи (Rossman et al., 2016). Обидві родові назви *Diaporthe* (статева морфа) і *Phomopsis* (нестатева морфа) регулярно використовувалися мікологами та фітопатологами. Після запровадження принципу "Один вид — одна назва" (Norvell, 2011) постало питання, яку з двох назв залишити. У 2015 р. Міжнародна мікологічна асоціація створила робочу групу з упорядкування номенклатури, в т.ч. представників діапортових грибів, яка запропонувала надати перевагу назві *Diaporthe*. Відповідно, для всіх видів, які раніше були відомі виключно під назвою *Phomopsis*, були створені нові комбінації в межах роду *Diaporthe* (Rossman et al., 2016).

Також зауважимо, що більшість видів *Diaporthe* або *Phomopsis* було описано на основі комбінації двох критеріїв: унікальна рослина-господар та унікальні мікроморфологічні особливості. Однак останні молекулярно-генетичні дослідження показали, що в межах роду існують як дуже спеціалізовані види, так і ті, що мають широкий спектр господарів. Статус багатьох видів *Diaporthe*, які були виокремлені на основі субстратної спеціалізації, після додаткових генетичних досліджень не був підтверджений. Водночас чимало морфологічно подібних видів виявилися генетично відмінними (Dissanayake et al., 2017; Dangal, 2022). Наразі переконливо доведено, що більшість видів *Diaporthe* неможливо впевнено ідентифікувати без аналізу послідовностей нуклеотидів у маркерних генах. Парадоксально, але навіть збудників захворювань поширених сільськогосподарських рослин часто не вдається точно ідентифікувати лише на основі морфологічних ознак (Udayanga et al., 2012, 2015).

Для первинної ідентифікації більшості представників роду зазвичай достатньо аналізу нуклеотидів ITS-регіону рДНК. Однак для реконструкції філогенії та розпізнавання споріднених видів доцільно проводити мультигенний аналіз із залученням генів *TEF* (translation elongation factor 1-α), *TUB* (*β*-tubulin), *CAL* (calmodulin) та *HIS* (histone) (Gomes et al., 2013; Gao et al., 2017; Norphanphoun, 2022). У 2024 р. методи мультигенної філогенії GCPSR були застосовані для дослідження 82 ізолятів *Diaporthe* з Китаю. У результаті рід був розділений на сім секцій,

при цьому були запропоновані межі для 13 видів і 15 комплексів видів. Наразі найбільшими за кількістю відомих видів є секції *Sojae* та *Foeniculina* (Dissanayake et al., 2024).

Рід *Diaporthe* містить кілька економічно важливих патогенів сої, які викликають загнивання бобів і насіння, а також гниль та рак стебел, що призводять до значних втрат врожаю як у кількісному, так і в якісному відношенні. Загнивання насіння (*Phomopsis* seed decay, PSD) є однією з найбільш шкідливих хвороб сої. За умов теплої та вологої погоди фомопсидози сої можуть спричинити втрати врожаю до 40% (Li, Chen, 2013; Rossman et al., 2015).

У 1920 р. американські фітопатологи Ф. Вольф і С. Леман вперше повідомили про плямистість стебел і бобів сої, викликану невизначеним видом роду *Phoma*. У 1922 р. С. Леман описав цей вид під назвою *Phomopsis sojae* Lehman, а у 1923 р. переописав як *Diaporthe sojae* Lehman. Під час ревізії Л. Вемайєр понизив статус *D. sojae* до рівня різновиду і запропонував комбінацію *D. phaseolorum* var. *sojae* (Lehman) Wehm. (Hobbs et al., 1985). Однак, на сьогодні цей таксон знову розглядають як вид під назвою *Diaporthe sojae* Lehman (https://www.mycobank.org, accessed August 30, 2024). У 1954 р. К. Етоу та Р. Колдуелл досліджували рак стебел сої на півночі США і визначили збудника хвороби як новий різновид — *D. phaseolorum* var. *caulivora* Athow & Caldwell. (Hobbs et al., 1985). У 2011 р. цей таксон отримав статус самостійного виду — *Diaporthe caulivora* (Athow & Caldwell) J.M. Santos, Vrandecic & A. J.L. Phillips (https://www.mycobank.org, accessed August 30, 2024). У 1974 р. К. Кметц зі співавторами виділили ізолят *Phomopsis* із насіння сої, який морфологічно та патогенетично відрізнявся від *D. phaseolorum* var. *sojae* та var. *caulivora*. Цей ізолят виявляв високу агресивність до проростків, що призводило до їхньої швидкої загибелі після штучної інокуляції. У 1985 р. Т. Хоббс зі співавторами запропонував для цього гриба назву *Phomopsis longicolla* Hobbs, який наразі відомий як *Diaporthe longicolla* (Hobbs) J.M. Santos, Vrandečić & A.J.L. Phillips (Hobbs et al., 1985; https://www.mycobank.org, accessed August 30, 2024). Варто зазначити, що всі три згадані вище види були описані з території США, але згодом їх виявили й в інших регіонах, зокрема в Європі (Petrović et al., 2018; Hosseini et al., 2020). Також було встановлено, що ці види не є хазяїн-специфічними паразитами, але їхня взаємодія з різними рослинами може суттєво відрізнятися. Наприклад, *D. caulivora* можна виділити зі стебел соняшника, але він розвивається в них переважно як ендофіт (Dangal, 2022).

Найглибші дослідження різноманіття *Diaporthe* на сої в Європі проводилися на території колишньої Югославії. У 1980 р. там уперше за межами Північної Америки був виявлений розвиток північного раку стебла сої. Спочатку хворобу назвали чорною плямистістю стебла сої, а пізніше за симптомами ураження та морфологічними особливостями спороношення збудника ідентифікували як *D. caulivora* (Jasnić, Vidić, 1981, 1983). З території Сербії та Хорватії, завдяки використанню молекулярно-генетичних маркерів, було підтверджено наявність у Європі трьох "американських" видів: *D. caulivora*, *D. longicolla* і *D. sojae* (Santos et al., 2011; Vidić et al., 2011). У 2011 р. звідти описали новий для науки вид патогенного гриба *D. novem* J.M. Santos, Vrandečić & A.J.L. Phillips, відомий також як *D. pseudolongicolla* K. Petrović, L. Riccioni & M. Vidić (Santos et al., 2011; Petrović et al., 2018). Кілька років по тому було вперше встановлено, що хвороби насіння сої можуть спричиняти і представники комплексу видів *D. eres* (Petrović et al., 2015).

Нещодавнє дослідження 32 ізолятів *Diaporthe*, виділених із ураженого насіння сої німецькими вченими, дозволило ідентифікувати чотири види: *D. caulivora*, *D. eres*, *D. longicolla* та *D. novem*, причому найчастіше траплявся *D. longicolla* (Hosseini et al., 2020).

На основі літературних даних наводимо узагальнену інформацію про підтверджені знахідки небезпечних видів роду *Diaporthe* на сої в Європі: *D. caulivora* (Австрія, Італія, Молдова, Сербія, Хорватія), *D. eres* (Австрія, Сербія), *D. longicolla* (Австрія, Греція, Німеччина, Сербія, Хорватія), *D. novem* (Австрія, Іспанія, Італія, Португалія, Румунія, Сербія, Франція) та *D. sojae* (Італія, Сербія, Угорщина, Франція). Варто зазначити, що за поодинокими знахідками в Європі на сої також відомі *D. citri* (H.S. Fawc.) F.A. Wolf, *D. endophytica* R.R. Gomes, Glienke & Crous, *D. foeniculina* (Sacc.) Udayanga & Castl., *D. infertilis* Guarnaccia & Crous, *D. lusitanicae* A.J.L. Phillips & J.M. Santos, *D. masirevicii* R.G. Shivas, L. Morin, S.M. Thomps. & Y.P. Tan, *D. melonis* Beraha & M.J. O'Brien, *D. neotheicola, D. rudis* (Fr.) Nitschke, *D. sparsa* Niessl, *D. ueckeri* Udayanga & Castl. та *D.*

viticola Nitschke. Однак поки немає підстав вважати їх поширеними і небезпечними збудниками хвороб цієї культури (Petrović, 2012; Hongsanan et al., 2023).

У країнах Африки, Південної Америки та Азії відомі інші небезпечні паразити сої, такі як *Diaporthe aspalathi* E. Jansen, Castl. & Crous (= *D. phaseolorum* var. *meridionalis* F.A. Fernández). В Австралії був описаний *D. gulyae* R.G. Shivas, S.M. Thomps. & A.J. Young, який пізніше виявили на території Китаю (Hongsanan et al., 2023). Але оскільки жоден із цих видів поки не виявлений на території Європи, ми не приділяємо їм особливої уваги у нашій статті.

В Україні збудники фомопсидозу сої *Diaporthe caulivora* та *D. phaseolorum* var. *sojae* до недавнього часу входили до переліку небезпечних карантинних об'єктів. Однак у 2023 р. карантинні вимоги щодо цих видів були пом'якшені, і тепер допускається максимальний рівень зараження насіння цими збудниками до 15%. Водночас варто зазначити, що критерії ідентифікації цих видів, а також інформація про їхнє виявлення в Україні в офіційних документах Державної служби з карантину рослин не наведені (Metodychni vymohy…, 2023).

Висновки

Соя відіграє стратегічну роль в економіці України, а в умовах війни її значення ще більше зростає. Фомопсидози сої є поширеною та небезпечною групою хвороб, збудниками яких можуть бути різні види роду *Diaporthe*. За результатами аналізу літературних джерел нами було укладено список видів, зареєстрованих на цій культурі в країнах з помірним кліматом, який нараховує майже 20 видів; з них у Європі офіційно визнані сім. В Україні питання видового складу *Diaporthe* на сої досі не було предметом цілеспрямованих наукових досліджень, а значення фомопсидозів як збудників хвороб цієї культури залишається значно недооціненим.

Завдяки застосуванню культуральних і молекулярно-генетичних методів, на культурах гриба зі Львівської та Тернопільської областей нами вперше в Україні було задокументовано наявність виду *Diaporthe caulivora* — збудника північного раку стебла сої. Наразі отриманих даних недостатньо для того, щоб робити висновки про видовий склад і поширення видів роду *Diaporthe* на насінні сої у західних регіонах України. Проте, це перше задокументоване повідомлення про виявлення збудника північного раку сої в Україні.

Враховуючи досвід інших європейських країн, можна очікувати на значно більше різноманіття збудників фомопсидозів сої в Україні. Тому продовження досліджень у цьому напрямку залишається актуальним науковим завданням.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

В. Краснопірка: https://orcid.org/0009-0001-3417-7731
А. Заболотня: https://orcid.org/0009-0003-9392-5482
О. Акулов: https://orcid.org/0000-0002-8191-3957

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

Clements F.E., Shear C.L. 1931. *The Genera of Fungi*. 2nd ed. Minneapolis: H.W. Wilson, 496 pp.

Dangal N.K. 2022. *Phomopsis stem canker of sunflower* (*Helianthus annuus* L.): *etiology and epidemiological conditions affecting endophytic population of Diaporthe* spp., *and fungicide efficacy*. PhD Thesis. South Dakota State University, 175 pp. Available at: https://openprairie.sdstate.edu/etd2/337/

Dissanayake A.J., Phillips A.J.L., Hyde K.D., Yan J.Y., Li X.H. 2017. The current status of species in *Diaporthe*. *Mycosphere*, 8: 1106–1156. https://doi.org/10.5943/mycosphere/8/5/5

Dissanayake A.J., Zhu J.T., Chen Y.Y., Maharachchikumbura S.N., Hyde K.D., Liu J.K. 2024. A re-evaluation of *Diaporthe*: refining the boundaries of species and species complexes. *Fungal Diversity*, 126: 1–125. https://doi.org/10.1007/s13225-024-00538-7

FAS USDA Report. 2024. *Ukraine Soybean Area, Yield and Production*. Available at: https://ipad.fas.usda.gov/countrysummary/Default.aspx?id=UP&crop=Soybean

Gao Y., Liu F., Duan W., Crous P.W., Cai L. 2017. *Diaporthe* is paraphyletic. *IMA Fungus*, 8: 153–187. https://doi.org/10.5598/imafungus.2017.08.01.11

Gomes R.R., Glienke C., Videira S.I.R., Lombard L., Groenewald J.Z., Crous P.W. 2013. *Diaporthe*: a genus of endophytic, saprobic and plant pathogenic fungi. *Persoonia*, 31: 1–41. https://doi.org/10.3767/003158513X666844

Hartman G.L., West E.D., Herman T.K. 2011. Crops that feed the world 2. Soybean — Worldwide production, use, and constraints caused by pathogens and pests. *Food Security*, 3(1): 5–17. https://doi.org/10.1007/s12571-010-0108-x

Hobbs T.W., Schmitthenner A.F., Kuter G.A. 1985. A new *Phomopsis* species from soybean. *Mycologia*, 77(4): 535–544. https://doi.org/10.1080/00275514.1985.12025139

Hongsanan S., Norphanphoun C., Senanayake I.C., Jayawardena R.S., Manawasinghe I.S., Abeywickrama P.D., Khuna S., Suwannarach N., Senwanna C., Monkai J., Hyde K.D., Gentekaki E., Bhunjun C.S. 2023. Annotated notes on *Diaporthe* species. *Mycosphere*, 14(1): 918–1189. https://doi.org/10.5943/mycosphere/14/1/12

Hosseini B., El-Hasan A., Link T., Voegele R.T. 2020. Analysis of the species spectrum of the *Diaporthe/Phomopsis* complex in European soybean seeds. *Mycological Progress*, 19: 455–469. https://doi.org/10.1007/s11557-020-01570-y

Jasnić S., Vidić M. 1981. Crna pegavost stabla nova bolest soje u Jugoslaviji. *Glasnik zaštite bilja*, 2: 44–46.

Jasnić S., Vidić M. 1983. *Diaporthe phaseolorum* var. *caulivora* – nov parazit soje u Jugoslaviji. *Zaštita bilja*, 164: 213–223.

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6): 1547–1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096

Kyrychenko V.V., Ryabukha S.S., Kobyzeva L.N., Posylayeva O.O., Chernyshenko P.V. 2016. *Soya* (*Glycine max* (L.) Merr.). Monohrafiya. Kharkiv, Instytut roslynnytstva im. V.Ya. Yur'yeva NAAN, 400 pp. [Кириченко В.В., Рябуха С.С., Кобизева Л.Н., Посилаєва О.О., Чернишенко П.В. 2016. *Соя* (*Glycine max* (L.) Merr.). Монографія. Харків, Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, 400 с.]

Levchuk V.D., Kolomoyets B.O., Popov V.M. 2022. *Atlas-dovidnyk mikromitsetiv-kontaminantiv nasinnya*. Kharkiv: KhNAU im. V.V. Dokuchayeva, 116 pp. [Левчук В.Д., Коломоєць Б.О., Попов В.М. 2022. *Атлас-довідник мікроміцетів-контамінантів насіння*. Харків: ХНАУ ім. В.В. Докучаєва, 116 с.]

Li S.X. 2011. *Phomopsis* seed decay of soybean. In: *Soybean — molecular aspects of breeding*. Ed. A. Sudaric. Austria, Vienna: InTech, pp. 277–292. https://doi.org/10.5772/1953

Li S.X., Chen W.P. 2013. *Diaporthe/Phomopsis* species as pathogens of soybean. *Plant Pathology*, 62(4): 803–810. https://doi.org/10.1111/ppa.12004

Markov I.L., Bashta O.V., Hentosh D.T., Hlym'yaznyy V.A., Dermenko O.P., Chernenko Ye.P. 2019. *Fitopatolohiya: pidruchnyk*. Ed. I.L. Markov. Kyiv: NUBiP, 548 pp. [Марков І.Л., Башта О.В., Гентош Д.Т., Глим'язний В.А., Дерменко О.П., Черненко Є.П. 2019. *Фітопатологія: підручник*. Ред. І.Л. Марков. Київ: НУБіП, 548 с.]

Metodychni vymohy u sferi nasinnytstva shchodo zberezhennya sortovykh ta posivnykh yakostey nasinnya soi. Nakaz Ministerstva ahrarnoi polityky ta prodovolstva Ukrainy 26 sichnya 2023 roku № 75. [*Методичні вимоги у сфері насінництва щодо збереження сортових та посівних якостей насіння сої.* Наказ Міністерства аграрної політики та продовольства України 26 січня 2023 року № 75.] Available at: https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0266-23#Text

Nitschke T. 1870. *Pyrenomycetes Germanici*. 2nd ed. Germany, Breslau: Eduard Trewendt, pp. 161–320.

Norphanphoun C., Gentekaki E., Hongsanan S., Jayawardena R., Senanayake I.C., Manawasinghe I.S., Abeywickrama P.D., Bhunjun C.S., Hyde K.D. 2022. *Diaporthe*: Formalizing species-group concepts. *Mycosphere*, 13: 752–819. https://doi.org/10.5943/mycosphere/13/1/9

Norvell L.L. 2011. Fungal nomenclature. 1. Melbourne approves a new Code. *Mycotaxon*, 116: 481–490. https://doi.org/10.5248/116.481

Petrović K.P. 2012. *Morfološka, molekularna i patogena karakterizacija vrsta Diaporthe/Phomopsis na soji u Srbiji.* Dr. Sci. Diss. Belgrad: Univerzitet u Beogradu. Available at: https://fiver.ifvcns.rs/handle/123456789/2098

Petrović K., Vidić M., Riccioni L., Đorđević V., Rajković D. 2015. First report of *Diaporthe eres* species complex causing seed decay of soybean in Serbia. *Plant Disease*, 99(8): 1188. https://doi.org/10.1094/PDIS-01-15-0056-PDN

Petrović K., Riccioni L., Đorđević V., Balešević-Tubić S., Miladinović J., Ćeran M., Rajković D. 2018. *Diaporthe pseudolongicolla*: The new pathogen on soybean seed in Serbia. *Ratarstvo i Povrtarstvo*, 55: 103–109. https://doi.org/10.5937/ratpov55-18582

Rossman A.Y., Adams G.C., Cannon P.F., Castlebury L.A., Crous P.W., Gryzenhout M., Jaklitsch W.M., Mejia L.C., Stoykov D., Udayanga D., Voglmayr H., Walker D.M. 2015. Recommendations of generic names in *Diaporthales* competing for protection or use. *IMA Fungus*, 6: 145–154. https://doi.org/10.5598/imafungus.2015.06.01.09

Rossman A.Y., Allen W.C., Braun U., Castlebury L.A., Chaverri P., Crous P.W., Hawksworth D.L., Hyde K.D., Johnston P., Lombard L., Romberg M., Samson R.A., Seifert K.A., Stone J.K., Udayanga D., White J.F. 2016. Overlooked competing asexual and sexually typified generic names of *Ascomycota* with recommendations for their use or protection. *IMA Fungus*, 7: 289–308. https://doi.org/10.5598/imafungus.2016.07.02.09

Santos J.M., Vrandečić K., Ćosić J., Duvnjak T., Phillips A.J.L. 2011. Resolving the *Diaporthe* species occurring on soybean in Croatia. *Persoonia,* 27: 9–19. https://doi.org/10.3767/003158511X603719

SoyStats. 2024. *A Reference Guide to Important Soybean Facts & Figures*. American Soybean Association. Available at: https://soygrowers.com/wp-content/uploads/2024/06/24ASA-001-Soy-Stats-Web.pdf

Udayanga D., Castlebury L.A., Rossman A.Y., Chukeatirote E., Hyde K.D. 2015. The *Diaporthe sojae* species complex: phylogenetic re-assessment of pathogens associated with soybean, cucurbits and other field crops. *Fungal Biology*, 119: 383–407. https://doi.org/10.1016/j.funbio.2014.10.009

Udayanga D., Liu X.Z., Crous P.W., McKenzie E.H.C., Chukeatirote E., Hyde K.D. 2012. A multi-locus phylogenetic evaluation of *Diaporthe* (*Phomopsis*). *Fungal Diversity*, 56: 157–171. https://doi.org/10.1007/s13225-012-0190-9

Vidić M., Jasnić S., Petrović K. 2011. *Diaporthe/Phomopsis* species on soybean in Serbia. *Pesticidi i Fitomedicina*, 26(4): 301–315. https://doi.org/10.2298/PIF1104301V

Vilgalys R., Hester M. 1990. Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species. *Journal of Bacteriology*, 172(8): 4238–4246. https://doi.org/10.1128/jb.172.8.4238-4246.1990

Wehmeyer L.E. 1933. The genus *Diaporthe* Nitschke and its segregates. In: *University of Michigan Studies, Scientific Series*. Vol. 9. Michigan: Ann Arbor Press, 349 pp. Available at: https://digital.library.cornell.edu/catalog/chla3057664

White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*, 18(1): 315–322. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1

Zabolotnia A. 2022. First report of the plant pathogenic fungus *Diaporthe caulivora* in Ukraine. In: *Proceedings of the XVIII International Scientific Conference of Students and Postgraduates "Youth and Progress in Biology"*. Lviv: LNU, pp. 46–47. [Заболотня А. 2022. Перша знахідка фітопатогенного гриба *Diaporthe caulivora* в Україні. В зб.: *Матеріали XVIII Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів "Молодь і поступ біології"*. Львів: ЛНУ, с. 46–47.] Available at: https://ekhnuir.karazin.ua/items/99246747-f328-412b-b202-f9b528fb4333

First verified records in Ukraine of *Diaporthe caulivora* (*Diaporthales*, *Ascomycota*), a causal agent of northern stem canker of soybean

V.A. KRASNOPIRKA, A.S. ZABOLOTNIA, O.Yu. AKULOV
V.N. Karazin Kharkiv National University, Department of Mycology and Plant Resistance,
Svobody Square 4, Kharkiv 61077, Ukraine

Abstract. Soybean is one of the most important crops in Ukraine, and the area planted with this crop has increased since the beginning of the full-scale war. Originated in Southeast Asia, soybean is cultivated in Ukraine for a relatively short time. Most pathogens affecting soybeans here are alien species, with some of them recently introduced to the country. Based on molecular studies of two pure cultures isolated from the infected soybean seeds grown in the western regions of Ukraine, we identified *Diaporthe caulivora* causing northern stem canker in soybeans. This is the first verified record of the species in Ukraine. This article provides morphological and cultural characteristics of the fungus, along with the diagnostic methods for detection of the disease in seed samples. Special attention is paid to a brief history of studies of the genus *Diaporthe* since its description in the 19th century until present. The species composition of the *Diaporthe* pathogens of soybeans is analyzed, with information on the reports of certain species in Europe which may occur in Ukraine.

Keywords: cultures, diagnostics, *Glycine max*, *Phomopsis*, PCR, seed infection

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.060
RESEARCH ARTICLE

Morphological and taxonomic overview of fruits in representatives of subclass *Caryophyllidae* in the flora of Ukraine

Anastasiya V. ODINTSOVA
Ivan Franko National University of Lviv,
4 Hrushevskyi Str., Lviv 79005, Ukraine
Address for correspondence: *anastasiya.odintsova@lnu.edu.ua*

Abstract. Subclass *Caryophyllidae* is a paraphyletic group among the clade of superasterids; its taxonomic circumscription has undergone major changes due to molecular phylogenetic results. The present study is aimed at analyzing the available information on the morphological diversity of fruits and the gynoecium structure in representatives of this subclass in the Ukrainian flora. Three basic fruit types are recognized in *Caryophyllidae*: capsular, berry-like, and one-seeded fruits. In the annotated list of morphological fruit types, the characteristics and morphological diversity of fruits according to different sources are reported for each family. The occurrence of apocarpous fruits, inferior fruits, and placentation types are analyzed, as also the functional types of fruits adapted to autochory, ballistochory, anemochory, and ornithochory. The carpological spectrum of basic fruit types at the levels of family, genus, and species demonstrates the widespread occurrence of capsular and one-seeded fruits (with a slighlt predominance of one-seeded fruits at the species level), while only four species have berry-like fruits.

Keywords: *Caryophyllales*, circumscissile capsule, free-central placentation, gynoecium, morphology, one-seeded fruit, superior ovary, *Santalales*

Introduction

The changing view in angiosperm systematics from the evolutionary-taxonomic to the molecular-phylogenetic paradigm caused several large-scale changes in the circumscription and taxonomic composition of the order *Caryophyllales* Juss. ex Bercht. & J. Presl (Walker et al., 2018; Yao et al., 2019; Morales-Briones et al., 2021). First, evolutionary relationships of families were revisited; as a result, the view on the ancestral group was re-evaluated. Second, a considerable expansion of the order was caused by the inclusion of the dialypetalae carnivorous plants, which resulted in the concept of the expanded *Caryophyllales* (Cuénoud, 2003; Walker et al., 2018). The third novelty is the shift of the order position from the basal-middle place among dicots (see Eckardt, 1976; Cronquist, 1981; Takhtajan, 2009) to the superasterid clade, close to the true asterids (APG IV, 2016). The close relationships of *Caryophyllales* with the small (in terms of the number of taxa included) order *Berberidopsidales* Doweld have been also supposed (Zeng et al., 2017).

ARTICLE HISTORY. Submitted 14 August 2024. 10 February 2025. Published 27 February 2025
CITATION. Odintsova A.V. 2025. Morphological and taxonomic overview of fruits in representatives of subclass *Caryophyllidae* in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(1): 60–78. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.060
© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

Currently, the order *Caryophyllales* is composed of core *Caryophyllales* (former *Centrospermae*) and non-core *Caryophyllales*; the latter group is subdivided into the carnivorous clade (*Droseraceae* Salisb., *Nepenthaceae* Dumort, *Drosophyllaceae* Chrtek & al., *Ancistrocladaceae* Planch. ex Walp., and *Dioncophyllaceae* Airy Shaw) and the FTPP clade (*Frankeniaceae* Desv., *Tamaricaceae* Link, *Plumbaginaceae* Juss., and *Polygonaceae* Juss.) (Walker et al., 2018; Yao et al., 2019). Core *Caryophyllales* are supposed to evolve in arid or semi-arid environments, thus obtaining common adaptations, such as often succulent leaves or stems, and salinity resistance (Cuénoud, 2003). Three synapomorphies were recognized for the core *Caryophyllales*, which refer to the reproductive features, namely, their free-central placentation, campylotropous ovule, and the perisperm in a seed (Eckardt, 1976; Bittrich, 1993a; Ronse De Craene, 2013). Other synapomorphies are betalaine pigments instead of anthocyanins, P3-type plastides in sieve elements, and the bound ferulic acid in unlignified cell walls (Eckardt, 1976; Cuénoud, 2003).

The paraphyletic group of superasterids, before branching out the asterids, comprises orders *Caryophyllales*, *Santalales* R. Br. ex Bercht. & J. Presl, and *Berberidopsidales* (APG IV, 2016). Currently, in the world flora, *Caryophyllales* contains 37 families, 749 genera, and 11620 species, while *Santalales* embraces 14 families, 151 genera, and 1992 species, and *Berberidopsidales* embraces 2 families, 3 genera, and 4 species, according to Stevens (2001). It looks like the orders *Caryophyllales*, *Santalales*, and *Berberidopsidales* have never been considered as closely related taxa before molecular phylogenetic studies (Takhtajan, 2009), as also the clades of core and non-core *Caryophyllales* (Cuénoud, 2003). Hence, the morphological diversity of floral parts and fruits has not been analyzed in detail for this set of taxa as a whole.

In the pragmatic system of angiosperms proposed for the flora of Ukraine (Mosyakin, 2013), this paraphyletic group is treated as subclassis *Caryophyllidae* Takht. According to Mosyakin (2013), subclass *Caryophyllidae* in the flora of Ukraine embraces 18 families, which totally cover 103 genera and approximately 520 species (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999); however, the number of species-rank taxa is possibly overestimated and will be reduced in the forthcoming list (Mosyakin, personal communication). Most of the included families belong to the order *Caryophyllales*, and two families belong to the order *Santalales*, namely, *Santalaceae* R. Br. and *Loranthaceae* Juss. The order *Berberidopsidales* is not represented in the Ukrainian flora. Six families are represented only by one to a few species that are cultivated or sometimes escaped (*Aizoaceae* Martinov, *Basellaceae* Raf., *Cactaceae* Juss., *Nyctaginaceae* Juss., *Phytolaccaceae* R. Br., *Plumbaginaceae* Juss. s. str.), some taxa are naturalized: e.g., *Mirabilis nyctaginea* (Michx.) MacMill. (*Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Sweet) of *Nyctaginaceae*, some species of *Opuntia* Mill. (*Cactaceae*).

The updated family composition and new placement of the *Caryophyllidae* among eudicots invoke the re-evaluation of the phenotypic features of the group in a new taxonomic context. The objective of this study is to analyze the morphological diversity of fruits in *Caryophyllidae* in the framework of the local taxonomic composition revealed in the flora of Ukraine. In the order *Caryophyllales*, various fruit types were earlier described: capsular fruits, achenes, berries, drupes, and nuts. Dry fruits more likely belong to the ancestral fruit type among core *Caryophyllales*, many representatives of which are adapted to arid environmental conditions (Bittrich, 1993a). Capsular fruits with loculicidal, septicidal, and circumscissile dehiscence predominate for basal representatives of the order, while dry indehiscent fruits appear in taxa with a reduced ovule number. Berries and drupes are found to be rare. No quantitative treatment of the occurrence of fruit types according to the common approach has been made so far.

Materials and methods

Descriptive and morphogenetic characteristics of fruits of the representatives of *Caryophyllidae* occurring in Ukraine were referred from Kaden (1965), Roth (1977), Spjut (1994), Takhtajan (2009), and other sources. The information on the gynoecium structure (carpel and ovule number, placentation) was obtained from Eichler (1875, 1878), Takhtajan (2009), as also from the treatments of families in *The Families and Genera of Vascular Plants*, Volumes 2, 5, and 12 edited by K. Kubitzki et al. (see **Results** for specific citations). Three basic fruit types were recognized for the *Caryophyllidae* of the flora of Ukraine, comparable with those recognized for the monocots (Odintsova et al., 2022) and rosids (Odintsova, 2023a). Fruit coverings (enveloped or covered) are described in the second article

mentioned above. These basic fruit types are outlined below.

Capsule — dry dehiscent fruit composed of united carpels. In *Caryophyllidae*, superior or semi-inferior, mostly multi-seeded capsules with various dehiscence modes occur. In many species of *Amaranthus* L., the capsule is few- to one-seeded, called "utricle" (*Ukr*. мішечок) and it transforms into indehiscent one-seeded fruit in the other species. Capsules are paracarpous, lysicarpous, or of combined types (syncarpous multilocular at the base and lysicarpous or paracarpous unilocular above). Placentation is axile (at the base), parietal, or free-central (above).

Berry — totally fleshy indehiscent fruit. The studied representatives of *Caryophyllidae* possess oligomerous and polymerous, superior and inferior berries (uva and bacca, correspondingly), composed of united carpels or partially united carpels (*Phytolacca acinosa* Roxb.), with axile, parietal or combined placentation, with many to one ovule per carpel.

One-seeded fruit — monomerous, oligomerous or pseudomonomerous indehiscent fruit containing typically one seed and dispersed as a disseminule or as a multiple fruit in the dense infructescence. Most fruits of this category are called nut or nut-like (utricle) fruits. We excluded from this category one-seeded capsular fruits of many species of *Amaranthus*, because in that case, a disseminule is a naked seed fallen out from the fruit. In *Caryophyllidae* of the flora of Ukraine, one-seeded fruits mostly develop from the uni-ovulate unilocular ovary, composed of 2–3(5) united carpels, with the basal placenta. Only in *Nyctaginaceae* the gynoecium is described as monocarpellate and apocarpous.

In the annotated list of morphological fruit types, we reported for each family the approximate number of representatives occurring in the flora of Ukraine (with genera and species numbers indicated). The numbers of taxa were referred from Mosyakin and Fedoronchuk (1999) (where it was not mentioned) and other mentioned sources. Cultivated or escaped taxa were marked with an asterisk (*). Families are recognized according to Mosyakin (2013) and listed in alphabetical order, grouped in the orders *Caryophyllales* and *Santalales*. Then, we counted families, genera and species that possess each basic fruit type and created a carpological spectrum for each taxonomic level.

Results

Order *CARYOPHYLLALES*

****Aizoaceae*** **Martinov** (*Mesembryanthemum* ×*vascosilvae* (Gideon F. Sm., E. Laguna, F. Verloove & P.P. Ferrer) Sáez & Aymerich [=*M. cordifolium* L. f. × *M. haeckelianum* A. Berger; *Aptenia* ×*vascosilvae* Gideon F. Sm., E. Laguna, F. Verloove & P.P. Ferrer]) (Mosyakin, Mosyakin, 2021). The fruit is a loculicidal hygrochastic capsule as in most *Mesembryanthemoideae* Ihlenfeldt, Schwantes, Straka; it is pentalocular in *Mesembryanthemum* L. and tetralocular in *Aptenia* N.E. Br. s. str. (now often included in *Mesembryanthemum* s. l.) (Hartmann, 1993; Spjut, 1994). Sometimes in *Mesembryanthemum* related species, false septas growing from the midribs of the carpels; the fruit is designated as loculicidal schizocarpous capsule, with several fruitlets which are formed by splitting of false septas, so each fruitlet is composed of two halves of neihboring carpels (Roth, 1977). The ovary is inferior, with carpels partly sunken into the cup-like receptacle; columella composed of conical axis covered with ascidiate parts of carpels (Roth, 1977). In *Aizoaceae* (as also in *Cactaceae*), the conical floral axis is extremely sunken (invaginates) during flower development and causes a shift of the placentas from the axile into basal and basal-laminar position. The other result is a shift from the superior ovary into the inferior or semi-inferior ovary (Leins, Erbar, 2010). The superior part of the ovary dehisces with valves when moistened (Eichler, 1878).

Amaranthaceae **Juss. s. str.** (3/20) — utricle lysicarpous, di- or tri-merous, enveloped (Kaden, 1965). The ovary is superior, unilocular, with 2–3 stigmas, ovule mostly solitary, paired or numerous, placentation basal; the fruit is designated as dry thin-walled irregularly rupturing capsule (Townsend, 1993). The fruit features two bracteoles and a bract (Eichler, 1878).

A. The fruit is entitled a pyxidium-like utricle (*Ukr*. криночкоподібний мішечок) in most *Amaranthus* species; irregularly and circumscissile dehiscence of fruits occur (Kaden, 1965; Costea et al., 2001; Oyama et al., 2010). Spjut (1994) defined the fruit in most *Amaranthus* species as a pyxidium, while in *A. viridis* L. as an utricle — a small bladderlike fruit with one seed, thin fruit wall, dehiscent or indehiscent (Spjut, 1994: 121). In *Celosia* L., the fruit is circumscissile dehiscent, and has two or several seeds (Townsend, 1993). In *Celosia argentea* L.

(=*C. cristata* L.) the ovary is tricarpellate, ovules are numerous on basal-central placenta (Eichler, 1878). In *Gomphrena globosa* L., the ovary is dimerous (Eichler, 1878). In *Gomphrena* L., ovules are solitary and basal (Takhtajan, 2009).

B. Indehiscent or irregularly dehiscent fruit — in *Amaranthus blitum* L. and some other taxa of *Amaranthus*.

****Basellaceae*** **Raf.** (*Anredera cordifolia* (Ten.) Steenis). The fruit is an indehiscent, thin-walled nutlet, surrounded by two persistent winged sepals, sometimes they are considered as winged persistent bracteoles (Sperling, Bittrich, 1993; Takhtajan, 2009). Fruit is a **diclesium** — dry or fleshy one-seeded fruit covered or enveloped by fruiting perianthium (Spjut, 1994). Carpels three, ovary superior, unilocular; ovule solitary, basal (Eichler, 1878). Ovule is considered to be cauline in *Basella alba* L. (incl. *B. rubra* L.) (Sattler, Lacroix, 1988) or, alternatively, of carpellary origin (Sperling, Bittrich, 1993).

****Cactaceae*** **Juss.** (*Opuntia humifusa* Raf.; several other species are also reported as locally escaped). The fruit is an inferior unilocular multi-seeded conspicuous berry, composed of three or more carpels. Seeds are embedded in a fleshy pulp; the ovary is surrounded by pericarpel — a stem tissue enclosing the carpels; placentas are formed separately from the septa and alternating with them (hypanthial placentation) (Barthlott, Hunt, 1993). Pericarpel has no homologs in other taxa of *Caryophyllales*, it is evidence for the receptacular origin of the inferior ovary wall (Rosas-Reinhold et al., 2021). The fruit is an **arcosarcum** — indehiscent fruit with an undifferentiated fruit wall surrounded with an accrescent fleshy exocarp derived from perianthium or receptacle, synonim to inferior berry (Spjut, 1994). Placentas are basal-laminar, very flat, and broadened; see *Aizoaceae* (Leins, Erbar, 2010).

Caryophyllaceae **Juss.** (We accepted 46/209 taxa from the list of 49/231 taxa according to Fedoronchuk (2023), with the exclusion of 18 subspecies and taxa which need confirmation). Fruits are a capsule (mostly with loculicidal and/or septicidal dehiscence), berry, dry nutlet, or achene (Bittrich, 1993b). The ovary is superior (weaky inferior in *Paronychia* Mill.), sometimes on a short gynophore (anthophore) (Bittrich, 1993b). According to Eichler (1878), isomerous 5-merous (exceptional 4-merous) gynoecium with episepalous carpels appears in *Arenaria* L., and other *Alsineae* DC., *Cerastium* L., *Coronaria* Guett. (often included in *Silene* L. s. l.; see also taxa mentioned below), *Lychnis* L. (*Silene* s. l.), *Melandrium* Roehl. (*Silene* s. l.), *Silene* p. p., and *Viscaria* Bernh. Carpels are epipetalous in *Agrostemma* L. and *Spergula* L. with a 5-merous gynoecium, and in *Sagina* L., *Spergella* Rchb. (*Sagina* s. l.) with a 4-merous gynoecium. Gynoecium is trimerous in *Alsine* L. (*Stellaria* s. l.), *Arenaria*, *Corrigiola* L., *Cucubalus* L. (*Silene* s. l.), *Heliosperma* (Rchb.) Rchb., *Holosteum umbellatum* L., *Moehringia* L., *Silene* s. str. (most species), *Spergularia* (Pers.) J. Presl & C. Presl, and *Stellaria* L. s. str. Gynoecium is dimerous in *Dianthus* L., *Gypsophila* L., *Herniaria* L., *Moehringia muscosa* L., *Paronychia*, *Saponaria* L., *Scleranthus annuus* L., *S. perennis* L., *Vaccaria* Wolf (now included in *Gypsophila* s. l.). In the trimerous gynoecium, the odd carpel is posterior; in the dimerous gynoecium, carpels are always median (Eichler, 1878).

The ovary is septate during flower development in most species (Bittrich, 1993b), but becomes unilocular at anthesis (sometimes only basally multilocular), with free-central placentation (only in *Paronychieae* (Juss.) Dumort. the central column is short, the ovule is often solitary and basal) (Eichler, 1878). During the flower development, septas are dissolved from top to bottom, and sometimes the basal part of the ovary remains septate (Bittrich, 1993b). In the ovary, synascidiate and symplicate zones are present, the ovules in pluriovulate ovaries may be inserted in both zones but in *Paronychieae* the placenta is restricted to the synascidiate zone (Bittrich, 1993b). Ovules in *Sileneae* DC. are numerous, in *Alsineae* there are often only two ovules per carpel; ovules are arranged in two series in each carpel (Eichler, 1878; Bittrich, 1993b).

A. Capsule — fruit which occurs in most genera. The capsule is often denticidal — it dehisces regularly, incompletely, by teeth not more than one-fifth of its length (Spjut, 1994) with various combinations of dorsal and septicidal slits (Fig. 1A–R).

Classification of capsular fruits follows Kaden (1965).

1. Syncarpous trimerous covered, dorsi-laterally dehiscent — *Alsine*.
2. Hemi-lysicarpous.
   1) pentamerous, enveloped, incomplete disjunctive dehiscent — *Viscaria*;
   2) trimerous, enveloped, incomplete disjunctive-dorsally dehiscent — *Silene*;

3) dimerous, enveloped, incomplete disjunctive-dorsally dehiscent — *Vaccaria.*

3. Lysicarpous.

1) pentamerous, covered;

a) incomplete disjunctive-dorsally dehiscent — *Cerastium*, *Dichodon* (Bartl. ex Rchb.) Rchb. (except *D. viscidum* (M. Bieb.) Holub [*Cerastium dubium* (Bastard) Guepin], *Myosoton* Moench. (*Stellaria* s. l.);

b) disjunctive dehiscent — *Sagina nodosa* (L.) Fenzl., *Spergula* (except *Spergula arvensis* L. subsp. *linicola* (Boreau) Janch.);

c) indehiscent or rupturing — *Spergula arvensis* L. subsp. *linicola* (Boreau) Janch.;

2) pentamerous, enveloped;

a) incomplete disjunctive dehiscent — *Agrostemma*, *Coronaria*, *Lychnis*;

b) incomplete disjunctive-dorsal dehiscent — *Melandrium*;

3) tetramerous, covered, disjunctive dehiscent — *Sagina procumbens* L.;

4) trimerous, covered;

a) disjunctive dehiscent — *Minuartia*, *Spergularia*;

b) disjunctive-dorsal dehiscent — *Moehringia*, *Stellaria*;

c) incomplete disjunctive-dorsal dehiscent — *Arenaria*, *Dichodon viscidum* (M. Bieb.) Holub [*Cerastium dubium* (Bastard) Guepin], *Holosteum* Dill. ex L.;

5) trimerous, enveloped, incomplete disjunctive-dorsal dehiscent — *Elisanthe* (Fenzl ex Endl.) Rchb. (*Silene* s. l.);

6) dimerous, enveloped, incomplete disjunctive-dorsal dehiscent — *Dianthus*, *Gypsophila*, *Saponaria.*

B. Berry — fruit is trimerous in *Cucubalus baccifer* L. [now mainly accepted as *Silene baccifera* (L.) Durande] (Bittrich, 1993b). According to Kaden (1965), *C. baccifer* has a lysicarpous trimerous covered capsule, indehiscent or rupturing. Morphologically, the fruit in *C. baccifer* resembles the capsular fruit in *Silene* s. str.: it is trimerous, with free-central placenta and gynophore. However, it has a fleshy fruit wall, and is indehiscent. In the sectioned fruit, the remnants of septas on the thin fruit wall are visible, as well as three free-central placentas (Fig. 2A, B).

C. Nut (achene or utricle) — fruit lysicarpous dimerous, enveloped, indehiscent in 10 species of genera *Herniaria*, *Scleranthus* L., *Paronychia cephalotes* (M. Bieb.) Besser, and *Queria hispanica* L.

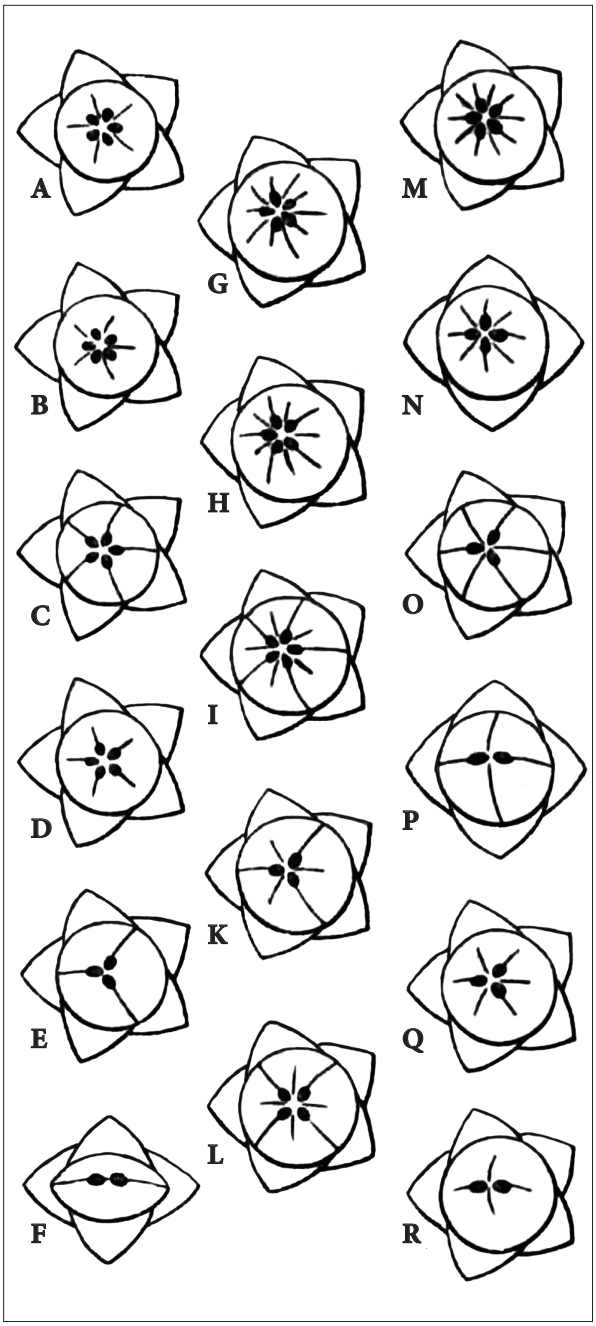

Fig. 1. Arrangement of dehiscence slits in fruits of *Caryophyllaceae* (after Eichler, 1878), names of taxa are given according to the original work. A: *Agrostemma*; B: *Lychnis*; C: *Spergula*; D: *Viscaria*; E: *Alsine*; F: *Bufonia*; G: *Melandrium vespertinum*; H: *M. sibiricum*; I: *Malachium*; K, L: *Arenaria*; M: *Cerastium*; N: *C. quaternellum*; O: *Stellaria*; P: *Moehringia muscosa*; Q: *Silene*; R: *Dianthus*. Sepals are presented in figures surrounding the fruit; black circles in the center of the capsule mark the carpels' tips

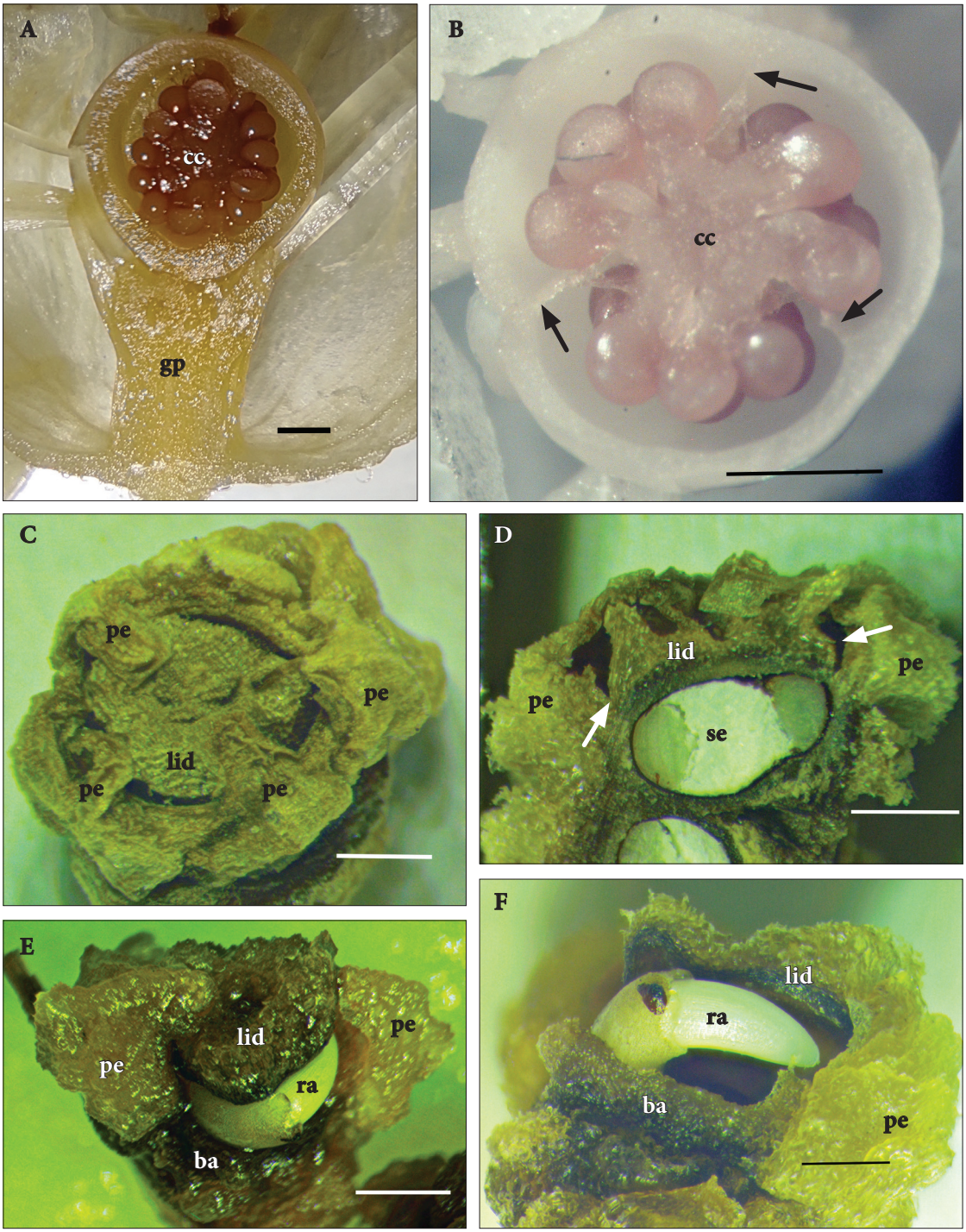

Fig. 2. Dissected fruits of *Cucubalus baccifer* [now mainly accepted as *Silene baccifera* (L.) Durande] (*Caryophyllaceae*) (A, B) and *Beta vulgaris* (*Chenopodiaceae*) (C–F). A: fruit in longitudinal section; B: fruit in transversal section, black arrows mark remnants of septas; C: indehiscent ripe fruit from the above; D: fruit in longitudinal section; note the inferior ovary and curved embryo in seeds, circumscissile slit is marked with white arrows; E, F: dehiscing fruit with radicle enforcing the lid to detach the base; ba — fruit base, cc — central column; gp — gynophore, lid — fruit lid; pe — perigonium members; ra — radicle; se — seed. Scale bars 1.0 mm

***Chenopodiaceae* Vent.** [included in *Amaranthaceae* Juss. sensu APG IV (2016)] (20/124) — fruit is a superior lysicarpous utricle (Kaden, 1965). The fruit is a nut, utricle or achene, sometimes dehiscent, the pericarp is membranous. The fruit is covered by persistent perianth, bracts, and bracteoles (the latter are accrescent and modified), often dispersed in infructescences (Kühn, 1993). Spjut (1994: 29) treated the fruit in *Chenopodium* L. as a typical achene, a uni-seeded indehiscent fruit with a pericarp contiguous to the seed. In *Atriplex* L. and *Salsola* L., the fruit is interpreted as a diclesium, a simple dry or fleshy achene-like or utricular fruit covered with a dry accrescent fruiting perianthium (Spjut, 1994). The ovary is unilocular, uni-ovulate, with a basal ovule (Eichler, 1878).

According to Kaden (1965), fruits are classified as follows.

A. Fruit tetramerous, covered with bracts — *Spinacia* L.

B. Fruit dimerous.

1. Pyxidium covered with perigonium, dehiscing with a circumscissile lid — *Beta* L. In *Beta*, the ovary is almost inferior (Eichler, 1878; Volkens, 1893); the fruit opens with a lid being forced to detach by a germinating embryo (Volkens, 1893). The fruit in *Beta vulgaris* L. was called by Spjut (1994: 53) a **catoclesium**, a compound unit of indehiscent fruitlets enclosed by leaves, bracts or fused perigonium parts. As it has been found earlier, the fruit in *B. vulgaris* dispersed as a diaspore with a seed inside (Fig. 2C–D); it dehisces during the germination of the embryo (Fig. 2E, F). Therefore, we consider the fruit of *Beta vulgaris* to be of a one-seeded basic fruit type.

2. Fruit indehiscent, dry.

1) enveloped with perigonium — most genera (*Chenopodium*, *Kochia* Roth (now included in *Bassia* All.), *Salsola* s. l., *Suaeda* Forssk. ex J.F. Gmel., etc.);

2) covered — *Corispermum* L.;

3) enveloped by bracts — *Atriplex*, *Ceratocarpus* L., *Krascheninnikovia* Gueldenst.;

4) semi-inferior, enveloped with a perigonium — *Halocnemum* M. Bieb., *Salicornia* L.

Heteromorphy of fruits and seeds is widespread in the family; it was reported in *Atriplex*, *Chenopodium*, *Suaeda*, *Salsola*, *Salicornia*, and other genera (Levina, 1957; Pijl, 1982; Kühn, 1993).

***Droseraceae* Salisb.** (2/5) — Fruit is a paracarpous superior 3–5-merous, covered, dorsally dehiscent capsule (Kaden, 1965). Fruit is a loculicidal capsule (Spjut, 1994; Kubitzki, 2003a). Placentation is parietal, ovules are numerous. *Aldrovanda vesiculosa* L. has 5-merous ovary, with 1–4-ovulate placentas (Eichler, 1878); seeds are released underwater after fruit rotting (Kubitzki, 2003a).

***Frankeniaceae* Desv.** (*Frankenia hirsuta* L., *F. pulverulenta* L.) — a paracarpous superior 3-merous enveloped capsule, dorsally dehiscent (Kaden 1965). The fruit is a loculicidal capsule (Spjut, 1994; Kubitzki, 2003b). Placentation is parietal, ovules are numerous (Eichler, 1878).

***Molluginaceae* Bartl.** (*Glinus lotoides* L., *Mollugo cerviana* (L.) Ser.) — superior trimerous syncarpous enveloped capsule, dorsiventrally dehiscent (Kaden, 1965). The fruit is a loculicidal capsule, placentation axile (Endress, Bittrich, 1993). Spjut (1994) suggested that the fruit in *Molluginaceae* is a septifragal capsule — capsular fruit, opened incompletely along the dorsal sutures and breaking the septas near the persistent central columella. In *Mollugo cerviana* the ovary is 3-locular with 3 sessile stigmas, ovules numerous, arranged in two rows in each locule; the fruit is a loculicidal 3-valved capsule with persistent stamens and stigmas, enveloped by tepals (Maddala, Aluri, 2019). In *Glinus lotoides*, the ovary is 5-locular with 5 sessile stigmas, containing about 200 (182–242) ovules, arranged in two rows in each locule; fruit is a loculicidal 5-valved capsule with persistent stamens and stigmas, enveloped by tepals. In both species, the capsule opens when moistures; seed dispersal is anemochorous, ombrohydrochorous, and hydrochorous (Endress, Bittrich, 1993; Sulakshana, Raju, 2018; Maddala, Aluri, 2019).

***Montiaceae* Raf.** (*Montia fontana* L.) — a lysicarpous, trimerous, superior, covered, disjunctively dehiscent capsule (Kaden, 1965). Placentation is free-central or basal; the capsule dehisces with three involute reflexed valves, thus forcibly ejecting the seeds (Carolin, 1993). The ovary is trilocular, with a solitary ovule in each locule, attached to the central axis; the fruit is a trivalvate capsule (Eichler, 1878).

******Nyctaginaceae* Juss.** (1/3; ******Mirabilis* L. s. l., incl. *Oxybaphus*, 3 spp., *Mirabilis nyctaginea* (= *Oxybaphus nyctagyneus*) is locally naturalized) — The fruit is an achene or thin-walled nutlet enveloped by persistent perianthium base (anthocarp) (Bittrich, Kühn, 1993). An anthocarp is treated as a lower portion of a corolla-like calyx (Vanvinckenroye et al., 1993). The fruit is a typical diclesium,

like in *Basellaceae*, according to Spjut (1994). The gynoecium is monomerous, ovule one, basal, fruit is achen-like, covered with the lower portion of corolla forming "induvium" (anthocarpium) (Eichler, 1878). The researchers who studied flower development suggested that an ovule in *Nyctaginaceae* is of cauline origin (Sattler, Perlin, 1982) or, from another viewpoint, of carpellate origin (Vanvinckenroye et al., 1993).

****Phytolaccaceae* R. Br.** (*Phytolacca acinosa* Roxb., *P. americana* L.). The fruit is a berry, aggregate or syncarpous, depending on the degree of connation between carpels. Carpels are more or less united, styles free, ovary superior, ovule one per carpel, fruits indehiscent (Rohwer, 1993). Apocarpy is considered to be a secondary condition in *Phytolacca*, a kind of secondary "apocarpy" or "pseudoapocarpy" (Rohweder, 1965; Eckardt, 1976). Spjut (1994) identified the fruit in *Phytolacca* as a baccarium — a berry derived from the schizocarpic gynoecium consisting of fleshy-indehiscent fruitlets. In *P. acinosa*, carpels are almost free, 7–8 in number, with persistent stylodia (Fig. 3A, B), while in *P. americana* there are 10 carpels; in both species carpels are fused laterally during the early flower development (Ronse De Craene et al., 1997). There is no difference between apocarpous and syncarpous gynoecium at the initiation stage in this genus, but later during the flower development, septas develop differently in different species, forming more or less united carpels; so there is no true apocarpy in the genus (Zheng et al., 2015). According to Endress (2011, 2019), the gynoecium of *Phytolacca* with bulged ovaries is often misinterpreted as apocarpous, but really is a syncarpous gynoecium with common transmitting tract to ovules. The ovule in *Phytolacca* develops separately from carpellary tissue on the floral apex, thus the placentation as axile; the synascidiate zone is small compared to the symplicate and asymplicate zones (Ronse De Craene, 2021). The increasing size of the floral apex may be responsible for the spatial separation and loosening of the connections between carpels, which appear almost free.

***Plumbaginaceae* Juss.** (5/26; including *Armeriaceae* Horan. and *Limoniaceae* Ser.) — The fruit is a dry membranous one-seeded achene, enclosed in persistent calyx, dispersed by wind (Kubitzki, 1993). Sometimes the fruit is a capsule with circumscisisle or valvate dehiscence (Kubitzki, 1993). The fruit is lysicarpous, superior, pentamerous, pseudomonomerous (Kaden, 1965). According to Spjut (1994), the fruit is a diclesium. The ovary is unilocular, uni-ovular, with five antesepalous stylodia; the ovule is basal, on a long funiculus curved around the ovule (Eichler, 1875); it has been called circinotropous ovule (De Laet et al., 1995). The gynoecium is always pentamerous, ovule solitary, basal (Kubitzki, 1993). The ovule is born on the floral apex (with no touching to the carpel blades) (De Laet et al., 1995), thus, the gynoecium was treated as acarpellate sensu Sattler and Perlin (1982) and Sattler and Lacroix (1988). The prominent obturator is formed on the base of the style downwards into the ovary by meristematic activity of the inner epidermis (Roth, 1977; De Laet et al., 1995).

A. The fruit is an indehiscent achene in **Ceratostigma plumbaginoides* Bunge and most species of *Limonium* Mill.

B. The fruit is a capsule which dehisces by an apical lid in *Goniolimon* Boiss. or by basal circumscissile slit in *Armeria* (DC.) Willd. (Pax, 1889). In *Psylliostachys spicatus* (Willd.) Nevski capsule is irregularly dehiscent (Kubitzki, 1993).

***Polygonaceae* Juss.** (11/101). The fruit is a lysicarpous superior nutlet, enclosed by fruiting perigonium (Kaden, 1965). The fruit is an achene, trigonal in shape, achene is winged in *Fagopyrum* Mill., *Oxyria* Hill, *Rheum* L.; the perigonium is persistent and enlarged serving for dispersal in *Fallopia* Adans. and members of the tribe *Polygoneae* Eaton (Brandbyge, 1993). According to Spjut (1994), the fruit is a diclesium**.** The ovary is unilocular, uni-ovular, with 2–3 carpels, ovule is basal. The fruit is an achene, wings are formed by the fruiting ovary (Eichler, 1878).

Below, fruits of *Polygonaceae* are classified according to Kaden (1965).

A. Fruit trimerous, covered with a perigonium — *Fagopyrum.*

B. Fruit trimerous, enveloped — *Atraphaxis frutescens* (L.) K. Koch, *Bistorta officinalis* Delarbre, *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre, *Fallopia convolvulus* (L.) Á. Löve, *Fallopia dumetorum* (L.) Holub, *Koenigia alpina* (All.) T.M. Schust. & Reveal, *Polygonum arenarium* Waldst. & Kit., *P. aviculare* L., *P. neglectum* Besser (=*Polygonum aviculare* L. subsp. *neglectum* (Besser) Arcang.), *P. patulum* M. Bieb., *P. salsugineum* M. Bieb., *Rumex* L., *Rheum.*

C. Fruit dimerous, enveloped — rest of species: *Atraphaxis replicata* Lam., *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Persicaria* Mill. (*P. orientalis* (L.) Spach, *P.*

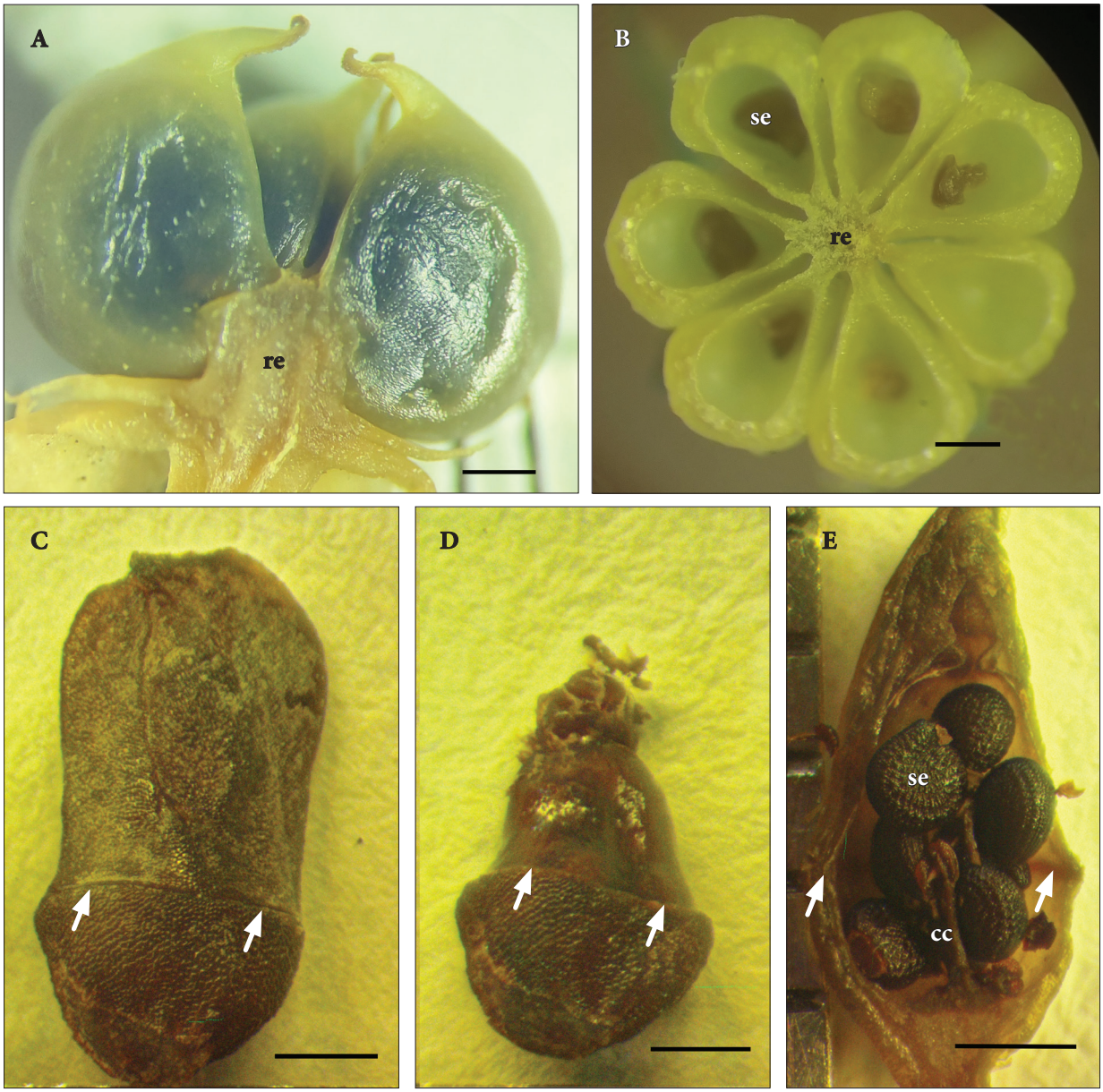

Fig. 3. Dissected fruits of *Phytolacca acinosa* (*Phytolaccaceae*) (A, B) and cleistogamous fruit of *Portulaca oleracea* (*Portulacaceae*) (C–E). A: fruit in longitudinal section; B: fruit in transversal section; C: fruit covered with sepals; D: fruiting ovary with deleted sepals; E: longitudinal section of the fruiting ovary; the circumscissile slit (and sepal bases) is marked with white arrows; cc — central column; re — receptacle; se — seed. Scale bars 1 mm

lapathifolia (L.) Delarbre, *P. amphibia* (L.) Delarbre, *P. diospirifolia* (Cham. & Schltdl.) Funez & Hassemer, etc.).

***Portulacaceae* Juss.** (*Portulaca oleracea* L., **P. grandiflora* Hook.) — capsule lysicarpous trimerous semi-inferior, unilocular, many-seeded, enveloped by calyx, circumscissile dehiscent (Kaden, 1965). Placentation is free-central or basal (Carolin, 1993). Fruit is a pyxidium (Roth, 1977; Spjut, 1994). Eichler (1878) reported 4- or 5-carpellate ovaries in *P. oleracea* and the polymerous (with 8 carpels) ovary in *P. grandiflora*. Roth (1977) described the anatomy of the dehiscence line in *P. oleracea*. She revealed that basal portion of capsule

(sunken into hypanthium) is rigid and lignified while the lid is relatively thin. The dehiscence zone occurs along the line of mechanical weakness composed of thin-walled parenchyma. The lid separates from the capsule base due to the pressure caused by growing seeds (Roth, 1977). According to our personal observations, flowers of *P. oleracea* found in Lviv City are often cleistogamous, dehiscing with a lid being covered by a closed perianthium (Fig. 3C–E). The sepals are attached to the ovary at the level of dehiscing.

***Tamaricaceae* Link** (2/8, including a new species in the flora of Ukraine *Tamarix laxa* Willd.: see Bronskov, Bronskova, 2024). The fruit is a paracarpous superior 3–4-locular covered capsule, dorsally dehiscent (Kaden, 1965). The fruit is a loculicidal capsule (Eichler, 1878; Spjut, 1994; Gaskin, 2003). Carpels (2)3–4(5), ovary unilocular, sometimes almost plurilocular; placentation parietal, basal or parietal-basal; calyx persistent in fruit (Gaskin, 2003). In *Myricaria* Desv., there are three carpels, in *Tamarix* L., the ovary can also be 4-, 2- or 5-carpellate, ovules are numerous, arranged basally on parietal placentas; in *Tamarix*, placentas are fused together at the bottom of the ovary (Eichler, 1878).

Order *SANTALALES*

***Loranthaceae* Juss.** (*Loranthus europaeus* Jacq.). The fruit is an inferior one-seeded berry, crowned with a calyx which is reduced to the calyculus (Kuijt, Hansen, 2015a, 2015b). The ovary is inferior, tricarpellare, solid, with 1–6 embryo sacs inside (Eichler, 1878). Carpels 3–4; ovary is unilocular, with 4–12 ovules embedded in the basal tissue of the ovary (Takhtajan, 2009). The placenta is missing, archesporial cells develop in the subepidermal layer of the ovary bottom (Eames, 1961). The viscid layer is located outside the vascular bundles of the fruit wall (Teryokhin, 1977).

***Santalaceae* R. Br.** (3/11) — fruits inferior, one-seeded (Kuijt, Hansen, 2015a, 2015c). Ovary inferior, bicarpellate, solid, with one central orthotrop ovule inside (Eichler, 1878). Gynoecium is supposed to be lysicarpous, with free-central or reduced placentas (Teryokhin, 1977).

A. Inferior paracarpous (pseudomonomerous) dry drupe — *Thesium* L. (Kaden, 1965). The fruit is a small nutlet with conspicuous surface venation, petals persistent, calyculus absent, the ovule is attached to the tip of the convoluted funiculus (Kuijt, Hansen, 2015c). In many *Thesium* species, the elaiosome is formed from the pedicel and the base of the ovary adapting fruit for myrmecochory; fruit is a nutlike achene or fleshy drupe (García et al., 2024). The gynoecium is composed of (2)3(5) carpels, the ovary is superior to inferior, completely uni-locular or with basal septa, with straight or spirally coiled free-central placenta bearing 1–4, less often 4–5 pendulous ovules. Ovules are well-developed (Eames, 1961).

B. Inferior paracarpous (pseudomonomerous) fleshy fruit, bacca (inferior berry) — *Arceutobium oxycedri* (DC) M. Bieb. and *Viscum* L. (Kaden, 1965; Spjut, 1994). Carpels 3–4, fruit is 1–2 seeded berry (Takhtajan, 2009). Since fleshy fruit of *Viscaceae* does not consist only of carpel tissue (ovary is inferior), it is not a true bacca, but rather a pomaceous fruit (pyrenarium with several stones), or, alternatively, it was proposed to denominate such fruit a "viscidio" in allusion to the presence of the viscin layer, which is exclusive for this group of plants (Polli et al., 2016). The fruit contains a seed lacking testa, surrounded by endosperm and viscid layer, which is located inside the vascular bundles of the fruit wall (Fig. 4A) (Teryokhin, 1977).

In *Arceutobium* M. Bieb., the placenta is reduced to a central massive bulge, with two or more ategmic ovules inside (nucellus undifferentiated) (Eames, 1961). In the *Arceuthobium* fruit, perianth members are two; the remarkable explosive dehiscence of fruits occurs, in which the minute, bullet-shaped seed may be shot away for 20 m or more. In nature, the *Arceuthobium* fruit recurves when mature and the seed is expelled upwards through its base (Kuijt, Hansen, 2015d). In *Arceuthobium oxycedri*, the proximal part of the fruit is light-green, and the distal part is dark-green; the dispersed seeds are ballistic and ornitochorous (Krasylenko et al., 2017).

In *Viscum album* L., the placenta is missing, archesporial cells develop in the subepidermal layer of the ovary bottom (Eames, 1961). The fruit a 1(2)-seeded berry, predominantly white, with green endosperm; the seed is surrounded by a massive layer of viscin (Kuijt, Hansen, 2015d). According to our own observations, the fruit in *V. album* is spherical, inferior, and white, with green endosperm and embryo inside (Fig. 4B–D). In the fruit treated with phloroglucinol and chloride acid, a positive reaction for lignin in the inner zone of the fruit wall was revealed (Fig. 4D). This test indicates that the fruit

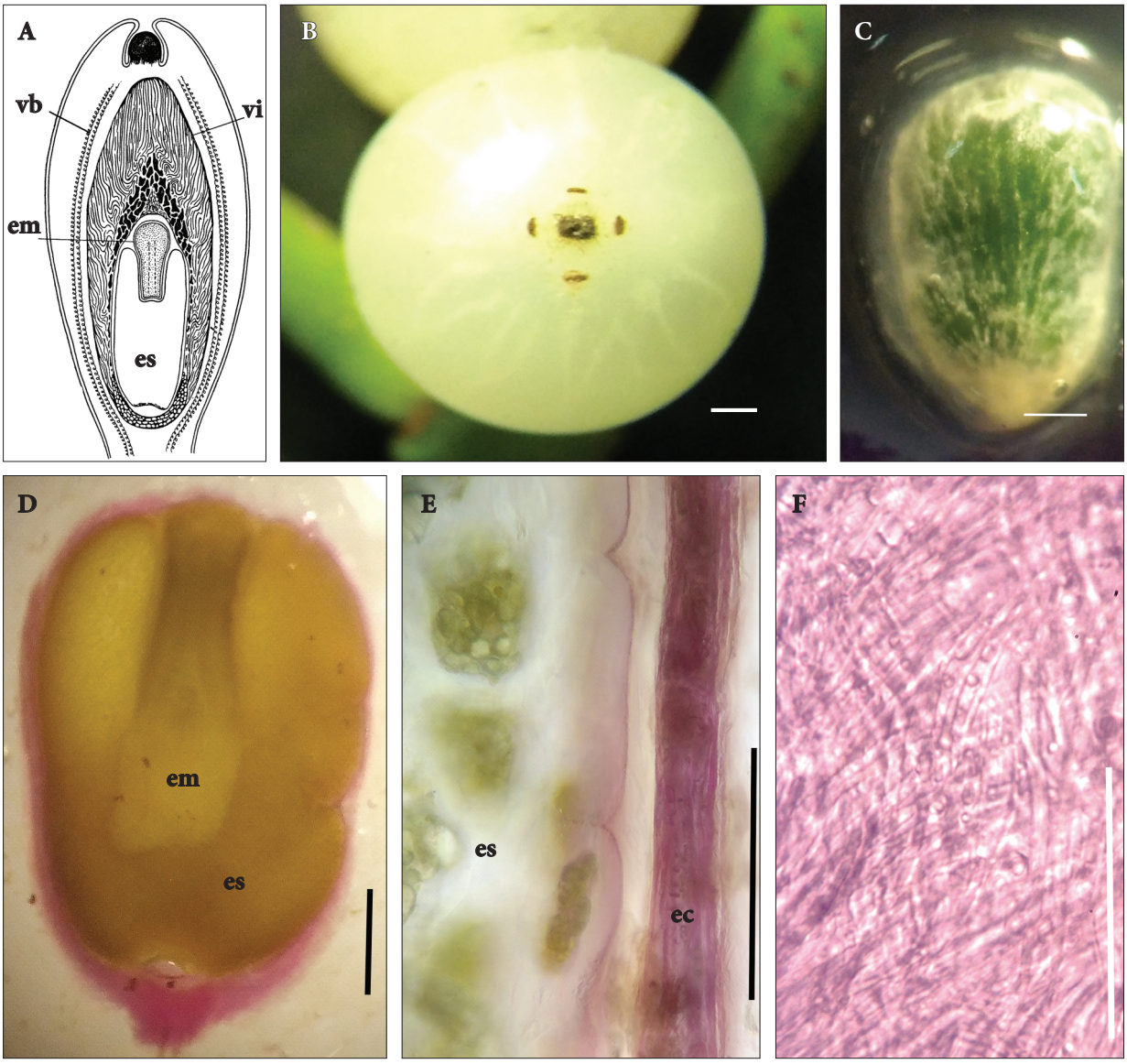

Fig. 4. Fruit structure in *Santalaceae* (A–F). A: fruit inner structure in *Arceuthobium oxycedri* (from Teryokhin, 1977: 151); B–F: fruit in *Viscum album*; B: berry-like one-seeded inferior fruit with scars of four perianth members, viewed from above; C: fruit central part released from viscid layer, green endosperm is visible, covered with whitish "endocarp"; D: longitudinally sectioned fruit treated with phloroglucinol and chloride acid, positive reaction for lignin in thin "endocarp" zone is evident; E: lignified cells on the sectioned endocarp and endosperm; F: lignified endocarp; ec — endocarp; em — embryo, es — endosperm, vb — vascular bundle, vi — viscid layer. Scale bar 1 mm (B–D); 100 mkm (E), 50 mkm (F)

has a thin lignified "endocarp" composed of a few layers of elongated cells arranged in different dimentions (Fig. 4E, F). The external cell walls of endosperm are also lignified (Fig. 4E). Therefore, we suggested that the fruit in *V. album* is a one-seeded berry-like pyrenarium (one-seeded basic fruit type), not a true berry.

Discussion

Morphogenetic characteristics of fruits

According to the concept of morphogenesis of the fruit (Odintsova, 2022), we distinguish pre-anthetic and post-anthetic stages in the morphogenesis of the fruit. From this viewpoint, characteristics of

the gynoecium of an anthetic flower are regarded as characteristics of the fruit at the pre-anthetic stage. The gynoecium in members of *Caryophyllidae* in the flora of Ukraine can be 2-, 3-, 4-, 5-merous, or polymerous. The most common condition is a trimerous syncarpous gynoecium, found in 11 families. The pentamerous condition of the gynoecium (isomerous to the perianthium) is found in *Aizoaceae*, *Caryophyllaceae*, *Droseraceae*, *Plumbaginaceae*, and *Tamaricaceae*, while the polymerous gynoecium (with 8–10 carpels) appears only in taxa of *Phytolaccaceae*. The true monomerous gynoecium is found in *Nyctaginaceae*; it develops into a monocarpous fruit *sensu* Leins and Erbar (2010). Pseudomonomerous one-seeded fruits developing from the oligomerous gynoecium are typical for *Amaranthaceae* s. str., *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Plumbaginaceae*, *Basellaceae*, and some *Caryophyllaceae*. Most taxa of *Loranthaceae* and *Santalaceae* also have the uni-ovulate gynoecium; however, their structure is not typical because of the absence of discrete ovules. The number of ovules varies from many (*Cactaceae*, *Caryophyllaceae*) to one per carpel (*Montia*, *Phytolacca*) or one per ovary (*Amaranthaceae*, *Basellaceae, Chenopodiaceae*, *Plumbaginaceae*, *Polygonaceae*).

Within *Caryophyllaceae*, members of the earliest-diverging clade reconstructed from molecular phylogeny (Greenberg, Donoghue, 2011) are inferred to have had one-seeded, indehiscent or irregularly dehiscent fruit (utricle), like those found in *Amaranthaceae*. The evolution of capsular fruits is inferred to have taken place along the branch subtending a clade that includes *Sperguleae* (mostly containing former members of *Paronychioideae*) and the remainder of *Caryophyllaceae*. This part of the family having capsular fruits and some other morphological synapomorphies was referred to as *Plurcaryophyllaceae* A.K. Greenberg and M.J. Donoghue (2011).

Apocarpous aggregate gynoecia and fruits have not been found in the representatives of subclass *Caryophyllidae* in the flora of Ukraine. However, in *Phytolacca acinosa* the gynoecium is considered to be secondary apocarpous (a syncarpous gynoecium with reversal to the mininized carpel fusion). The reduced connection between carpels may also have facilitated the transition to a single carpel in close relatives, as it has evolved in *Petiveriaceae* C. Agardh and *Nyctaginaceae* (Ronse De Craene, 2021).

The inferior ovary occurs in the taxa of *Aizoaceae* and *Cactaceae* cultivated and escaped in Ukraine, as also in parasitic *Loranthaceae* and *Santalaceae*. In *Beta* (*Chenopodiaceae*) the ovary is almost inferior, too (Eichler, 1878); it is weaky inferior in *Paronychia* (*Caryophyllaceae*) or semi-inferior in *Portulaca* (*Portulacaceae*). These families are not closely related, and for that reason we suppose the inferior ovary in these families could have evolved independently.

The syncarpous multi-locular gynoecium with an axile placenta is characteristic for *Aizoaceae*, *Molluginaceae*, and *Phytolaccaceae*. The gynoecium is paracarpous and unilocular with parietal placentation (or derived placentation) in *Cactaceae*, *Droseraceae*, *Frankeniaceae*, and *Tamaricaceae*. The lysicarpous multi-ovulate gynoecium with free-central or basal placentation is found in *Caryophyllaceae*, *Montiaceae*, and *Portulacaceae*. The unilocular pseudomonomerous gynoecia of *Caryophyllales* are often regarded as lysicarpous, with a basal placenta and reduced ovule number. Basal placentation is regarded to be a derived state from axile placentation in the gynoecia with reduced ovule number.

One of the synapomorphic characters of *Caryophyllales* is the absence of septas in the pluricarpellate gynoecium (Bittrich, 1993a; Takhtajan, 2009). Septas can be partly reduced in the upper portion of the ovary or totally reduced from the ovary base to the top. The placentation is transformed from the axile (if septas are present) to free-central or (sub) basal (if septas are missing and the ovule number is low or reduced to one). This condition appears, for example, in *Cucubalus baccifer* and other *Caryophyllaceae*. The free-central placentation almost exclusively occurred in the superasterid clade, while in basal clades of angiosperms, and in rosid and monocots, it is rare (Shivaprakash, Bawa, 2022).

Fruits in *Santalaceae* and *Lorantaceae* are one-seeded and the fruit wall is presumably fleshy, so most researchers consider them berry-like. If the lignified cell layers are considered to be the endocarp, the fruit should be named a pyrenarium. The lignified thin endocarp was found in *Viscum* fruits previously, for the first time, probably by Gjokic (1896), later also by Von Grazi and Urech (1981), Godschalk (1983), and de Almeida et al. (2023); the authors of the two latter publications insisted that the seed coat is absent. Consequently, it is most evident the origin of lignified tissue from the fruit wall (endocarp) but not from the rudiments of the seed coat.

There is a great diversity of dehiscence of capsular fruits in *Caryophyllales*. It can be dorsal

Table 1. **Distribution of the basic fruit types in the families of *Caryophyllidae* in the flora of Ukraine**

Basic fruit type	Families representing this fruit type
Capsule	*Aizoaceae*, *Amaranthaceae* (most species), *Caryophyllaceae* (most species), *Droseraceae*, *Frankeniaceae*, *Molluginaceae*, *Montiaceae*, *Plumbaginaceae* (*Armeria, Goniolimon, Psylliostachys*), *Portulacaceae*, *Tamaricaceae*
Berry-like fruit	*Cactaceae*, *Caryophyllaceae* (*Cucubalus baccifer*), *Phytolaccaceae*
One-seeded fruit	*Amaranthaceae* (*Amaranthus*), *Basellaceae*, *Caryophyllaceae* (*Herniaria*, *Paronychia*, *Queria*, *Scleranthus*), *Chenopodiaceae*, *Nyctaginaceae*, *Plumbaginaceae (Ceratostigma, Limonium), Polygonaceae*; *Loranthaceae*, *Santalaceae*

(loculicidal), dorsi-ventral, dorsi-lateral, disjunctive (*i.e.* septicidal in the unilocular gynoecium without septas), disjunctive-dorsal, transversal (circumscissile), or irregular (rupturing). The longitudinal slits can be short (denticidal capsule in many *Caryophyllaceae*) or as long as the fruiting ovary. The capsular inferior and semi-inferior fruits are found in *Aizoaceae* and *Portulacaceae*, with dehisce above the bases of sepals. In *Aizoaceae*, the longitudinal dehiscence occurs, while in *Portulacaceae* the transversal slit is formed at the level of sepal bases. The same condition appears in *Beta vulgaris* with one seed inside. According to our classification of variants of the location of dehiscence slits in the inferior fruits (Odintsova, 2016), we can call this variant a suprasepalous dehiscence. The opposite condition was found in *Onagraceae*, where dorsal slits are formed along the fruiting ovary beneath sepal bases (*i.e.* infrasepalous) (Odintsova, 2016). Suprasepalous dehiscence occurs in the carpellary tissues, without engagement of the complex tissue of the inferior ovary wall; and it is regarded to be an ancestral condition compared to the infrasepalous one.

Functional characteristics of fruits

Among *Caryophyllidae* of the flora of Ukraine, several functional fruit types have been found. Berries and one-seeded fruits are indehiscent diaspores, developing adaptations for dispersal as a whole unite, while capsular fruits release naked seeds which demonstrated dispersal adaptations as separate units.

Most capsular fruits of *Caryophyllales* have a xerochastic trigger for opening the fruit during desiccation. *Aizoaceae* and *Molluginaceae* are known to have a hygrochastic dehiscence, and their capsules open suddenly, which is very characteristic of plants in arid conditions (Roth, 1977). Many *Caryophyllaceae* have fruits that open incompletely, which is characteristic of ballistochores, keeping the seed container almost intact (Pijl, 1982).

According to Fedoronchuk and Didukh (2002), most *Caryophyllaceae* have small seeds dispersed by wind; the second most common dispersal mode is barochory, while endozoochory, mirmecochory, epizoochory, and other modes are rare. In that study, ballistochory was obviously regarded in the category of anemochory, as well as tumbleweeds (*Gypsophila*, some *Silene* species). Ballistochorous plants can disperse by seeds or by one-seeded fruits (*Polygonum*). The first variant is known as the *Caryophyllaceae*-type of dispersal of ballistochores and the second variant as the *Apiaceae*-type (Levina, 1957).

One-seeded fruits of *Caryophyllales* are mostly autochorous and anemochorous, and small. Anemochores have fruits winged with attached wings derived from bracts (*Atriplex*, *Ceratostigma*), perianth (*Anredera*), or pericarp (*Polygonaceae*). There are no anemochorous one-seeded fruits with hairy diaspores. Anthocarps of *Nyctaginaceae* can be dispersed by various agents: animals, wind, or water (Bittrich, Kühn, 1993).

Berry-like fruits of *Caryophyllales* and *Santalales* are dispersed by birds (Pijl, 1982). The fruits are usually red, black, purple, green, yellow, or white. Among representatives of *Santalales*, it is related with parasitism on tree branches (Krasylenko et al., 2019). There are no parasites with small seeds among woody plants of *Santalales*, while fruits in herbaceous *Thesium* species are dispersed mostly by ants (García et al., 2024), and in *Arceuthobium oxycedri* they are dispersed ballistically.

Distribution of basic fruit types among *Caryophyllidae*

Only limited morphological diversity of fruit types in the representatives of *Caryophyllidae* was found in Ukraine (Table 1), compared with monocots and rosids, where five and seven basic fruit types were revealed (Odintsova et al., 2021; Odintsova, 2023a).

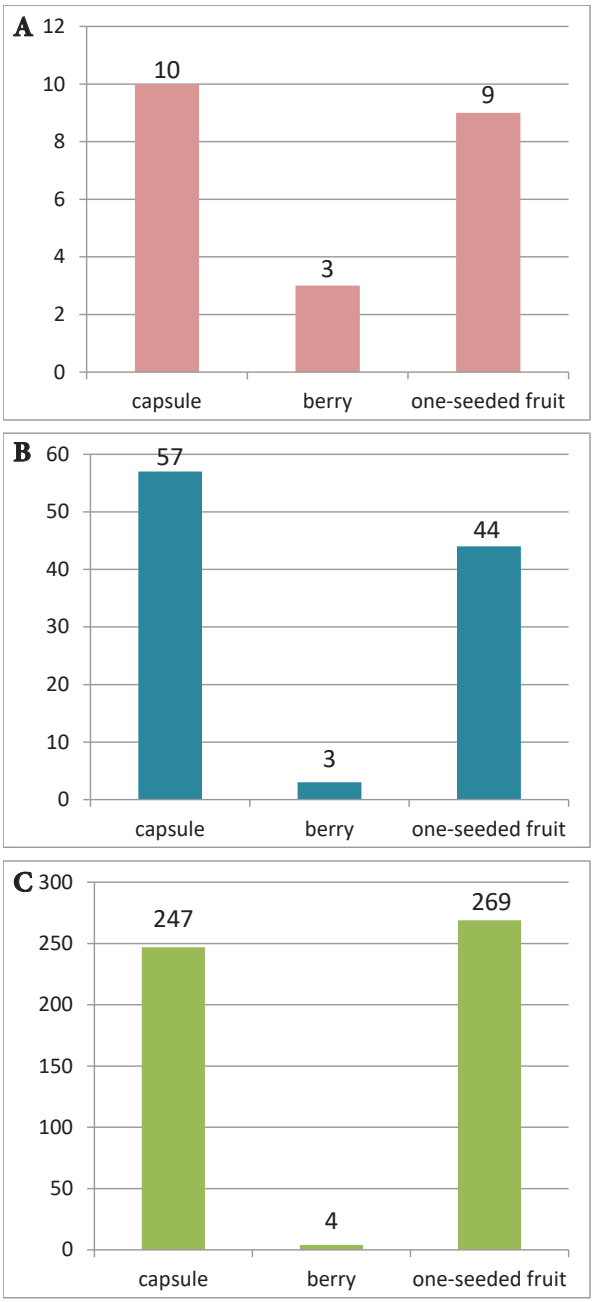

Fig. 5. Number of taxa of the subclass *Caryophyllidae* of the flora of Ukraine having basic fruit types, a capsule, berry, and one-seeded fruit. A: families; B: genera; C: species

Within *Caryophyllidae*, there was no gynoecium with postgenital carpel fusion found, and the merosity of the gynoecium is various; the condition is quite different from the monocot's gynoecium with a widespread intermediate degree of carpel fusion and trimerous condition (Odintsova et al., 2022). Comparing to *Rosidae* (Odintsova, 2023a), there were no multi-follicles, multi-seeded monocarps, multi-seeded pyrenaria, schizocarps, and articulate fruits found.

The three largest (in terms of species numbers) families of *Caryophyllidae* in the flora of Ukraine, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae,* and *Polygonaceae*, together compose 77 genera and ca. 434 species that is 75% and 83% of genera and species richness, correspondingly. Among them, *Caryophyllaceae* have mostly capsular fruits, while *Chenopodiaceae* and *Polygonaceae* have one-seeded dry fruits. Several basic types of fruits were found in *Amaranthaceae, Plumbaginaceae* (capsular and one-seeded indehiscent fruit), and *Caryophyllaceae* (capsule, berry, and one-seeded indehiscent fruits).

Several fruits within *Caryophyllidae* could be equivocally classified. In the first case, the fruits in *Amaranthaceae, Chenopodiaceae* (*Beta*) and *Plumbaginaceae* are one-seeded and sometimes dehisce regularly or irregularly (utricle), or are indehiscent. Thus, transitional stages from capsular to dry indehiscent one-seeded fruits (achene or nut) appear, which can be found even in a single genus. The second case is the syncarpous fruit in *Phytolacca acinosa* with a reversion to minimal carpel fusion. This fruit can be alternatively treated as an aggregate berry-like fruit; however, the derived character of apocarpy is confirmed. In the third case, fruits in *Santalaceae* and *Lorantaceae* are usually classified as berries or, according to our viewpoint, as a one-seeded pyrenarium because of the presence of the reduced stone in *Viscum album*.

The capsular fruits occur in the representatives of ten families, and the one-seeded fruits in nine families of *Caryophyllidae* (Fig. 5A). At the level of generic diversity, capsular fruits are the most numerous (57 genera *versus* 44 genera with one-seeded fruits) (Fig. 5B). In contrast, at the species level, one-seeded fruits are most numerous, but the number of species with capsular fruits is also very high (Fig. 5C). The carpological spectrum of the *Caryophyllidae* in the flora of Ukraine is pointed out by the predominance of two basic types of fruits — capsular and one-seeded, with some taxa equivocally classified as having one or another type of fruit.

Berry-like fruits of the *Caryophyllidae* in the flora of Ukraine are uncommon; they were found only in four species of three families. According to the resent comprehensive research (Lorts et al., 2008), plants of

tropical forests mostly have fleshy fruits dispersed by animals, while plants inhabiting plains and prairies (open arid habitats) often have capsules and achens dispersed by wind. This is actualized by the prevalence of dry fruits in *Caryophyllidae*. The prevalence of capsular and one-seeded fruits within *Caryophyllales* and *Santalales* has support from the nuclear phylogeny as a realization of the most frequent ovary-fruit "modules" — syncarpous multi-ovuled and syncarpous one-ovuled ones (Xiang et al., 2024). In xerophytic *Caryophyllidae*, both modules are implemented in dry fruit variants, capsule and achene.

Summarizing the data on fruit morphological diversity patterns in *Caryophyllidae* (present study), *Rosidae* (Odintsova, 2023a), and monocots (Odintsova et al., 2021; Odintsova, 2023b), we revealed quite different carpological spectra for all these groups. In monocots, one-seeded fruits are most numerous at the species level, too (Odintsova, 2023b), while in *Rosidae*, the capsular fruits are the most numerous (Odintsova, 2023a). In *Rosidae*, the prevalence of capsular fruits is twice more over one-seeded fruits, and in monocots one-seeded fruits prevail two times over the capsular fruits.

Conclusions

Poor morphological diversity of basic fruit types within the subclass *Caryophyllidae* is related with the low species richness of this subclass in the Ukrainian flora (about 520 species). The most species-rich family *Caryophyllaceae* has capsular fruits developed mostly from the superior lysicarpous ovary. Two other large families, *Chenopodiaceae* and *Polygonaceae*, have one-seeded fruits developed from one-ovuled ovaries composed of 2–3 united carpels. The phylogenetic, ecological and evolutionary analysis supplied arguments for the bifid carpological spectrum of the *Caryophyllidae*. These arguments came from the evolutionary history of the group, which most probably emerged under arid conditions. Within this group, two main ovary-fruit "modules" were evolutionarily implemented: with multi-ovuled and one-ovuled ovaries. In both variants, dry one-seeded diaspores are often developed that are well adapted to the wind dispersal. The method of carpological spectra may be conceived as a tool for the ecological treatment of the flora.

Acknowledgements

The author warmly acknowledges MSc Yaroslav Khomei for the photos in Fig. 2 (C–F) and Fig. 3, as well as for the germination test for *Beta vulgaris*. I am also grateful to Sergei Mosyakin for the valuable discussion and comments on the manuscript.

ETHICS DECLARATION

The author declares no conflict of interest.

ORCID

A.V. Odintsova: https://orcid.org/0000-0001-7645-3311

REFERENCES

Almeida de V.P., Monchak I.T., da Costa Batista J.V., Grazi M., Ramm H., Raman V., Baumgartner S., Holandino C., Manfron J. 2023. Investigations on the morpho-anatomy and histochemistry of the European mistletoe: *Viscum album* L. subsp. *album*. *Scientific Reports*, 13: 4604. https://doi.org/10.1038/s41598-023-29799-z

APG IV. 2016. The Angiosperm Phylogeny Group. 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): 1–20. https://doi.org/10.1111/boj.12385

Barthlott W., Hunt D.R. 1993. *Cactaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid*, *Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 161–196.

Bittrich V. 1993a. Introduction to Centrospermae. In: *The families and genera of vascular plants*. Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid*, *Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 13–19.

Bittrich V. 1993b. *Caryophyllaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid*, *Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 206–236.

Bittrich V., Kühn U. 1993. *Nyctaginaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid*, *Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 473–485.

Brandbyge J. 1993. *Polygonaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 531–543.

Bronskov O.I., Bronskova O.M. 2024. *Tamarix laxa* (*Tamaricaceae*), a new species in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(3): 229–241. [Бронсков О.І., Бронскова О.М. 2024. *Tamarix laxa* (*Tamaricaceae*) — новий вид флори України. *Український ботанічний журнал*, 81(3): 229–241.] https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.229

Carolin R.C. 1993. *Portulacaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 544–555.

Costea M., Waines G., Sanders A. 2001. Structure of the pericarp in some *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) species and its taxonomic significance. *Aliso*, 20(2): 51–60. https://doi.org/10.5642/aliso.20012002.02

Cronquist A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. New York: Columbia University Press, 1262 pp.

Cuénoud Ph. 2003. Introduction to expanded *Caryophyllales*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 5. *Flowering plants. Dicotyledons: Malvales, Capparales and non-betalain Caryophyllales*. Eds K. Kubitzki, C. Bayer. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 1–4.

De Laet J., Clinckemaillie D., Jansen S., Smets E. 1995. Floral ontogeny in the *Plumbaginaceae. Journal of Plant Research*, 108(3): 289–304. https://doi.org/10.1007/BF02344355

Eames A.J. 1961. *Morphology of the angiosperms.* New York, Toronto: McGraw-Hill, 498 pp. https://doi.org/10.5962/bhl.title.5986

Eckardt Th. 1976. Classical morphological features of Centrospermous families. *Plant Systematics and Evolution*, 126(1): 5–25.

Eichler A.W. 1875. *Bluethendiagramme*. Bd 1. Leipzig: Engelmann, 348 pp. https://doi.org/10.5962/bhl.title.12323

Eichler A.W. 1878. *Bluethendiagramme*. Bd 2. Leipzig: Engelmann, 575 pp. https://doi.org/10.5962/bhl.title.12323

Endress M.E., Bittrich V. 1993. *Molluginaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 419–425.

Endress P.K. 2011. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany*, 98(3): 370–396. https://doi.org/10.3732/ajb.1000299

Endress P.K. 2019. The morphological relationship between carpels and ovules in angiosperms: pitfalls of morphological interpretation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 189(3): 201–227. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy083

Fedoronchuk M.M. 2023. Ukrainian flora checklist. 5: family *Caryophyllaceae* (incl. *Illecebraceae*) (*Caryophyllales*, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal*, 19(1): 5–57. [Федорончук М.М. 2023. Чекліст флори України. 5: родина *Caryophyllaceae* s. l. (incl. *Illecebraceae*) (*Caryophyllales*, Angiosperms). *Чорноморський ботанічний журнал*, 19(1): 5–57.] https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-1-1

Fedoronchuk M.M., Didukh Ya.P. 2002. *Ecoflora of Ukraine*. Vol. 3. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Phytosociocentre, 496 pp. [Федорончук М.М., Дідух Я.П. 2002. *Екофлора України*. Т. 3. Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 496 с.]

García M.A., Mucina L., Nickrent D. 2024. A tough nutlet to crack: Resolving the phylogeny of *Thesium* (*Thesiaceae*), the largest genus in *Santalales*. *Taxon*, 73: 190–236. https://doi.org/10.1002/tax.13123

Gaskin J.F. 2003. *Tamaricaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 5. *Flowering plants. Dicotyledons: Malvales, Capparales and non-betalain Caryophyllales*. Eds K. Kubitzki, C. Bayer. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 363–368.

Gjokić G. 1896. Zur Anatomie der Früchte und des Samens von *Viscum*. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*. K1., Abt. 1. 105: 447–464. Available at: https://parasiticplants.siu.edu/Viscaceae/Gjokic1896German.pdf

Godschalk S.K.B. 1983. The morphology of some South African mistletoe fruits. *South African Journal of Botany*, 2(1): 52–56. https://doi.org/10.1016/S0022-4618(16)30145-0

Grazi Von G., Urech K. 1981. Einige morphologische Merkmale der Mistelheere (*Viscum album* L.) und deren taxonomische Bedeutung. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 56: 293–306.

Greenberg A.K., Donoghue M.J. 2011. Molecular systematics and character evolution in *Caryophyllaceae*. *Taxon*, 60(6): 1637–1652. https://doi.org/10.1002/tax.606009

Hartmann H.E.K. 1993. *Aizoaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 37–69.

Kaden N.N. 1965. The fruit types of plants inhabiting the middle zone of the European part of the USSR. *Botanicheskii Zhurnal*, 50(6): 775–787. [Каден Н.Н. 1965. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР. *Ботанический журнал*, 50(6): 775–787.]

Krasylenko Y.A., Janošíková K., Kukushkin O.V. 2017. Juniper dwarf mistletoe (*Arceuthobium oxycedri*) in the Crimean Peninsula: novel insights into its morphology, hosts, and distribution. *Botany*, 95: 897–911. http://dx.doi.org/10.1139/cjb-2016-0289

Krasylenko Yu.A., Gleb R.Yu., Volutsa O.D. 2019. *Loranthus europaeus* (*Loranthaceae*) in Ukraine: an overview of distribution patterns and hosts. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 406–417. https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.05.406

Kubitzki K. 1993. *Plumbaginaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid*, *Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 523–530.

Kubitzki K. 2003a. *Droseraceae.* In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 5. *Flowering plants. Dicotyledons: Malvales*, *Capparales and non-betalain Caryophyllales*. Eds K. Kubitzki, C. Bayer. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 198–202.

Kubitzki K. 2003b. *Frankeniaceae.* In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 5. *Flowering plants. Dicotyledons: Malvales*, *Capparales and non-betalain Caryophyllales*. Eds K. Kubitzki, C. Bayer. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 209–212.

Kühn U. 1993. *Chenopodiaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid*, *Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 253–280.

Kuijt J., Hansen B. 2015a. Fruits, seeds and seedlings. In: *The Families and Genera of Vascular Plants.* Vol. 12. *Flowering Plants. Eudicots. Santalales*, *Balanophorales*. Eds J. Kuijt, B. Hansen. Cham; Heidelberg: Springer. pp. 21–23. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_4

Kuijt J., Hansen B. 2015b. *Loranthaceae*. In: *The Families and Genera of Vascular Plants.* Vol. 12. *Flowering Plants. Eudicots. Santalales*, *Balanophorales*. Eds J. Kuijt, B. Hansen. Cham; Heidelberg: Springer, pp. 73–119. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_14

Kuijt J., Hansen B. 2015c. *Santalaceae*. In: *The Families and Genera of Vascular Plants.* Vol. 12. *Flowering Plants. Eudicots. Santalales*, *Balanophorales*. Eds J. Kuijt, B. Hansen. Cham; Heidelberg: Springer, pp. 143–165. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_19

Kuijt J., Hansen B. 2015d. *Viscaceae*. In: *The Families and Genera of Vascular Plants.* Vol. 12. *Flowering Plants. Eudicots. Santalales*, *Balanophorales*. Eds J. Kuijt, B. Hansen. Cham; Heidelberg: Springer, pp. 169–185. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_21

Leins P., Erbar C. 2010. *Flower and fruit: Morphology*, *ontogeny*, *phylogeny*, *function and ecology.* Stuttgart: Schweizerbart, 439 pp.

Levina R.E. 1957. *Modes of dispersal of fruits and seeds*. Moscow: Moscow State University, 358 pp. [Левина Р.Е. 1957. *Способы распространения плодов и семян*. Москва: Издательство Московского университета, 358 с.].

Lorts C.M., Briggeman T., Sang T. 2008. Evolution of fruit types and seed dispersal: A phylogenetic and ecological snapshot. *Journal of Systematics and Evolution*, 46(3): 396–404. https://doi.org/10.3724/SP.J.1002.2008.08039

Maddala S., Aluri J.S.R. 2019. Pollination ecology of the species *Mollugo cerviana* (L.) Ser. (*Molluginaceae*). *Transylvanian Review of Systematical and Ecological Research*, 21(2): 13–22. https://doi.org/10.2478/trser-2019-0009

Morales-Briones D.F., Kadereit G., Tefarikis D.T., Moore M.J., Smith S.A., Brockington S.F., Timoneda A., Yim W.C., Cushman J.C., Yang Y. 2021. Disentangling sources of gene tree discordance in phylogenomic data sets: testing ancient hybridizations in *Amaranthaceae* s. l. *Systematic Biology*, 70(2): 219–235. http://doi.org/10.1093/sysbio/syaa066

Mosyakin S.L. 2013. Families and orders of angiosperms of the flora of Ukraine: a pragmatic classification and placement in the phylogenetic system. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(3): 289–307. [Мосякін С.Л. 2013. Родини і порядки квіткових рослин флори України: прагматична класифікація та положення у філогенетичній системі. *Український ботанічний журнал*, 70(3): 289–307.] https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.03.289

Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, xxiii + 345 pp.

Mosyakin S.L., Mosyakin A.S. 2021. Lockdown botany 2020: some noteworthy records of alien plants in Kyiv City and Kyiv Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(2): 96–111. https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.02.096

Odintsova A. 2016. Loculicidal dehiscence of superior and inferior capsular fruits in *Myrtales*. *Studia Biologica*, 10(3–4): 129–140. [Одінцова А.В. 2016. Локуліцидне розкривання верхніх і нижніх коробчастих плодів у порядку Myrtales. *Studia Biologica*, 10(3–4): 129–140.] https://doi.org/10.30970/sbi.1003.504

Odintsova A.V. 2022. Morphogenesis of fruit as a subject matter for the carpological studies. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(3): 169–183. [Одінцова А.В. 2022. Морфогенез плоду як предмет карпологічних досліджень. *Український ботанічний журнал*, 79(3): 169–183.] https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.169

Odintsova A.V. 2023a. Morphological and taxonomical treatments of fruits in the subclass *Rosidae* Takht. of the flora of Ukraine. *Studia Biologica*, 17(2): 123–152. https://doi.org/10.30970/sbi.1702.715

Odintsova A. 2023b. Morphological fruit types in the monocots of the flora of Ukraine. In: *Status and biodiversity of the ecosystems of Shatskyi National Nature Park and other protected areas*: *Proceedings of the all-Ukrainian scientific conference (Lviv-Shatsk, 7–10 September, 2023)*. Eds Y.V. Tsaryk et al., Lviv: SPOLOM, pp. 56–59. [Одінцова А. 2023b. Морфологічні типи плодів однодольних рослин флори України. В зб.: *Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій: матеріали всеукраїнської наукової конференції (Львів-Шацьк, 7–10 вересня 2023 р.)*. Ред. Й.В. Царик та ін. Львів: СПОЛОМ, с. 56–59.]

Odintsova A.V., Fishchuk O.S., Scrypec K.I., Danylyk I.M. 2021. Systematic treatment of morphological fruit types in plants of the class *Liliopsida* of the flora of Ukraine. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 12(3): 375–382. https://doi.org//10.15421/022151

Odintsova A., Fishchuk O., Danylyk I. 2022. Evolutionary and ecological estimation of fruit structure in monocotyledonous plants of the flora of Ukraine. *Studia Biologica*, 16(3): 83–100. [Одінцова А., Фіщук О., Данилик І. 2022. Еволюційна та екологічна інтерпретація структури плодів однодольних рослин флори України. *Studia Biologica*, 16(3): 83–100.] https://doi.org/10.30970/sbi.1603.688

Oyama S.O., Souza L.A., Muneratto J.C., Albiero A.L.M. 2010. Morphological and anatomical features of the flowers and fruits during the development of *Chamissoa altissima* (Jacq.) Kunth (*Amaranthaceae*). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 53(6): 1425–1432. https://doi.org/10.1590/S1516-89132010000600019

Pax F. 1889. *Plumbaginaceae***.** In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. T. 4, Abt. 1. Eds H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Leipzig: Engelman, pp. 116–125. https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635

Pijl L. van der. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 3nd ed., Berlin, Heidelberg; New York: Springer, 215 pp. https://doi.org/10.1007/978-3-642-87925-8

Polli A., Souza L.A., Almeida O.J.G. 2016. Structural development of the fruits and seeds in three mistletoe species of *Phoradendron* (*Visceae: Santalaceae*). *Rodriguesia*, 67(3): 649–659. https://doi.org/10.1590/2175-7860201667309

Rohweder O. 1965. Centrospermen-Studien 2. Entwicklung und morphologische Deutung Gynoeciums bei *Phytolacca*. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 84: 509–526.

Rohwer J.G. 1993. *Phytolaccaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 506–515.

Ronse De Craene L.P. 2013. Reevaluation of the perianth and androecium in *Caryophyllales*: implications for flower evolution. *Plant Systematics and Evolution*, 299: 1599–1636. https://doi.org/10.1007/s00606-013-0910-y

Ronse De Craene L.P. 2021. Gynoecium structure and development in core *Caryophyllales*: a matter of proportions. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 195(3): 437–466. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa048

Ronse De Craene L.P., Vanvinckenroye P., Smets E.F. 1997. A study of floral morphological diversity in *Phytolacca* (*Phytolaccaceae*) based on early floral ontogeny. *International Journal of Plant Sciences*, 158(1): 57–72. https://doi.org/10.1086/297414

Rosas-Reinhold I., Piñeyro-Nelson A., Rosas U., Arias S. 2021. Blurring the boundaries between a branch and a flower: Potential developmental venues in *Cactaceae*. *Plants*, 10: 1134. https://doi.org/10.3390/plants10061134

Roth I. 1977. Fruits of Angiosperms. In: *Encyclopedia of Plant Anatomy.* Vol. 10, part 1. Eds W. Zimmermann, S. Carlquist, P. Ozenda, H.D. Wulff. Berlin: Borntraeger, xvi + 675 pp.

Sattler R., Lacroix C. 1988. Development and evolution of basal cauline placentation: *Basella rubra*. *American Journal of Botany*, 75(6): 918–927. https://doi.org/10.2307/2444012

Sattler R., Perlin L. 1982. Floral development of *Bougainvillea spectabilis* Willd., *Boerhaavia diffusa* L. and *Mirabilis jalapa* L. (*Nyctaginaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 84(3): 161–182. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1982.tb00532.x

Shivaprakash K.N., Bawa K.S. 2022. The evolution of placentation in flowering plants: a possible role for kin selection. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10: 784077. https://doi.org/10.3389/fevo.2022.784077

Sperling C.R., Bittrich V. 1993. *Basellaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 143–146.

Spjut R.W. 1994. A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 70: 1–182. Available at: http://www.worldbotanical.com/fruit_types.htm

Stevens P.F. (2001–onwards). *Angiosperm phylogeny website*. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. Available at: http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/ (Accessed 8 July 2024).

Sulakshana M., Raju A.J.S. 2018. Floral biology and pollination of carpet weeds, *Glinus lotoides* L. and *Glinus oppositifolius* (L.) Aug. DC. (*Molluginaceae*). *Anales de Biologia*, 40: 103–114. https://doi.org/10.6018/analesbio.40.12

Takhtajan A. 2009. *Flowering Plants*. 2nd ed. Dordrecht: Springer, 871 pp. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9

Teryokhin E.S. 1977. *Parasitic flowering plants: evolution of ontogenesis and way of life*. Leningrad: Nauka, 220 pp. [Терехин Э.С. 1977. *Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образа жизни.* Ленинград: Наука, 220 с.].

Townsend C. C. 1993. *Amaranthaceae*. In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 2. *Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*. Eds K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 70–91.

Vanvinckenroye P., Cresens E., Ronse De Craene L.P., Smets E. 1993. A comparative floral developmental study in *Pisonia*, *Bougainvillea* and *Mirabilis* (*Nyctaginaceae*) with special emphasis on the gynoecium and floral nectaries. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, 62(1/4): 69–96. https://doi.org/10.2307/3668267

Volkens G. 1893. *Chenopodiaceae*. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. T. 3, Abt. 1a. Eds H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Leipzig: Engelman, pp. 36–91. https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635

Walker J.F., Yang Y., Feng T., Timoneda A., Mikenas J., Hutchison V., Edwards C., Wang N., Ahluwalia S., Olivieri J., Walker-Hale N., Majure L.C., Puente R., Kadereit G., Lauterbach M., Eggli U., Flores-Olvera H., Ochoterena H., Brockington S.F., Moore M.J., Smith S.A. 2018. From cacti to carnivores: Improved phylotranscriptomic sampling and hierarchical

homology inference provide further insight into the evolution of *Caryophyllales*. *American Journal of Botany*, 105(3): 446–462. https://doi.org/10.1002/ajb2.1069

Xiang Y., Zhang T., Zhao Y., Dong H., Chen H., Hu Y., Huang C.-H., Xiang J., Ma H. 2024. Angiosperm-wide analysis of fruit and ovary evolution aided by a newnuclear phylogeny supports association of the same ovarytype with both dry and fleshy fruits. *Journal of Integrative Plant Biology*, 66(2): 228–251. https://doi.org/10.1111/jipb.13618

Yao G., Jin J.-J., Li H.-T., Yang J.-B., Mandala V.S., Croley M., Mostow R., Douglas N.A., Chase M.W., Christenhuszh M. J.M., Soltis D.E., Soltis P.S., Smith S.A., Brockington S.F., Moore M.J., Yi T.-S., Li D.-Z. 2019. Plastid phylogenomic insights into the evolution of *Caryophyllales. Molecular Phylogenetics and Evolution*, 134: 74–86. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.023

Zeng L., Zhang N., Zhang Q., Endress P.K., Huang J., Ma H. 2017. Resolution of deep eudicot phylogeny and their temporal diversification using nuclear genes from transcriptomic and genomic datasets. *New Phytologist*, 214: 1338–1354. https://doi.org/10.1111/nph.14503

Zheng H.C., Lu A.M., Hu Z.H. 2015. Floral organogenesis and ring meristem in *Phytolacca*. *American Journal of Plant Sciences*, 6(3): 445–455. Article ID: 54218. https://doi.org/10.4236/ajps.2015.63050

Морфологічний і таксономічний аналіз плодів у представників підкласу *Caryophyllidae* флори України

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

Реферат. Підклас *Caryophyllidae* є парафілетичною групою у складі суперастерид, чий таксономічний склад був суттєво змінений за молекулярно-філогенетичними даними. У статті проаналізовано інформацію про морфологічне різноманіття плодів та структуру гінецею у представників *Caryophyllidae* у флорі України. Серед *Caryophyllidae* розпізнано три базові типи плодів: коробчасті, ягодоподібні та однонасінні. В анотованому переліку морфологічних типів плодів для кожної родини зазначено характеристики та морфологічну різноманітність плодів згідно з різними джерелами. Проаналізовано наявність апокарпних плодів, нижніх плодів, типи плацентації, а також функціональні типи плодів, пристосованих до автохорії, балістохорії, анемохорії, орнітохорії. Карпологічний спектр базових типів плодів на рівні родини, роду та виду свідчить про значне поширення коробчастих та однонасінних плодів (з невеликим переважанням однонасінних плодів на видовому рівні), при цьому ягодоподібні плоди виявлені лише у чотирьох видів.

Ключові слова: *Caryophyllales*, *Santalales*, верхня зав'язь, гінецей, морфологія, однонасінний плід, поперечно-розкривна коробочка, центрально-колончаста плацентація