

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

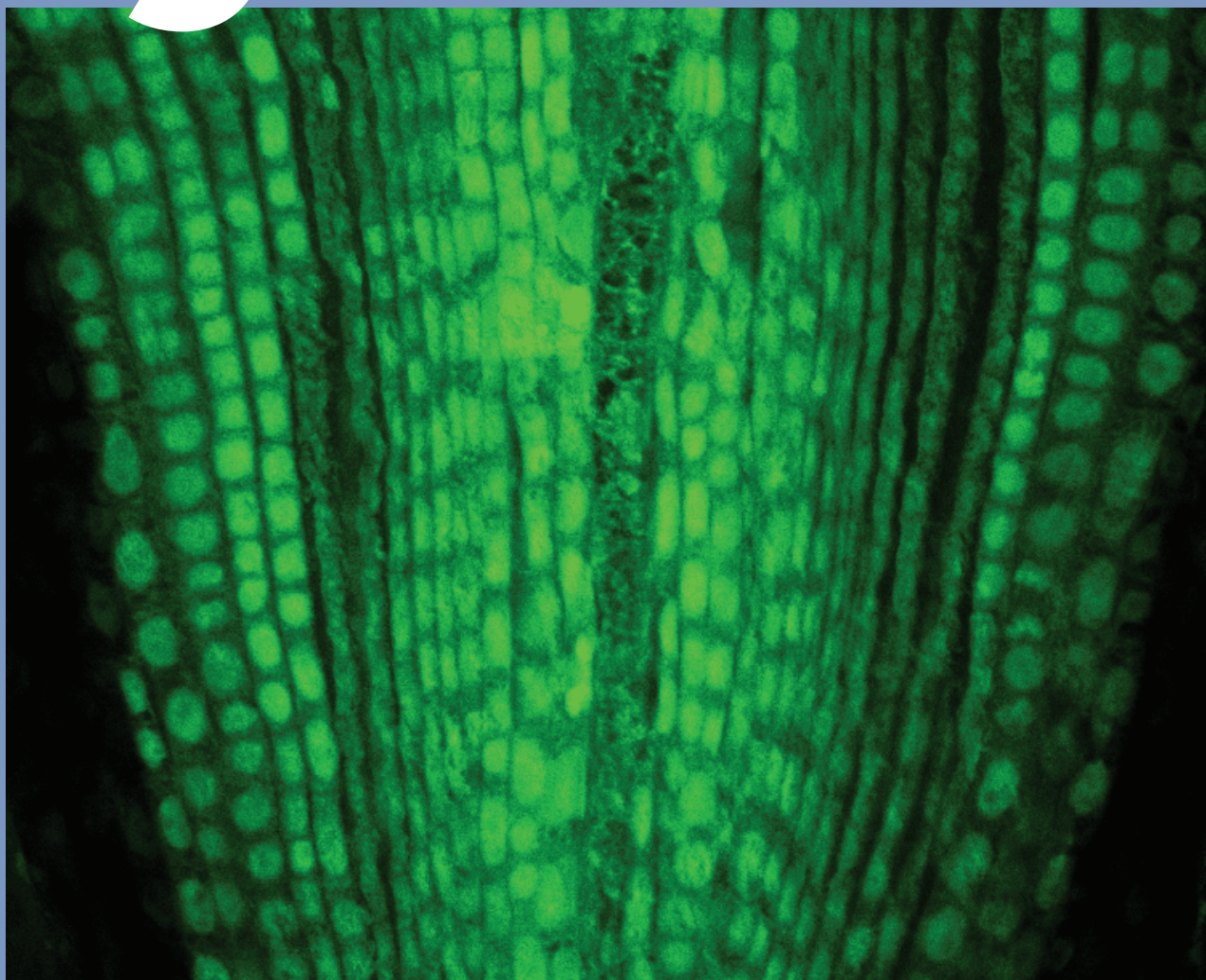
ISSN 2415-8860 (online)
ISSN 0372-4123 (print)



2025 Vol. 82
No. 3 (488)

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

A JOURNAL
FOR BOTANY & MYCOLOGY



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

Publication languages: English and Ukrainian

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief

Sergei L. MOSYAKIN

Associate Editors

Ganna V. BOIKO

Vera P. HAYOVA

Dirk C. ALBACH (Oldenburg, Germany)
Illya I. CHORNEY (Chernivtsi, Ukraine)
Peter J. de LANGE (Auckland, New Zealand)
Yakiv P. DIDUKH (Kyiv, Ukraine)
Mykola M. FEDORONCHUK (Kyiv, Ukraine)
Zigmantas GUDŽINSKAS (Vilnius, Lithuania)
Vasyl P. HELUTA (Kyiv, Ukraine)
Bogdan JACKOWIAK (Poznan, Poland)
Jürgen KELLERMANN (Adelaide, Australia)
Olexander E. KHODOSOVTSSEV (Kherson, Ukraine)
Sergey Y. KONDRATYUK (Kyiv, Ukraine)
Iryna V. KOSAKIVSKA (Kyiv, Ukraine)
Karol MARHOLD (Bratislava, Slovakia)
Eviatar NEVO (Haifa, Israel)
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

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

Статті друкуються англійською та українською мовами

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор

Сергій Л. МОСЯКІН

Заступники головного редактора

Ганна В. БОЙКО

Віра П. ГАЙОВА

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

Відповідальний секретар

Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

Front cover: *Alisma plantago-aquatica* L., a longitudinal section of the apical part of a root showing schizogenous aerenchyma (see the article by Ovcharenko & Shevchenko on pages 197–205 in this issue).

Photo by © Galina Shevchenko

На обкладинці: *Alisma plantago-aquatica* L., поздовжній зріз кореневого апекса зі схизогенним типом аеренхіми (див. статтю Овчаренко, Шевченко на стор. 197–205 у цьому номері).

Фото © Галина Шевченко



CONTENTS

Cell Biology and Molecular Biology

- FEDIUK O., BILYAVSKA N., AKIMOV Yu.,
ZOLOTAREVA O. Atypical cristae in bundle
sheath mitochondria in leaves of *Atriplex tatarica*
(*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.) 189

- OVCHARENKO Yu., SHEVCHENKO G. Plant
strategy to adapt to life in water: peculiarities of root
system organization in *Sagittaria sagittifolia* and
Alisma plantago-aquatica (*Alismataceae*) 197

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

- MOSYAKIN S.L., FEDORONCHUK M.M.,
McNEILL J. Simplifying the nomenclature of *Sorbus*
sensu lato: new nomenclatural solutions in *Aria* and
Hedlundia (*Rosaceae*) 206

- BEZUSKO L.G., TSYMBALYUK Z.M.,
NITSENKO L.M. Participation of some rare and
relict plant species in the palynofloras of the
Allerød–Holocene deposits of the Forest–Steppe
zone of Ukraine 225

ЗМІСТ

Клітинна та молекулярна біологія

- ФЕДЮК О.М., БІЛЯВСЬКА Н.О., АКІМОВ Ю.М.,
ЗОЛОТАРЬОВА О.К. Атипові кристи в
мітохондріях обкладинок судинних пучків в
листках *Atriplex tatarica* (*Chenopodiaceae* s. str. /
Amaranthaceae s. l.) 189

- ОВЧАРЕНКО Ю., ШЕВЧЕНКО Г. Стратегія
адаптації рослин до життя у воді: особливості
організації кореневої системи *Sagittaria sagittifolia*
та *Alisma plantago-aquatica* (*Alismataceae*) 197

Систематика, флористика, географія рослин

- МОСЯКІН С.Л., ФЕДОРОНЧУК М.М.,
МакНІЛ Дж. Спрощення номенклатури у групі
Sorbus sensu lato: нові номенклатурні рішення в
родах *Aria* та *Hedlundia* (*Rosaceae*) 206

- БЕЗУСЬКО Л.Г., ЦИМБАЛЮК З.М.,
НИЦЕНКО Л.М. Участь деяких рідкісних та
реліктових видів рослин у палінофлорах відкладів
аллереду–голоцену Лісостепової зони України 225

Mycological Records

AKULOV O.Yu., ROMANCHENKO O.V. New for Ukraine records of heterobasidioid fungi 234

Biotechnology, Physiology and Biochemistry

TOPCHIIY N.M., ZOLOTAREVA O.K., DADYKA V.V., FEDIUK O.M., ONOIKO O.B. The light-dependent alteration in carbonic anhydrase activity in leaves of *Crassula ovata* (Crassulaceae) 242

Fungi and Fungi-like Organisms

ALIMAMMADOVA-HUSUYEVA A.A., BISCO N.A., MYTROPOLSKA N.Yu., GURINOVYCH N.V., AGHAYEVA D.N. Antimicrobial activity in cultures of some xylotrophic basidiomycetes from Azerbaijan 252

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

BILONOHA V.M., KYIAK V.H., KOZLOVSKYY V.I. Distribution patterns of *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Poaceae) in the Ukrainian Carpathians 258

In Memoriam

In memory of Dmytro V. Dubyna (17.04.1949 — 23.03.2025), an outstanding Ukrainian botanist 267

Мікологічні знахідки

АКУЛОВ О.Ю., РОМАНЧЕНКО О.В. Нові для території України знахідки гетеробазидієвих грибів 234

Біотехнологія, фізіологія, біохімія

ТОПЧІЙ Н.М., ЗОЛОТАРЬОВА О.К., ДАДИКА В.В., ФЕДЮК О.М., ОНОЙКО О.Б. Світлозалежні зміни карбоангідразної активності листків *Crassula ovata* (Crassulaceae) 242

Гриби і грибоподібні організми

АЛІМАММАДОВА-ГУСУЄВА А.А., БІСЬКО Н.А., МИТРОПОЛЬСЬКА Н.Ю., ГУРІНОВИЧ Н.В., АГАЄВА Д.Н. Антимікробна активність культур деяких ксилотрофних базидіоміцетів з Азербайджану 252

Систематика, флористика, географія рослин

БІЛОНОГА В.М., КИЯК В.Г., КОЗЛОВСЬКИЙ В.І. Особливості поширення *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Poaceae) в Українських Карпатах. 258

Втрати науки

Світлій пам'яті видатного українського ботаніка Дмитра Васильовича Дубини (17.04.1949 — 23.03.2025) 267

Approved by the Academic Council of the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine (Resolution No. 6 of 17 June 2025)

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

Tel.: +380 44 235 4182

E-mail: secretary_ubzh@ukr.net

Web: <https://ukrbotj.co.ua>

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

Technical editor O.Ye. Bondarenko

Layout N.S. Reshetnykova

Submitted for printing on 02.07.2025. Format 84 × 108/16. Typeface. Minion Pro
Conventional printed sheets 9,14. Physical printed sheets 10,87. Circulation 102 copies. Order no. 7713

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

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



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.189>

SHORT COMMUNICATION

Atypical cristae in bundle sheath mitochondria in leaves of *Atriplex tatarica* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.)

Olha FEDIUK , Ninel BILYAVSKA , Yuri AKIMOV, Olena ZOLOTAREVA 

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

* Author for correspondence: olgamuronivna@ukr.net

Abstract. Electron microscopic analysis of leaf ultrastructure patterns of *Atriplex tatarica* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.) revealed a prominent feature in mitochondria in bundle sheath cells (BSCs). Our studies of developing leaves of *A. tatarica* collected in the Novobilychi neighborhood of Sviatoshyn District (Kyiv City, Ukraine) demonstrated that the internal mitochondrial structure in BS cells is significantly different from that in other cells. Many BSC mitochondria have two types of cristae, normal and atypical ones. The atypical cristae represented with curved lamellae are oriented along the longitudinal axis of a mitochondrion or at some angles to it. Such mitochondria appear to be widely distributed within the BS cells in leaves of *A. tatarica* and are highly abundant (probably between 70 and 90%), but have not been observed in mitochondria from cells of other chlorenchymal and epidermal tissues. These abnormal mitochondria can only be identified by the presence of atypical cristae; no other differences in their fine structure have been observed. In many cases, such mitochondria are found in close proximity to chloroplasts. A functional connection between the architecture of atypical cristae and their physiological function in BS cells is possible. The close proximity of these mitochondria to chloroplasts indicates that they may play an important role in cellular energy or metabolite transport.

Keywords: *Atriplex tatarica*, bundle sheath cells, C_4 photosynthesis, cristae, mitochondria, ultrastructure

Atriplex L. is a plant genus with about 250 currently recognized species belonging to the family *Amaranthaceae* s. l., subfamily *Chenopodioideae* (often recognized as a separate family *Chenopodiaceae* s. str.) (see Kadereit et al., 2010; Žerdoner Čalasan et al., 2022; POWO, 2025–onward). The genus is quite diverse and widely distributed. It includes many desert and seaside plant species, halophytes, and often plants of anthropogenic plant communities.

Representatives of *Amaranthaceae* subfam. *Chenopodioideae* (*Chenopodiaceae* s. str.) are important components of the flora and vegetation in arid and saline regions; they also often occupy arable fields, roadsides, wastelands, and other disturbed habitats (Akhani et al., 1997; Kochánková, Mandák, 2008; Šerá et al., 2023).

Only a few clades of *Atriplex* are represented by C_3 plants, but most species of the genus are C_4

ARTICLE HISTORY. Submitted 10 September 2024. Revised 08 May 2025. Published 30 May 2025

CITATION. Fediuk O., Bilyavska N., Akimov Yu., Zolotareva O. 2025. Atypical cristae in bundle sheath mitochondria in leaves of *Atriplex tatarica* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.). *Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 189–196. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.189>

© 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/>)

plants (one of the largest C_4 clades in eudicots, according to Žerdoner Čalasan et al., 2022), with a characteristic leaf anatomy known as Kranz anatomy (Hatch, 1987). The C_4 pathway of photosynthesis is thought to have played an important role in the evolutionary success of the genus *Atriplex*, as most successful of its species that now are distributed almost throughout the world use the C_4 metabolism (see Rudov et al., 2020; Žerdoner Čalasan et al., 2022, and references therein). A representative of this family belonging to the C_4 type clade, *Atriplex tatarica* L., is considered a weedy plant that is native throughout a wide area of Middle and Western Central Asia, Asia Minor, southeastern Europe, and North Africa (Akhani et al., 1997), as well as Ukraine (Skripnik, 1987). Based on flow cytometry data, the biochemical type of photosynthesis in *A. tatarica* is classified as NAD-ME, resembling that of the related NAD-ME species *A. rosea* L. (Pfundel et al., 1996).

In contrast to many other groups of C_4 *Chenopodiaceae*, *Atriplex* exhibits a typical Kranz anatomy, characterized by a layer of bundle sheath cells (BSCs) surrounding each vascular bundle and radially arranged palisade cells, and relatively little variation in C_4 leaf types (Kadereit et al., 2010). The outer layer is comprised of mesophyll cells (MCs), which are not differentiated into spongy and palisade parenchyma. A distinguishing feature of MCs and BSCs is their structural and functional heterogeneity. MCs are characterized by their diminutive size, dispersed arrangement, and the presence of grana in their chloroplasts. In contrast to BSCs, MCs rarely contain starch. The BSCs are characterized by their larger size, thickened cell walls, and close proximity to leaf veins. The chloroplasts within BSCs may lack grana and frequently contain starch grains. The Rubisco enzyme is localized within BSCs, and the typical Calvin cycle occurs. Primary photosynthetic CO_2 fixation is performed in the cytosol of the MC. The resulting C_4 acid is then converted to either malate or aspartate, which are transported to the BSCs where they are decarboxylated, releasing CO_2 in the vicinity of Rubisco. The cooperative functioning of the two photosynthetic cells, which are biochemically and ultrastructurally distinct (Hatch, 1987), results in a multiple elevation in substrate (CO_2) concentrations around the carboxylating enzyme Rubisco (Sage, 2004), thereby minimizing photorespiration (von Caemmerer, Furbank, 2003).

The C_4 cycle necessitates additional biochemical steps, leading to higher energy consumption as compared to C_3 photosynthesis. The fixation of one CO_2 molecule requires 5 ATP and 2 NADPH for C_4 plants, which drive the NAD-ME photosynthetic subtype, whereas for the C_3 cycle this energy requirement is 3 ATP and 2 NADPH (Edwards, Voznesenskaya, 2010; Walker et al., 2020). However, available research on the mechanisms that regulate energy balance in these different subtypes of C_4 plants is limited, and in particular the ultrastructural features of mitochondria in MCs and BSCs have received little attention. The aim of this study was to examine the internal structure of mitochondria in BSCs of *A. tatarica* leaves collected on the suburbs of Kyiv.

Field experiments were carried out in June 2023 in the region of the western suburbs of Kyiv. Seven plants were collected in the Novobilychi neighborhood, Sviatoshyn District of Kyiv City (50°28'37.0"N, 30°21'29.0"E), between the railway and the roadside (Fig. 1A); we then selected for sampling three leaves from each plant (Fig. 1B).

For ultrastructural analysis of leaf mitochondria, 2×2 mm sections were cut from the middle zone of the leaves (Fig. 1C). A pre-fixation of the material was carried out at room temperature (18–22 °C) as described earlier (Fediuk et al., 2017). After vacuum infiltration with 2.5% glutaraldehyde in 0.1 M phosphate buffer (pH 7.2) for 8 h at 4 °C, the samples were buffer-washed (2×20 min) and postfixed with 1% OsO_4 in 0.1 M cacodylate buffer, pH 7.2, overnight at 4 °C. The prepared plant materials were dehydrated in a graded ethanol series and infiltrated via acetone series. Then, samples were soaked in epoxy resin mixtures and acetone, embedded in Epon-araldite resin and transferred to a thermostat for polymerization at 37 and 60 °C. Ultra-thin sections were made with a LKB-V ultramicrotome (LKB, Sweden), stained with Pb citrate, and examined in a JEM-1300 transmission electron microscope (JEOL, Japan) with magnification of 50 000 or 100 000 $\times$. The images of 50 mitochondria were analyzed as described earlier (Fediuk et al., 2018) for each variant. Morphometric image analysis of the mitochondria and determination of transverse dimension of the grana were carried out using an ImageJ computer program (NIH Image, USA).

In higher plants, mitochondria are usually spherical, sausage-shaped, or linear, and their morphology is highly variable (Logan, 2003). They are usually

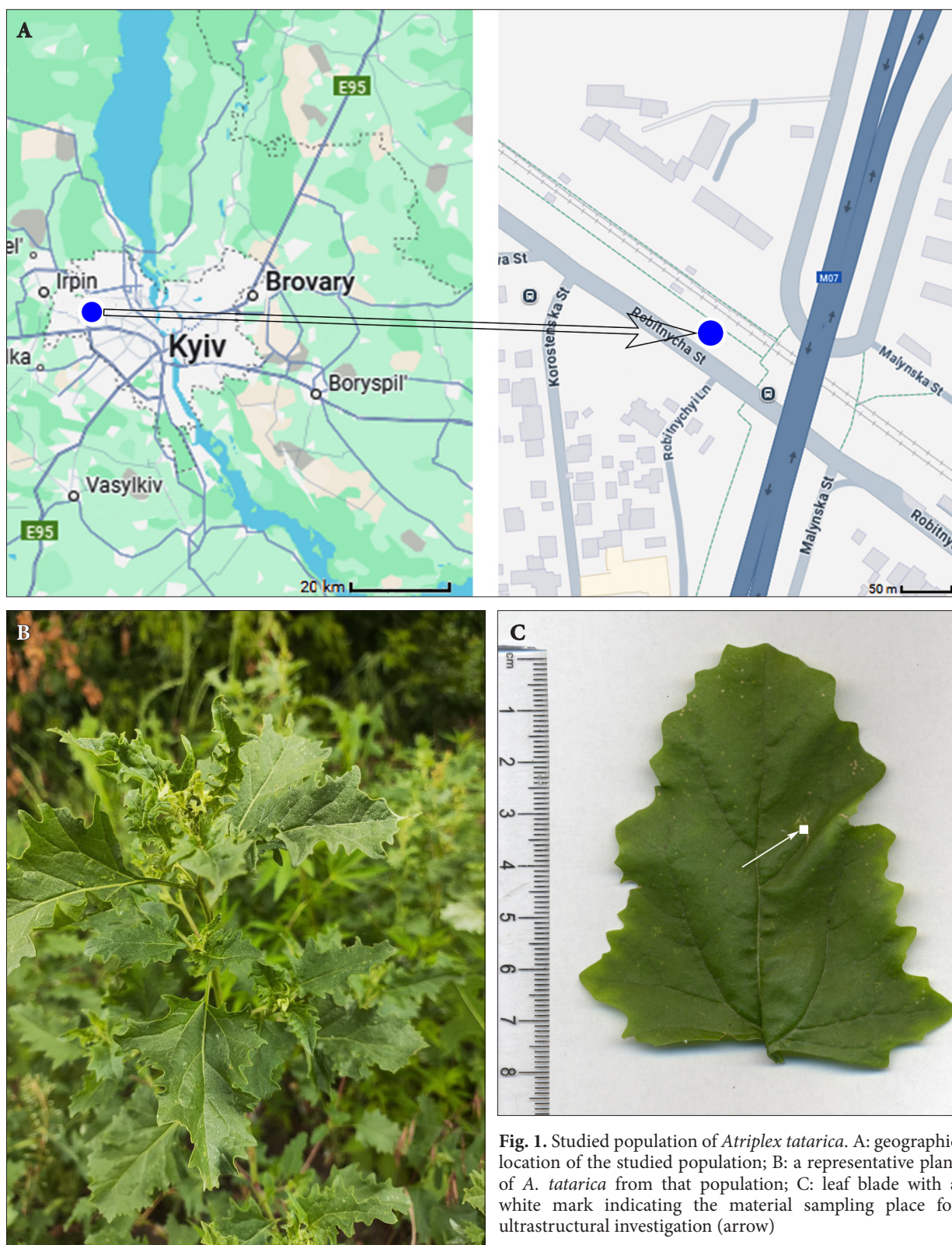


Fig. 1. Studied population of *Atriplex tatarica*. A: geographic location of the studied population; B: a representative plant of *A. tatarica* from that population; C: leaf blade with a white mark indicating the material sampling place for ultrastructural investigation (arrow)

distributed in the cytoplasm (Stickens, Verbelen, 1996) with diameters ranging from 0.2 to 1.5 μm (Jaipargas et al., 2015).

In the BSCs of *Atriplex tatarica* leaves, a significant proportion of the mitochondria appear elongated; moreover, we found that they contain not only normal cristae, but also atypical cristae, which form specific structures that occupy a considerable fraction of the volume of these organelles (Fig. 2A). Atypical cristae are curved lamellae that are often arranged parallel to each other along the longitudinal axis of the mitochondrion. When viewed longitudinally, these structures appear as a series of curved lamellae that are connected at some points. The diameter of these structures has been measured to be 10–15 nm, with lengths reaching 500–700 nm. The ultrastructure of these mitochondria consists of interconnected sectors with widened electron-transparent zones resembling normal cristae, and narrower sectors with electron-dense membranes and an electron-opaque central layer (Fig. 2B). Typically, their terminal sectors are occluded; numerous intramitochondrial granules are often observed between them (Fig. 2C). The number of elements in each structure varies considerably (from a few to more than 10 per section), as does their number in a mitochondrial section (1–3 per organelle). Such mitochondria appear to be widely distributed within the BSCs of *A. tatarica* leaves (Fig. 2A) and are highly abundant (probably between 70 and 90%), but have not been observed in mitochondria from cells of other chlorenchymal and epidermal tissues. The abnormal mitochondria can only be identified by the presence of atypical cristae; no other differences in their fine structure are observed. In many cases, such mitochondria are found in close proximity to chloroplasts (Fig. 2A).

Mitochondria represent the energy center of eukaryotic cells and the main site of ATP synthesis during aerobic respiration producing various metabolites involved in programmed cell death, oxidative stress, and other important cellular processes (Tang, Zhu, 2023). Most of the ATP required by the cell is produced by ATP synthases localized on the inner membranes of mitochondria. These membranes of a typical mitochondrion have numerous deep folds or indentations called cristae (*singular*: crista). In addition to their function in energy transduction, the F_1F_0 -ATP synthase supercomplexes play a structural role in determining cristae morphology (Giraud et al., 2002; Paumard et

al., 2002; Bornhövd et al., 2006; Davies et al., 2012). This depends on their ability to form dimeric and higher oligomeric supracomplexes. The use of electron microscopy and cryo-electron tomography techniques has revealed the very precise organization of these enzymes in eukaryotic species, from yeasts to vertebrates (Strauss et al., 2008; Velours et al., 2009; Davis et al., 2012; Anselmi et al., 2018). ATP synthases have been shown to form dimers, organized in ribbon-like rows of dimers, that induce curvature along tubule and lamellar edge rows extending over hundreds of nanometers. These rows are observed only in cristae, particularly along their sharply curved edges. Cristae are thought to increase the membrane area available for oxidative phosphorylation, and thus they play an important role in optimizing ATP synthesis (Strauss et al., 2008; Davis et al., 2012). When ATP synthase oligomers disintegrate, the internal structure of mitochondria is disrupted, the cristae decay, and abnormal intramembrane morphologies are observed (Venkatraman et al., 2023). It has been shown that the contents of dimeric F_1F_0 -ATPase in the mitochondria of human placenta correlates with the atypical cristae morphology (Castillo et al., 2011).

In addition, the IF_1 inhibitory protein, which suppresses ATP synthase activity, plays a critical role in its oligomerization and, consequently, in the structure of mitochondrial cristae (Campanella et al., 2008). *In vivo* studies have shown that IF_1 expression in various mammalian cells promotes an increase in the number of oligomeric aggregates of ATP synthase. Conversely, its ablation reduces the content of ATP synthase oligomers, leading to changes in the structure of mitochondrial cristae (Romero-Carramiñana et al., 2023).

Thus, the critical role of ATP synthase oligomers and its IF_1 subunit in maintaining the typical cristae structure of yeast and mammalian mitochondria has been established.

Unlike the mitochondria of these organisms, the mechanisms of cristae formation and the factors responsible for the atypical structures of plant mitochondria, including C_4 -pathway mitochondria, have been the focus of only limited research.

Mitochondria are well known to be directly or indirectly involved in the C_4 pathway (Fan et al., 2022), although it is important to note that their role varies between different C_4 subtypes (Yin et al., 2018). Changes in the mitochondrial dynamics and cristae structure can be viewed as a mechanism by

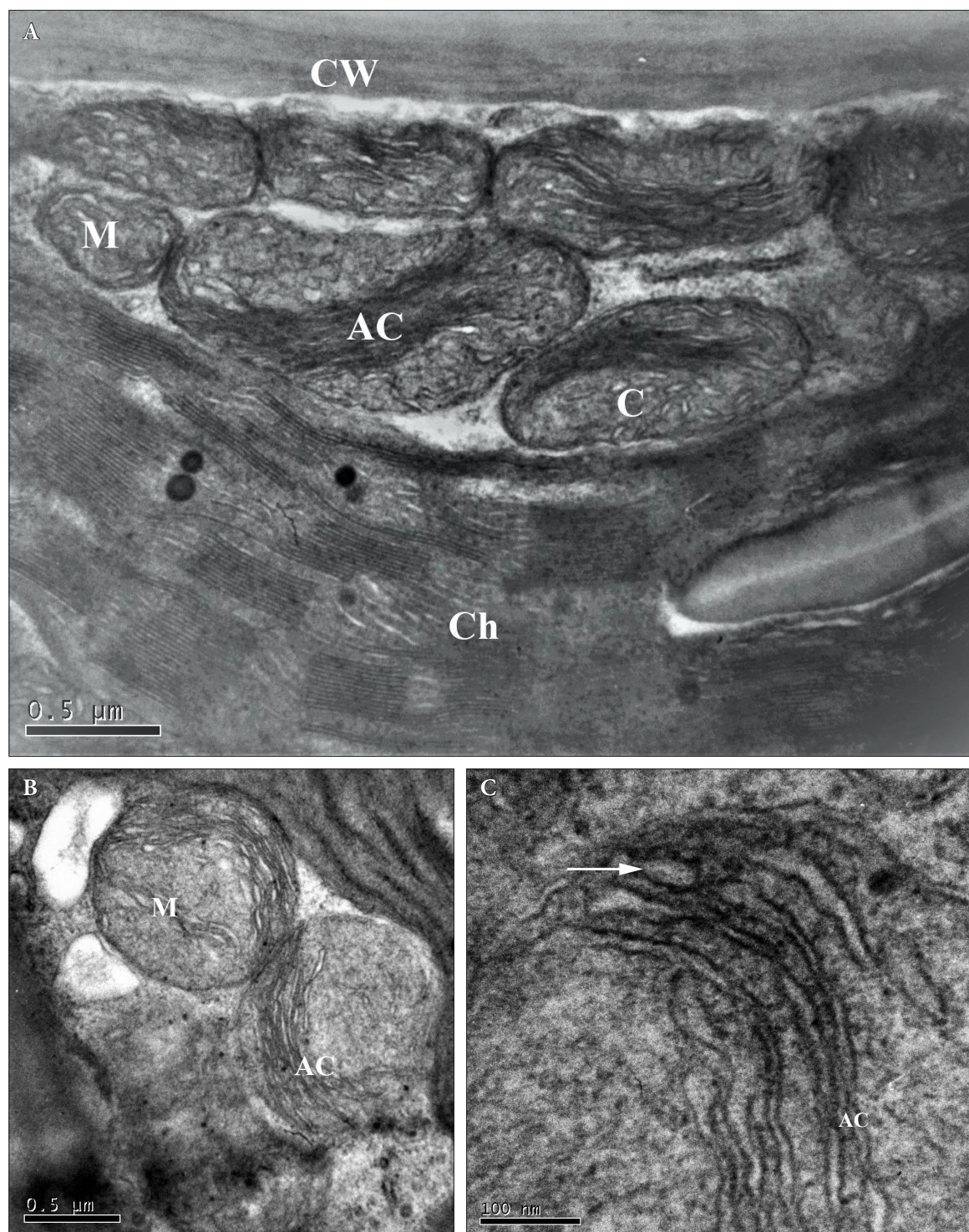


Fig. 2. Ultrastructure of mitochondria in BS cells of leaves of *Atriplex tatarica*. A: a group of mitochondria (longitudinal section) located between a cell wall and a chloroplast, in which normal cristae and atypical cristae are distinctive; B: a transverse section of mitochondria with curved atypical cristae; C: terminal sites of atypical cristae (arrow). Abbreviations: AC — atypical cristae, C — normal cristae, Ch — chloroplast, CW — cell wall, M — mitochondria

which the cell regulates mitochondrial functional efficiency and respiratory capacity (Baker et al., 2019). The presence of specific cristae in BSC mitochondria has previously been reported in two *Cleome* s. l. species with different forms of cristae anatomy (Koteyeva et al., 2014), although the present research seems to be the first to identify atypical intramembrane structures that differ from normal cristae in BS cells.

In conclusion, the mitochondrial population in BSCs of *A. tatarica* leaves is not homogeneous; many of the mitochondria have two types of cristae, both normal and atypical ones. Atypical cristae are represented by curved plates, which are often arranged parallel to each other in the central part of such a structure and are connected in some places; they are oriented along a longitudinal axis or at some angles to it in these organelles. The mitochondria have both similar features with analogues in other species and significant differences from them, such as the high frequency of occurrence, curved contours and uneven formation of plates. The close proximity of such mitochondria to chloroplasts suggests that they may play an important role in the

transport of metabolites. It is possible that there is a morphological and functional connection between the atypical cristae architecture and their physiological function in BS cells. We believe that these structures require further investigations, especially regarding their functions in the cells of the BS tissue at the subcellular and molecular level.

Acknowledgments

The authors are deeply grateful to the late Prof. Dmytro Dubyna for his valuable advice and assistance in collecting the samples. We also thank Prof. Sergei Mosyakin and anonymous reviewers for their relevant comments on the manuscript.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

O.M. Fediuk:  <https://orcid.org/0000-0003-4225-7202>

N.O. Bilyavska:  <https://orcid.org/0000-0003-1525-3572>

O.K. Zolotareva:  <https://orcid.org/0000-0001-7399-2213>

REFERENCES

- Akhani H., Trimborn P., Ziegler H. 1997. Photosynthetic pathways in *Chenopodiaceae* from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance. *Plant Systematics and Evolution*, 206: 187–221. <https://doi.org/10.1007/BF00987948>
- Anselmi C., Davies K.M., Faraldo-Gómez J.D. 2018. Mitochondrial ATP synthase dimers spontaneously associate due to a long-range membrane-induced force. *Journal of General Physiology*, 150(5): 763–770. <https://doi.org/10.1085/jgp.201812033>
- Baker N., Patel J., Khacho M. 2019. Linking mitochondrial dynamics, cristae remodeling and supercomplex formation: How mitochondrial structure can regulate bioenergetics. *Mitochondrion*, 49: 259–268. <https://doi.org/10.1016/j.mito.2019.06.003>
- Bornhövd C., Vogel F., Neupert W., Reichert A.S. 2006. Mitochondrial membrane potential is dependent on the oligomeric state of F_1F_0 -ATP synthase supracomplexes. *Journal of Biological Chemistry*, 281: 13990–13998. <https://doi.org/10.1074/jbc.M512334200>
- Campanella M., Casswell E., Chong S., Farah Z., Wieckowski M.R., Abramov A.Y., Tinker A., Duchon M.R. 2008. Regulation of mitochondrial structure and function by the F_1F_0 -ATPase inhibitor protein, IF₁. *Cell Metabolism*, 8(1): 13–25. <https://doi.org/10.1016/j.cmet.2008.06.001>
- Castillo D.D.L.R., Zarco-Zavala M., Olvera-Sanchez S., Pardo J.P., Juarez O., Martinez F., Flores-Herrera O. 2011. Atypical cristae morphology of human syncytiotrophoblast mitochondria: role for complex V. *Journal of Biological Chemistry*, 286(27): 23911–23919. <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.252056>
- Davies K. M., Anselmi C., Wittig I., Faraldo-Gómez J.D., Kühlbrandt W. 2012. Structure of the yeast F_1F_0 -ATP synthase dimer and its role in shaping the mitochondrial cristae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(34): 13602–13607. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204593109>
- Edwards G.E., Voznesenskaya E.V. 2010. C_4 Photosynthesis: Kranz forms and single-cell C_4 in terrestrial plants. In: Raghubendra A., Sage R. (eds.). *C₄ Photosynthesis and Related CO₂ Concentrating Mechanisms. Advances in Photosynthesis and Respiration*. Vol. 32. Dordrecht: Springer, pp. 29–61. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9407-0_4
- Fan Y., Asao S., Furbank R.T., von Caemmerer S., Day D.A., Tcherkez G., Atkin O.K. 2022. The crucial roles of mitochondria in supporting C_4 photosynthesis. *New Phytologist*, 233(3): 1083–1096. <https://doi.org/10.1111/nph.17818>

- Fediuk O.M., Bilyavska N.O., Zolotareva O.K. 2017. Effects of sucrose on structure and functioning of photosynthetic apparatus of *Galanthus nivalis* L. leaves exposed to chilling stress. *Annals of the Romanian Society for Cell Biology*, 21(3): 43–51. <https://doi.org/10.2139/ssrn.3504306>
- Fediuk O.M., Bilyavska N.O., Zolotareva E.K. 2018. Effects of soil early-spring temperature on the morphometric parameters of mitochondria in *Galanthus nivalis* L. leaves. *Plant Science Today*, 5(4): 149–154. <https://doi.org/10.14719/pst.2018.5.4.405>
- Giraud M.F., Paumard P., Soubannier V., Vaillier J., Arselin G., Salin B., Schaeffer J., Brèthes D., Rago J.-P., Velours J. 2002. Is there a relationship between the supramolecular organization of the mitochondrial ATP synthase and the formation of cristae? *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1555(1–3): 174–180. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(02\)00274-8](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(02)00274-8)
- Hatch M.D. 1987. C₄ photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochimica et Biophysica Acta*, 895: 81–106. [https://doi.org/10.1016/S0304-4173\(87\)80009-5](https://doi.org/10.1016/S0304-4173(87)80009-5)
- Jaipargas E., Barton K., Mathur N., Mathur J. 2015. Mitochondrial pleomorphy in plant cells is driven by contiguous ER dynamics. *Frontiers in Plant Science*, 6: 783. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00783>
- Kadereit G., Mavrodiev E.V., Zacharias E.H., Sukhorukov A.P. 2010. Molecular phylogeny of *Atripliceae* (*Chenopodioideae*, *Chenopodiaceae*): implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of C₄ photosynthesis. *American Journal of Botany*, 97(10): 1664–1687. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000169>
- Kochánková J., Mandák B. 2008. Biological flora of Central Europe: *Atriplex tatarica* L. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10(4): 217–229. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2008.08.001>
- Koteyeva N.K., Voznesenskaya E.V., Cousins A.B., Edwards G.E. 2014. Differentiation of C₄ photosynthesis along a leaf developmental gradient in two *Cleome* species having different forms of Kranz anatomy. *Journal of Experimental Botany*, 65(13): 3525–3541. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru042>
- Logan D. 2003. Mitochondrial dynamics. *New Phytologist*, 160: 463–478. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00918.x>
- Paumard P., Vaillier J., Couлары B., Schaeffer J., Soubannier V., Mueller D.M., Brèthes D., Rago J.-P., Velours J. 2002. The ATP synthase is involved in generating mitochondrial cristae morphology. *The EMBO Journal*, 21: 221–230. <https://doi.org/10.1093/emboj/21.3.221>
- Pfundel E., Nagel E., Meister A. 1996. Analyzing the light energy distribution in the photosynthetic apparatus of C₄ plants using highly purified mesophyll and bundle-sheath thylakoids. *Plant Physiology*, 112(3): 1055–1070. <https://doi.org/10.1104/pp.112.3.1055>
- POWO. 2025–onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <https://powo.science.kew.org/> (Accessed 21 April 2025).
- Romero-Carramiñana I., Esparza-Moltó P.B., Domínguez-Zorita S., Nuevo-Tapióles C., Cuezva J.M. 2023. IF₁ promotes oligomeric assemblies of sluggish ATP synthase and outlines the heterogeneity of the mitochondrial membrane potential. *Communications Biology*, 6(1): 836. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-05214-1>
- Rudov A., Mashkour M., Djamali M., Akhane H. 2020. A review of C₄ plants in Southwest Asia: An ecological, geographical and taxonomical analysis of a region with high diversity of C₄ eudicots. *Frontiers in Plant Sciences*, 11: art. 546518. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.546518>
- Sage R.F. 2004. The evolution of C₄ photosynthesis. *New Phytologist*, 161(2): 341–370.
- Šerá B., Žarnovičan H., Hodálová I. 2023. Plants along roads in Slovakia: a review of *Atriplex tatarica* L. *Biologia (Bratislava)*, 78(5): 1355–1362. <https://doi.org/10.1007/s11756-022-01188-3>
- Skripnik N.P. 1987. *Chenopodiaceae*. In: Prokudin Y.N. (ed.) et al. *Identification manual of higher [vascular] plants of Ukraine*. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 84–93. [Скрипник Н.П. 1987. *Chenopodiaceae*. В кн.: Прокудин Ю.Н. (ред.) и др. *Определитель высших растений Украины*. Киев: Наукова думка, с. 84–93.]
- Stickens D., Verbelen J.P. 1996. Spatial structure of mitochondria and ER denotes changes in cell physiology of cultured tobacco protoplasts. *The Plant Journal*, 9(1): 85–92. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2818.1995.tb03528.x>
- Strauss M., Hofhaus G., Schröder R.R., Kühlbrandt W. 2008. Dimer ribbons of ATP synthase shape the inner mitochondrial membrane. *The EMBO Journal*, 27(7): 1154–1160. <https://doi.org/10.1038/emboj.2008.35>
- Tang H., Zhu H. 2023. Specific changes in morphology and dynamics of plant mitochondria under abiotic stress. *Horticulturae*, 9: 11. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9010011>
- Velours J., Dautant A., Salin B., Sagot I., Brèthes D. 2009. Mitochondrial F₁F₀-ATP synthase and organellar internal architecture. *The International Journal of Biochemistry and Cell Biology*, 41: 1783–1789. <https://doi.org/10.1016/j.bio-cel.2009.01.011>
- Venkatraman K., Lee C.T., Garcia G.C., Mahapatra A., Milshteyn D., Perkins G., Kim K.-Y., Pasolli H.A., Phan S., Lippincott-Schwartz J., Ellisman M.H., Rangamani P., Budin I. 2023. Cristae formation is a mechanical buckling event controlled by the inner mitochondrial membrane lipidome. *The EMBO Journal*, 42(24): e114054. <https://doi.org/10.15252/emboj.2023114054>
- Von Caemmerer S., Furbank R.T. 2003. The C₄ pathway: an efficient CO₂ pump. *Photosynthesis Research*, 77: 191–207. <https://doi.org/10.1023/A:1025830019591>

- Walker B.J., Kramer D.M., Fisher N., Fu X. 2020. Flexibility in the energy balancing network of photosynthesis enables safe operation under changing environmental conditions. *Plants*, 9: 301. <https://doi.org/10.3390/plants9030301>
- Yin X., Struik P.C. 2018. The energy budget in C_4 photosynthesis: insights from a cell-type-specific electron transport model. *New Phytologist*, 218(3): 986–998. <https://doi.org/10.1111/nph.15051>
- Žerdoner Čalasan A., Hammen S., Sukhorukov A.P., McDonald J.T., Brignone N.F., Böhnert T., Kadereit G. 2022. From continental Asia into the world: Global historical biogeography of the saltbush genus *Atriplex* (*Chenopodiaceae*, *Chenopodioideae*, *Amaranthaceae*). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 54: art. 125660. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125660>

**Атипові кристи в мітохондріях обкладинок судинних пучків в листках
Atriplex tatarica (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.)**

О.М. ФЕДЮК, Н.О. БІЛЯВСЬКА, Ю.М. АКИМОВ, О.К. ЗОЛОТАРЬОВА
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

Реферат. Електронно-мікроскопічний аналіз ультраструктури листків *Atriplex tatarica* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.) виявив характерну особливість мітохондрій у клітинах обкладинки судинного пучка (BS). Дослідження листків *A. tatarica*, що розвиваються, зібраних у Новобіличах Святошинського району міста Києва (Україна), показали, що внутрішня структура мітохондрій у клітинах BS значно відрізняється від інших клітин. Багато мітохондрій BS мають два типи крист (нормальні та атипові). Атипові кристи представлені вигнутими пластинками, орієнтованими вздовж поздовжньої осі або під деякими кутами до неї. Такі мітохондрії, як видається, широко розповсюджені в клітинах BS листків *A. tatarica* і є дуже поширеними (ймовірно, від 70 до 90%), але не були виявлені в мітохондріях клітин інших хлоренхімних та епідермальних тканин. Аномальні мітохондрії можна ідентифікувати лише за наявністю атипових крист; інших відмінностей у тонкій структурі не спостерігається. У багатьох випадках такі мітохондрії знаходяться в безпосередній близькості до хлоропластів. Можливо, існує зв'язок між архітектурою атипових крист та їхньою фізіологічною функцією, враховуючи те, що клітини BS мають додаткові потреби в енергії порівняно з клітинами мезофілу. Близьке розташування мітохондрій до хлоропластів у клітинах BS вказує на те, що вони можуть відігравати важливу роль у транспорті енергії або метаболітів.

Ключові слова: *Atriplex tatarica*, C_4 фотосинтез, клітини оболонки судинного пучка, кристи, мітохондрії, ультраструктура



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.197>

RESEARCH ARTICLE

Plant strategy to adapt to life in water: peculiarities of root system organization in *Sagittaria sagittifolia* and *Alisma plantago-aquatica* (Alismataceae)

Yuliya OVCHARENKO , Galina SHEVCHENKO * 

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

* Author for correspondence: galli.shevchenko@gmail.com

Abstract. The roots of aquatic plants are known to grow continuously in the low-oxygen environment, frequently encountering hypoxia, a common environmental stress that affects plant growth. Hypoxia disrupts normal physiological and metabolic processes, making necessary to adapt and maintain productivity. Studies on *Sagittaria sagittifolia* and *Alisma plantago-aquatica* (Alismataceae) have demonstrated that root aerenchyma formation is a crucial mechanism for mitigating the detrimental effects of hypoxia in both species. *Alisma plantago-aquatica* develops the schizogenous root aerenchyma, whereas *S. sagittifolia* forms a lysigenous aerenchyma. The actin cytoskeleton plays a specific role in the formation of both aerenchyma types. The differences in root aerenchyma development between *S. sagittifolia* and *A. plantago-aquatica* highlight their evolutionary adaptation to distinct aquatic environments, reflecting both their phylogenetic divergence within the family Alismataceae and high developmental plasticity.

Keywords: actin microfilaments, aerenchyma, Alismataceae, aquatic plants, lateral roots

Introduction

Since oxygen has low solubility in water (~9.1 mg/L at 20 °C), flooded or waterlogged plants frequently experience hypoxia. Hypoxia disrupts root metabolism, leading to reduced nutrient uptake and ultimately affecting overall plant growth (Yamauchi, 2024). To cope with oxygen deficiency, plants have evolved various adaptive responses that minimize

damage and maintain essential functions such as nutrient and water uptake. Several strategies enable plants to survive hypoxic conditions, including: (a) the formation of adventitious roots near the water surface, which facilitates oxygen uptake; (b) development of the root aerenchyma, where air-filled spaces in the root cortex enhance internal oxygen transport between the root and shoot, thereby reducing reliance on soil oxygen (Takahashi et al., 2014).

ARTICLE HISTORY. Submitted 17 March 2025. Revised 19 May 2025. Published 30 May 2025

CITATION. Ovcharenko Yu., Shevchenko G. 2025. Plant strategy to adapt to life in water: peculiarities of root system organization in *Sagittaria sagittifolia* and *Alisma plantago-aquatica* (Alismataceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 197–205. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.197>

© 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/>)

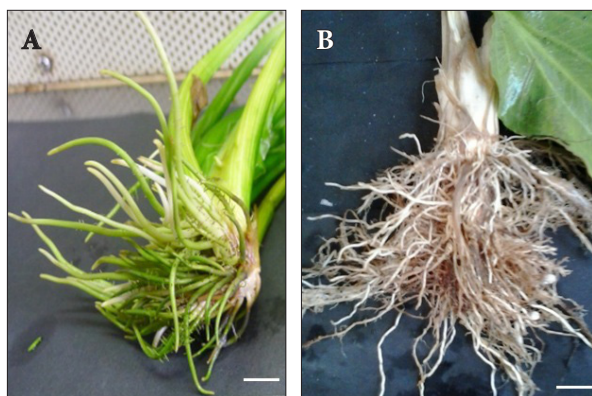


Fig. 1. General view of the fibrous root systems. A: *Sagittaria sagittifolia* (image from Gao et al., 2016); B: *Alisma plantago-aquatica*. Bar: 1 cm

In addition to morphological adaptations, plants undergo key metabolic changes to resist hypoxia, including a shift to anaerobic respiration, activation of ethylene signaling, and induction of antioxidant defense mechanisms (Basit et al., 2024; Daniel, Hartman, 2024). However, prolonged hypoxia can still be detrimental if oxygen transport and alternative metabolic pathways are insufficient to sustain cellular functions (Basit et al., 2024).

In this article, we discuss the strategies employed by two aquatic perennial plants, *Alisma plantago-aquatica* L. and *Sagittaria sagittifolia* L., both members of the family *Alismataceae* (order *Alismatales*, monocots, angiosperms), for growth under identical environmental conditions. *Alisma plantago-aquatica* is described as a monocentric, short-rooted plant. Its annual acrosympodial monocarpic shoots are positioned in the water–air interface and typically consist of three to four branching orders (Săndulescu et al., 2017). This species is widely distributed across the Northern Hemisphere, including Europe, most of Asia, northern and eastern Africa, and is also known as introduced and partly naturalized in North America, Australia, and some other parts of the world (Uotila, 2009–onward, in Euro+Med Plantbase: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/PTaxonDetail.asp?NameId=35621&PTRefFk=7300000>; POWO, 2025–onward: <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:30019518-2>; Ukrainian Biodiversity Information Network, UkrBIN, 2025–onward: <https://www.ukrbn.com>). It has been also assessed for the *IUCN Red List of Threatened Species* and listed as Least Concern, which means that

this species is not threatened at present (Lansdown, Beentje, 2017).

Sagittaria sagittifolia is characterized by semi-rosette monocarpic shoots (Bercu, 2017). It has a broader ecological range, occurring from subarctic to tropical environments (Uotila, 2009–onward; POWO, 2025–onward; UkrBIN, 2025–onward, etc.).

Both species, *S. sagittifolia* and *A. plantago-aquatica*, inhabit standing and shallow waters such as bays and riverbanks, where their roots usually remain continuously submerged. Molecular phylogenetic analyses, particularly those based on chloroplast genome sequencing, have confirmed that *S. sagittifolia* and *A. plantago-aquatica* are closely related within *Alismataceae* (Ito et al., 2020). However, morphological and reproductive differences highlight the evolutionary divergence between these genera (Nicolau et al., 2024). *Sagittaria sagittifolia* typically possesses sagittate (arrow-shaped) leaves, whereas *A. plantago-aquatica* has broadly lanceolate leaves with entire margins. Additionally, *S. sagittifolia* produces unisexual flowers, while *A. plantago-aquatica* has bisexual flowers. Although numerous studies describe the aboveground structures of *A. plantago-aquatica* and *S. sagittifolia*, information on their root morphology and anatomy remains scarce, especially in the context of their ecophysiology and ecological adaptation. Both species are known to develop fibrous root systems with aerenchymatous roots, which facilitate oxygen transport in hypoxic environments.

In this study, we focus on the morphology of roots of *S. sagittifolia* and *A. plantago-aquatica*, with particular emphasis on aerenchyma formation and the role of the cytoskeleton in this process. Understanding the structural and functional adaptations of the root system under low-oxygen conditions will contribute to a clearer understanding of the mechanisms that enable plants to withstand environmental stress.

Materials and Methods

Roots of the aquatic plants *S. sagittifolia* and *A. plantago-aquatica* were collected from the coastal zone of the Dnipro River in the urban-type settlement of Koncha-Zaspa, Kyiv Region, south of Kyiv City. Root apices (1 cm in length) were washed with phosphate buffer (pH 6.9) and fixed in 3.7% formaldehyde for one hour. The samples were then embedded in alcohol-soluble wax and polymerized.

Longitudinal sections (10 µm thick) were obtained using a MS-2 microtome. Sections were rehydrated through a graded ethanol series (96%, 70%, and 50%), followed by staining of actin microfilaments with phalloidin-FITC (6.6 µM, Sigma Co.). The stained sections were mounted on slides in a glycerol (80%) and phosphate buffer (20%) mixture and analyzed using a Zeiss LSM 5 PASCAL confocal laser scanning microscope equipped with standard filters (BP 450-490, LP 520). Images were processed using the LSM 5 PASCAL software and subsequently converted to the TIFF format with a resolution of 300 pixels per inch.

Results and Discussion

Both plant species, *A. plantago-aquatica* and *S. sagittifolia*, develop a fibrous root system (Fig. 1) characterized by numerous thin, branching roots that extend in various directions from the base of the plant stem, rather than originating from a single main root.

The fibrous root system is a common feature of monocotyledonous plants, including grasses and many aquatic species. This system provides a large surface area, facilitating efficient water and nutrient uptake from the surrounding environment. Such an adaptation is particularly beneficial in low-nutrient aquatic habitats, where maximizing nutrient absorption is essential for survival. Fibrous roots exhibit rapid growth and an extensive branching pattern, which enhances anchorage and helps prevent displacement by water currents or waves (Nibau et al., 2008). A distinctive feature of the root system of *S. sagittifolia* is the presence of specialized structures, including tubers (starch-storage organs) and rhizomes (horizontally growing underground stems that produce new shoots and roots).

In low-oxygen environments, some plants develop adventitious roots above the water surface to access oxygen directly from the air. These roots typically originate from non-root tissues, such as stems or leaves (Karlova et al., 2021). In both *S. sagittifolia* and *A. plantago-aquatica*, the root system facilitates the formation of adventitious roots, which emerge as a new layer from the stem.

Formation of different aerenchyma types and involvement of the cytoskeleton

To facilitate internal oxygen transport, *A. plantago-aquatica* and *S. sagittifolia* develop aerenchyma

— extensive intercellular spaces in the root cortex that enhance oxygen transport from the root to the shoot. However, the types of aerenchyma present in these species have not been thoroughly characterized to date.

Our analysis of *A. plantago-aquatica* roots classifies its aerenchyma as schizogenous, meaning that the intracellular spaces are formed through the separation of cell files (Fig. 2A).

The first separation of cell files occurs already in the meristem (Fig. 3A). The process of cell separation during root aerenchyma development is common to many species (Seago, Fernando, 2013). This process begins with the dissolution of pectic substances in the middle lamella, the layer that binds adjacent plant cells. The dissolution of these substances leads to the separation of cells and cell files, thereby creating intracellular spaces. In many cases, cells within the separated files undergo plasmolysis and partial degradation, as they are deprived of nutritional support from the root. Specific molecular mechanisms regulate aerenchyma formation and coordinate the extensive reorganization of cell walls (Nakano, 2015).

The cytoskeleton, particularly actin filaments (AFs), plays a role in the formation of schizogenous aerenchyma. In normal meristematic cells, AFs form a dense meshwork surrounding the nucleus and vacuoles (Fig. 3A, B).

There is an increased vacuolization in cells from the separating files. In these cells, AFs lose their filamentous structure, and actin accumulates near the cell walls (Fig. 3B). This observation probably points to exocytosis, as it is known that in the cortical cell region, AFs form a specific network to facilitate the delivery and docking of Golgi vesicles to the plasma membrane. These vesicles contain polygalacturonases and pectinesterases, enzymes that degrade the pectin components of the middle lamella, ultimately leading to cell separation (Federici et al., 2006; Pelloux et al., 2007). Cells within the separated files often collapse, as they are deprived of intercellular connections due to destruction of plasmodesmata and disruption of symplastic growth.

In *S. sagittifolia*, the root aerenchyma is primarily lysigenous (Schussler, Longstreth, 1996). The presence of inner spaces in the root cortex supports this observation (Figs 2B; 3D). In the root cells of *S. sagittifolia* involved in aerenchyma development, AFs undergo gradual degradation, which coincides with

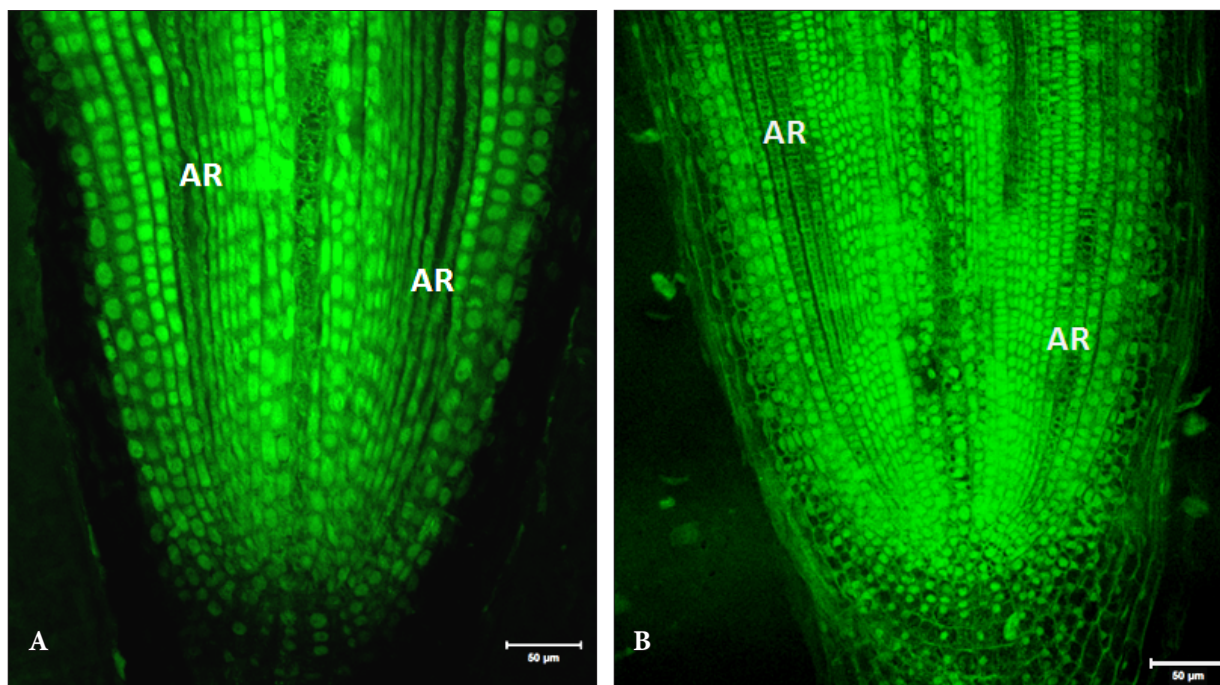


Fig. 2. Apical part of a root of *Alisma plantago-aquatica* showing schizogenous aerenchyma (A) and that of *Sagittaria sagittifolia* exhibiting lysigenous aerenchyma (B). AR — aerenchyma cavities. Staining with phalloidin-FITC. Bars: 50 µm

the general stages of cellular degradation (Fig. 3C, D).

During the early stages of cell degradation, AFs continue to perform the exocytosis function. In the case of lysigenous aerenchyma, in addition to pectinases degrading pectin in the middle lamella, cell wall degradation is also facilitated by cellulases and xyloglucan endotransglucosylases/hydrolases (XTHs), which disrupt the cellulose and hemicellulose structures (Luo et al., 2023).

In highly vacuolized or plasmolyzed cells, AFs lose their filamentous structure and form thick cables (Fig. 3D), while remnants of actin aggregate near the cell walls (Fig. 3C). Thus, the actin cytoskeleton remains preserved in cells until the final stages of their collapse and lysis.

In contrast to animal cells, there are some discrepancies regarding the final stages of lysigenous aerenchyma formation in plants. Traditionally, this type of aerenchyma is characterized by cell lysis, which results in the formation of extensive gas spaces. The formation of lysigenous aerenchyma in root cells involves several key physiological and biochemical processes, including: induction of the ethylene-mediated signaling cascade, accumulation of reactive oxygen species (ROS), and degradation

of the cell wall (Steffens et al., 2011). These processes ultimately lead to programmed cell death (PCD) and the lysis of cortical cells (Evans, 2003; Yamauchi et al., 2018a, 2018b).

The certain role in the formation of aerenchyma is attributed to changes in the auxin transport induced by hypoxia. There are reports about association of auxin accumulation and actin filament disruption in hypoxic roots during the aerenchyma formation process. This may occur due to affection of PIN cycling (auxin efflux carriers) by disruption of actin filaments during hypoxia. Auxin-induced actin reorganization promotes cellular responses needed for adaptation, such as cell wall loosening, separation of cell files (in schizogenous aerenchyma), or programmed cell death (in lysigenous aerenchyma) (Yamauchi et al., 2018b; 2020).

Programmed cell death is a highly regulated process, and its major characteristics (depending on the type of PCD and tissues) include chromatin condensation, DNA fragmentation, vacuolar rupture, tonoplast degradation, and cytoplasmic collapse (Kawai, Uchimiya, 2000; Takahashi et al., 2014). In the case of *S. sagittifolia*, we did not observe nuclear DNA fragmentation during aerenchyma formation (Fig. 3C, D). Instead, the nuclei in the

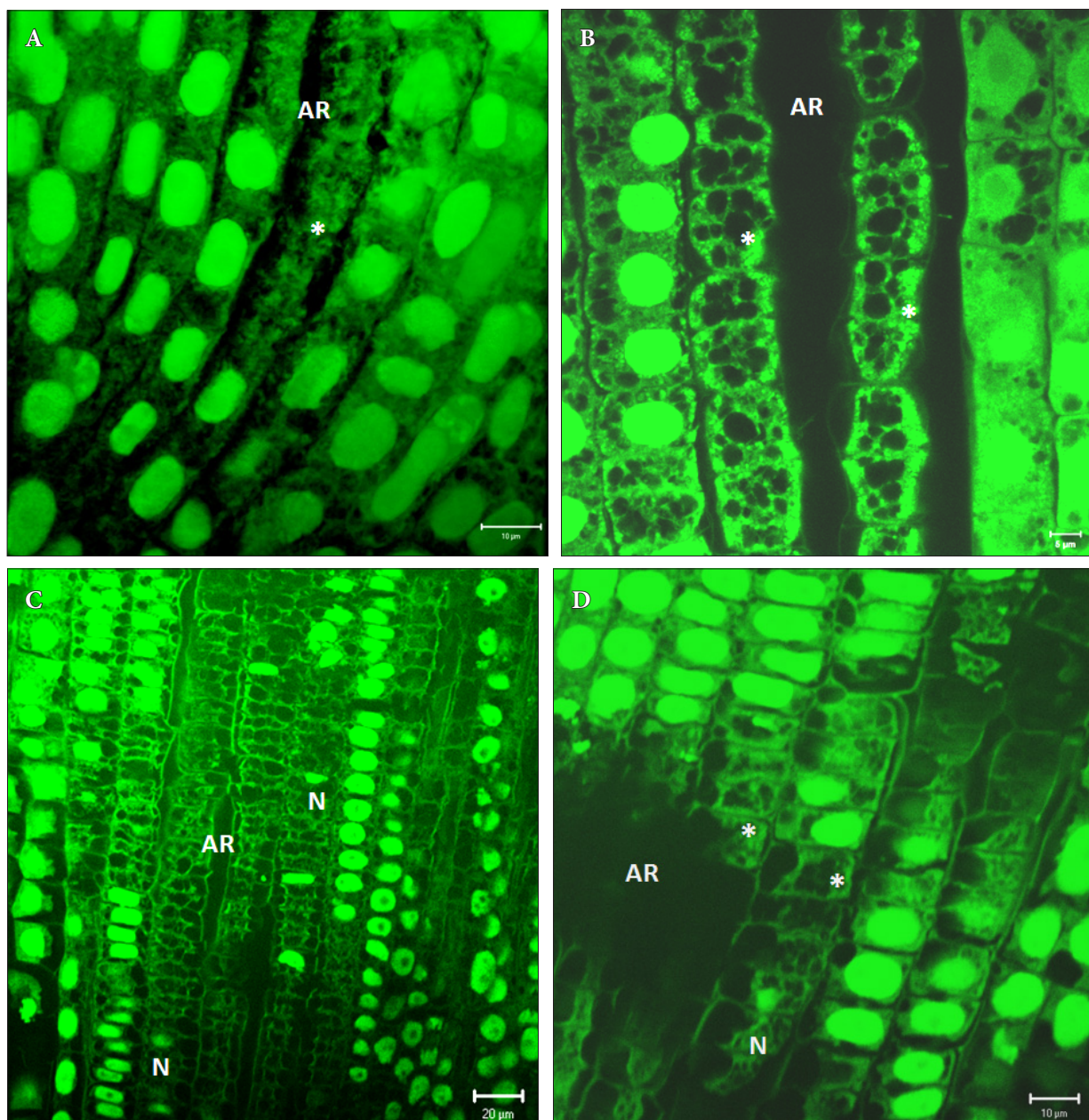


Fig. 3. Separation of cell files during the formation of schizogenous aerenchyma in the meristem. A, B: root of *Alisma plantago-aquatica*; C, D: lysigenous aerenchyma in *Sagittaria sagittifolia*. AR — aerenchyma cavities, N — nucleus, snowflakes (*) — accumulation of actin. Staining with phalloidin-FITC. Bars: 5 μm (B), 10 μm (A, D), 20 μm (C)

cells undergoing collapse appeared to be shrunk-en (Fig. 3C). This observation does not contradict the general hallmark features of PCD typically observed in plant cells (Yamauchi et al., 2018b). In our previous research on the semiaquatic plant species *Sium latifolium* L. (*Apiaceae/Umbelliferae*; order *Apiales*, asterids, eudicots), we also observed

neither chromatin condensation nor nuclear fragmentation (Shevchenko et al., 2016), which disagree with the common PCD characteristics. It should be noted that some authors suggest that hypoxic plants exhibit multiple forms of programmed cell death beyond classical apoptosis markers, including autophagy-like and necrosis-like mechanisms, which

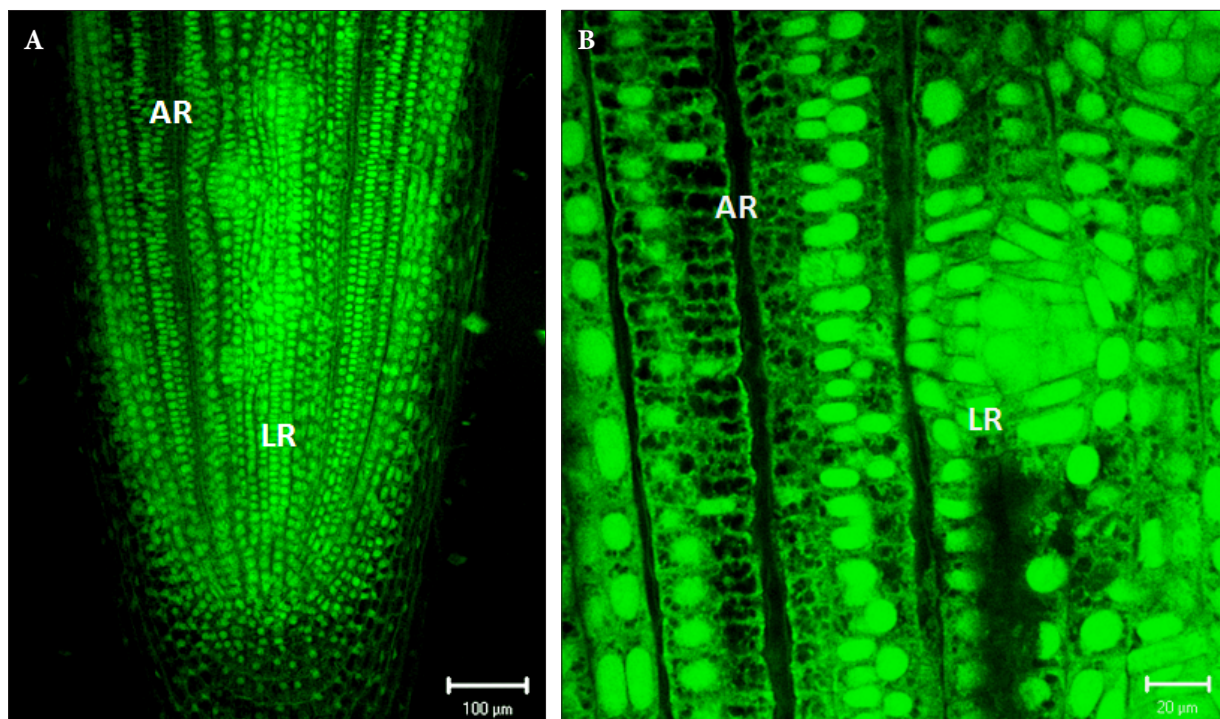


Fig. 4. Initiation of lateral roots (LRs) in the apical meristem of *Sagittaria sagittifolia*. A: general view of the root apex; B: LR formation in the meristem. Bars: 100 µm (A), 20 µm (B)

may act in parallel or during stress adaptation and aerenchyma formation (Reape, McCabe, 2010; van Doorn et al., 2011; Ye et al., 2021).

It is worth mentioning that despite the many well-documented types of lysigenous aerenchyma formation in various plant species, the mechanisms of its development remain highly variable, and there is still no established pattern for the final PCD stages preceding the formation of inner root spaces (van Doorn et al., 2011). Additionally, there are cases where not all PCD markers are identified, but extensive cavities appear in the root cortex. In these cases, the cells are not dead, but rather collapsed, shrunken, or partially degraded. It was the case with the already mentioned species *Sium latifolium* (Shevchenko et al., 2016), and a similar observation was made in *Sagittaria latifolia*, where no dead cells were found in the roots, sparking a debate on whether this type of aerenchyma should be classified as lysigenous (Schussler, Longstreth, 1996) or as schizogenous, involving collapsed but not dead cells (Longstreth, Borkhsenius, 2000). Cell collapse often ends up in cell death or development of PCD.

Nevertheless, we can conclude that highly diverse processes accompany root aerenchyma

formation in plants. This variety of mechanisms allows plants to form aerenchyma in the most efficient and rapid manner, depending on the oxygen deficit in the environment. The causes for the differences in aerenchyma types remain unclear. Lysigenous aerenchyma appears to facilitate more efficient oxygen transfer. In this regard, the connection between lysigenous aerenchyma and root parameters is plausible, suggesting that this type of aerenchyma may be more effective in oxygen exchange for plants with thicker roots. Besides, *S. sagittifolia* has a broader habitat amplitude as compared to that of *A. plantago-aquatica*, thus implying its high plasticity in adaptation. Overall, understanding the mechanisms behind aerenchyma formation provides valuable insights into plant adaptations to hypoxic environments and unveils strategies for improving crop resilience to flooding.

Formation of lateral roots

It is considered well established that hypoxic conditions in waterlogged soils and other substrates can stimulate cell division in the pericycle, leading to the formation of new lateral roots (LRs) (Du, Scheres, 2018). The formation of LR is also considered

a specific adaptation to the environment, as LR expand the plant's ability to search for more favorable conditions (Nibau et al., 2008). This adaptation helps plants enhance oxygen uptake and maintain nutrient acquisition (Motte, Beeckman, 2019). Additionally, the development of aerenchyma in LR improves oxygen supply, and the altered root architecture enables plants to access better-aerated zones (Yamauchi et al., 2018a). However, under extreme hypoxia, reducing LR formation helps conserve energy (Karlova et al., 2021).

In most plants, lateral roots originate from pericycle cells above the meristem in the differentiation zone (Dubrovsky, Laskowski, 2017). However, in several taxa of angiosperms, lateral root formation occurs in the apical part of the root meristem itself (Dubrovsky, Laskowski, 2017; Du, Scheres, 2018). In comparison with *A. plantago-aquatica*, where LR appear at the level of the proximal elongation zone, *S. sagittifolia* is characterized by LR initiation at the level of the meristem (Fig. 4).

To date, this type of LR initiation has been described for some representatives from the families of eudicots (*Cucurbitaceae*, *Polygonaceae*, *Convolvulaceae*), monocots (*Pontederiaceae*, *Araceae*, *Butomaceae*), and ferns (*Pteridaceae*). Some authors associate the shift of the LR initiation zone from the elongation zone to the meristem with the evolution of monopodial branching (Motte, Beeckman, 2019). Although this type of LR initiation is found in many aquatic plants, such as *Pistia stratiotes* L. (*Araceae*), *Pontederia crassipes* Mart. (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms: family *Pontederiaceae*) (Clowes, 1985), and *Butomus umbellatus* L. (*Butomaceae*) (Zhupanov, Brykov, 2014), it has also been observed in terrestrial plants like *Cucurbita pepo* L. (*Cucurbitaceae*) and *Fagopyrum esculentum* Moench (*Polygonaceae*) (O'Dell, Foard, 1969; Zhupanov, Brykov, 2014), suggesting that this feature is not specifically adaptive to waterlogging. Nevertheless, specifically for aquatic plants, it may serve as an adaptive response by enabling faster anchoring in shallow, fast-flowing water.

Therefore, we can conclude that the development of LR in different root growth zones is a necessary step for plant adaptation to their environment, but it is not a crucial response to flooding stress. At the same time, it is a sign of plasticity, allowing *S. sagittifolia* to colonize a wider range of habitats. Differences between *S. sagittifolia* and *A. plantago-aquatica* root systems highlight their evolutionary adaptations to distinct aquatic environments, reflecting phylogenetic divergence within the family *Alismataceae*.

Conclusion

Analysis of the root systems of *S. sagittifolia* and *A. plantago-aquatica* has shown that both members of the family *Alismataceae* employ similar strategies for survival under flooding conditions. Firstly, both species possess a fibrous root system, which allows the formation of numerous roots, improving oxygen uptake and increasing the surface area for nutrient absorption. Additionally, the rapid growth and regeneration of this system are essential for the plants to quickly colonize new environments. Secondly, both species develop aerenchyma, but of different types — schizogenous in *A. plantago-aquatica* and lysigenous in *S. sagittifolia*. The variation in the aerenchyma type may be linked to the evolution of adaptive responses to different waterlogged environments. Nevertheless, the lysigenous aerenchyma in *S. sagittifolia* and the initiation of lateral roots at the meristem level demonstrate its high plasticity, and ability to expand more broadly than *A. plantago-aquatica*.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Yu. Ovcharenko:  <https://orcid.org/0000-0002-5527-504X>
G. Shevchenko:  <https://orcid.org/0000-0001-5826-025X>

REFERENCES

- Basit F., Khalid M., El-Keblawy A., Sheteiwy M.S., Sulieman S., Josko I., Zulfiqar F. 2024. Hypoxia stress: plant's sensing, responses, and tolerance mechanisms. *Environmental Science and Pollution Research*, 31: 63458–63472. <https://doi.org/10.1007/s11356-024-35439-4>
- Bercu R. 2017. Structural aspects of *Alisma plantago-aquatica* L. (*Alismataceae*). *Annals of West University of Timișoara, series Biology*, 20(2): 179–184.

- Clowes F.A.L. 1985. Origin of epidermis and development of root primordia in *Pistia*, *Hydrocharis* and *Eichhornia*. *Annals of Botany*, 55: 849–857. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086966>
- Daniel K., Hartman S. 2024. How plant roots respond to waterlogging. *Journal of Experimental Botany*, 75: 511–525. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad332>
- Du Yu., Scheres B. 2018. Lateral root formation and the multiple roles of auxin. *Journal of Experimental Botany*, 69(2): 155–167. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx223>
- Dubrovsky J.G., Laskowski M. 2017. Lateral root initiation. In: *Encyclopedia of applied plant sciences*. Eds B. Tomas, B.G. Murray, D.G. Murphy. 2nd ed. Oxford: Academic Press, pp. 256–264.
- Evans D.E. 2003. Aerenchyma formation. *New Phytologist*, 161(1): 35–49. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00907.x>
- Federici L., Di Matteo A., Fernandez-Recio J., Tsernoglou D., Cervone F. 2006. Polygalacturonase inhibiting proteins: Players in plant innate immunity? *Trends in Plant Sciences*, 11(2): 65–70. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.12.005>
- Gao M., Lin Zh., Luo C., Chi Zh., Mo Zh., He F., Jiang W., Chen L., He X., Wei Sh. 2016. Efficiency of propagation for *Sagittaria sagittifolia* using a temporary immersion bioreactor system. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 6: 161–170. <https://doi.org/10.17265/2161-6256/2016.03.003>
- Ito Y., Tanaka N., Keener B.R., Lehtonen S. 2020. Phylogeny and biogeography of *Sagittaria* (Alismataceae) revisited: evidence for cryptic diversity and colonization out of South America. *Journal of Plant Research*, 133: 827–839. <https://doi.org/10.1007/s10265-020-01229-5>
- Karlova R., Boer D., Hayes S., Testerink Ch. 2021. Root plasticity under abiotic stress. *Plant Physiology*, 187(3): 1057–1070. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab392>
- Kawai M., Uchimiya H. 2000. Coleoptile senescence in rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*, 86(2): 405–414. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1199>
- Lansdown R.V., Beentje H.J. 2017. *Alisma plantago-aquatica*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017: e.T164129A84275593. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-1.RLTS.T164129A84275593.en> (Accessed 25 April 2025).
- Longstreth D.J., Borkhsenius O.N. 2000. Root cell ultrastructure in developing aerenchyma tissue of three wetland species. *Annals of Botany*, 86(3): 641–646. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1151>
- Luo S., Pan Ch., Liu S., Liao G., Li A., Wang Ya., Wang Ai., Xiao D., He L-F., Zhan J. 2023. Identification and functional characterization of the xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase 32 (AhXTH32) in peanut during aluminum-induced programmed cell death. *Plant Physiology and Biochemistry*, 194: 161–168. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.11.002>
- Motte H., Beeckman T. 2019. The evolution of root branching: increasing the level of plasticity. *Journal of Experimental Botany*, 70(3): 785–793. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery409>
- Nakano R.T. 2015. Development of schizogenous intercellular spaces in plants. *Frontiers in Plant Science*, 6: art. 497. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00497>
- Nibau C., Gibbs D.J., Coates J.C. 2008. Branching out in new directions: the control of root architecture by lateral root formation. *New Phytologist*, 179: 595–614. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02472.x>
- Nicolau M., Reposi S., Gotelli M., Zarlavsky G. 2024. Megasporogenesis and megagametogenesis in *Hydrocleys nymphoides*, *Alisma plantago-aquatica*, and *Sagittaria montevidensis* (Alismataceae). *Protoplasma*, 261: 725–733. <https://doi.org/10.1007/s00709-024-01930-5>
- O'Dell D.H., Foard D.E. 1969. Presence of lateral root primordia in the radicle of buckwheat embryos. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 96: 1–3.
- POWO. 2025–onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <https://powo.science.kew.org/> (Accessed 25 April 2025).
- Pelloux J., Rustérucci C., Mellerowicz E.J. 2007. New insights into pectin methylesterase structure and function. *Trends in Plant Science*, 12(6): 267–277. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.04.001>
- Reape T.J., McCabe P.F. 2010. Apoptotic-like regulation of programmed cell death in plants. *Apoptosis*, 15(3): 249–56. <https://doi.org/10.1007/s10495-009-0447-2>
- Săndulescu E.B., Oltenacu N., Stavrescu-Bedivan M.-M. 2017. Morphological characterization of *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae): A case study and literature review. [University of Agronomic Sciences and Veterinary Medicine of Bucharest, Faculty of Agriculture]. *Scientific Papers. Series A. Agronomy*, 60: 526–529.
- Schussler E.E., Longstreth D.J. 1996. Aerenchyma develops by cell lysis in roots and cell separation in leaf petioles in *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae). *American Journal of Botany*, 83(10): 1266–1273.
- Seago J.L., Fernando D.D. 2013. Anatomical aspects of angiosperm root evolution. *Annals of Botany*, 112(2): 223–244.
- Shevchenko G.V., Brykov V.A., Ivanenko G.F. 2016. Specific features of root aerenchyma formation in *Sium latifolium* L. (Apiaceae). *Cytology and Genetics*, 50: 293–299. <https://doi.org/10.3103/S0095452716050121>
- Steffens B., Geske T., Sauter M. 2011. Aerenchyma formation in the rice stem and its promotion by H₂O₂. *New Phytologist*, 190(2): 369–378. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03600.x>
- Takahashi H., Yamauchi T., Colmer T.D., Nakazono M. 2014. Aerenchyma formation in plants. In: *Low-oxygen stress in plants*. Eds J.T. van Dongen, F. Licausi. *Plant cell monographs*. Vol. 21. Vienna: Springer, pp. 247–265. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1254-0_13

- UkrBIN. 2025–onward. *Ukrainian Biodiversity Information Network*. Available at: <https://www.ukrbin.com/> (Accessed 25 April 2025).
- Uotila P. 2009–onward. *Alismataceae*. In: *Euro+Med Plantbase — the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*. Available at: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/PTaxonDetail.asp?NameId=35621&PTRefK=7300000> (Accessed 25 April 2025).
- van Doorn W.G., Beers E.P., Dangel J.L., Franklin-Tong V.E., Gallois P., Hara-Nishimura I., Jones A.M., Kawai-Yamada M., Lam E., Mundy J., Mur L.A.J., Petersen M., Smertenko A., Taliansky M., Van Breusegem F., Wolpert T., Woltering E., Zhivotovsky B., Bozhkov P.V. 2011. Morphological classification of plant cell deaths. *Cell Death and Differentiation*, 18: 1241–1246. <https://doi.org/10.1038/cdd.2011.36>
- Yamauchi T. 2024. Regulation of root tissue size and adaptations to hypoxia. In: *Responses of plants to soil flooding*. Eds J.I. Sakagami, M. Nakazono. Singapore: Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-99-9112-9_4
- Yamauchi T., Colmer T.D., Pedersen O., Nakazono M. 2018a. Regulation of root traits for internal aeration and tolerance to soil waterlogging-flooding stress. *Plant Physiology*, 176(2): 1118–1130. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01157>
- Yamauchi T., Tanaka A., Mori H., Nishizawa N. K. 2018b. Programmed cell death during aerenchyma formation in plants: Perspectives from histological and molecular studies. *Plant, Cell & Environment*, 41(5): 1124–1130. <https://doi.org/10.1111/pce.13191>
- Yamauchi T., Tanaka A., Tsutsumi N., Inukai Y., Nakazono M. 2020. A role for auxin in ethylene-dependent inducible aerenchyma formation in rice roots. *Plants (Basel)*, 9(5): 610. <https://doi.org/10.3390/plants9050610>
- Ye C., Zheng S., Jiang D., Lu J., Huang Z., Liu Z., Zhou H., Zhuang C., Li J. 2021. Initiation and execution of programmed cell death and regulation of reactive oxygen species in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(23): 12942. <https://doi.org/10.3390/ijms222312942>
- Zhupanov I.V., Brykov V.A. 2014. Anatomical and ultrasculptural features of lateral root formation in some amphibious plants. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(1): 83–89. [Жупанов І.В., Бриков В.О. Анатомічні та ультраструктурні особливості формування бічних коренів у деяких видів повітряно-водних рослин. *Український ботанічний журнал*, 71(1): 83–89.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.01.083>

Стратегія адаптації рослин до життя у воді: особливості організації кореневої системи *Sagittaria sagittifolia* та *Alisma plantago-aquatica* (Alismataceae)

Ю. ОВЧАРЕНКО, Г. ШЕВЧЕНКО

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

Реферат. Корені водних рослин, які постійно ростуть в умовах низького вмісту кисню, зазнають гіпоксії — поширеного екологічного стресу, що впливає на якість росту. Гіпоксія порушує нормальні фізіологічні та метаболічні процеси у клітинах, що потребує адаптації для збереження продуктивності. Дослідження *Sagittaria sagittifolia* та *Alisma plantago-aquatica* показали, що формування аеренхіми в коренях є ключовим механізмом протидії впливу гіпоксії у представників родини Alismataceae. У коренях *A. plantago-aquatica* утворюється схизогенна аеренхіма, тоді як у *S. sagittifolia* — лізигенна аеренхіма. Актиновий цитоскелет відіграє роль у формуванні обох типів аеренхіми. Відмінності у розвитку кореневої аеренхіми між *S. sagittifolia* та *A. plantago-aquatica* підкреслюють їхню еволюційну адаптацію до різних типів водного середовища, що відображає як філогенетичну дивергенцію всередині родини Alismataceae, так і високу пластичність розвитку.

Ключові слова: аеренхіма, актинові філаменти, бічні корені, водні рослини, Alismataceae



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.206>

RESEARCH ARTICLE

Simplifying the nomenclature of *Sorbus* sensu lato: new nomenclatural solutions in *Aria* and *Hedlundia* (Rosaceae)

Sergei L. MOSYAKIN ^{1*} , Mykola M. FEDORONCHUK ¹ , John McNEILL ^{2,3} 

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

2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

² Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh EH3 5LR, Scotland, United Kingdom

³ Royal Ontario Museum, Toronto, Ontario, Canada

* Author for correspondence: s_mosyakin@hotmail.com

Abstract. Various options for generic delimitation in *Maleae* (Rosaceae), specifically the taxa earlier included in *Sorbus* L. s. l., are discussed. Following the positive decision of the General Committee regarding our recent proposal to conserve the name *Aria* (Pers.) Host against the earlier names *Chamaemespilus* Medik. and *Torminalis* Medik., we conclude that for simplification of the taxonomic schemes and nomenclature in the group of *Sorbus* and its relatives, an expanded circumscription of *Aria* (including *Chamaemespilus* and *Torminalis*) is desirable; in particular, for preserving numerous names already available in *Aria*, especially those used for better known species. The European taxa of *Sorbus* s. l. accepted by Sennikov and Kurtto (2017) and in *Atlas Florae Europaeae* mostly in hybridogenous genera *Karpatiosorbus* Sennikov & Kurtto (combining in their genomes the subgenomes of the segregate genera *Aria* and *Torminalis*) and *Majovskya* Sennikov & Kurtto (with subgenomes of *Aria* and *Chamaemespilus*) are here transferred to *Aria* s. l. The names applied to hybridogenous genera *Normeyera* Sennikov & Kurtto and *Scandosorbus* Sennikov ($\equiv$ *Borkhausenia* Sennikov & Kurtto, nom. illeg.) that supposedly emerged from hybridization events combining *Aria* $\times$ *Chamaemespilus* $\times$ *Sorbus* and *Aria* $\times$ *Sorbus* $\times$ *Torminalis*, respectively, are here treated as synonyms of the hybridogenous generic name *Hedlundia* Sennikov & Kurtto (*Aria* s. l. $\times$ *Sorbus*), and the taxa earlier treated in *Normeyera* and *Scandosorbus* are here transferred to *Hedlundia*. In total, 104 new species-rank combinations are validated: 91 in *Aria* and 13 in *Hedlundia*. Comments are provided on hybrids (but not for hybridogenous species) between *Aria* and *Sorbus*, for which the nothogeneric name $\times$ *Arsorbus* Su Liu & Z.H. Feng was recently proposed.

Keywords: *Aria*, *Chamaemespilus*, *Hedlundia*, *Karpatiosorbus*, *Majovskya*, nomenclature, *Normeyera*, *Rosaceae*, *Scandosorbus*, *Sorbus*, taxonomy, *Torminalis*

Introduction

In this article we briefly discuss various options for generic delimitation in the tribe *Maleae* (Rosaceae),

specifically the taxa earlier included in *Sorbus* L. s. l. (sensu lato). We also propose here some nomenclatural actions aimed at simplification of the genus- and species-level nomenclature, in particular, the

ARTICLE HISTORY. Submitted 13 May 2024. Revised 06 June 2025. Published 09 June 2025

CITATION. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M., McNeill J. 2025. Simplifying the nomenclature of *Sorbus* sensu lato: new nomenclatural solutions in *Aria* and *Hedlundia* (Rosaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 206–224. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.206>

© 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/>)

reduction of the number of genera and nothogenera to a more rational and easier-to-handle number, which, as we hope, will be more convenient to many users of scientific names in this important group of the European dendroflora.

The group of *Sorbus* s. l. is characterized not only with extensive hybridization between species in different evolutionary lineages (clades) but also the establishment of many of these as stabilized apomictic or sexually reproducing species. Thus, the group is characterized by “exceptional diversity resulting from the interplay of polyploidisation, hybridization, and apomixis” (Hajrudinović-Bogunić et al., 2023; see also Vít et al., 2012; Hajrudinović-Bogunić et al., 2015; Majesky et al., 2017; Levin et al., 2018; Feulner et al., 2019; Lepší et al., 2019; Velebil et al., 2022, and references therein). Due to these factors, sometimes morphologically quite different stabilized “microspecies” (morphotypes and genotypes) may emerge or evolve from different hybridization events between the same species. Thus, it is problematic or even sometimes impossible to use the concept of nothospecies and nothogenera to “microspecies” of that group because, according to Art. H.4.1 of the *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (ICN; Turland et al., 2018, 2025; see additional references below), “a nothotaxon is circumscribed so as to include all individuals recognizably derived from the crossing of representatives of the stated parent taxa (i.e. not only the F1 but subsequent filial generations and also back-crosses and combinations of these). There can thus be only one correct name corresponding to a particular hybrid formula; this is the earliest legitimate name (Art. 6.5) at the appropriate rank (Art. H.5), and other names corresponding to the same hybrid formula are synonyms of it”.

In the present article we are dealing with hybridogenous genera and hybridogenous species: for distinctions between hybridogenous taxa and nothotaxa, especially in *Sorbus* s. l., see comments in Sennikov and Kurtto (2017) and Mosyakin and McNeill (2023). In particular, we proposed to define hybridogenous genera and species as follows: “For the purposes of this *Code*, a hybridogenous genus is a genus that is derived from and has evolved from an intergeneric hybridization event or events and that contains one or more hybridogenous species, i.e. evolutionarily stabilized species that, although of hybrid origin, are regularly treated similarly to other species of non-hybrid origin” (Mosyakin,

McNeill, 2023: 462). However, our proposal to amend Art. H.11.1 of the *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* was not accepted.

Generic delimitation in the group of *Sorbus* s. l.

Both traditional morphological and, especially, new molecular phylogenetic and genetic data (Morgan et al., 1994; Campbell et al., 1995, 2007; Evans, Campbell, 2002; Potter et al., 2007; Li Q.-Y. et al., 2012; Lo, Donoghue, 2012; Li M. et al., 2017; Levin et al., 2018; Sun et al., 2018, 2024; Liu et al., 2019, 2020; Németh et al., 2020; Ulaszewski et al., 2021; Hajrudinović-Bogunić et al., 2023; Andersen et al., 2024; Wang et al., 2024, etc.) have much improved our understanding of the complex evolutionary patterns in the group and, among other results, clearly demonstrated that the genus *Sorbus* in its traditional rather wide circumscription (see Hedlund, 1901; Gabrielian, 1972, 1978; Kalkman, 2004; Rich et al., 2010, etc.) is a non-monophyletic group. Consequently, various nomenclatural solutions reflecting this taxonomic pattern have been proposed (see, e.g., Phipps et al., 1990; Robertson et al., 1991; Ohashi, Iketa, 1993; Aldasoro et al., 1998; Lu, Ku, 2002; Mezhenksyj et al., 2012; Sennikov, 2014, 2018; Lepší et al., 2015; Fedoronchuk, 2017, 2022; Sennikov, Kurtto, 2017; Mezhenkska et al., 2018; Kurtto et al., 2018; Christenhusz et al., 2018; Rushforth, 2018, 2019a; Mosyakin et al., 2022; Fay, Rich, 2022a, and references therein).

In our opinion (see Mosyakin et al., 2022), the currently preferred approaches to the genus-level taxonomy and nomenclature of taxa of European or western Eurasian *Maleae* (*Rosaceae*) earlier placed in the genus *Sorbus* are either too complicated, recognizing numerous segregate and hybridogenous genera and nothogenera (see Sennikov, Kurtto, 2017; Kurtto et al., 2018; see also new segregate Asian genus-rank taxa: Rushforth, 2018) or too simplistic, preferring a huge catch-all genus *Pyrus* L. s. l. (including *Aria* (Pers.) Host, *Aronia* Medik., *Chaenomeles* Lindl., *Chamaemeles* Lindl., *Chamaemespilus* Medik., *Cormus* Spach, *Cotoneaster* Medik., *Cydonia* Mill., *Docynia* Decne., *Eriobotrya* Lindl., *Heteromeles* M. Roem., *Malus* Mill., *Micromeles* Decne., *Osteomeles* Lindl., *Photinia* Lindl., *Pourthiaea* Decne., *Pseudocydonia* (C.K. Schneid.) C.K. Schneid., *Rhaphiolepis* Lindl., *Sorbus* s. l., *Stranvaesia* Lindl., etc.) (see the treatment by Fay and Christenhusz in *The Global Flora*: Christenhusz

et al., 2018). Since many taxa of *Sorbus* s. l. are popular ornamentals or minor fruit trees widely used in horticulture, landscape design, and forestry, and many geographically restricted species are of conservation concern (see Rivers et al., 2019), both these extreme approaches are probably not convenient for taxonomists, horticulturalists, conservationists, and other practitioners of the mentioned applied fields; see further discussion in the article by Fay and Rich (2022a), who, for the time being and for pragmatic considerations, in their series of articles (Fay, Rich, 2022b; Rich et al., 2022a, 2022b, etc.) preferred to use the genus *Sorbus* in its traditional wide circumscription.

In contrast, Rushforth (2018, 2019a, 2019b, 2019c) accepted a much finer generic subdivision of the “*Sorbus*” group, with many additional genera recognized, such as *Sorbus* s. str., *Cormus*, *Aria*, *Chamaemespilus*, *Torminalis*, *Micromeles*, *Pleiosorbus* Li H. Zhou & C.Y. Wu (Zhou, Wu, 2000; see, however, Lu, Ku, 2002), five hybridogenous genera newly proposed by Sennikov and Kurtto (2017, see below), and five newly established genera, *Alniaria* Rushforth, *Dunnaria* Rushforth, *Griffitharia* Rushforth, *Thomsonaria* Rushforth, and *Wilsonaria* Rushforth.

As a partial response to these concerns, in our recent publication (Mosyakin et al., 2022) we proposed to conserve the generic name *Aria* (Pers.) Host against earlier names *Chamaemespilus* Medik. and *Torminalis* Medik. The main nomenclatural reasons for that proposal were summarized as follows: “If this proposal is accepted, the name *Aria* will be the correct name for a combined genus including *Chamaemespilus* and *Torminalis*, but it will not preclude the use of the two latter generic names for those who would prefer to keep them as separate genera distinct from *Aria* s. str. Also, if *Aria* s. l. is recognized, only one generic name will be needed for the hybridogenous genus resulting from hybridization of *Aria* s. l. and *Sorbus* s. str., while many other names of hybridogenous genera and nothogenera will become unnecessary” (Mosyakin et al., 2022: 481).

The Committee for Vascular Plants in its decision (see Applequist, 2024: 293) succinctly but comprehensively commented that “*Sorbus* L. sensu lato is a very complicated group, now known to be polyphyletic. A variety of competing generic-level treatments have been published. These include an ultra-lumping treatment that is unlikely to gain acceptance and the treatment of Sennikov & Kurtto (in Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 1–78. 2017), which,

though thoughtful and well-informed, is considered by Mosyakin & al. to be too complicated to be acceptable to the public. The treatment Mosyakin & al. favor, following Sun & al. (in BioMed Res. Int. 2018: 7627191. 2018), would break *Sorbus* s. l. into two genera, the pinnate-leaved species (*Sorbus*) and the simple-leaved species. The latter genus would combine the segregate genera of *Aria* (Pers.) Host, *Chamaemespilus* Medik., and *Torminalis* Medik.” The Committee found these arguments as “reasonable grounds for conservation” and emphasized that “The proposed action [conservation — SM] would not impair the use of Sennikov & Kurtto’s treatment, for those who favor it.”

Accordingly, our proposal to conserve the name *Aria* against two earlier names, *Chamaemespilus*, and *Torminalis*, was recommended for acceptance by the Committee for Vascular Plants (see Applequist, 2024) and after that was accepted by the General Committee (see Wilson, 2024: 1082). Consequently, the name *Aria* is now conserved against the two earlier generic names.

This nomenclatural decision necessitates, in our opinion, several nomenclatural adjustments aimed at considerable simplification of the nomenclature of many European and some western Asian taxa earlier mainly placed in *Sorbus* sensu lato.

In nomenclatural actions we follow the *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*. In addition to the currently available online version, the *Shenzhen Code* (Turland et al., 2018), and while the new *Madrid Code* (Turland et al., 2025, in press) is still in preparation or in press, we used the official publications in *Taxon* reflecting the changes introduced by the XX International Botanical Congress (Turland, Wiersema, 2024; Turland et al., 2024; Turland, 2025) and the *Madrid Code* version in Spanish translated and edited by Greuter et al. (2025).

Results and Discussion

If we recognize two larger, more widely circumscribed genera, *Sorbus* for the pinnate-leaved species and *Aria* (including *Chamaemespilus* and *Torminalis*) for simple-leaved species, then we need only one hybridogenous genus to house the hybridogenous species and infrageneric taxa that have emerged from hybridization events between *Sorbus* and *Aria*, instead of the three hybridogenous genera proposed by Sennikov and Kurtto (2017; see also

Kurtto et al., 2018), morphological distinctions of which are mainly minor and rather unreliable (see also the identification key in Rushforth, 2018).

Consequently, the genera *Normeyera* Sennikov & Kurtto and *Scandosorbus* Sennikov (≡ *Borkhausenia* Sennikov & Kurtto, nom. illeg.), members of which supposedly emerged from hybridization events combining *Aria* × *Chamaemespilus* × *Sorbus* and *Aria* × *Sorbus* × *Torminalis*, respectively, should be treated as synonyms of the hybridogenous generic name *Hedlundia* Sennikov & Kurtto (*Aria* s. l. × *Sorbus*), and thus the taxa earlier treated in *Normeyera* and *Scandosorbus* are here transferred to *Hedlundia*, which we accept as a hybridogenous genus, members of which resulted from hybridization events between *Aria* s. l. (incl. *Chamaemespilus* and *Torminalis*) and *Sorbus*.

Moreover, under a wider circumscription of *Aria sensu lato* (including *Chamaemespilus* and *Torminalis*), the genera *Karpatisorbus* Sennikov & Kurtto (combining in their genomes the subgenomes of the segregate genera *Aria* and *Torminalis*) and *Majovskya* Sennikov & Kurtto (with subgenomes of *Aria* and *Chamaemespilus*) are no longer necessary and their taxa should be placed in *Aria sensu lato*.

In our opinion, our proposed nomenclatural actions will considerably simplify the overly complicated nomenclature of predominantly European or western Eurasian taxa earlier placed in *Sorbus sensu lato*. However, in our present publication we do not consider the recently validated generic segregates proposed for predominantly Asian taxa by Rushforth (2018), *Alniaria*, *Dunnaria*, *Griffitharia*, *Thomsonaria*, and *Wilsonaria*, because phylogenetic relationships of these taxa still remain insufficiently understood. Probably at least some of them in the future will be merged with *Aria* or *Micromeles*.

Some special cases and comments

It should be noted that some taxa accepted by Sennikov and Kurtto (2017) in *Karpatisorbus* and *Majovskya* already have names available in *Aria*, as well as some taxa which they placed in *Normeyera* and *Scandosorbus* already have names available in *Hedlundia*.

As an example, we provide here an explanation for the species recently accepted as *Karpatisorbus* × *hybrida* (Borkh.) Sennikov & Kurtto (see Sennikov, Kurtto, 2017, and POWO, 2025–onward: <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:77164944-1>).

Aria decipiens (Bechst.) M. Roem., Fam. Nat. Syn. Monogr. Rosiflorae 3: 129. 1847 ≡ *Crataegus hybrida* Bechst., Diana (Waltershausen) 1: 81. 1797, nom. illeg., non L. 1761 ≡ *Azarolus hybrida* Borkh., Theor. Prakt. Handb. Forstbot. 2: 1239. 1803 ≡ *Pyrus decipiens* Bechst., Forstbot. 1: 236. 1810 ≡ *Sorbus decipiens* (Bechst.) Petz. & G. Kirchn., Arbor. Muscav.: 301. 1864 ≡ *Karpatisorbus* × *hybrida* (Borkh.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 47. 2017.

The name *Aria decipiens* (Bechst.) Roem. was superfluous (but not illegitimate) when published in 1847; however, it has the legitimate basionym, *Pyrus decipiens* Bechst. (see above), and thus Art. 52.4 of the ICN (Turland et al., 2018, 2025 (in press); see also Greuter et al., 2025) is applicable here: “A name that was nomenclaturally superfluous when published is not illegitimate on account of its superfluity if it has a basionym (which is necessarily legitimate; see Art. 6.10)...”. Also, a new combination in *Aria* based on *Azarolus hybrida* Borkh. would be illegitimate because of the earlier homonym *Aria hybrida* (L.) Beck (in Fl. Nieder-Osterreich 2: 711. 1892). Consequently, *Aria decipiens* (Bechst.) Roem. is the correct name in *Aria* for this taxon.

Also, for the species recently accepted as *Karpatisorbus latifolia* (Lam.) Sennikov & Kurtto (see Sennikov, Kurtto, 2017, and POWO, 2025–onward: <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:77164952-1>), the combination *Aria latifolia* is available:

Aria latifolia (Lam.) M. Roem., Fam. Nat. Syn. Monogr. 3: 128. 1847 ≡ *Crataegus latifolia* Lam., Fl. Franç. 3: 486. 1779 ≡ *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers., Syn. Pl. 2: 38. 1806 ≡ *Pyrus latifolia* (Lam.) R. Thoms., Hort. Soc. Lond., Cat. Fr.: 183. 1826 ≡ *Torminaria latifolia* (Lam.) Dippel, Handb. Laubholz. 3: 388. 1893 ≡ *Sorbus aria* subsp. *latifolia* (Lam.) Rouy & E.G. Camus in Rouy & J. Foucaud, Fl. France 7: 22. 1901 ≡ *Tormaria latifolia* (Lam.) Mezhen'skiy, Netradysyni plodovi kultury: 28. 2012, pro hybr. ≡ *Karpatisorbus latifolia* (Lam.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 47. 2017.

The recently accepted name *Karpatisorbus parviloba* has been already transferred to *Aria* by Sennikov and Kurtto (in Rich et al., 2018):

Aria parviloba (T.C.G. Rich) Sennikov & Kurtto, Edinburgh J. Bot. 76: 178. 2018 (vol. of 2019) ≡ *Sorbus parviloba* T.C.G. Rich, Watsonia 27: 306.

2009 = *Karpatisorbus parviloba* (T.C.G. Rich) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 49. 2017 = *Pyrus parviloba* (T.C.G. Rich) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 115. 2018.

It has been recently demonstrated (Németh et al., 2020) that the taxa known as *Sorbus liljeforsii* T.C.G. Rich (also *Scandosorbus liljeforsii* (T.C.G. Rich) Sennikov or *Pyrus liljeforsii* (T.C.G. Rich) M.F. Fay & Christenh.), *Sorbus semipinnata* Borbás (also *Hedlundia semipinnata* (Borbás) Sennikov & Kurtto, *Sorbus dacica* Borbás, nom. superfl.; see Somlyaly, Sennikov, 2016), *Sorbus paxiana* Jáv. (also *Karpatisorbus paxiana* (Jáv.) Sennikov & Kurtto or *Pyrus paxiana* (Jáv.) M.F. Fay & Christenh.), *Sorbus tauricola* Zaik. ex Sennikov (also *Aria tauricola* (Zaik. ex Sennikov) Fedor., *Karpatisorbus tauricola* (Zaik. ex Sennikov) Sennikov & Kurtto, or *Pyrus tauricola* (Zaik. ex Sennikov) M.F. Fay & Christenh.) originated from triparental hybridization events involving taxa from *S. aria* agg., *S. aucuparia*, and *S. torminalis*. In our scheme treating *Aria* in a wide sense, these taxa should be placed in *Hedlundia*. Consequently, ***Hedlundia semipinnata*** is the correct name for the taxon earlier known as *Sorbus semipinnata* or “*Sorbus dacica*”. For other species, we provide below the new combinations in *Hedlundia*.

We also added here new combinations in *Aria* for some geographically restricted taxa recently described by German botanists in *Sorbus* (Meyer, Meierott, 2021). One of those new species already has a combination available in *Hedlundia*, ***H. lippertiana*** (N. Mey. & Meierott) N. Mey. (*Sorbus lippertiana* N. Mey. & Meierott) (Hassler, Muer, 2024).

One species recently described from Slovakia as *Sorbus petraea* Velebil, M. Lepší & P. Lepší (Velebil et al., 2022) is transferred below to *Aria*. According to the authors (Velebil et al., 2022: 323), “The most similar species to *Sorbus petraea* in the area studied are *S. collina* and *S. danubialis*”, the taxa now recognized as *Aria collina* (M. Lepší, P. Lepší & N. Mey.) Sennikov & Kurtto (2017: 23) and *A. danubialis* (Jáv.) Sennikov & Kurtto (2027: 21), respectively.

We omitted here some still taxonomically unplaced and/or invalidly published names, for example, “*Sorbus carniolica*” Kárpáti, nom. inval. (“*Pyrus carniolica*” (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., nom. inval.), “*Sorbus istriaca*” Kárpáti, nom. inval. (“*P. istriaca*” (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., nom. inval.), etc.

Some better known or widespread species already have names available in their proper genera, e.g. ***Aria sudetica*** (Tausch) Beck (= *Pyrus sudetica* Tausch, × *Chamaearea sudetica* (Tausch) Mezhenkyj, pro hybr., *Majovskya sudetica* (Tausch) Sennikov & Kurtto, *Sorbus sudetica* (Tausch) Bluff, Nees & Schauer, etc.) and ***Hedlundia hybrida*** (L.) Sennikov & Kurtto (= *Crataegus hybrida* L., *Sorbus hybrida* (L.) L., *Pyrus hybrida* (L.) Sm., *Aria hybrida* (L.) Beck, × *Ariosorbus hybrida* (L.) Mezhenkyj, pro hybr., etc.).

Validation of new combinations for European taxa

The nomenclatural combinations needed for European taxa under a wider circumscription of *Aria* (including *Chamaemespilus* and *Torminalis*) are provided below.

The species concept for species-rank taxa listed here mainly follows the treatments of *Sorbus* s. l. by Sennikov and Kurtto (2017; updated in Sennikov, 2018) and in Volume 17 of the *Atlas Florae Europaeae* (Kurtto et al., 2018), with some additions or minor modifications. Additional information, full synonymy, and citations of types are available from the article by Sennikov and Kurtto (2017) and other cited sources, and are not repeated here.

- ARIA** (Pers.) Host, Fl. Austriaca 2: 7. 1831, nom. cons.
 = *Sorbus* subgen. *Aria* Pers., Syn. Pl. 2: 38. 1806 = *Pyrus* sect. *Aria* (Pers.) DC., Prodr. 2: 635. 1825
 = *Sorbus* sect. *Aria* (Pers.) Dumort., Fl. Belg.: 93. 1827.
 = *Chamaemespilus* Medik., Philos. Bot. 1: 138. 1789, nom. rej.
 = *Torminalis* Medik., Philos. Bot. 1: 134. 1789, nom. rej. = *Hahnna* Medik., Gesch. Bot.: 81. 1793, nom. superfl.
 = *Torminaria* (DC.) Opiz, Oekon. Neuigk. Verh. 58: 522. 1839 = *Pyrus* sect. *Torminaria* DC., Prodr. 2: 636. 1825.
 = *Karpatisorbus* Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 46. 2017.
 = *Majovskya* Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 63. 2017.

Aria acutiserrata (C. Németh) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus acutiserrata* C. Németh, Kitaibelia 14: 90. 2009, as ‘*acutiserratus*’ = *Karpatisorbus acutiserrata* (C. Németh) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 61. 2017 = *Pyrus vertesica* M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 125. 2018 (non *Pyrus acutiserrata* Gladkova, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 24: 104. 1987).

- Aria adamii*** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus adamii* Kárpáti, Hung. Acta Biol. 1: 112. 1949, as '*adami*' $\equiv$ *Karpatisorbus adamii* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 57. 2017 $\equiv$ *Pyrus adamii* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 94. 2018.
- Aria adeana*** (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus adeana* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 139. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus adeana* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 52. 2017 $\equiv$ *Pyrus adeana* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 94. 2018.
- Aria admonitor*** (M. Proctor) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus admonitor* M. Proctor, Watsonia 27: 207. 2009 $\equiv$ *Karpatisorbus admonitor* (M. Proctor) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 48. 2017 $\equiv$ *Pyrus admonitor* (M. Proctor) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 94. 2018.
- Aria albensis*** (M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus albensis* M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít, Preslia 81: 76. 2009 $\equiv$ *Karpatisorbus albensis* (M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 51. 2017 $\equiv$ *Pyrus albensis* (M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 94. 2018.
- Aria alnifrons*** (Kovanda) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus alnifrons* Kovanda, Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 133: 356. 1996 $\equiv$ *Karpatisorbus alnifrons* (Kovanda) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 50. 2017 $\equiv$ *Pyrus alnifrons* (Kovanda) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 95. 2018.
- Aria amici-petri*** (Mikoláš) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus amici-petri* Mikoláš, Thaiszia 13: 128. 2004 (vol. of "2003") $\equiv$ *Karpatisorbus amici-petri* (Mikoláš) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 54. 2017 $\equiv$ *Pyrus amici-petri* (Mikoláš) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 95. 2018.
- Aria andreanszkyana*** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus andreanszkyana* Kárpáti, Agrártud. Egyet. Kert- Szőlőgazdaságtud. Karának Évk. 1(14): 34. 1950 $\equiv$ *Karpatisorbus andreanszkyana* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 58. 2017 $\equiv$ *Pyrus andreanszkyana* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 95. 2018.
- Aria badensis*** (Düll) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus badensis* Düll, Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 131. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus badensis* (Düll) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 54. 2017 $\equiv$ *Pyrus aurelia-aquensis* M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 96. 2018 (non *Pyrus badensis* hort. ex K. Koch, Dendrologie 1: 192. 1869).
- Aria bakonyensis*** (Jáv.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus franconica* f. *bakonyensis* Jáv., Magyar Bot. Lapok 25: 87. 1927 (dated as "1926") $\equiv$ *Sorbus bakonyensis* (Jáv.) Jáv., Kertészeti Lapok 32: 284. 1928 $\equiv$ *Karpatisorbus bakonyensis* (Jáv.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 59. 2017 $\equiv$ *Pyrus bakonyensis* (Jáv.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 96. 2018.
- Aria balatonica*** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus balatonica* Kárpáti, Hung. Acta Biol. 1: 121. 1949 $\equiv$ *Karpatisorbus balatonica* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 60. 2017 $\equiv$ *Pyrus balatonica* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 96. 2018.
- Aria barabitsii*** (C. Németh) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus barabitsii* C. Németh, Acta Bot. Hung. 54: 138. 2012 $\equiv$ *Karpatisorbus barabitsii* (C. Németh) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 60. 2017 $\equiv$ *Pyrus barabitsii* (C. Németh) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 98. 2018.
- Aria barrandienica*** (Vít, M. Lepší & P. Lepší) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus barrandienica* Vít, M. Lepší & P. Lepší, Preslia 84: 82. 2012 $\equiv$ *Karpatisorbus barrandienica* (Vít, M. Lepší & P. Lepší) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 52. 2017 $\equiv$ *Pyrus barrandienica* (Vít, M. Lepší & P. Lepší) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 98. 2018.
- Aria barthae*** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus barthae* Kárpáti, Agrártud. Egyet. Kert- Szőlőgazdaságtud. Karának Évk. 1(14): 37. 1950 $\equiv$ *Karpatisorbus barthae* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 60. 2017 $\equiv$ *Pyrus barthae* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 98. 2018.
- Aria bodajkensis*** (Barabits) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus bodajkensis* Barabits, Tilia 13: 19. 2007 $\equiv$ *Karpatisorbus bodajkensis*

- (Barabits) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 59. 2017 = *Pyrus bodajkensis* (Barabits) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 98. 2018.
- Aria bohemica** (Kovanda) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus bohemica* Kovanda, Acta Univ. Carol., Biol. 1961(1): 77. 1961 = *Karpatisorbus bohemica* (Kovanda) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 51. 2017 = *Pyrus bohemica* (Kovanda) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 98. 2018.
- Aria borosiana** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus borosiana* Kárpáti, Agrártud. Egyet. Kert- Szőlőgazdaságtud. Karának Közlem. 12: 144. 1948 = *Karpatisorbus borosiana* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 57. 2017 = *Pyrus borosiana* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 98. 2018.
- Aria bristoliensis** (Wilmott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus bristoliensis* Wilmott, Proc. Linn. Soc. Lond. 146: 76. 1934 = *Karpatisorbus bristoliensis* (Wilmott) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 48. 2017 = *Pyrus bristoliensis* (Wilmott) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 99. 2018.
- Aria carolipolitana** (N. Mey. & Meierott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus carolipolitana* N. Mey. & Meierott, Ber. Bayer. Bot. Ges. 91: 61. 2021 = *Karpatisorbus carolipolitana* (N. Mey. & Meierott) N. Mey. in M. Hasler & T. Muer, Fl. German. 3: 644. 2024.
- Aria cochleariformis** (Meierott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus cochleariformis* Meierott, Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 176. 2005 = *Karpatisorbus cochleariformis* (Meierott) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 53. 2017 = *Pyrus cochleariformis* (Meierott) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 100. 2018.
- Aria concavifolia** (C. Németh) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus concavifolia* C. Németh, Stud. Bot. Hung. 47: 299. 2016 = *Karpatisorbus concavifolia* (C. Németh) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 58. 2017 = *Pyrus concavifolia* (C. Németh) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 100. 2018.
- Aria cordigastensis** (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus cordigastensis* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 143. 2005 = *Karpatisorbus cordigastensis* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 52. 2017 = *Pyrus cordigastensis* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 101. 2018.
- Aria croceocarpa** (P.D. Sell) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus croceocarpa* P.D. Sell, Watsonia 17: 392. 1989 = *Karpatisorbus croceocarpa* (P.D. Sell) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 50. 2017 = *Pyrus croceocarpa* (P.D. Sell) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 101. 2018.
- Aria decipientiformis** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus decipientiformis* Kárpáti, Agrártud. Egyet. Kert- Szőlőgazdaságtud. Karának Évk. 1(14): 36. 1950 = *Karpatisorbus decipientiformis* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 57. 2017 = *Pyrus decipientiformis* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 101. 2018.
- Aria degenii** (Jáv.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus degenii* Jáv., Magyar Bot. Lapok 25: 85. 1926 publ. 1927 = *Karpatisorbus degenii* (Jáv.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 58. 2017 = *Pyrus degenii* (Jáv.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 101. 2018.
- Aria devoniensis** (E.F. Warb.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus devoniensis* E.F. Warb., Watsonia 4: 46. 1957 = *Karpatisorbus devoniensis* (E.F. Warb.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 48. 2017 = *Pyrus devoniensis* (E.F. Warb.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 102. 2018.
- Aria dolomiticola** (Mikoláš) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus dolomiticola* Mikoláš, Thaiszia 6: 2. 1997 (vol. of "1996") = *Karpatisorbus dolomiticola* (Mikoláš) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 56. 2017 = *Pyrus dolomiticola* (Mikoláš) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 102. 2018.
- Aria dominii** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus dominii* Kárpáti, Acta Bot. Hung. 52(3–4): 383. 2010 ["*Sorbus dominii*" Kárpáti, Bot. Közlem. 52: 140. 1966, nom. inval.] = *Karpatisorbus dominii* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 56. 2017 = *Pyrus dominii* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 102. 2018, nom. inval. [the cited "basionym" of 1966 was not validly published, see above].

- Aria dracofolia*** (C. Németh) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus dracofolia* C. Németh, Kitaibelia 14: 93. 2009, as '*dracofolius*' $\equiv$ *Karpatisorbus dracofolia* (C. Németh) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 62. 2017. $\equiv$ *Pyrus dracofolia* (C. Németh) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 102. 2018.
- Aria dubronensis*** (N. Mey., Feulner & T.C.G. Rich) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus dubronensis* N. Mey., Feulner & T.C.G. Rich, Ber. Bayer. Bot. Ges. 90: 94. 2020.
- Aria eugenii-kelleri*** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus eugenii-kelleri* Kárpáti, Hung. Acta Biol. 1: 113. 1949 $\equiv$ *Karpatisorbus eugenii-kelleri* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 60. 2017 $\equiv$ *Pyrus eugenii-kelleri* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 103. 2018.
- Aria eximia*** (Kovanda) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus eximia* Kovanda, Preslia 56: 170. 1984 $\equiv$ *Karpatisorbus eximia* (Kovanda) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 51. 2017 $\equiv$ *Pyrus eximia* (Kovanda) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 103. 2018.
- Aria eystettensis*** (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus eystettensis* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 165. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus eystettensis* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 53. 2017 $\equiv$ *Pyrus eystettensis* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 103. 2018.
- Aria fischeri*** (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus fischeri* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 172. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus fischeri* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 54. 2017 $\equiv$ *Pyrus fischeri* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 103. 2018.
- Aria franconica*** (Bornm.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus franconica* Bornm., Beih. Bot. Centralbl. 36(2): 186. 1918 $\equiv$ *Karpatisorbus franconica* (Bornm.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 52. 2017 $\equiv$ *Pyrus franconica* (Bornm.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 104. 2018.
- Aria futakiana*** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus futakiana* Kárpáti, Fl. Slovenska IV/3: 441. 1992 $\equiv$ *Karpatisorbus futakiana* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 56. 2017 $\equiv$ *Pyrus futakiana* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 104. 2018.
- Aria gayeriana*** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus gayeriana* Kárpáti, Agrártud. Egyet. Kert- Szőlőgazdaságtud. Karának Évk. 1(14): 35. 1950 $\equiv$ *Karpatisorbus gayeriana* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 58. 2017 $\equiv$ *Pyrus gayeriana* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 105. 2018.
- Aria gemella*** (Kovanda) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus gemella* Kovanda, Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 133: 329. 1996 $\equiv$ *Karpatisorbus gemella* (Kovanda) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 50. 2017 $\equiv$ *Pyrus gemella* (Kovanda) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 105. 2018.
- Aria gerecseensis*** (Boros & Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus gerecseensis* Boros & Kárpáti, Hung. Acta Biol. 1: 107. 1949 $\equiv$ *Karpatisorbus gerecseensis* (Boros & Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 60. 2017 $\equiv$ *Pyrus gerecseensis* (Boros & Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 105. 2018.
- Aria griseotormaria*** (N. Mey. & Meierott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus griseotormaria* N. Mey. & Meierott, Ber. Bayer. Bot. Ges. 91: 69. 2021. $\equiv$ *Karpatisorbus griseotormaria* (N. Mey. & Meierott) N. Mey. in M. Hassler & T. Muer, Fl. German. 3: 646. 2024.
- Aria haesitans*** (Meierott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus haesitans* Meierott, Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 180. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus haesitans* (Meierott) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 52. 2017 $\equiv$ *Pyrus haesitans* (Meierott) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 106. 2018.
- Aria haljamovae*** (Bernátová & Májovský) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus haljamovae* Bernátová & Májovský, Biologia (Bratislava) 58: 784. 2003; Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 64. 2017 $\equiv$ *Majovskya haljamovae* (Bernátová & Májovský) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 64. 2017 $\equiv$ *Pyrus haljamovae* (Bernátová & Májovský) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 106. 2018.

- Aria herbipolitana* (Meierott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus herbipolitana* Meierott, Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 183. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus herbipolitana* (Meierott) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 53. 2017 $\equiv$ *Pyrus herbipolitana* (Meierott) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 106. 2018.
- Aria holubyana* (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus holubyana* Kárpáti, Bot. Közlem. 52: 137. 1966 $\equiv$ *Karpatisorbus holubyana* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 55. 2017 $\equiv$ *Pyrus holubyana* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 107. 2018.
- Aria hoppeana* (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus hoppeana* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 150. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus hoppeana* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 52. 2017 $\equiv$ *Pyrus hoppeana* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 107. 2018.
- Aria houstoniae* (T.C.G. Rich) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus houstoniae* T.C.G. Rich, Watsonia 27: 370. 2009 $\equiv$ *Karpatisorbus houstoniae* (T.C.G. Rich) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 48. 2017 $\equiv$ *Pyrus houstoniae* (T.C.G. Rich) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 107. 2018.
- Aria joannis* (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus joannis* Kárpáti, Acta Bot. Hung. 52: 140. 1966 $\equiv$ *Karpatisorbus joannis* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 55. 2017 $\equiv$ *Pyrus joannis* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 108. 2018.
- Aria karpatii* (Boros) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus karpatii* Boros, Agrártud. Egyet. Kert- Szőlőgazdaságtud. Karának Közlem. 13: 153. 1949 $\equiv$ *Karpatisorbus karpatii* (Boros) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 60. 2017 $\equiv$ *Pyrus karpatii* (Boros) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 109. 2018.
- Aria klasterskyana* (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus klasterskyana* Kárpáti, Fl. Slovenska IV/3: 437. 1992 $\equiv$ *Karpatisorbus klasterskyana* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 55. 2017. $\equiv$ *Pyrus klasterskyana* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 109. 2018.
- Aria kmetiana* (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus kmetiana* Kárpáti, Fl. Slovenska IV/3: 440. 1992 $\equiv$ *Karpatisorbus kmetiana* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 56. 2017 $\equiv$ *Pyrus kmetiana* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 109. 2018.
- Aria latisedes* (N. Mey. & Meierott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus latisedes* N. Mey. & Meierott, Ber. Bayer. Bot. Ges. 91: 65. 2021 $\equiv$ *Karpatisorbus latisedes* (N. Mey. & Meierott) N. Mey. in M. Hassler & T. Muer, Fl. German. 3: 649. 2024.
- Aria magocsyana* (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus magocsyana* Kárpáti, Acta Bot. Hung. 52: 388. 2010 $\equiv$ *Karpatisorbus magocsyana* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 57. 2017 $\equiv$ *Pyrus magocsyana* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 111. 2018.
- Aria meierottii* (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus meierottii* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 169. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus meierottii* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 54. 2017 $\equiv$ *Pyrus meierottii* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 111. 2018.
- Aria mergenthaleriana* (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus mergenthaleriana* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 154. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus mergenthaleriana* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 53. 2017 $\equiv$ *Pyrus mergenthaleriana* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 112. 2018.
- Aria meyeri* (S. Hammel & Haynold) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus meyeri* S. Hammel & Haynold, Kochia 8: 2. 2014 $\equiv$ *Karpatisorbus meyeri* (S. Hammel & Haynold) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 54. 2017 $\equiv$ *Pyrus meyeri* (S. Hammel & Haynold) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 106. 2018.
- Aria milensis* (M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus milensis* M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít, Preslia 80: 235. 2008 $\equiv$ *Karpatisorbus milensis* (M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 51. 2017 $\equiv$

- Pyrus milensis* (M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 112. 2018.
- Aria moenofranconica** (N. Mey. & Meierott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus moenofranconica* N. Mey. & Meierott, Ber. Bayer. Bot. Ges. 91: 57. 2021 $\equiv$ *Karpatisorbus moenofranconica* (N. Mey. & Meierott) N. Mey. in M. Hassler & T. Muer, Fl. German. 3: 650. 2024.
- Aria omissa** (Velebil) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus omissa* Velebil, Preslia 84: 377. 2012 $\equiv$ *Karpatisorbus omissa* (Velebil) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 50. 2017 $\equiv$ *Pyrus omissa* (Velebil) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 125. 2018.
- Aria paxiana** (Jáv.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus paxiana* Jáv., Magyar Bot. Lapok 25: 89. 1927 (vol. of "1926") $\equiv$ *Karpatisorbus paxiana* (Jáv.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 62. 2017 $\equiv$ *Pyrus paxiana* (Jáv.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 115. 2018.
- Aria pelsoensis** (C. Németh) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus pelsoensis* C. Németh, Stud. Bot. Hung. 46: 50. 2015 $\equiv$ *Karpatisorbus pelsoensis* (C. Németh) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 59. 2017 $\equiv$ *Pyrus pelsoensis* (C. Németh) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 115. 2018.
- Aria perlonga** (Meierott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus perlonga* Meierott, Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 187. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus perlonga* (Meierott) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 53. 2017 $\equiv$ *Pyrus perlonga* (Meierott) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 115. 2018.
- Aria petraea** (Velebil, M. Lepší & P. Lepší) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus petraea* Velebil, M. Lepší & P. Lepší, Preslia 94: 320. 2022.
- Aria polgariana** (C. Németh) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus polgariana* C. Németh, Acta Bot. Hung. 54: 132. 2012 $\equiv$ *Karpatisorbus polgariana* (C. Németh) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 59. 2017 $\equiv$ *Pyrus polgariana* (C. Németh) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 116. 2018.
- Aria portae-bohemicae** (M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus portae-bohemicae* M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít, Preslia 81: 72. 2009 $\equiv$ *Karpatisorbus portae-bohemicae* (M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 51. 2017 $\equiv$ *Pyrus portae-bohemicae* (M. Lepší, Boublík, P. Lepší & Vít) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 116. 2018.
- Aria pseudobakonyensis** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus pseudobakonyensis* Kárpáti, Hung. Acta Biol. 1: 117. 1949 $\equiv$ *Karpatisorbus pseudobakonyensis* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 60. 2017 $\equiv$ *Pyrus pseudobakonyensis* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 117. 2018.
- Aria pseudolatifolia** (Boros) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus pseudolatifolia* Boros, Magyar Kir. Kert. Tanintéz. Közlem. 3: 51. 1937 $\equiv$ *Karpatisorbus pseudolatifolia* (Boros) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 58. 2017 $\equiv$ *Pyrus pseudolatifolia* (Boros) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 117. 2018.
- Aria pseudosemi-incisa** (Boros) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus pseudosemi-incisa* Boros, Magyar Kir. Kert. Tanintéz. Közlem. 3: 53. 1937 $\equiv$ *Karpatisorbus pseudosemi-incisa* (Boros) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 61. 2017 $\equiv$ *Pyrus pseudosemi-incisa* (Boros) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 117. 2018.
- Aria pseudovertesensis** (Boros) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus pseudovertesensis* Boros, Magyar Kir. Kert. Tanintéz. Közlem. 3: 53. 1937 $\equiv$ *Karpatisorbus pseudovertesensis* (Boros) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 62. 2017 $\equiv$ *Pyrus pseudovertesensis* (Boros) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 117. 2018.
- Aria puellarum** (Meierott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus puellarum* Meierott, Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 190. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus puellarum* (Meierott) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 53. 2017 $\equiv$ *Pyrus puellarum* (Meierott) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 117. 2018.
- Aria ratisbonensis** (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus ratisbonensis* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 158. 2005 $\equiv$ *Karpatisorbus ratisbonensis* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto,

- Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 53. 2017 = *Pyrus ratisbonensis* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 117. 2018.
- Aria redliana** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus redliana* Kárpáti, Hung. Acta Biol. 1: 118. 1949 = *Karpatisorbus redliana* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 62. 2017 = *Pyrus redliana* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 118. 2018.
- Aria remensis** (Cornier) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus remensis* Cornier, Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon 78: 36. 2009. = *Karpatisorbus remensis* (Cornier) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 50. 2017 = *Pyrus gallica* M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 104. 2018 (non *Pyrus remensis* Poit. & Turpin, Pomol. Franç. 3: tab. 200. 1846).
- Aria rhodanthera** (Kovanda) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus rhodanthera* Kovanda, Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 133: 321. 1996 = *Karpatisorbus rhodanthera* (Kovanda) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 51. 2017 = *Pyrus rhodanthera* (Kovanda) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 118. 2018.
- Aria rhombiformis** (C. Németh) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus rhombiformis* C. Németh, Stud. Bot. Hung. 47: 305. 2016 = *Karpatisorbus rhombiformis* (C. Németh) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 58. 2017 = *Pyrus rhombiformis* (C. Németh) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 118. 2018.
- Aria schnizleiniana** (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus schnizleiniana* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 146. 2005 = *Karpatisorbus schnizleiniana* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 52. 2017 = *Pyrus schnizleiniana* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 120. 2018.
- Aria schuwerkiorum** (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus schuwerkiorum* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. Sonderband (Beitr. Sorbus Bayern): 162. 2005 = *Karpatisorbus schuwerkiorum* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 53. 2017 = *Pyrus schuwerkiorum* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 120. 2018.
- Aria sellii** (T.C.G. Rich) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus sellii* T.C.G. Rich, New J. Bot. 4: 7. 2014 = *Karpatisorbus sellii* (T.C.G. Rich) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 50. 2017 = *Pyrus sellii* (T.C.G. Rich) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 121. 2018.
- Aria semi-incisa** (Borbás) Beck, Fl. Nieder-Österreich 2(1): 714. 1892 = *Sorbus aria* f. *semi-incisa* Borbás, Ertek. Természettud. Köréb. Magyar Tud. Akad. 11(113): 34. 1879 = *Sorbus aria* var. *semi-incisa* (Borbás) Borbás, Földmívelési Érdekeink 10(48): 520. 1882 = *Sorbus semi-incisa* (Borbás) Borbás, Földmiv. Érdek.: 520. 1882. = *Karpatisorbus semi-incisa* (Borbás) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 61. 2017. = *Pyrus semi-incisa* (Borbás) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 121. 2018.
- Aria seyboldiana** (S. Hammel & Haynold) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus seyboldiana* S. Hammel & Haynold, Jahresh. Naturk. Württemberg 171: 52. 2015 = *Karpatisorbus seyboldiana* (S. Hammel & Haynold) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 54. 2017 = *Pyrus seyboldiana* (S. Hammel & Haynold) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 121. 2018.
- Aria simonkaiana** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus simonkaiana* Kárpáti, Agrártud. Egyet. Kert- Szőlőgazdaságtud. Karának Évk. 1(14): 38. 1950 = *Karpatisorbus simonkaiana* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 62. 2017 = *Pyrus simonkaiana* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 121. 2018.
- Aria slovenica** (Kovanda) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus slovenica* Kovanda, Acta Univ. Carol., Biol. 1961(1): 73. 1961 = *Karpatisorbus slovenica* (Kovanda) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 54. 2017 = *Pyrus slovenica* (Kovanda) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 121. 2018.
- Aria subcuneata** (Wilmott) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus subcuneata* Wilmott, Proc. Linn. Soc. Lond. 146: 76. 1934 = *Karpatisorbus subcuneata* (Wilmott) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 49. 2017 = *Pyrus subcuneata* (Wilmott) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 122. 2018.
- Aria tobani** (C. Németh) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus tobani* C. Németh, Fl.

- Pannonica 5: 177. 2007 = *Karpatisorbus tobani* (C. Németh) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 58. 2017 = *Pyrus tobani* (C. Németh) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 123. 2018.
- Aria udvardyana** (Somlyay & Sennikov) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus udvardyana* Somlyay & Sennikov, Phytotaxa 164: 268. 2014 = *Karpatisorbus udvardyana* (Somlyay & Sennikov) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 59. 2017 = *Pyrus udvardyana* (Somlyay & Sennikov) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 124. 2018.
- Aria vallerubusensis** (C. Németh) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus vallerubusensis* C. Németh, Kitaibelia 14: 97. 2009 = *Karpatisorbus vallerubusensis* (C. Németh) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 62. 2017 = *Pyrus vallerubusensis* (C. Németh) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 124. 2018.
- Aria vallusensis** (C. Németh) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus vallusensis* C. Németh, Stud. Bot. Hung. 47: 310. 2016 = *Karpatisorbus vallusensis* (C. Németh) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 59. 2017 = *Pyrus vallusensis* (C. Németh) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 124. 2018.
- Aria vertesensis** (Boros) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus vertesensis* Boros, Magyar Kir. Kert. Tanintéz. Közlem. 3: 52. 1937 = *Karpatisorbus vertesensis* (Boros) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 62. 2017 = *Pyrus vertesensis* (Boros) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 125. 2018.
- Aria vezspremensis** (Barabits) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus vezspremensis* Barabits, Tilia 13: 17. 2007 = *Karpatisorbus vezspremensis* (Barabits) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 60. 2017 = *Pyrus vezspremensis* (Barabits) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 125. 2018.
- Aria zertovae** (Kárpáti) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus zertovae* Kárpáti, Bot. Közlem. 52: 137. 1966, as "žertovae" = *Karpatisorbus zertovae* (Kárpáti) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 55. 2017 = *Pyrus zertovae* (Kárpáti) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 126. 2018.
- Aria zuzanae** (Bernátová & Májovský) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus zuzanae* Májovský & Bernátová, Biologia (Bratislava) 58: 784. 2003 = *Majovskya zuzanae* (Bernátová & Májovský) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 64. 2017 = *Pyrus zuzanae* (Májovský & Bernátová) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 126. 2018.
- HEDLUNDIA** Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 33. 2017.
- = *Borkhausenia* Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 44. 2017 (nom. illeg., non *Borckhausenia* G. Gaertn., B. Mey. & Scherb., non *Borckhausenia* Roth)
- = *Normeyera* Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 64. 2017.
- = *Scandosorbus* Sennikov, Ann. Bot. Fenn. 55: 322. 2018.
- Hedlundia atrimontis** (Bernátová & Májovský) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus atrimontis* Bernátová & Májovský, Biologia (Bratislava) 58: 786. 2003 = *Normeyera atrimontis* (Bernátová & Májovský) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 65. 2017 = *Pyrus atrimontis* (Bernátová & Májovský) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 96. 2018.
- Hedlundia caeruleomontana** (Bernátová & Májovský) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus caeruleomontana* Bernátová & Májovský, Biologia (Bratislava) 58: 786. 2003 = *Normeyera caeruleomontana* (Bernátová & Májovský) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 65. 2017 = *Pyrus caeruleomontana* (Bernátová & Májovský) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 99. 2018.
- Hedlundia diversicolor** (Bernátová & Májovský) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus diversicolor* Bernátová & Májovský, Biologia (Bratislava) 58: 788. 2003 = *Normeyera diversicolor* (Bernátová & Májovský) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 65. 2017 = *Pyrus diversicolor* (Bernátová & Májovský) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 102. 2018.
- Hedlundia doerriana** (N. Mey.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Sorbus doerriana* N. Mey., Ber. Bayer. Bot. Ges. 86: 228. 2016 = *Normeyera doerriana* (N. Mey.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 66. 2017 = *Pyrus doerriana* (N. Mey.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 102. 2018.
- Hedlundia hostii** (J. Jacq. ex Host) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** = *Aria hostii* J. Jacq.

ex Host, Fl. Austriaca 2: 8. 1831 $\equiv$ *Sorbus hostii* (J. Jacq. ex Host) Heynh., Nom. Bot. Hort.: 685. 1841 $\equiv$ *Pyrus hostii* (J. Jacq. ex Host) Endl., Cat. Hort. Vindob. 2: 440. 1842 $\equiv$ *Aronia hostii* (J. Jacq. ex Host) Carrière, Rev. Hort. (Paris) 45: 470. 1873 $\equiv$ *Aria chamaespilus* subsp. *hostii* (J. Jacq. ex Host) Bonnier & Layens, Tabl. Syn. Pl. Vasc. France: 103. 1894 $\equiv$ *Chamaespilus hostii* (J. Jacq. ex Host) Rouy & E.G. Camus in G. Rouy & J. Foucaud, Fl. France 7: 26. 1901 $\equiv$ $\times$ *Chamariosorbus hostii* (J. Jacq. ex Host) Mezhen'skyj in Mezhen'skyj et al., Netradytsiyni plodovi kul'tury: 29. 2012 $\equiv$ *Normeyera hostii* (J. Jacq. ex Host) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 65. 2017.

Hedlundia intermedia (Ehrh.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Pyrus intermedia* Ehrh., Gartenkalender 4: 197. 1784 $\equiv$ *Lazarolus intermedia* (Ehrh.) Borkh., Arch. Bot. (Leipzig) 1(3): 88. 1798 $\equiv$ *Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers., Syn. Pl. 2: 38. 1806 $\equiv$ *Aria intermedia* (Ehrh.) Schur, Enum. Pl. Transsilv.: 207. 1866 $\equiv$ *Hahnia intermedia* (Ehrh.) Samp., Anais Fac. Sci. Porto 17: 47. 1931 $\equiv$ $\times$ *Tormariosorbus intermedia* (Ehrh.) Mezhen'skyj in Mezhen'skyj et al., Netradytsiyni plodovi kul'tury: 29. 2012 $\equiv$ $\times$ *Sorbоторaria intermedia* (Ehrh.) Mezhen'skyj in Mezhen'skyj et al., Netradytsiyni plodovi kul'tury: 29. 2012, nom. inval. $\equiv$ *Borkhausenia intermedia* (Ehrh.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 44. 2017 $\equiv$ *Scandosorbus intermedia* (Ehrh.) Sennikov, Ann. Bot. Fenn. 55: 323. 2018.

Hedlundia liljeforsii (T.C.G. Rich) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus liljeforsii* T.C.G. Rich, Nordic J. Bot. 25: 339. 2008 $\equiv$ *Borkhausenia liljeforsii* (T.C.G. Rich) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 46. 2017 $\equiv$ *Scandosorbus liljeforsii* (T.C.G. Rich) Sennikov, Ann. Bot. Fenn. 55: 323. 2018 $\equiv$ *Pyrus liljeforsii* (T.C.G. Rich) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 110. 2018.

Hedlundia margittaiana (Jáv.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus hostii* subsp. *margittaiana* Jáv., Exsicc. (Fl. Hung.) 8: 27. 1927 $\equiv$ *Sorbus margittaiana* (Jáv.) Kárpáti, Feddes Rept. Spec. Nov. Regni Veg. 62: 304. 1960 $\equiv$ *Normeyera margittaiana* (Jáv.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 65. 2017 $\equiv$ *Pyrus margittaiana* (Jáv.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 111. 2018.

Hedlundia montisalpae (Bernátová & Májovský) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus montisalpae* Bernátová & Májovský, Biologia (Bratislava) 58: 788. 2003 $\equiv$ *Normeyera montisalpae* (Bernátová & Májovský) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 66. 2017 $\equiv$ *Pyrus montisalpae* (Bernátová & Májovský) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 112. 2018.

Hedlundia paxiana (Jáv.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus paxiana* Jáv., Magyar Bot. Lapok 25: 89. 1926 publ. 1927 $\equiv$ *Karpatisorbus paxiana* (Jáv.) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 62. 2017 $\equiv$ *Pyrus paxiana* (Jáv.) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 115. 2018.

Hedlundia salatini (Bernátová & Májovský) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus salatini* Bernátová & Májovský, Biologia (Bratislava) 58: 790. 2003 $\equiv$ *Normeyera salatini* (Bernátová & Májovský) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 66. 2017 $\equiv$ *Pyrus salatini* (Bernátová & Májovský) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 120. 2018.

Hedlundia schinzii (Düll) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus schinzii* Düll, Ber. Bayer. Bot. Ges. 34: 61. 1961 $\equiv$ *Normeyera schinzii* (Düll) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 65. 2017 $\equiv$ *Pyrus schinzii* (Düll) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 120. 2018.

Hedlundia tauricola (Jáv.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, **comb. nov.** $\equiv$ *Sorbus tauricola* Zaik. ex Sennikov, Willdenowia 43: 39. 2013 [Zaik., Novosti Sist. Vyssh. Rast. 22: 137. 1985, nom. inval.] $\equiv$ *Karpatisorbus tauricola* (Zaik. ex Sennikov) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 63. 2017 $\equiv$ *Pyrus tauricola* (Zaik. ex Sennikov) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 123. 2018 $\equiv$ *Aria tauricola* (Zaik. ex Sennikov) Fedor., Chornomors'k. Bot. Zhurn. 18(4): 314. 2022 [Fedor., Ukrayins'k. Bot. Zhurn. 74: 10. 2017, nom. inval.].

Nomenclatural comments on some Caucasian and other western Asian species of *Aria*

Several taxa of *Sorbus* s. l., mainly Caucasian or western Asian ones (see earlier treatments by Gabrielian, 1972, 1978, etc.), have been already transferred to *Aria* by Mezhen'skyj (in Mezhen'ska et al., 2018): *Aria albovii* (Zinzerl.) Mezhen'skyj ($\equiv$ *Sorbus albovii* Zinzerl.), *Aria buschiana* (Zinzerl.) Mezhen'skyj

(= *Sorbus buschiana* Zinserl.), *Aria fedorovii* (Zaikonn.) Mezhen'skyj (= *Sorbus fedorovii* Zaikonn. = *Pyrus alma* M.F. Fay & Christenh.), *Aria migarica* (Zinserl.) Mezhen'skyj (= *Sorbus migarica* Zinserl.), *Aria schemachensis* (Zinserl.) Mezhen'skyj (= *Sorbus schemachensis* Zinserl.), *Aria subtomentosa* (Albov) Mezhen'skyj (= *Sorbus aria* var. *subtomentosa* Albov = *Sorbus subtomentosa* (Albov) Zinserl.), and *Aria velutina* (Albov) Mezhen'skyj (= *Sorbus aria* var. *velutina* Albov = *Sorbus velutina* (Albov) C.K. Schneid.). An interesting nomenclatural case of one additional transfer made by Mezhen'skyj in this group will be discussed in a separate comment. In the same book (Mezhenska et al., 2018), he also made numerous new combinations in *Hedlundia* and *Micromeles* for Asian taxa.

When making new combinations in *Aria* for the mentioned western Asian (mainly Caucasian) taxa, Mezhen'skyj (in Mezhenska et al., 2018) commented: "For *Sorbus subfusca* (Ledeb.) Boiss. there is already available name *Aria szovitsii* Decne. provided by Joseph Decaisne (Decaisne, 1874)" [Ukrainian original text: "Для *Sorbus subfusca* (Ledeb.) Boiss. вже існує назва *Aria szovitsii* Деке, надана Жозефом Декеєм (Decaisne, 1874)"]. This statement needs taxonomic and nomenclatural clarification, which is provided below.

Boissier (1872: 658) made a new combination *Sorbus subfusca* (Ledeb. ex Nordm.) Boiss. (based on *Crataegus subfusca* Ledeb. ex Nordm., in Nordmann, 1837). Decaisne (1874: 165) coined the name *Aria szovitsii* Decne., listed "Sorbus *Aria* γ concolor, Boiss., *Fl. orient.* II, p. 658 ?" as a probable (!) synonym, and provided under his new taxon name the following note: "Obs. Je suis porté à croire que le *Crataegus subfusca*, Ledeb., devra se classer dans le genre *Aria*, opinion vers laquelle semble également incliner M. Boissier (*Fl. orient.*, II, p. 659)" ["I am inclined to believe that *Crataegus subfusca* Ledeb. should be classified in the genus *Aria*, an opinion towards which Mr. Boissier also seems to incline..."]. It is not explicitly clear from this note whether or not he considered *C. subfusca* a synonym of his *A. szovitsii*, or just mentioned Ledebour's taxon as one more possible addition to the genus *Aria*. In any case, the two names are now considered taxonomically applicable to the same taxon and thus we provide here the new combination for it in the genus *Aria*, using the oldest available species-rank epithet:

Aria subfusca (Ledeb. ex Nordm.) Mosyakin, Fedor. & McNeill, comb. nov. = *Crataegus subfusca* Ledeb.

ex Nordm., Bull. Sci. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg 2: 313. 1837 = *Pyrus subfusca* (Ledeb. ex Nordm.) Regel, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 1: 126. 1871 = *Sorbus subfusca* (Ledeb. ex Nordm.) Boiss., Fl. Orient. 2: 658. 1872 = *Pyrus mars* M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 111. 2018 (nom superfl., see comments below).

When proposing *Pyrus mars*, the replacement name for *Crataegus subfusca* Ledeb. ex Nordm., Fay and Christenhusz (in Christenhusz et al., 2018: 111) added "not: *Pyrus subfusca* Regel". However, the name published by Regel (1871) is definitely a new combination for which the basionym (in modern terms) was cited by Regel when he listed the names that, in his opinion, should be excluded from *Crataegus* and placed in other genera. Thus, he effectively transferred the name *Crataegus subfusca* to *Pyrus*. However, in the IPNI the basionym of the name *Pyrus subfusca* is not mentioned (<https://ipni.org/n/731271-1>, accessed 15 March 2025), which caused the confusion and the unnecessary replacement name.

The nothogeneric name for non-stable hybrids between *Aria* and *Sorbus*: now available

Several nothogeneric names have been proposed for various hybrids between segregate genera of the informal *Sorbus* group, for example: ×*Chamaearia* Mezhen'skyj (Mezhenskyi et al., 2012: 27, with ×*Chamaearia sudetica* (Tausch) Mezhen'skyj) for *Aria* × *Chamaemespilus*, ×*Chamariosorbus* Mezhen'skyj (Mezhenskyj et al., 2012: 29, with ×*Chamariosorbus hostii* (Jacq.) Mezhen'skyj) for *Aria* × *Chamaemespilus* × *Sorbus*, etc.

However, as rather convincingly demonstrated by Sennikov and Kurtto (2017: 8), the name *Ariosorbus* Koidzumi (earlier often cited as "×*Ariosorbus*") cannot be applied to spontaneous and artificial hybrids between *Aria* and *Sorbus*. Thus, the spontaneous non-stabilized hybrids between *Sorbus* and *Aria* until recently had no suitable nothogeneric name complying with the provisions of Art. H.6.1 and H.6.2 of the ICN. In accordance with that conclusion, we (Mosyakin and McNeill) discussed and considered in our email exchange a possible nothogeneric name for non-stabilized hybrids between taxa belonging to *Aria* s. l. and *Sorbus* ("×*Aribus*", nomen provisorum). However, the nothogeneric name ×*Arsorbus* Su Liu & Z.H. Feng and the nothospecies-rank nomenclatural combination ×*Arsorbus thuringiaca* (Nyman) Z.H. Feng

& Su Liu have been recently published (Feng et al., 2024: 25), and these names are now applicable to the taxon earlier known under the names *Aria* × *thuringiaca* (Nyman) Beck, *Hedlundia* × *thuringiaca* (Nyman) Sennikov & Kurtto, or *Sorbus* × *thuringiaca* (Nyman) Fritsch, if its members are treated as non-stabilized hybrids, not as representatives of a hybridogenous species. In the latter case (if treated as a hybridogenous species), it should be placed in *Hedlundia*; see also comments in our proposal (Mosyakin, McNeill, 2023) to amend Art. H.11.1 of the ICN; this proposal, however, was rejected (see Turland, Wiersema, 2024; Turland et al., 2024).

Conclusions

Following the decision of the General Committee to conserve the name *Aria* against *Chamaemespilus* and *Torminalis*, 104 new nomenclatural combinations (91 in *Aria* and 13 in *Hedlundia*) are made here for various taxa earlier placed in *Sorbus* or several segregate genera. In particular, the European taxa of *Sorbus* s. l. accepted by Sennikov and Kurtto (2017) and in *Atlas Florae Europaeae* (Kurtto et al., 2018) mostly in hybridogenous genera *Karpatisorbus* (combining the subgenomes of *Aria* and *Torminalis*) and *Majovskya* (with subgenomes of *Aria* and *Chamaemespilus*) are here transferred to *Aria*.

The names of hybridogenous genera *Normeyera* and *Scandosorbus* (including taxa that supposedly emerged from hybridization events combining *Aria* × *Chamaemespilus* × *Sorbus* and *Aria* × *Sorbus* × *Torminalis*, respectively) are here treated as synonyms of the hybridogenous generic name *Hedlundia* (*Aria* s. l. × *Sorbus*), and the taxa earlier treated in *Normeyera* and *Scandosorbus* are transferred to *Hedlundia*. One new combination, *Aria subfusca*, is also validated for a Caucasian and southeastern Asian taxon.

Acknowledgments

We are grateful to anonymous reviewers and several members of the Editorial Board of the *Ukrainian Botanical Journal* for their detailed comments and useful suggestions, which were used for improving the final version of this article.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

S.L. Mosyakin:  <https://orcid.org/0000-0002-3570-3190>
M.M. Fedoronchuk:  <https://orcid.org/0000-0002-8653-0904>
J. McNeill:  <https://orcid.org/0000-0002-6901-0624>

REFERENCES

- Aldasoro J.J., Aedo C., Navarro C., Muñoz Garmendia F. 1998. The genus *Sorbus* (*Maloideae*, *Rosaceae*) in Europe and in North Africa: Morphological analysis and systematics. *Systematic Botany*, 23(2): 189–212. <https://doi.org/10.2307/2419588>
- Andersen H., Dhakal N., Parsian H., Salvesen P.H., Bjune A. 2024. Pollen morphology of Norwegian hybrids of *Sorbus* L. *Nordic Journal of Botany*, 2024(5): e04134. <https://doi.org/10.1111/njb.04134>
- Applequist W.L. 2024. Report of the Nomenclature Committee for Vascular Plants: 75. *Taxon*, 73(1): 288–304. <https://doi.org/10.1002/tax.13134>
- Boissier E. 1872. *Flora Orientalis, sive Enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum*. Vol. 2. Genevae [Geneva] et Basileae [Basle]: H. Georg, 1159 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.20323>
- Decaisne J. 1874. Mémoire sur la famille des Pomacées. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, sér. 1*, 10: 113–192.
- Campbell C.S., Baldwin B.G., Donoghue M.J., Wojciechowski M.F. 1995. A phylogeny of the genera of *Maloideae* (*Rosaceae*): Evidence from internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA sequences and congruence with morphology. *American Journal of Botany*, 82(7): 903–918. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb15707.x>
- Campbell C.S., Evans R.C., Morgan D.R., Dickinson T.A., Arsenault M.P. 2007. Phylogeny of subtribe *Pyrinae* (formerly the *Maloideae*, *Rosaceae*): Limited resolution of a complex evolutionary history. *Plant Systematics and Evolution*, 266: 119–145. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0545-y>
- Christenhusz M.J.M., Fay M.F., Byng J.W. (eds). 2018. *The Global Flora. A practical flora to vascular plant species of the world*. Vol. 4. GLOVAP Nomenclature Part 1. Bradford: Plant Gateway, 155 pp.
- Evans R.C., Campbell C.S. 2002. The origin of the apple subfamily *Maloideae* (*Rosaceae*) is clarified by DNA sequence data from duplicated GBSSI genes. *American Journal of Botany*, 89(9): 1478–1484. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.9.1478>
- Fay M.F., Rich T.C.G. 2022a. Rowans, whitebeams and service trees. *Curtis's Botanical Magazine*, 39(4): 621–630. <https://doi.org/10.1111/curt.12485>

- Fay M.F., Rich T.C.G. 2022b. 1042. *Sorbus aria*: Rosaceae. *Curtis's Botanical Magazine*, 39(4): 655–668. <https://doi.org/10.1111/curt.12476>
- Fedoronchuk M.M. 2017. Taxa of Rosaceae of the Ukrainian flora: position in a new system of the family according to molecular phylogenetic data. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(1): 3–15. [Федорончук М.М. 2017. Таксони Rosaceae флори України: положення в новій системі родини, побудованій за даними молекулярно-філогенетичного аналізу. *Український ботанічний журнал*, 74(1): 3–15.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.01.003>
- Fedoronchuk M.M. 2022. Ukrainian flora checklist. 4: family Rosaceae (Rosales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal*, 18(4): 305–349. [Федорончук М.М. 2022. Чекліст флори України. 4: родина Rosaceae (Rosales, Angiosperms). *Чорноморський ботанічний журнал*, 18(4): 305–349.] <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-4-1>
- Feng Z.-H., Huang Z.-J., Lui B., Liu S. 2024. Nomenclatural novelties for intergeneric nothotaxa. *Phytoneuron*, 2024-85: 1–41. Available at: <https://www.phytoneuron.net/wp-content/uploads/2024/12/85PhytoN-IntergenericNothotaxa.pdf>
- Feulner M., Weig A., Voss T., Schott L.F., Aas G. 2019. Central European polyploids of *Sorbus* subgenus *Aria* (Rosaceae) recently evolved from diploids of central and south-eastern Europe: evidence from microsatellite data. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 191(3): 315–324. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz053>
- Gabrielian E.T. 1972. *Sorbus*. In: Davis P.H. (ed.). *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. Vol. 4. Edinburgh: Edinburgh University Press, 147–156 pp.
- Gabrielian [Gabrieljan] E.Tz. 1978. *Rowans (Sorbus L.) of Western Asia and the Himalayas*. Erevan: Academy of Sciences of the Armenian SSR, 264 pp. + 62 pl. [Габриєлян Э.Ц. 1978. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван: Издательство АН Армянской ССР, 264 с. + 62 таб.]
- Greuter W., Rankin Rodríguez R.G., Zamora Señoret J.C., Parra Sánchez L.A. (transl.). 2025. *Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas*. VI edición en español (Código de Madrid) [Traducción de: Turland et al., *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Madrid Code)*, Regnum Vegetabile, vol. 162. Chicago: The University of Chicago Press]. Berlín: Stiftung Herbarium Greuter, liv + 344 pp. [Occasional Papers from the Herbarium Greuter series, vol. 6.]
- Hajrudinović-Bogunić A., Siljak-Yakovlev S., Brown S.C., Pustahija F., Bourge M., Ballian D., Bogunić F. 2015. When sexual meets apomict: genome size, ploidy level and reproductive mode variation of *Sorbus aria* s. l. and *S. austriaca* (Rosaceae) in Bosnia and Herzegovina. *Annals of Botany*, 116(2): 301–312. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv093>
- Hajrudinović-Bogunić A., Frajman B., Schönschwetter P., Siljak-Yakovlev S., Bogunić F. 2023. Apomictic Mountain Whitebeam (*Sorbus austriaca*, Rosaceae) comprises several genetically and morphologically divergent lineages. *Biology*, 12(3): art. 380. <https://doi.org/10.3390/biology12030380>
- Hassler M., Muer T. 2024. *Flora Germanica. Alle Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands in Text und Bild*. Band 3: Kritische Gattungen 1. Ubstadt-Weiher: Verlag Regionalkultur, 800 S.
- Hedlund T. 1901. Monographie der Gattung *Sorbus*. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Ny följd* [new ser.], 35(1): 1–147. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/107159#page/9/mode/1up>
- Kalkman C. 2004. Rosaceae. In: *The families and genera of vascular plants*. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K. Kubitzki, Berlin & Heidelberg: Springer, pp. 343–386. https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8_39
- Kurtto A., Sennikov A.N., Lampinen R. (eds.). 2018. *Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe*. Vol. 17. Rosaceae (*Sorbus* s. lato). Helsinki: The Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo, 132 pp.
- Lepší M., Lepší P., Koutecký P., Bílá J., Vít P. 2015. Taxonomic revision of *Sorbus* subgenus *Aria* occurring in the Czech Republic. *Preslia*, 87: 109–162.
- Lepší M., Koutecký P., Nosková J., Lepší P., Urfus T., Rich T.C.G. 2019. Versatility of reproductive modes and ploidy level interactions in *Sorbus* s. l. (*Malinae*, Rosaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 191(4): 502–522. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz054>
- Levin J., Fay M.F., Pellicer J., Hedrén M. 2018. Multiple independent origins of intermediate species between *Sorbus aucuparia* and *S. hybrida* (Rosaceae) in the Baltic region. *Nordic Journal of Botany*, 36(12). <https://doi.org/10.1111/njb.02035>
- Li M., Ohi-Toma T., Gao Y.-D., Xu B., Zhu Z.-M., Ju W.-B., Gao X.-F. 2017. Molecular phylogenetics and historical biogeography of *Sorbus sensu stricto* (Rosaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 111: 76–86. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.03.018>
- Li Q.-Y., Guo W., Liao W.-B., Macklin J.A., Li J.-H. 2012. Generic limits of *Pyrinae*: Insights from nuclear ribosomal DNA sequences. *Botanical Studies (Taipei)*, 53: 151–164. Available at: <https://ejournal.sinica.edu.tw/bbas/content/2012/1/Bot531-14.pdf>
- Liu B.-B., Hong D.-Y., Zhou S.-L., Xu C., Dong W.-P., Johnson G., Wen J. 2019. Phylogenomic analyses of the *Photinia* complex support the recognition of a new genus *Phippsioemeles* and the resurrection of a redefined *Stranvaesia* in *Maleae* (Rosaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, 57(6): 678–694. <https://doi.org/10.1111/jse.12542>
- Liu B.-B., Liu G.-N., Hong D.-Y., Wen J. 2020. *Eriobotrya* belongs to *Raphiolepis* (*Maleae*, Rosaceae): Evidence from chloroplast genome and nuclear ribosomal DNA data. *Frontiers in Plant Science*, 10: art. 1731. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01731>

- Lo E.Y.Y., Donoghue M.J. 2012. Expanded phylogenetic and dating analyses of the apples and their relatives (*Pyreae*, *Rosaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63(2): 230–243. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.10.005>
- Lu L.-T., Ku T.-C. 2002. *Pleiosorbus* is united with *Sorbus* (*Rosaceae*). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 40: 475–476.
- Majeský L., Krahulec F., Vašut R.J. 2017. How apomictic taxa are treated in current taxonomy: A review. *Taxon*, 66(5): 1017–1040. <https://doi.org/10.12705/665.3>
- Meyer N., Meierott L. 2021. Ergänzende Beiträge zur *Sorbus*-Flora von Bayern. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft*, 91: 21–48.
- Mezhenska L.O., Mezhen'skyj V.M., Yakubenko B.Ye. 2018. NULESU [National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine] collection of fruit and ornamental plants. Kyiv: Lira-K, 107 pp. [Меженська Л.О., Меженський В.М., Якубенко Б.Є. 2018. Колекція НУБіП України плодівих і декоративних рослин. Київ: Видавництво Ліра-К, 107 с.]
- Mezhenskyj V.M., Mezhenska L.O., Melnichuk M.D., Yakubenko B.Ye. 2012. *Rare fruit crops: recommendations on breeding and propagation*. Kyiv: Phytosociocentre, 80 pp. [Меженський В.М., Меженська Л.О., Мельничук М.Д., Якубенко Б.Є. 2012. Нетрадиційні плодіві культури (рекомендації з селекції та вирощування садивного матеріалу). Київ: Фітосоціоцентр, 80 с.]
- Morgan D.R., Soltis D.E., Robertson K.R. 1994. Systematic and evolutionary implications of *rbcL* sequence variation in *Rosaceae*. *American Journal of Botany*, 81: 890–903. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1994.tb15570.x>
- Mosyakin S.L., McNeill J. 2023. (241) Proposal to amend Article H.11.1 by additionally allowing a combination of the name of a hybridogenous genus and a nothospecific epithet for naming a nothospecies of which the postulated or known parent species belong to different genera. *Taxon*, 72(2): 461–462. <https://doi.org/10.1002/tax.12914>
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M., McNeill J. 2022. (2886) Proposal to conserve the name *Aria* against *Chamaemespilus* and *Torminalis* (*Rosaceae*). *Taxon*, 71(2): 480–481. <https://doi.org/10.1002/tax.12705>
- Németh C., Papp N., Nosková J., Höhn M. 2020. Speciation by triparental hybridization in genus *Sorbus* (*Rosaceae*). *Biologia Futura*, 71: 209–222. <https://doi.org/10.1007/s42977-020-00003-x>
- Nordmann A. 1837. Vorläufige Diagnosen einiger während einer naturwissenschaftlichen Reise im westlichen Theile der Kaukasischen Provinzen entdeckten und als neu erkannten Pflanzenspecies. *Bulletin Scientifique publié par l'Académie Imperiale des Sciences de Saint-Petersbourg*, 2(20): 311–314. Available at: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/43693#page/389/mode/1up>
- Ohashi H., Iketa H. 1993. New combinations of Asiatic *Aria* (*Rosaceae*–*Maloideae*–*Sorbeae*). *Journal of Japanese Botany*, 68: 355–361.
- Phipps J.B., Robertson K., Smith P.G., Rohrer J.R. 1990. A checklist of the subfamily *Maloideae* (*Rosaceae*). *Canadian Journal of Botany*, 68: 2209–2269. <https://doi.org/10.1139/b90-288>
- Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., Kerr M., Robertson K.R., Arsenault M., Dickinson T.A., Campbell C.S. 2007. Phylogeny and classification of *Rosaceae*. *Plant Systematics and Evolution*, 266: 5–43. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0539-9>
- Regel E. 1871. Revisio specierum Crataegorum, Dracaenarum, Horkeliarum, Laricum et Azalearum. *Acta Horti Petropolitani* [Труды Императорского Санкт-Петербургского ботанического сада], 1(1): 111–164.
- Rich T.C.G., Houston L., Robertson A., Proctor M.C.F. 2010. *Whitebeams, rowans and service trees of Britain and Ireland. A monograph of British and Irish Sorbus* L. [B.S.B.I. Handbook No. 14] London: Botanical Society of the British Isles, 223 pp.
- Rich T.C.G., McVeigh A., Stace C.A. 2018 (vol. of 2019). New taxa and new combinations for the British flora. *Edinburgh Journal of Botany*, 76(2): 173–180. <https://doi.org/10.1017/S0960428618000288>
- Rich T.C.G., King C., Fay M.F. 2022a. 1047. *Sorbus rupicola*: *Rosaceae*. *Curtis's Botanical Magazine*, 39(4): 753–762. <https://doi.org/10.1111/curt.12481>
- Rich T.C.G., King C., Brown A.P., Fay M.F. 2022b. 1050. *Sorbus torminalis*: *Rosaceae*. *Curtis's Botanical Magazine*, 39(4): 753–762. <https://doi.org/10.1111/curt.12484>
- Rivers M.C., Beech E., Bazos I., Bogunić F., Buira A., Caković D., Carapeto A., Carta A., Cornier B., Fenu G., Fernandes F., Fraga P., García Murillo P.J., Lepší M., Matevski V., Medina F.M., Menezes de Sequeira M., Meyer N., Mikoláš V., Montagnani C., Monteiro-Henriques T., Naranjo Suárez J., Orsenigo S., Petrova A., Reyes-Betancort J.A., Rich T., Salvesen P.H., Santana López I., Scholz S., Sennikov A., Shuka L., Silva L.F., Thomas P., Troia A., Villar J.L., Allen D.J. 2019. *European Red List of Trees*. Cambridge, UK and Brussels, Belgium: IUCN. viii + 60 pp. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.ERL.1.en>
- Robertson K.R., Phipps J.B., Rohrer J.R., Smith P.G. 1991. A synopsis of genera in *Maloideae* (*Rosaceae*). *Systematic Botany*, 16: 376–394. <https://doi.org/10.2307/2419287>
- Rushforth K. 2018. The Whitebeam problem, and a solution. *Phytologia*, 100(4): 222–247. Available at: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/63492494#page/222/mode/1up> and <https://biostor.org/reference/286590>
- Rushforth K. 2019a. Apples, whitebeams and their cousins. *Curtis's Botanical Magazine*, 36(4): 335–339. <https://doi.org/10.1111/curt.12301>
- Rushforth K. 2019b. 925. *Griffitharia hedlundii*. *Curtis's Botanical Magazine*, 36(4): 375–382. <https://doi.org/10.1111/curt.12306>

- Rushforth K. 2019c. 926. *Thomsonaria eleonora*. *Curtis's Botanical Magazine*, 36(4): 383–389. <https://doi.org/10.1111/curt.12307>
- Sennikov A. 2014. (2329) Proposal to conserve the name *Sorbus* (*Rosaceae*) with a conserved type. *Taxon*, 63(5): 1139–1140. <https://doi.org/10.12705/635.19>
- Sennikov A.N. 2018. *Scandosorbus* (*Rosaceae*), a new generic name for *Sorbus intermedia* and its hybrid. *Annales Botanici Fennici*, 55(4–6): 321–323. <https://doi.org/10.5735/085.055.0413>
- Sennikov A.N., Kurtto A. 2017. A phylogenetic checklist of *Sorbus* s. l. (*Rosaceae*) in Europe. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 93: 1–78. Available at: <https://journal.fi/msff/article/view/64741>
- Somlyá L., Sennikov A.N. 2016. Atlas Florae Europaeae notes 30. Resurrection and typification of the name *Sorbus semipinnata* Borbás (*Rosaceae*). *Phytotaxa*, 266(1): 45–47. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.266.1.7>
- Sun J., Shi S., Li J., Yu J., Wang L., Yang X., Guo L., Zhou S. 2018. Phylogeny of *Maleae* (*Rosaceae*) based on multiple chloroplast regions: Implications to genera circumscription. *BioMed Research International*, 2018: art. 7627191. <https://doi.org/10.1155/2018/7627191>
- Sun J., Zhao D., Qiao P., Wang Y., Wu P., Wang K., Guo L., Huang L., Zhou S. 2024. Phylogeny of genera in *Maleae* (*Rosaceae*) based on chloroplast genome analysis. *Frontiers in Plant Science*, 15: art. 1367645. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1367645>
- Turland N.J. 2025. From the *Shenzhen Code* to the *Madrid Code*: New rules and recommendations for naming algae, fungi, and plants. *American Journal of Botany*, 112(4): art. e70026. <https://doi.org/10.1002/ajb2.70026>
- Turland N.J., Wiersema J.H. 2024. Synopsis of Proposals on Nomenclature — Madrid 2024: A review of the proposals to amend the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants submitted to the XX International Botanical Congress. *Taxon*, 73(1): 325–404. <https://doi.org/10.1002/tax.13114>
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017* [Regnum Vegetabile, vol. 159]. Glashütten: Koeltz Botanical Books, xxxviii + 254 pp. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Turland N.J., Álvarez I., Knapp S., Monro A.M., Wiersema J.H. 2024. XX International Botanical Congress, Madrid 2024: Report of Congress action on nomenclature proposals. *Taxon*, 73(5): 1308–1323. <https://doi.org/10.1002/tax.13258>
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Gandhi K.N., Gravendyck J., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Klopfer R.R., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., May T.W., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F., Zamora Señoret J.C. 2025 (in press). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Madrid Code)* [Regnum Vegetabile, vol. 162]. Chicago, USA: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226839479.001.0001>
- Ulaszewski B., Jankowska-Wróblewska S., Świło K., Burczyk J. 2021. Phylogeny of *Maleae* (*Rosaceae*) based on complete chloroplast genomes supports the distinction of *Aria*, *Chamaemespilus* and *Torminalis* as separate genera, different from *Sorbus* sp. *Plants*, 10(11): art. 2534. <https://doi.org/10.3390/plants10112534>
- Velebil J., Lepší M., Nosková J., Lepší P. 2022. Taxonomic assessment of *Sorbus* subgenus *Aria* in the Malé Karpaty Mountains. *Preslia*, 94(2): 305–334. <https://doi.org/10.23855/preslia.2022.305>
- Vít P., Lepší M., Lepší P. 2012. There is no diploid apomict among Czech *Sorbus* species: A biosystematic revision of *S. eximia* and discovery of *S. barrandienica*. *Preslia*, 84(1): 71–96.
- Wang H., Li X.-Y., Jiang Y., Jin Z.-T., Ma D.-K., Liu B., Xu C., Ge B.-J., Wang T., Fan Q., Jin S.-H., Liu G.-N., Liu B.-B. 2024. Refining the phylogeny and taxonomy of the apple tribe *Maleae* (*Rosaceae*): insights from phylogenomic analyses of 563 plastomes and a taxonomic synopsis of *Photinia* and its allies in the Old World. *PhytoKeys*, 242: 161–227. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.242.117481>
- Wilson K. L. 2024. Report of the General Committee: 31. *Taxon*, 73(4): 1081–1084. <https://doi.org/10.1002/tax.13224>
- Zhou L.-H., Wu Z.-Y. 2000. *Pleiosorbus*, a new genus of *Rosaceae* from Xizang (Tibet), China. *Acta Botanica Yunnanica*, 22(4): 383–389.

**Спрощення номенклатури у групі *Sorbus sensu lato*:
нові номенклатурні рішення в родах *Aria* та *Hedlundia* (*Rosaceae*)**

С.Л. МОСЯКІН¹, М.М. ФЕДОРОНЧУК¹, Дж. МакНІЛ^{2,3}

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

² Единбурзький королівський ботанічний сад, Единбург, Шотландія, Сполучене Королівство

³ Королівський музей Онтаріо, Торонто, Онтаріо, Канада

Реферат. Обговорюються різні варіанти розмежування родів у трибі *Maleae* (родина *Rosaceae*), зокрема тих таксонів, які раніше включали до збірного роду *Sorbus* L. s. l. Після позитивного рішення Генерального комітету з номенклатури щодо нашої нещодавньої пропозиції законсервувати *Aria* (Pers.) Host проти раніше опублікованих назв *Chamaemespilus* Medik. та *Torminalis* Medik., ми вважаємо, що для спрощення таксономічних схем і номенклатури в групі *Sorbus* та споріднених таксонів бажаним є розширене розуміння роду *Aria* (включаючи *Chamaemespilus* і *Torminalis*); зокрема, для збереження численних назв, які вже доступні в *Aria*, особливо тих, що використовуються для більш відомих видів. Ми включаємо тут до роду *Aria* s. l. європейські таксони роду *Sorbus* s. l., які раніше були наведені Сенніковим та Куртто (2017), а також і в “Атласі флори Європи”, переважно в гібридогенних родах *Karpatisorbus* Sennikov & Kurtto (види якого поєднують у своїх геномах субгеноми *Aria* та *Torminalis*) та *Majovskya* Sennikov & Kurtto (з субгеномами *Aria* та *Chamaemespilus*). Назви гібридогенних родів *Normeyera* Sennikov & Kurtto та *Scandosorbus* Sennikov ($\equiv$ *Borkhausenia* Sennikov & Kurtto, nom. illeg.), які ймовірно виникли в результаті гібридизації *Aria* $\times$ *Chamaemespilus* $\times$ *Sorbus* та *Aria* $\times$ *Sorbus* $\times$ *Torminalis*, відповідно, тут розглядаються як синоніми гібридогенної родової назви *Hedlundia* Sennikov & Kurtto (*Aria* s. l. $\times$ *Sorbus*), а таксони, які раніше включали до *Normeyera* та *Scandosorbus*, перенесені до *Hedlundia*. Загалом здійснено 104 нові комбінації видового рангу: 91 в *Aria* та 13 в *Hedlundia*. Надані коментарі щодо гібридів (але не для гібридогенних видів) між *Aria* та *Sorbus*, для яких нещодавно було запропоновано нотородову назву $\times$ *Arsorbus* Su Liu & Z.H. Feng.

Ключові слова: *Aria*, *Chamaemespilus*, *Hedlundia*, *Karpatisorbus*, *Majovskya*, *Normeyera*, *Rosaceae*, *Scandosorbus*, *Sorbus*, *Torminalis*, номенклатура, таксономія



ERRATA ET CORRIGENDA

Corrigendum to “Simplifying the nomenclature of *Sorbus sensu lato*: new nomenclatural solutions in *Aria* and *Hedlundia* (Rosaceae)” [*Ukrainian Botanical Journal* 82(3): 206–224. 2025]

Sergei L. MOSYAKIN ^{1*} , Mykola M. FEDORONCHUK ¹ , John McNEILL ^{2,3} 

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

2 Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01601, Ukraine

² Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh EH3 5LR, Scotland, United Kingdom

³ Royal Ontario Museum, Toronto, Ontario, Canada

In the article “Simplifying the nomenclature of *Sorbus sensu lato*: new nomenclatural solutions in *Aria* and *Hedlundia* (Rosaceae)” by Sergei L. Mosyakin, Mykola M. Fedoronchuk, and John McNeill published 9 June 2025 [*Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 206–224] (Mosyakin et al., 2025), the authorship of the basionym of the new combination ***Hedlundia tauricola*** was incorrectly cited as “(Jáv.)”, while it should be “(Zaik. ex Sennikov)”. This correctable error does not preclude valid publication of the new nomenclatural combination; see Art. 41.6 of the *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (Turland et al., 2018, 2024, 2025): “For names published on or after 1 January 1953, errors in the citation of the basionym or replaced synonym, including incorrect author citation (Art. 46), but not omissions (Art. 41.5), do not preclude valid publication of a new combination, name at new rank, or replacement name”.

The corrected entry for *H. tauricola* is provided below.

Hedlundia tauricola (Zaik. ex Sennikov) Mosyakin, Fedor. & McNeill, comb. nov. ≡ *Sorbus tauricola* Zaik. ex Sennikov, Willdenowia 43: 39. 2013 [Zaik., Novosti Sist. Vyssh. Rast. 22: 137. 1985, nom. inval.] ≡ *Karpatiosorbus tauricola* (Zaik. ex Sennikov) Sennikov & Kurtto, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 93: 63. 2017 ≡ *Pyrus tauricola* (Zaik. ex Sennikov) M.F. Fay & Christenh., Global Fl. 4: 123. 2018 ≡ *Aria tauricola* (Zaik. ex Sennikov) Fedor., Chornomors'k. Bot. Zhurn. 18(4): 314. 2022 [Fedor., Ukrayins'k. Bot. Zhurn. 74: 10. 2017, nom. inval.].

ORCID

S.L. Mosyakin:  <https://orcid.org/0000-0002-3570-3190>

M.M. Fedoronchuk:  <https://orcid.org/0000-0002-8653-0904>

J. McNeill:  <https://orcid.org/0000-0002-6901-0624>

REFERENCES

- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M., McNeill J. 2025. Simplifying the nomenclature of *Sorbus sensu lato*: new nomenclatural solutions in *Aria* and *Hedlundia* (Rosaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 206–224. <https://doi.org/10.15407/ukr-botj82.03.206>
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017* [Regnum Vegetabile, vol. 159]. Glashütten: Koeltz Botanical Books, xxxviii + 254 pp. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Turland N.J., Álvarez I., Knapp S., Monro A.M., Wiersema J.H. 2024. XX International Botanical Congress, Madrid 2024: Report of Congress action on nomenclature proposals. *Taxon*, 73(5): 1308–1323. <https://doi.org/10.1002/tax.13258>
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Gandhi K.N., Gravendyck J., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Klopfer R.R., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., May T.W., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F., Zamora Señoret J.C. 2025 (in press). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Madrid Code)* [Regnum Vegetabile, vol. 162]. Chicago, USA: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226839479.001.0001>



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.225>

RESEARCH ARTICLE

Участь деяких рідкісних та реліктових видів рослин у палінофлорах відкладів аллереду–голоцену Лісостепової зони України

Людмила Г. БЕЗУСЬКО , Зоя М. ЦИМБАЛЮК* , Людмила М. НИЦЕНКО 

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

* Автор для листування: palynology@ukr.net

Реферат. Узагальнено результати аналізу видових складових палінофлор відкладів аллереду–голоцену дев'яти фонових розрізів, розташованих на території сучасної Лісостепової зони України. Встановлено, що у формуванні видової складової цих викопних палінофлор, брали участь рідкісні та реліктові види (*Betula humilis*, *Dryas octopetala*, *Pinus cembra*, *Linnaea borealis*, *Thalictrum foetidum*, *Scheuchzeria palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Utricularia intermedia* та *U. minor*), представлені у Червоній книзі України (2009). Вперше за узагальненими матеріалами палеофлористичних досліджень встановлено просторово-часову диференціацію поширення цих видів на Правобережжі та Лівобережжі Лісостепової зони впродовж аллереду–голоцену. Результати палінологічних досліджень свідчать, що Лівобережжя дослідженої території, порівняно з її Правобережжям, має більш високий ступінь палеофлористичної вивченості. Для кожного з рідкісних та реліктових видів обґрунтовано верхню межу участі в складі рослинного покриву Лісостепової зони впродовж основних періодів аллереду–голоцену та підтверджено загальну тенденцію регресивного характеру сучасних ареалів їхнього поширення. Отримані дані свідчать про перспективність використання палеофлористичних матеріалів для подальшої деталізації палеоботанічних реконструкцій та проведення палеофітохорологічних, хорологічних досліджень, а також розробки проблеми реліктів та їхніх рефугіумів.

Ключові слова: аллеред–голоцен, Лісостепова зона, палеофлористика, палінофлора, рідкісні та реліктові види, Україна

Вступ

Упродовж останніх років спостерігається зростання можливостей застосування результатів палеофлористичних досліджень відкладів аллереду–голоцену при реконструкції просторово-

часової диференціації поширення модельних видів флори України (Bezusko et al., 2018, 2019). У цьому контексті важливими є узагальнення відомостей про участь у видовій складовій викопних палінофлор пилових зерен та спор рідкісних та реліктових видів рослин

ARTICLE HISTORY. Submitted 14 January 2025. Revised 18 June 2025. Published 26 June 2025

CITATION. Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M., Nitsenko L.M. 2025. Participation of some rare and relict plant species in the palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of the Forest-Steppe zone of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 225–233. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.225>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025

© Publisher PH "Akadempriodyka" of the NAS of Ukraine, 2025

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

(Bezusko et al., 2013; Tsymbalyuk, Bezusko, 2017). Наявність репрезентативних викопних палинофлор дозволяє визначати для кожного модельного таксону та часового зрізу модельний регіон у межах рівнинної частини України. При проведенні палеофлористичних досліджень нами використовується зонально-територіальний принцип, запропонований засновником української палінологічної школи з вивчення відкладів верхнього кайнозою академіком Дмитром Костьовичем Зеровим (Bezusko et al., 2011). Наприклад, історії поширення деяких рідкісних та реліктових видів, які представлені в Червоній книзі України (Red Data Book..., 2009), присвячено узагальнення для Правобережжя та Лівобережжя Лісової зони (Bezusko et al., 2020). Реконструйована історія поширення цих видів у просторі та часі є основою для подальшої деталізації палеоботанічних реконструкцій та розробки проблеми реліктів та їхніх рефугіумів. Отримані відомості про індивідуальну історію поширення окремих рідкісних та реліктових видів перспективно враховувати при обґрунтуванні завдань їхнього збереження та охорони. Розширення списку видів рослин, які формують викопні палинофлори, передбачає використання результатів спеціальних паліноморфологічних досліджень та практичних розробок. Дослідження морфології пилоквих зерен сучасних рослин, у тому числі й "червонокнижних" видів флори України, для цілей палеопалінології проводяться із залученням даних світлової та сканувальної електронної мікроскопії (Tsymbalyuk, Bezusko, 2017; Tsymbalyuk et al., 2008, 2019, 2021a, 2021b).

Мета статті — узагальнити отримані нами результати видового визначення пилку рідкісних та реліктових видів рослин у складі палинофлор відкладів аллереду–голоцену сучасної Лісостепової зони України і реконструювати для кожного з цих модельних таксонів історію їхнього поширення у просторі та часі.

Матеріали та методи

Основним методом досліджень був спорово-пилковий аналіз. У просторі нами розглядається територія правобережної та лівобережної частин сучасної Лісостепової зони України у визначених нині межах (див. Didukh et al., 2011; Mala, 2016). У часі основна увага була

зосереджена на останньому кліматичному ритмі пізньольодовиків'я (міжстадіал аллеред — AL і стадіал пізній дріас — DR-3) та голоцені (пребореальний — PB, бореальний — BO, атлантичний — AT, суббореальний — SB та субатлантичний — SA часи). Вік меж цих основних часових інтервалів визначають такі радіовуглецеві дати — DR-2/AL — 11800 BP (Before Present — вік до нинішнього часу), AL/DR-3 — 11000 BP, DR-3/PB — 10300 BP, PB/BO — 9300 BP, BO/AT — 8000 BP, AT/SB — 4600 BP та SB/SA — 2500 BP (Bezusko et al., 2011). Матеріалом для аналізу та узагальнення відомостей про участь пилку рідкісних і реліктових видів слугували видові складові викопних палинофлор відкладів аллереду–голоцену дев'яти фонових розрізів, розташованих на Правобережжі: Карпилівка (Шепетівський р-н, Хмельницька обл.), Клопотовське (Обухівський р-н, Київська обл.), та Лівобережжі: Чашевське (Конотопський р-н, Сумська обл.), Лощина (Богодухівський р-н), Лопаньське (Харківський р-н), Комарівка (Ізюмський р-н) — Харківська обл., Оржиця (Лубенський р-н), Перевод (Лубенський р-н) — Полтавська обл. та Чумгак (Золотоніський р-н, Черкаська обл.).

При проведенні палінологічних досліджень пилкові зерна доброї збереженості були ідентифіковані до родинного, родового та видового рівнів. Використовувались традиційні визначники (Kupriyanova, 1965; Kupriyanova, Aleshina, 1972, 1978; Bobrov et al., 1983) та спеціальні паліноморфологічні розробки для цілей спорово-пилкового аналізу (Monoszon, 1976; Artyushenko, Romanova, 1984; Tsymbalyuk et al., 2008, Tsymbalyuk, Bezusko, 2017). Латинські назви рослин наводяться переважно за списком судинних рослин України (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), з деякими уточненнями.

Результати та обговорення

Нами були проаналізовані видові складові палинофлор відкладів аллереду–голоцену дев'яти фонових розрізів, розташованих на території сучасної Лісостепової зони України. Отримані результати дозволили встановити у формуванні колективної викопної палинофлори досліджених відкладів участь пилку дев'яти видів рослин, які сьогодні представлені в Червоній книзі України (Red Data Book..., 2009). Ці види мають різний природоохоронний статус: *Dryas*

Таблиця 1. Участь пилку рідкісних та реліктових видів у палінофлорах відкладів аллереду–голоцену Правобережжя Лісостепової зони України

Table 1. Participation of pollen of rare and relict plant species in palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of the Right Bank of the Forest-Steppe zone of Ukraine

Таксон	Палінофлори відкладів аллереду–голоцену							Розріз	Район (Область)
	SA	SB	AT	BO	PB	DR-3	AL		
<i>Betula humilis</i>	–	–	–	+	+	+	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)
	–	–	–	+	–	–	–	Карпилівка	Шепетівський (Хмельницька)
<i>Dryas octopetala</i>	–	–	–	+	+	+	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)
<i>Linnaea borealis</i>	–	–	+	+	–	–	–	Клопотовське	Обухівський (Київська)
<i>Pinus cembra</i>	–	–	–	–	–	–	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)
<i>Thalictrum foetidum</i>	–	–	–	–	–	+	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)
<i>Scheuchzeria palustris</i>	–	+	–	+	–	–	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)
<i>Utricularia minor</i>	–	+	–	–	–	–	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)

SA — субатлантичний, SB — суббореальний, AT — атлантичний, BO — бореальний, PB — пребореальний часи голоцену, DR-3 — пізній дріас, AL — аллеред; "+" — участь пилових зерен у викопних палінофлорах; "–" — відсутність пилових зерен у викопних палінофлорах.

SA — Subatlantic, SB — Subboreal, AT — Atlantic, BO — Boreal, PB — Preboreal times of Holocene, DR-3 — Late Dryas, AL — Allerød; "+" — participation of pollen grains in fossil palynofloras; "–" — absence of pollen grains in fossil palynofloras.

octopetala L. — рідкісний (Andriyenko, Mosyakin, 2009); *Betula humilis* Schrank, *Scheuchzeria palustris* L., *Pinus cembra* L., *Pinguicula vulgaris* L. (Andriyenko, 2009a, 2009b; Melnyk, Savchuk, 2009; Tasenkevych et al., 2009), *Utricularia intermedia* Hayne, *U. minor* L. — вразливий (Andriyenko, 2009c, 2009d); *Linnaea borealis* L., *Thalictrum foetidum* L. — зникаючий (Didukh, 2009; Tsaryk, Andriyenko, 2009). Чотири види — *B. humilis*, *D. octopetala*, *T. foetidum* та *P. cembra* — відзначені в Червоній книзі України (Red Data Book..., 2009) як релікти. Аналіз результатів видового визначення пилку рідкісних та реліктових видів рослин показав, що участь пилку вибраних видів є різною в складі палінофлор відкладів аллереду–голоцену Лісостепової зони України. Пилкові зерна цих видів були ідентифіковані в складі викопних палінофлор відкладів двох фонових розрізів, які знаходяться на правобережній частині досліджуваної території. При цьому їхня участь та різноманітність були більшими у складі палінофлори відкладів розрізу Клопотовське (табл. 1).

На цей час для відкладів аллереду–голоцену Лівобережжя сучасної Лісостепової зони були отримані палеофлористичні характеристики для семи фонових розрізів. Порівняно з Правобережжям, відклади аллереду–голоцену цієї території мають більш високий ступінь палеофлористичної вивченості (табл. 2).

На нинішні особливості поширення багатьох аборигенних видів сучасної флори вплинули глобальні та регіональні події пізнього плейстоцену (див. Bezusko et al., 2011; Ehlers, 2020, 2022) та перехід від циклів льодовиків'я до сучасної епохи, голоцену (див. Kleorov, 1990; Kuneš et al., 2015; Willner et al., 2021, etc.). Узагальнені палеофлористичні матеріали (табл. 1, 2) свідчать, що у кожного з модельних видів рідкісних та реліктових рослин була індивідуальна історія поширення на території Лісостепової зони як у просторі, так і в часі. Наприклад, *Dryas octopetala* є видом, який сьогодні відсутній у флорі рівнинної частини України, але палеофлористичні дані показали, що він входив до складу перигляціальних фітоценозів, поширених на досліджуваній території впродовж останнього кліматичного ритму пізньольодовиків'я (AL і DR-3) та в ранньому голоцені. Розпад перигляціального рослинного комплексу відбувся в PB та BO часи раннього голоцену та призвів до поступового зникнення *D. octopetala* зі складу рослинного покриву на Правобережжі та Лівобережжі сучасної Лісостепової зони. При цьому поширення *D. octopetala* в складі перигляціальних фітоценозів встановлено в міжстадіалі AL, стадіалі DR-3 та в PB і BO часи раннього голоцену на території правобережної частини Лісостепової зони. На Лівобережжі цей вид траплявся в складі перигляціальних рослинних угруповань

Таблиця 2. Участь пилку рідкісних та реліктових видів у палінофлорах відкладів аллереду–голоцену Лівобережжя Лісостепової зони України

Table 2. Participation of pollen of rare and relict plant species in palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of the Left Bank of the Forest-Steppe zone of Ukraine

Таксон	Палінофлори відкладів аллереду–голоцену							Розріз	Район (Область)
	SA	SB	AT	BO	PB	DR-3	AL		
<i>Betula humilis</i>	–	–	–	+	–	+	+	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	–	–	–	+	+	+	+	Чумгак	Золотоніський (Черкаська)
	–	–	–	+	+	+	+	Оржиця	Лубенський (Полтавська)
	–	–	–	–	+	–	–	Перевод	Лубенський (Полтавська)
	–	–	–	–	+	+	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
	–	–	+	–	–	–	–	Лопаньське	Харківський (Харківська)
	–	–	–	+	–	–	–	Комарівка	Ізюмський (Харківська)
	–	–	–	–	–	+	+	Чашевське	Конотопський (Сумська)
<i>Dryas octopetala</i>	–	–	–	–	+	+	+	Чумгак	Золотоніський (Черкаська)
	–	–	–	–	+	+	+	Оржиця	Лубенський (Полтавська)
	–	–	–	–	+	–	–	Перевод	Лубенський (Полтавська)
	–	–	–	–	–	+	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
<i>Linnaea borealis</i>	–	–	–	–	+	+	–	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	–	–	–	+	+	+	–	Чумгак	Золотоніський (Черкаська)
	–	+	+	–	–	+	–	Оржиця	Лубенський (Полтавська)
	–	–	–	+	+	+	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
	+	+	+	–	–	–	–	Лопаньське	Харківський (Харківська)
	–	–	+	–	–	–	–	Комарівка	Ізюмський (Харківська)
	–	+	–	+	–	–	–	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	–	–	+	+	–	–	+	Чумгак	Золотоніський (Черкаська)
<i>Scheuchzeria palustris</i>	–	+	+	+	–	–	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
	–	+	–	–	–	–	–	Лопаньське	Харківський (Харківська)
	–	–	+	–	–	–	+	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	–	+	+	–	–	–	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
<i>Pinguicula vulgaris</i>	–	–	+	–	–	–	–	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	–	+	+	–	–	–	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
<i>Utricularia intermedia</i>	–	+	–	–	–	–	–	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	+	–	–	–	–	–	–	Лопаньське	Харківський (Харківська)
<i>Utricularia minor</i>	–	+	+	–	–	–	–	Комарівка	Ізюмський (Харківська)
	–	+	+	+	–	–	–	Чумгак	Золотоніський (Черкаська)
	–	+	+	–	–	–	+	Оржиця	Лубенський (Полтавська)
	+	+	+	–	–	–	–	Лопаньське	Харківський (Харківська)

в AL, DR-3 та впродовж першої половини раннього голоцену (PB час). Наявні на цей час палеофлористичні дані свідчать, що подібною була історія поширення *D. octopetala* як в часі, так і в просторі на Правобережжі та Лівобережжі Лісової зони України (Bezusko et al., 2020).

Pinus cembra також відноситься до видів, які відсутні в сучасній флорі рівнинної частини України. Цей вид імовірно міг брати незначну участь у складі рослинності в міжстадіалі

аллеред на території Правобережжя Лісостепової зони (Київська область). Тим часом не можна також виключати і можливості вітрового заносу пилку *P. cembra* з правобережної частини сучасної Лісової зони (Bezusko et al., 2020).

До видів, які формували перигляціальні фітоценози на території Лісостепової зони впродовж аллереду–голоцену, входить також *Betula humilis* (номенклатура виду прийнята відповідно до Olshanskyi, Mosyakin, 2020; Applequist, 2023).

Палеофлористичні дані свідчать, що на Правобережжі Лісостепової зони участь цього виду в складі рослинного покриву підтверджується для другої половини раннього (BO час), а на Лівобережжі — для першої половини середнього (AT час) голоцену. Найбільш молоді за віком локальні місцезнаходження *B. humilis* за межами сучасного ареалу ймовірно знаходились на Лівобережжі, на території сучасних Сумської, Черкаської, Полтавської та Харківської областей. За палеофлористичними матеріалами *B. humilis* траплявся у складі рослинного покриву сучасної Лісової зони України впродовж всіх основних часових зрізів аллереду–голоцену (Bezusko et al., 2020).

Отримані палеофлористичні дані свідчать про участь *Thalictrum foetidum* у складі рослинного покриву на Правобережжі сучасної Лісостепової зони (Київська обл.) тільки впродовж останнього кліматичного ритму пізньольодовиків'я (AL та DR–3). Повністю свідчення поодиноких місцезростань цього виду зникли з території Правобережжя сучасної Лісової зони в суббореальний час (друга половина середнього голоцену) (Bezusko et al., 2020).

Історії поширення *Linnaea borealis* на рівнинній частині України впродовж аллереду–голоцену та паліноморфологічні ознаки, важливі для видової ідентифікації викопного пилку цього виду, наведені в нашому попередньому узагальненні (Tsybalyuk, Bezusko, 2017). Результати палеофлористичних досліджень, отримані у цьому дослідженні для відкладів фонових розрізів Чашевське та Лощина, дещо розширюють наші відомості про історію поширення *L. borealis* на Лівобережжі Лісостепової зони. Встановлено участь *L. borealis* у складі рослинних угруповань на території Богодухівського р-ну Харківської області впродовж стадіалу DR–3 та в ранньому голоцені (PB і BO часи). Узагальнені палеофлористичні матеріали показали, що цей вид брав участь у формуванні рослинного покриву на території Харківської області в пізньому дріасі–голоцені. Радіовуглецева дата 2210 ± 60 BP визначає вік межі, після якої цей вид вже, ймовірно, не брав участі в складі рослинного покриву в субатлантичний час голоцену на території Харківського р-ну Харківської області.

У складі палінофлор відкладів аллереду–голоцену Правобережжя Лісостепової зони України відмічені пилкові зерна *Utricularia minor* (міжстадіал AL та SB час голоцену). На території

Лівобережжя у складі прибережно-водної рослинності брали участь *Pinguicula vulgaris* (міжстадіал AL, AT та SB часи голоцену), *U. intermedia* (AT, SB, SA часи голоцену) та *U. minor* (міжстадіал AL, BO, AT, SB та SA часи голоцену).

На підставі результатів палеофлористичних досліджень можна встановити участь *Scheuchzeria palustris* у складі рослинного покриву Правобережжя Лісостепової зони. На території Київської області цей вид траплявся впродовж аллереду та BO і SB часів голоцену. На лівобережній частині Лісостепової зони участь *S. palustris* у складі рослинного покриву встановлено на території Черкаської області впродовж міжстадіалу AL та BO і AT часів голоцену. Реконструйовано також історію поширення *S. palustris* впродовж голоцену на території Сумської (BO, SB часи) та Харківської (BO, AT, SB часи) областей.

Узагальнені палеофлористичні матеріали свідчать про регресивний характер поширення *B. humilis*, *D. octopetala*, *P. cembra*, *L. borealis*, *T. foetidum*, *S. palustris*, *P. vulgaris*, *U. intermedia* та *U. minor* у складі сучасного рослинного покриву Лісостепової зони. Для кожного зі згаданих рідкісних та реліктових видів можна встановити верхню межу поширення у просторі та часі на Правобережжі та Лівобережжі Лісостепової зони.

Наприклад, межа між середнім та раннім голоценом (AT/BO) є верхньою межею участі *B. humilis* та *D. octopetala* у складі рослинного покриву на території Київської області. Встановлена межа фіксує час, після якого *B. humilis* вже, найімовірніше, не брав участі у формуванні рослинних угруповань на Хмельниччині. За палеофлористичними матеріалами, SB/AT є верхньою межею участі *L. borealis* у складі рослинного покриву Київщини. *Pinus cembra* міг траплятися в складі лісової рослинності на території Київської області в міжстадіалі аллеред (верхня межа поширення DR–3/AL). На Київщині верхню межу участі *T. foetidum* у формуванні рослинних угруповань зафіксовано в часовому інтервалі між раннім голоценом та пізньольодовиків'ям (PB/DR–3), а для *S. palustris* та *U. minor* — між середнім та пізнім голоценом (SA/SB).

На Лівобережжі Лісостепової зони верхня межа поширення *B. humilis* у складі рослинного покриву на території Сумської, Полтавської та Черкаської областей фіксується на межі другої половини раннього та середнього голоцену (AT/BO). З території Пирятинського району

Полтавської області цей вид зникає раніше і верхню межу встановлено між першою та другою половинами раннього голоцену (BO/PB). Палеофлористичні матеріали дозволяють встановити верхню межу участі *B. humilis* у складі рослинного покриву на Харківщині на межі суббореального та атлантичного часів середнього голоцену. Верхня межа поширення *D. octopetala* (PB/DR-3) підтверджена для Сумської та Харківської, а (BO/PB) — для Полтавської та Черкаської областей. Верхня межа участі *L. borealis* у складі рослинного покриву фіксується між першою та другою половинами раннього голоцену (BO/PB) на Сумщині; на Черкащині — (AT/BO), на Полтавщині — (SA/SB).

У голоцені верхня межа поширення *S. palustris* (SB/AT) встановлена на Черкащині, а на Сумщині та Харківщині — (SA/SB). Верхня межа поширення *P. vulgaris* (SB/AT) встановлена на Сумщині. На Харківщині цей вид зникає зі складу рослинності на межі між середнім та пізнім голоценом (SA/SB). На Сумщині *U. intermedia* поступово зникає впродовж суббореального часу (верхня межа поширення SA/SB), а на Харківщині — у субатлантичний час голоцену. Верхня межа участі *U. minor* у складі рослинного покриву підтверджена на Полтавщині та Черкащині — (SA/SB). На Харківщині верхню межу поширення цього виду зафіксовано в пізньому голоцені.

Про регресивний характер поширення дев'яти модельних видів рідкісних та реліктових видів додатково свідчать результати порівняльного аналізу наведених даних про верхню межу їхньої участі в складі рослинного покриву Лісостепової зони в різні часові інтервали аллереду–голоцену з відомостями про їхнє сучасне поширення на досліджуваній території в межах адміністративних регіонів (Red Data Book..., 2009).

Отримані дані підтверджують участь *B. humilis* у складі рослинного покриву Лісостепової зони безпосередньо на території Київської та Сумської, *S. palustris* — Київської та Сумської, *U. intermedia* — Сумської та Харківської, *U. minor* — Київської, Черкаської, Полтавської та Харківської областей. Узагальнення палеофлористичних матеріалів дозволяє розширити наші відомості про просторову диференціацію участі у формуванні рослинного покриву Лісостепової зони в аллереді–голоцені. *B. humilis* — Хмельницька, Полтавська, Черкаська, Харківська, *D. octopetala* — Київська, Сумська, Полтавська,

Черкаська, Харківська, *L. borealis* — Сумська, Полтавська, Черкаська, Харківська, *P. cembra* — Київська, *T. foetidum* — Київська і *S. palustris* — Черкаська та Харківська області.

Висновки

Проаналізовано видовий склад палінофлор відкладів аллереду–голоцену дев'яти фонових розрізів сучасної Лісостепової зони України. Встановлено, що у формуванні видового складу цих викопних палінофлор брали участь пилкові зерна рідкісних та реліктових видів, представлених у Червоній книзі України (Red Data Book..., 2009) — *Betula humilis*, *Dryas octopetala*, *Pinus cembra*, *Linnaea borealis*, *Thalictrum foetidum*, *Scheuchzeria palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Utricularia intermedia* та *U. minor*.

З'ясовано, що Лівобережжя дослідженої території, порівняно з її Правобережжям, має більш високий ступінь палеофлористичної вивченості.

Вперше за узагальненими матеріалами палеофлористичних досліджень встановлено просторово-часову диференціацію поширення дев'яти рідкісних та реліктових видів на Правобережжі та Лівобережжі Лісостепової зони впродовж аллереду–голоцену.

Для кожного з рідкісних та реліктових видів обґрунтовано верхні межі їхньої участі в складі рослинного покриву Лісостепової зони в основні часові інтервали аллереду–голоцену, що дозволяє використовувати ці дані як додаткові критерії в паліоестратиграфії досліджених відкладів та підтверджує загальну тенденцію регресивного характеру сучасних ареалів їхнього поширення.

Подяки

Автори вдячні Ганні Бойко та Сергію Мосякіну за цінні поради та допомогу при оформленні рукопису, і рецензентам за їхні корисні коментарі.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Л.Г. Безусько:  <https://orcid.org/0000-0001-6682-6129>

З.М. Цимбалюк:  <https://orcid.org/0000-0003-2768-0045>

Л.М. Ниценко:  <https://orcid.org/0000-0003-1945-7409>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Andriyenko T.L. 2009a. *Pinguicula vulgaris*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 512. [Андрієнко Т.Л. 2009а. *Pinguicula vulgaris*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 512.]
- Andriyenko T.L. 2009b. *Scheuchzeria palustris*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 268. [Андрієнко Т.Л. 2009b. *Scheuchzeria palustris*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 268.]
- Andriyenko T.L. 2009c. *Utricularia intermedia*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 515. [Андрієнко Т.Л. 2009c. *Utricularia intermedia*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 515.]
- Andriyenko T.L. 2009d. *Utricularia minor*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 516. [Андрієнко Т.Л. 2009d. *Utricularia minor*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 516.]
- Andriyenko T.L., Mosyakin S.L. 2009. *Dryas octopetala*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 576. [Андрієнко Т.Л., Мосякін С.Л. 2009. *Dryas octopetala*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 576.]
- Applequist W.L. 2023. Report of the Nomenclature Committee for Vascular Plants: 73. *Taxon*, 72(1): 179–204. <https://doi.org/10.1002/tax.12871>
- Artyushenko A.T., Romanova L.S. 1984. *Morfologiya pyltsy reliktovykh, endemichnykh i redkikh vidov Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, 48 pp. [Артюшенко А.Т., Романова Л.С. 1984. Морфология пыльцы реликтовых, эндемичных и редких видов Украины. Киев: Наукова Думка, 48 с.]
- Bezusko L.G., Karpiuk T.S., Mosyakin S.L., Bezusko A.G., Korniyenko O.M. 2013. Paleochorology of some rare species of lycophytes and ferns in the Slovechno-Ovruch Ridge area during the 13th century. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(6): 762–768. [Безусько Л.Г., Карпюк Т.С., Мосякін С.Л., Безусько А.Г., Корнієнко О.М. 2013. Палеохорологія деяких рідкісних видів вищих спорових рослин на території Овруцького кряжу в 13 ст. н. е. Український ботанічний журнал, 70(6): 762–768.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.06.762>
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Bezusko A.G. 2011. *Zakonomirnosti ta tendentsii rozvytku roslynnoho pokryvu Ukrainy u piznoti pleystotseni ta holotseni*. Kyiv: Alterpress, 448 pp. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Безусько А.Г. 2011. Закономірності та тенденції розвитку рослинного покриву України у пізньому плейстоцені та голоцені. Київ: Альтерпрес, 448 с.]
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Tsymbalyuk Z.M. 2019. Spatio-temporal differentiation of distribution patterns of *Salicornia perennans*, *Halimione verrucifera*, and *Suaeda cf. prostrata* (Chenopodiaceae) in the plain part of Ukraine during the Allerød–Holocene. *Journal of Geology, Geography and Geocology*, 28(2): 221–229. <https://doi.org/10.15421/111923>
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Tsymbalyuk Z.M. 2020. Uchast deyakykh ridkisnykh ta reliktovykh vydiv roslin u palinoflorakh vidkladiv alleredu–holotsenu Lisovoi zony Ukrainy. In: *Monitorynh ta okhrona bioriznomanittya v Ukraini. Roslynnyi svit ta hryby*. Vypusk 16. T. 1. Kyiv; Chernivtsi: Druk Art, pp. 9–12. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Цимбалюк З.М. 2020. Участь деяких рідкісних та реліктових видів рослин у палінофлорах відкладів аллереду–голоцену Лісової зони України. В зб.: Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні. Рослинний світ та гриби. Випуск 16. Т. 1. Київ; Чернівці: Друк Арт, с. 9–12.]
- Bezusko L.G., Tsymbalyuk Z.M., Mosyakin S.L. 2018. Spatiotemporal differentiation and distribution patterns of the genus *Plantago* L. (Plantaginaceae) in the plain part of Ukraine during the Allerød–Holocene. *Modern Phytomorphology*, 12: 95–105. [Безусько Л.Г., Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. 2018. Просторово-часова диференціація та поширення представників роду *Plantago* L. (Plantaginaceae) на рівнинній частині України в аллереді–голоцені. *Modern Phytomorphology*, 12: 95–105.] <https://doi.org/10.5281/zenodo.1319359>
- Bobrov A.E., Kupriyanova L.A., Litvintseva M.V., Tarasevich V.F. 1983. *Spory paporotnikoobraznykh i pyltsa golosemennykh i odnodolnykh rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR*. Leningrad: Nauka, 208 pp. [Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. 1983. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Ленинград: Наука, 208 с.]
- Didukh Ya.P. 2009. *Thalictrum foetidum*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 570. [Дідух Я.П. 2009. *Thalictrum foetidum*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 570.]
- Didukh Y.P., Fitsailo T.V., Korotchenko I.A., Iakushenko D.M., Pashkevych N.A. 2011. *Biotopes of the Forest and Forest-Steppe zones of Ukraine*. Kyiv: LLC Macros, 288 pp. [Дідух Я.П., Фіцайло Т.В., Коротченко І.А., Якушенко Д.М., Пашкевич Н.А. 2011. Біотопи лісової та лісостепової зон України. Київ: ТОВ “Макрос”, 288 с.]
- Kleopov Y.D. 1990. *Analysis of the flora of the broadleaved forests in the European part of the USSR*. Kiev: Naukova Dumka, 352 pp. [Клеопов Ю.Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев, Наукова думка, 352 с.]

- Kuneš P., Svobodová-Svitavská H., Kolář J., Hajnalová M., Abraham V., Macek M., Tkáč P., Szabó P. 2015. The origin of grasslands in the temperate forest zone of east-central Europe: long-term legacy of climate and human impact. *Quaternary Science Reviews*, 116: 15–27. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.03.014>
- Kupriyanova L.A. 1965. *Palinologiya serezhkotsvetnykh*. Moskva; Leningrad: Nauka, 214 pp. [Куприянова Л.А. 1965. *Палинология сережкоцветных*. Москва; Ленинград: Наука, 214 с.]
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1972. *Pylytsa i spory rasteniy flory Evropeyskoy chasti SSSR*, Т. 1. Leningrad: Nauka, 171 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. *Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР*, Т. 1. Ленинград: Наука, 171 с.]
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. *Pylytsa dvudolnykh rasteniy flory Evropeyskoy chasti SSSR. Lamiaceae–Zygophyllaceae*. Leningrad: Nauka, 184 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1978. *Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. Lamiaceae–Zygophyllaceae*. Ленинград: Наука, 184 с.]
- Mala Y.I. 2016. *The boundary between Forest-Steppe and Steppe zones: eco-coenotic assessment (case study of the Right-Bank Ukraine)*. Kyiv: Naukova Dumka, 165 pp. [Мала Ю.І. 2016. *Межа між лісостепом і степом: еколого-ценотична оцінка (на прикладі Правобережної України)*. Київ: Наукова думка, 165 с.]
- Melnyk V.I., Savchuk L.A. 2009. *Betula humilis*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 343. [Мельник В.І., Савчук Л.А. 2009. *Betula humilis*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 343.]
- Monoszon M.Kh. 1976. Diagnostika pylytsy vidov roda *Thalictrum* L. In: *Palinologiya SSSR*. Moskva: Nauka, pp. 24–37. [Моноззон М.Х. 1976. Диагностика пыльцы видов рода *Thalictrum* L. В кн.: *Палинология СССР*. Москва: Наука, с. 24–37.]
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv, xxiii + 345 pp. <https://doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Olshanskyi I.G., Mosyakin S.L. 2020. (2719) Proposal to conserve the name *Betula humilis* Schrank against *B. humilis* Marshall (*Betulaceae*). *Taxon*, 68(5): 1121–1122. <https://doi.org/10.1002/tax.12145>
- Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.]
- Tasenkevych L.O., Melnyk V.I., Sirenko O.G. 2009. *Pinus cembra*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 45. [Тасенкевич Л.О., Мельник В.І., Сіренко О.Г. 2009. *Pinus cembra*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 45.]
- Tsaryk J.V., Andriyenko T.L. 2009. *Linnaea borealis*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 384. [Царик Й.В., Андрієнко Т.Л. 2009. *Linnaea borealis*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 384.]
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G. 2017. *Linnaea borealis* (*Caprifoliaceae*) in Ukraine: palynomorphological and paleofloristic aspects. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(6): 539–547. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. 2017. *Linnaea borealis* (*Caprifoliaceae*) в Україні: палиноморфологічний та палеофлористичний аспекти. *Український ботанічний журнал*, 74(6): 539–547]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.539>
- Tsybalyuk Z.M., Celenk S., Mosyakin S.L., Nitsenko L.M. 2021a. Pollen morphology of some species of the genus *Cephalaria* Schrad. (*Caprifoliaceae*) and its significance for taxonomy. *Microscopy Research and Technique*, 84(4): 682–694. <https://doi.org/10.1002/jemt.23627>
- Tsybalyuk Z.M., Ivanova D., Nitsenko L.M. 2021b. Taxonomic significance of palynomorphological characteristics of selected *Centranthus* (*Caprifoliaceae*) species. *Hacquetia*, 20(2): 243–256. Available at: <https://ojs.zrc-sazu.si/hacquetia/article/view/8825>
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. 2008. Comparative morphological characterization of pollen grains of species of *Pinguicula* L. and *Utricularia* L. in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 65(4): 520–534. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. 2008. Порівняльно-морфологічна характеристика пилоквіткових зерен видів *Pinguicula* L. та *Utricularia* L. флори України. *Український ботанічний журнал*, 65(4): 520–534.]
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Nitsenko L.M. 2019. Taxonomic significance of pollen morphology in *Succisa* and *Succisella*. *Biodiversity Research and Conservation*, 55(1): 1–6. <https://doi.org/10.2478/biorc-2019-0010>
- Willner W., Moser D., Plenck K., Ačić S., Demina O.N., Höhn M., Kuzemko A., Roleček J., Vassilev K., Vynokurov D., Kropf M. 2021. Long-term continuity of steppe grasslands in eastern Central Europe: Evidence from species distribution patterns and chloroplast haplotypes. *Journal of Biogeography*, 48(12): 3104–3117. <https://doi.org/10.1111/jbi.14269>

Participation of some rare and relict plant species in palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of the Forest-Steppe zone of Ukraine

L.G. BEZUSKO, Z.M. TSYMBALYUK, L.M. NITSENKO

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

Abstract. Results of our analysis of species components of palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of nine sections located in the territory of the modern Forest-Steppe zone of Ukraine are summarized. It is demonstrated that rare and relict species (*Betula humilis*, *Dryas octopetala*, *Pinus cembra*, *Linnaea borealis*, *Thalictrum foetidum*, *Pinguicula vulgaris*, *Scheuchzeria palustris*, *Utricularia intermedia*, and *Utricularia minor*; all listed in the *Red Data Book of Ukraine*, 2009) participated in the formation of the species composition of these fossil palynofloras. For the first time, the spatiotemporal differentiation of the distribution of these species on both the Right Bank and the Left Bank of the Forest-Steppe zone during the Allerød–Holocene was established based on the generalized data of paleofloristic studies. Results of palynological studies indicate that the Left Bank of the studied territory, compared to the Right Bank, has a higher degree of paleofloristic study. For each of the rare and relict species, the upper limit of participation in the composition of the vegetation cover of the Forest-Steppe zone during the main Allerød–Holocene stages was substantiated, and the general tendency of the regressive character of the modern areas of their distribution was confirmed. The obtained data indicate the perspective of using paleofloristic materials for further detailing of paleobotanical reconstructions, as well as for paleophytochorological, chorological research, analyses of relicts and their refugia.

Keywords: Allerød–Holocene, paleofloristics, rare and relict species, palynoflora, Forest-Steppe zone, Ukraine



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.234>

RESEARCH ARTICLE

Нові для території України знахідки гетеробазидієвих грибів

Олександр Ю. АКУЛОВ * , Олександр В. РОМАНЧЕНКО 

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна,
майдан Свободи 4, Харків 61077, Україна

* Автор для листування: akulov@karazin.ua

Реферат. У статті представлено інформацію про три види гетеробазидієвих грибів (*Eichleriella leucophaea*, *Mycogloea macrospora* і *Platygløea disciformis*), які раніше не були зареєстровані в Україні. Серед них дуже рідкісним є мікопаразитичний гриб *Mycogloea macrospora*. Для ідентифікації зразків використовувалася світлова мікроскопія. На основі аналізу літературних джерел і власних даних узагальнено інформацію про морфологічні ознаки, систематичне положення, поширення та субстратну спеціалізацію цих грибів. Подано також короткі історичні нотатки щодо їхньої таксономії.

Ключові слова: *Basidiomycota*, дрижалкові гриби, кортиціоїди, мікопаразитизм, Поділля, Природний заповідник "Медобори", субстратна спеціалізація, Тернопільська область, флористичні знахідки

Вступ

Гетеробазидієві гриби — одна з найчисленніших, але водночас найменш досліджених груп у складі *Basidiomycota*. Вона містить паразитів вищих рослин, тварин і грибів, сапротрофів на різноманітних субстратах та мікоризоутворювачів. Найкраще вивченими представниками цієї групи є облигатні паразити вищих рослин, такі як іржаві та сажкові гриби. У порівнянні з ними дріжджова, дрижалкова та кортиціоїдна екоморфи вивчені значно гірше (McLaughlin et al., 2021; Schoutteten et al., 2024).

Більшість представників гетеробазидієвих грибів характеризуються простими спороношеннями. Плодові тіла, якщо вони наявні,

доволі примітивні, часто дрібні, малопомітні, ефемероїдні. Через це їх складно виявляти у природі і не менш складно розрізняти (Oberwinkler, 2012; Cao et al., 2021).

З позицій систематики, гетеробазидієві гриби розподілені між трьома підвідділами відділу *Basidiomycota*. Однак для багатьох представників цієї групи досі немає молекулярно-генетичних даних, що ускладнює питання їхньої філогенії та класифікації. Багато представників гетеробазидієвих виокремлені виключно на основі морфологічних та екологічних ознак, і їхній сучасний статус і систематичне положення навіть на рівні роду досі залишаються дискусійними (Zhao et al., 2017).

Серед гетеробазидієвих грибів існує великий відсоток прихованого різноманіття. Наприклад,

ARTICLE HISTORY. Submitted 17 February 2025. Revised 26 May 2025. Published 26 June 2025

CITATION. Akulov O.Yu., Romanchenko O.V. 2025. New for Ukraine records of heterobasidioid fungi. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 234–241. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.234>

© 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/>)

рід *Cerinomyces* G.W. Martin донедавна нараховував 14 представників, а після таксономічної ревізії з використанням молекулярно-генетичних маркерів, було описано ще 23 нових для науки види. Про існування великої кількості неописаних видів свідчать також метабаркодингові дослідження різних природних субстратів (Savchenko et al., 2021; Boekhout et al., 2022).

За винятком представників порядку *Russiniales*, в Україні гетеробазидієві гриби ніколи не були об'єктом глибоких і цілеспрямованих досліджень. У літературі згадуються лише поодинокі знахідки, здебільшого добре впізнаваних макроміцетів (Andrianova et al., 2006), проте ці відомості не відображають реального рівня різноманіття групи.

Незадовго до початку повномасштабного вторгнення РФ в Україну була опублікована стаття про знахідку в Україні рідкісного гетеробазидієвого гриба *Naohidea sebacea* (Berk. & Broome) Oberw., яка містить результати морфологічного та молекулярно-генетичного дослідження зразків (Akulov et al., 2022). Однак цей поодинокий випадок не можна сприймати як ознаку зростання інтересу до гетеробазидієвих грибів у країні. Ми глибоко переконані, що ця група потребує значно більшої уваги вітчизняних мікологів.

Матеріали та методи

Матеріалом для написання статті слугували гербарні зразки, зібрані нами на території Природного заповідника "Медобори" та суміжних територій Українського Поділля у 2023 р. Крім того, інформацію про знахідки виду *Mycogloea macrospora* було отримано від мікологів-аматорів завдяки дописам в Інтернет-спільноті "Гриби України" (<https://www.facebook.com/groups/1054204501266549/>). Для ідентифікації зразків, у тому числі зібраних аматорами, використовувалася світлова мікроскопія. Досліджені зразки зберігаються в Мікологічному гербарії Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна СХУ-Мус.

Мікроморфологічні структури зразків вивчали з використанням мікроскопа Granum R 60 Premium Trinop. Тимчасові мікропрепарати виготовляли загальноприйнятими методами у 3%-му розчині гідроксиду калію. Заміри розмірів мікроструктур робили за допомогою

фотокамери Sigeta M3CMOS 14 Мп та спеціалізованої програми TourView.

Результати та обговорення

Нижче наводимо детальні описи та оригінальні ілюстрації, короткі історичні довідки, а також інформацію про поширення та субстратні уподобання виявлених нових для України видів.

***Eichleriella leucophaea* Bres.**, Annls Mycol. 1(2): 116. 1903. (рис. 1, 2) $\equiv$ *Hirneolina leucophaea* (Bres.) Bres., in Saccardo, Syll. fung. (Abellini) 17: 209. 1905 $\equiv$ *Exidiopsis leucophaea* (Bres.) K. Wells, Mycologia 53(4): 352. 1961.
= *Eichleriella incarnata* Bres., Annls Mycol. 1(2): 115. 1903.

Плодові тіла кортиціоїдного типу, однорічні, округлої форми, у молодому стані розпростерті, шкірясті, 1,5–3,0 (іноді до 6) см у діам., до 0,5 мм завтов., прориваються з-під кори гілок, зазвичай ізольовані, але іноді зливаються. З часом зовнішній край плодових тіл частково відділяється і вони набувають чашоподібної або вухоподібної форми. Вільний зовнішній край іноді загорнутий і хвилястий. Абгіменіальна поверхня від світло-коричневої до темно-коричневої, іноді зональна, шорстка або покрита розсіяними дрібними бородавочками. Гіменофор гладенький, воскоподібний, блідо-кремового або блідо-сірого кольору, при старінні та гербаризації плодових тіл набуває червонуватого відтінку. Гіфальна структура мономітична, гіфи з пружками. Субікулярні гіфи від блідо-коричневого до темно-коричневого кольору, дуже товстостінні, розташовані в паралельних пучках і часто щільно склеєні між собою, 2,5–4,0 мкм завш. Гіфи трами від гіалінових до дуже блідо-коричневих, з чіткими та нерегулярно потовщеними стінками, неправильної форми, частково склеєні між собою, переважно (2,0–)2,2–5,1(–5,2) завш., місцями роздуті до 8 мкм, іноді вкриті розсіяними кутастими кристалами. Субгіменіальні гіфи гіалінові, тонкостінні до товстостінних, 2–5 мкм завш. Цистиди трапляються нечасто, веретеноподібні до булавоподібних, 20–25 $\times$ 4,5–6,0 мкм, іноді відсутні. Дендрогіфи численні, покривають поверхню гіменію і в деяких частинах утворюють суцільний шар до 60 мкм завтов., багатоклітинні, густо розгалужені, 0,5–1,0 мкм діам. у верхній частині. Метабазидії еліпсоїдно яйцеподібні, (12,0–)12,3–22,1(–22,8) $\times$ (8,8–)9,0–



Рис. 1. Загальний вигляд плодових тіл *Eichleriella leucophaea* in vivo

Fig. 1. General view of basidiomata of *Eichleriella leucophaea* in vivo

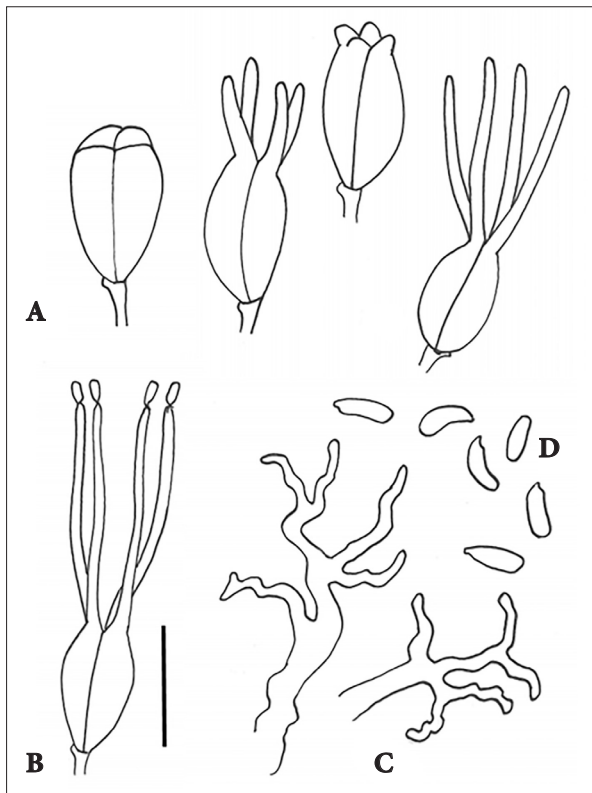


Рис. 2. Мікроструктури *Eichleriella leucophaea*: молоді базидії (А), зрілі базидії (В), дендрогіфіди (С), базидіоспори (D). Розмір штриха 25 мкм

Fig. 2. Microstructures of *Eichleriella leucophaea*: young basidia (A), mature basidia (B), dendrohyphidia (C), basidiospores (D). Bar 25 μ m

12,3(–13,1) мкм, чотириспорові, з повздовжніми хрестоподібно розташованими септами та подовженими стеригмами до 50 мкм завд., інколи із сильно зредукованою ніжкою. Базидіоспори вузькоциліндричні, злегка зігнуті, за літературними даними (Prieto-García et al., 2010; Malysheva, Spirin, 2017) їхній розмір становить (12,2–) 12,5–20,0(–21,3) $\times$ (4,2–) 4,4–6,1(–6,2) мкм, а у досліджених зразків з України 15,3–16,2 $\times$ 4,7–5,2 мкм, з вираженим апікальним відростком, гладенькі, не амілоїдні, не декстриноїдні.

Поширення в Україні: Тернопільська обл., Тернопільський р-н, окол. с. Зарваниця, грабовий ліс біля Марійського духовного центру УГКЦ, 22.01.2023, зібрав О.Ю. Акулов, CWU-Мус АВ1596; Чортківський р-н, окол. с. Крутилів, Природний заповідник "Медобори", Краснянське ПНДВ, грабовий ліс, на опалих гілках *Carpinus betulus* L., 28.01.2023, зібрав О.Ю. Акулов, CWU-Мус АВ1224.

Загальне поширення: помірна зона Європи (Австрія, Іспанія, Італія, Німеччина, Польща, Росія, Україна, Франція) (Bresadola, 1903; Wells, 1961; Prieto-García et al., 2010; Malysheva, Spirin, 2017).

Субстратні уподобання: мертві прикріплені або недавно опалі гілки листяних дерев та кущів (*Berberis vulgaris* L., *Carpinus betulus*, *Prunus padus* L., *Quercus ilex* L., *Robinia pseudoacacia* L. та ін.), переважно в холодну пору року.

У 1895–1900 рр. Б. Ейхлер вивчав різноманіття грибів Підляшшя — українського етнічного краю, який наразі розташований у південно-східній Польщі, а в той період перебував у складі Російської Імперії (Eichler, 1900). У 1903 р. італійський міколог Дж. Брезадола опублікував результати роботи над тими зразками його колекції, які лишилися невизначеними. Зокрема, ним був описаний новий для науки рід *Eichleriella* з двома видами: *E. incarnata* на гілках *Berberis vulgaris* та *E. leucophaea* – на гілках *Carpinus betulus*. *Eichleriella leucophaea* характеризувався стереїдними (подібними до *Stereum* spp.) плодовими тілами чашоподібної форми з гладеньким світлозабарвленим воскоподібним гіменофором (Bresadola, 1903).

У 1961 р. американський міколог К. Веллс запропонував перенести вид *E. leucophaea* до роду *Exidiopsis*. Він навів детальний морфологічний опис цього виду, а крім того припустив, що американський вид *Eichleriella schrenkii* Burt та

європейський *E. leucophaea* є конспецифічними (Wells, 1961).

Упродовж XX ст. було описано кілька нових для науки видів подібної морфології та висловлювалися різні думки стосовно їхнього статусу і систематичного положення. Лише в 2017 р. була проведена ревізія цієї групи видів із залученням молекулярно-генетичних маркерів. На основі отриманих даних було відновлено рід *Eichleriella* і показано, що наразі він нараховує десять видів. При цьому назва *E. incarnata* була зведена до синонімів *E. leucophaea*, а американський вид *E. schrenkii* був призначений типом новоствореного роду *Amphistereum* Spirin & Malysheva (Malysheva, Spirin, 2017).

За результатами генетичного аналізу зараз вид відносять до родини *Exidiaceae* R.T. Moore, порядку *Auriculariales*, класу *Agaricomycetes*, підвідділу *Agaricomycotina*, відділу *Basidiomycota*.

***Mycogloea macrospora* (Berk. & Broome) McNabb**, Trans. Br. Mycol. Soc. 48(2): 187. 1965. (рис. 3, 4) $\equiv$ *Dacrymyces macrosporus* Berk. & Broome, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 4 11: 343. 1873. $\equiv$ *Fusarium obtusum* (Cooke) Sacc., Syll. fung. (Abellini) 4: 708. 1886 $\equiv$ *Fusisporium obtusum* Cooke, Grevillea 5 (no. 34): 58. 1876.

Плодові тіла скупчені, желатинозні, напівпрозорі, спершу з'являються як мініатюрні подушечки 0,25–0,5 мм у діам., які згодом сягають 3 мм у діам. і зливаються у горбисті маси до 2 см завд., червонувато-рожеві в свіжому стані, стають рогоподібними і кремово-жовтими при висиханні. У розрізі плодові тіла з виразною зовнішньою желатинозною зоною і маленькою м'ясистою центральною зоною. Гіфи 2–4 мкм у діам., переважно тонкостінні, базальні з пряжками. Гімений складається з дикаріотичних парафіз (дикаріофіз) і базидій. Дикаріофізи густо розгалужені біля основи, менш розгалужені та зігнуті на кінцях, 1,7–2,5 мкм у діам., септовані, з трохи потовщеними стінками, виступають над шаром базидій. Пробазидії малопомітні, приблизно 5–7 $\times$ 1–2 мкм, циліндричні. Метабазидії аурикуляріодні, 4-клітинні, циліндричні або веретеноподібні, прямі або злегка зігнуті, перетягнуті біля септ, тонкостінні, гіалінові, (38–)55–66(–70) $\times$ 3–5 мкм, легко відокремлюються при дозріванні. Стеригми до 8 мкм завд. Базидіоспори циліндричні, гладенькі, трохи сплюснені з одного боку, гіалінові, (8–)10–13 $\times$ 4,0–5,5 мкм, з вираженим апікальним

виросом на одному з кінців. Характеристики досліджених нами зразків цілком збігаються з літературними даними (McNabb, 1965; Bandoni, 1998).

Двійником *Mycogloea macrospora* є американський вид *M. carnosa* L.S. Olive, який має менші метабазидії (21–50 мкм завд.) і менші базидіоспори (8,5 мкм завд.) (Bandoni, 1998). Плодові тіла *M. macrospora* за зовнішнім виглядом також можна сплутати зі спородохіями *Tulasnella aurantiaca* (Bonord.) J. Mack & Seifert (= *Hormotycus aurantiacus* Bonord.), але вони легко розрізняються мікроскопічно (Mack et al., 2021).

Поширення в Україні: Івано-Франківська обл., окол. м. Івано-Франківськ, грабовий ліс, на стромах сумчастого гриба *Diatrype stigma* (Hoffm.) Fr. на опалих гілках *Carpinus betulus* L., 16.01.2022, зібрала С. Балух; — Київська обл., м. Київ, Національний природний парк "Голосіївський", листяний ліс біля Китаївських ставків, на тому ж субстраті, 18.01.2025, зібрав Є. Руденко, CWU-Мус АВ1597; — Тернопільська обл., Тернопільський р-н, грабовий ліс в околицях м. Тербовля, на тому ж субстраті, зібрав О.Ю. Акулов, 25.02.2024; Чортківський р-н, окол. с. Красне, Природний заповідник "Медобори", Краснянське ПНДВ, дубово-грабовий ліс, на тому ж субстраті, 02.04.2023, зібрав О.Ю. Акулов, CWU-Мус АВ1259, CWU-Мус АВ1260; Чортківський р-н, окол. с. Тудорів, Ботанічний заказник "Яблунівський", на тому ж субстраті, 24.02.2024, зібрала М. Захарова; — Чернівецька обл., Чернівецький р-н, окол. с. Кострижівка, грабовий ліс, на тому ж субстраті, зібрала Т. Замашнюк, CWU-Мус АВ1223.

Загальне поширення: Європа (Велика Британія, Україна), Північна Америка (США), Океанія (Австралія, Нова Зеландія) (Berkeley, Broome, 1873; Cooke, 1876; Olive, 1950; McNabb, 1965; Bandoni, 1998).

Субстратні уподобання: мікопаразит на стромах сумчастого гриба *Diatrype stigma* на опалих гілках листяних дерев, плодоносить під час зимових відлиг або рано навесні. Зауважимо, що два з наведених вище зразків, зібрані на початку квітня, перебували у мертвому стані.

Згідно з літературними даними, *Mycogloea macrospora* є доволі поширеним видом на території Британських островів, але досі не відома у континентальній Європі. Виявлення семи знахідок цього виду в чотирьох адміністративних



Рис. 3. Загальний вигляд плодових тіл *Mycogloeia macrospora* in vivo

Fig. 3. General view of basidiomata of *Mycogloeia macrospora* in vivo

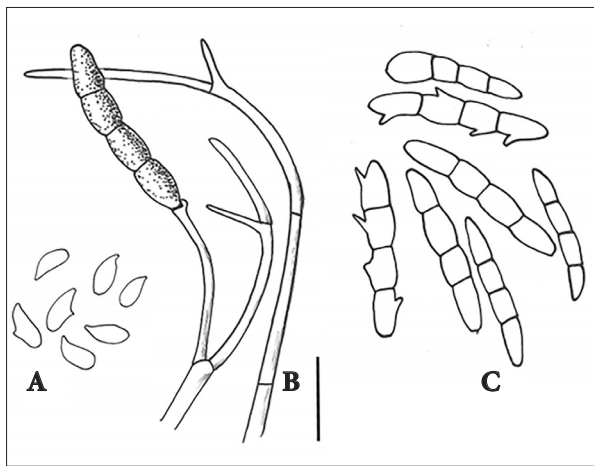


Рис. 4. Мікроструктури *Mycogloeia macrospora*: базидіоспори (А), міцелій і молода базидія (В), зрілі базидії (С). Розмір штриха 25 мкм

Fig. 4. Microstructures of *Mycogloeia macrospora*: basidiospores (A), mycelium with young basidia (A), mature basidia (C). Bar 25 μ m

областях України протягом трьох років може свідчити про його значне поширення в грабових лісах країни. На нашу думку, брак інформації про нього в літературі може бути зумовлений недостатньою увагою науковців до цієї групи грибів, зимовим періодом його плодоношення, а також тим, що після висихання плодіві тіла стають майже непомітними.

Враховуючи відсутність молекулярно-генетичних даних для *M. macrospora*, ми намагалися отримати його культуру, а також екстрагувати ДНК безпосередньо з плодових тіл. Проте всі спроби завершилися невдало.

Види роду *Mycogloeia* L.S. Olive характеризуються дрібними подушкоподібними базидіомами,

які ростуть на плодових тілах інших грибів або поруч із ними. Наразі в роді визнають сім видів, виокремлених на основі морфологічних ознак та субстратної спеціалізації. Усі представники роду є спеціалізованими мікопаразитами, господарями яких можуть бути як сумчасті, так і базидієві гриби, переважно різноманітні піреноміцети. Представники роду мають поперечно септовані (аурикуляріоїдні) базидії, які після дозрівання легко відокремлюються від пробазидії. Ця ознака інтерпретується як пристосування до розповсюдження потоками води (Bandoni, 1998; Schouteten et al., 2024).

На даний момент тільки один вид, *Mycogloeia pirronica* Bandoni, був культивований і секвенований. Показано, що цей вид є диморфним, тобто має сапротрофну гаплоїдну дріжджову морфу і дикаріотичну міцеліальну мікопаразитичну морфу. Послідовності нуклеотидів для інших видів, включаючи тип роду *M. carnosa*, наразі відсутні. Отже, монофілетичність роду поки що не доведена (Schouteten et al., 2024).

Вид був уперше оприлюднений без опису в 1872 р. під назвою *Dacrymyces macrosporus* Berk. & Broome, в ексикатах Г.Л. Рабенхорста "Fungi europaei exsiccati" (№ 1540). Роком пізніше британські мікологи М.Дж. Берклі та Х.Е. Брум (Berkley, Broome, 1873) вперше здійснили його опис, зазначивши, що він паразитує на *Diatrype stigma* і плодоносить з грудня до березня. Незалежно від них, М.К. Кук (Cooke, 1876) описав цей самий вид під назвою *Fusisporium obtusum* Cooke.

У 1950 р. Л.С. Олив (Olive, 1950) виокремив рід *Mycogloeia* з типом *M. carnosa*. Дещо пізніше Р.Ф. МакНабб (McNabb, 1965) здійснив таксономічну ревізію аурикуляріоїдних грибів Британських островів, довів синонімічність *Dacrymyces macrosporus* і *Fusisporium obtusum* та запропонував для їхнього найменування комбінацію *Mycogloeia macrospora* (Berk. & Broome) McNabb.

Наразі рід входить до складу родини *Spiculogloeaceae* Denchev, порядку *Spiculogloeales*, класу *Spiculogloeomycetes*, підвідділу *Pucciniomycotina*, відділу *Basidiomycota*.

***Platygloria disciformis* (Fr.) Neuhoff**, Arkiv för Botanik 28A (no 1): 56. 1936. (рис. 5, 6) $\equiv$ *Tremella disciformis* Fr., Syst. mycol. (Lundae) 2(1): 216. 1822, bas. $\equiv$ *Achroomyces disciformis* (Fr.) Donk, Taxon 7: 164. 1958.

$\equiv$ *Tachaphantium tiliae* Bref., Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie 7: 79, t. 4:

12–15. 1888 $\equiv$ *Platygløea tiliae* (Bref.) Sacc., Sylloge Fungorum 6: 771. 1888 $\equiv$ *Stictis tiliae* Lasch, Klotzschii herbarium vivum mycologicum. Editio prima. Centuria VII: no. 638. 1844 $\equiv$ *Achroomyces tiliae* (Lasch) Höhn., Annls Mycol. 2(3): 272. 1904.

Плодові тіла воскоподібної або желатиноподібної текстури, розривають кору гілок у вигляді заокруглених або плоских дисків діаметром 1,5–4,0 мм і заввишки близько 1,0–1,5 мм, гладенькі, в молодому стані брудно-білі, з часом стають коричневими і зморщеними. Гіфи гіалінові, тонкостінні, без пряжок. Гіменій складається з великих базидій і численних розгалужених септованих ниткоподібних парафіз (дикаріофіз). Пробазидії чітко виражені, з трохи потовщеними стінками. Метабазидії циліндричні, переважно з 3 септами, $90\text{--}180(-300) \times 9\text{--}12$ мкм. Базидіоспори циліндричні до алантоїдних, розміром $25\text{--}37(-48) \times 6\text{--}7(-9)$ мкм, з зернистим вмістом або крапельками жиру, здатні проростати вторинними спорами. Характеристики досліджених нами зразків цілком збігаються з літературними даними (Neuhoff, 1936; Bandoni, 1956; Wojewoda, 1981).

Поширення в Україні: Тернопільська обл., Чортківський р-н, окол. с. Красне, Природний заповідник "Медобори", Вікнянське ПНДВ, дубово-грабовий ліс, на опалих гілках *Tilia* sp., 11.03.2023, зібрав О.Ю. Акулов, CWU-Мус АВ1253; окол. с. Крутилів, Природний заповідник "Медобори", Краснянське ПНДВ, дубово-грабовий ліс, на опалих гілках *Tilia* sp., 25.02.2023, зібрав О.Ю. Акулов, CWU-Мус АВ1287.

Загальне поширення: Європа (Данія, Нідерланди, Німеччина, Польща, Словаччина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швеція) (Neuhoff, 1936; Bandoni, 1956; Wojewoda, 1981).

Субстратні уподобання: сапротроф на опалих гілках листяних дерев (переважно *Tilia* spp., іноді також *Betula* spp. та *Ulmus* spp.), плодоносить під час зимових відлиг або рано навесні.

Рід *Platygløea* J. Schröt. (тип порядку *Platygløeales* R.T. Moore) був виокремлений у 1887 р. німецьким мікологом Й. Шрєтером для об'єднання видів з аурікуляріюїдними базидіями, чиї плодові тіла за формою і текстурою відрізняються від *Auricularia* Bull. Цей рід характеризувався плоскими або слабо випуклими плодовими тілами щільної воскоподібної консистенції, з гладеньким, спрямованим вгору



Рис. 5. Загальний вигляд плодових тіл *Platygløea disciformis* in vivo

Fig. 5. General view of basidiomata of *Platygløea disciformis* in vivo

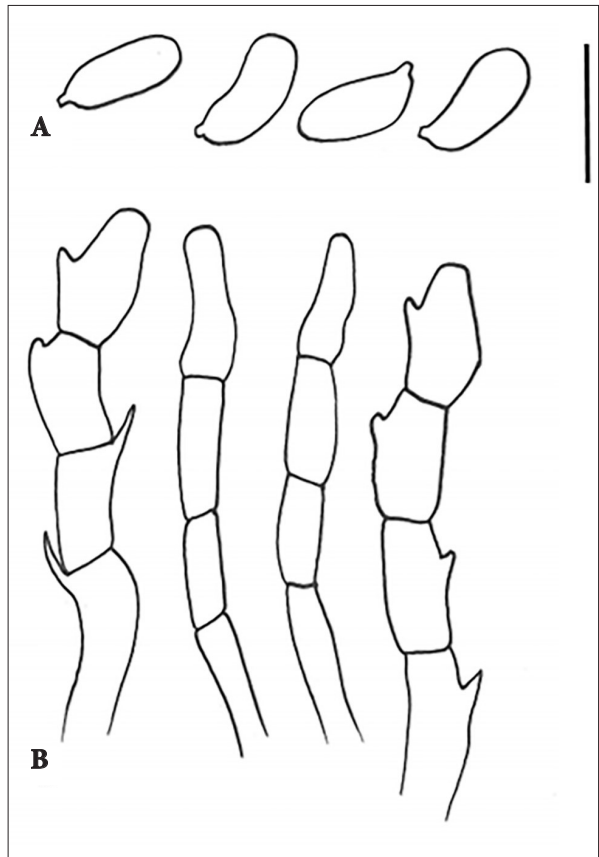


Рис. 6. Мікроструктури *Platygløea disciformis*: базидіоспори (А), метабазидії (В). Розмір штриха 40 мкм

Fig. 6. Microstructures of *Platygløea disciformis*: basidiospores (A), metabasidia (B). Bar 40 μ m

гіменієм, чотириспоровими септованими аурикуляріоїдними базидіями і простими гіаліновими базидіоспорами (Schröter, 1887).

Протягом тривалого часу вважали, що види цього роду здатні використовувати різні екологічні стратегії та можуть бути і сапротрофами, і мікопаразитами. Проте, вже у середині ХХ ст. висловили припущення про гетерогенність роду (Bandoni, 1956). Це припущення підтвердилося після впровадження молекулярно-генетичних методів дослідження. Наразі усі секвеновані мікопаразити, які спочатку розглядалися як *Platyglea*, виявилися належними до різних класів *Basidiomycota*, і жоден з них не є представником порядку *Platygleales*. Наразі вважається, що рід *Platyglea* s. str. об'єднує сапротрофні види (Schouteten et al., 2024).

Станом на сьогодні рід відносять до родини *Platygleaceae* Racib., порядку *Platygleales*, класу *Pucciniomycetes*, підвідділу *Pucciniomycotina*, відділу *Basidiomycota*.

Висновки

Гетеробазидієві гриби — численна та різноманітна група в складі *Basidiomycota*. Крім облигатних паразитів рослин (іржастих і сажкових), більшість представників залишається слабо вивченою, попри значний рівень прихованого різноманіття, підтверджений сучасними таксономічними ревізіями та метабаркодинговими дослідженнями. Багато видів відомі лише за поодинокими, часто давніми знахідками, без детальних описів і молекулярно-генетичних даних, тому їхнє систематичне положення, поширення та екологічні особливості потребують уточнення. В Україні представники цієї групи (крім *Pucciniales*) раніше не були об'єктом спеціалізованих мікологічних досліджень, а окремі

знахідки не відображають реального рівня різноманіття.

Під час обстеження біоти Природного заповідника "Медобори" та суміжних територій Українського Поділля (Тернопільська обл.) нами виявлено три рідкісні види гетеробазидієвих грибів: *Eichleriella leucophaea*, *Mycogloea macrospora* та *Platyglea disciformis*, раніше не зареєстровані в Україні. Усі три види мають спільну особливість — утворюють плодові тіла в холодну пору року. Види *M. macrospora* та *P. disciformis* належать до життєвої форми дрижалок з дрібними ефемероїдними плодовими тілами. Ці особливості можуть пояснювати, чому вони нечасто реєструються мікологами.

До ймовірно дуже рідкісних видів у Європі належить мікофільний гриб *Mycogloea macrospora*, який донині був відомий лише з Великої Британії. Він паразитує на стромах *Diatrype stigma*, що розвиваються на гілках граба, і формує дрібні, недовговічні, але доволі примітні яскраво забарвлені плодові тіла. Завдяки залученню мікологів-аматорів із Facebook-спільноти "Гриби України" нам вдалося отримати додаткову інформацію про знахідки цього виду в Івано-Франківській, Київській та Чернівецькій областях.

У підсумку можна стверджувати, що Україна характеризується великим різноманіттям гетеробазидієвих грибів, проте значна частина їхніх представників досі залишається невиявленою.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

О.Ю. Акулов:  <https://orcid.org/0000-0002-8191-3957>

О.В. Романченко:  <https://orcid.org/0009-0003-0367-2216>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Akulov O.Yu., Fomenko M.I., Khudych A.S., Borisenko T.O. 2022. The first find of *Naohidea sebacea* (*Naohideales*, *Basidiomycota*) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(5): 308–313. [Акулов О.Ю., Фоменко М.І., Худич А.С., Борисенко Т.О. 2022. Перша знахідка *Naohidea sebacea* (*Naohideales*, *Basidiomycota*) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 79(5): 308–313.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.05.308>
- Andrianova T.V., Dudka I.O., Hayova V.P., Heluta V.P., Isikov V.P., Kondratiuk S.Ya., Krivomaz T.I., Kuzub V.V., Minter D.W., Minter T.J., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2006. *Fungi of Ukraine*. Available at: www.cybertruffle.org.uk/ukrafung/eng
- Bandoni R.J. 1956. A preliminary survey of the genus *Platyglea*. *Mycologia*, 48(6): 821–840. <https://doi.org/10.1080/00275514.1956.12024597>
- Bandoni R.J. 1998. On some species of *Mycogloea*. *Mycoscience*, 39(1): 31–36. <https://doi.org/10.1007/BF02461575>

- Berkeley M.J., Broome C.E. 1873. Notices of British fungi (1335–1401). *The Annals and Magazine of Natural History*, 11(4): 339–349.
- Boekhout T., Amend A.S., El Baidouri F., Gabaldón T., Geml J., Mittelbach M., Robert V., Tan C.S., Turchetti B., Vu D., Wang Q.M., Yurkov A. 2022. Trends in yeast diversity discovery. *Fungal Diversity*, 114: 491–537. <https://doi.org/10.1007/s13225-021-00494-6>
- Bresadola J. Fungi Polonici a cl. viro B. Eichler lecti (continuato). 1903. *Annales Mycologici*, 1(2): 97–131.
- Cao B., Haelewaters D., Schoutteten N., Begerow D., Boekhout T., Giachini A.J., Gorjón S.P., Gunde-Cimerman N., Hyde K.D., Kemler M., Li G.J., Liu D.M., Liu X.Z., Nuytinck J., Papp V., Savchenko A., Savchenko K., Tedersoo L., Theelen B., Thines M., Tomšovský M., Toome-Heller M., Urón J.P., Verbeken A., Vizzini A., Yurkov A.M., Zamora J.C., Zhao R.L. 2021. Delimiting species in *Basidiomycota*: a review. *Fungal Diversity*, 109: 181–237. <https://doi.org/10.1007/s13225-021-00479-5>
- Cooke M.C. 1876. New British fungi. *Grevillea*, 5 (no 34): 56–64.
- Eichler B. 1903. Materiały do flory grzybów. *Pamiętnik Fizyograficzny* (Warszawa), 16: 367–416.
- Malysheva V., Spirin V. 2017. Taxonomy and phylogeny of the *Auriculariales* (Agaricomycetes, *Basidiomycota*) with stereoid basidiocarps. *Fungal Biology*, 121(8): 689–715. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2017.05.001>
- Mack J., Assabgui R.A., Seifert K.A. 2021. Taxonomy and phylogeny of the basidiomycetous hyphomycete genus *Hormomyces*. *Fungal Systematics and Evolution*, 7(1): 177–196. <https://doi.org/10.3114/fuse.2021.07.09>
- McLaughlin D.J., McLaughlin E.G., Lemke P.A. (eds.). 2001. *The Mycota. VII. Systematics and Evolution*. Part B. Berlin: Springer, 268 pp.
- McNabb R.F.R. 1965. Some auriculariaceae fungi from the British Isles. *Transactions of the British Mycological Society*, 48(2): 187–192.
- Neuhoff W. 1936. Die Gallertpilze Schwedens (*Tremellaceae*, *Dacrymycetaceae*, *Tulasnellaceae*, *Auriculariaceae*). *Arkiv för Botanik*, 28A(1): 1–72.
- Oberwinkler F. 2012. Evolutionary trends in *Basidiomycota*. *Stappia*, 96: 45–104.
- Olive L.S. 1950. A new genus of the *Tremellales* from Louisiana. *Mycologia*, 42(3): 385–390. <https://doi.org/10.1080/00275514.1950.12017844>
- Prieto-García F., Moreno G., Gonzáles A., Zamora J.C. 2010. *Eichleriella leucophaea*, una especie poco conocida. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid*, 34: 61–67.
- Savchenko A., Zamora J.C., Shirouzu T., Spirin V., Malysheva V., Kõljalg U., Miettinen O. 2021. Revision of *Cerinomyces* (*Dacrymycetes*, *Basidiomycota*) with notes on morphologically and historically related taxa. *Studies in Mycology*, 99: 1–72. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2021.100117>
- Schoutteten N., Begerow D., Verbeken M. 2024. Mycoparasitism in *Basidiomycota*. *Authorea*. <https://doi.org/10.22541/au.171386938.80462578/v1>
- Schröter J. 1887. *Kryptogamen-Flora von Schlesien*, 3.1(3): 257–384.
- Wells K. 1961. Studies of some *Tremellaceae*. IV. *Exidiopsis*. *Mycologia*, 53(4): 317–370. <https://doi.org/10.1080/00275514.1961.12017967>
- Wojewoda W. 1981. *Basidiomycetes, Tremellales, Auriculariales, Septobasidiales*. In: S. Domański (ed.), *Mała flora grzybów*. Vol. 2. Warszawa; Kraków: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 409 pp.
- Zhao R.L., Li G.J., Sánchez-Ramírez S., Stata M., Yang Z.L., Wu G., Dai Y.C., He S.H., Cui B.C., Zhou J.L., Wu F., He M.Q., Moncalvo J.M., Hyde K.D. 2017. A six-gene phylogenetic overview of *Basidiomycota* and allied phyla with estimated divergence times of higher taxa and a phyloproteomics perspective. *Fungal Diversity*, 84(1): 43–74. <https://doi.org/10.1007/s13225-017-0381-5>

New for Ukraine records of heterobasidioid fungi

O.Yu. AKULOV, O.V. ROMANCHENKO
V.N. Karazin Kharkiv National University,
4 Svobody Square, Kharkiv 61077, Ukraine

Abstract. The article presents information about three species of heterobasidioid fungi (*Eichleriella leucophaea*, *Mycogloea macrospora*, and *Platyogloea disciformis*) that have not been previously registered in Ukraine. Among them, *M. macrospora* is the rarest mycoparasitic species. Most of the records are reported from Medobory Nature Reserve (Ternopil Region, Western Forest-Steppe). Light microscopy was used for the specimen identification. Based on the analysis of literature sources and personal data of the authors, information about morphological characteristics, distribution, and substrate specialization of the reported fungi is summarized. Additionally, brief historical notes on the taxonomy of these species are provided.

Keywords: *Basidiomycota*, corticioids, floristic records, jelly-like fungi, Medobory Nature Reserve, mycoparasitism, Podillia, Ternopil Region, substrate specialization



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.242>

RESEARCH ARTICLE

Світлозалежні зміни карбоангідразної активності листків *Crassula ovata* (Crassulaceae)

Наталія М. ТОПЧІЙ * , Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА ,
Вікторія В. ДАДИКА, Ольга М. ФЕДЮК , Олена Б. ОНОЙКО 

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

* Автор для листування: ntopchiy@ukr.net

Реферат. Карбоангідраза (Carbonic anhydrase, CA, EC 4.2.1.1) — другий за кількістю білок у листках вищих рослин після рибулозо-1,5-біс-фосфаткарбоксилази/оксигенази (РБФК/О), представлений трьома різними родинами. СА відіграє вирішальну роль у постачанні CO₂ до РБФК/О і полегшенні гідратації CO₂ з утворенням HCO₃⁻, який потім використовується як субстрат для фосфоенолпіруваткарбоксилази у C₄- і САМ-рослинах. Незважаючи на ключову роль СА у САМ-фотосинтезі, дані щодо її ізоформ, активності та локалізації у САМ-рослин залишаються дуже обмеженими. Метою даного дослідження було виявити та охарактеризувати форми СА, а також визначити рівень і розподіл СА активності серед розчинних білків листків модельної САМ-рослини *Crassula ovata*, адаптованої до темряви та світла. Величина СА активності у фракції розчинних білків варіювала від 30 до 85 WAU/мг білка залежно від часу доби, коли були зібрані зразки листків. Значне зниження СА активності у загальній листовій фракції розчинних білків спостерігалось при переході від темряви до світла. В екстракті із "світлових" листків *C. ovata* за допомогою електрофоретичного розділення в присутності додецилсульфату натрію і візуалізації СА активності методом протонографії була ідентифікована єдина ізоформа ферменту з молекулярною масою 29 кДа. У "світлових" і "темнових" листках, методами нативного електрофорезу і протонографії виявлено два високомолекулярні білкові комплекси, які мають СА активність. Гідратазна активність цих комплексів у адаптованих до темряви листках рослин була значно нижчою порівняно зі "світловими" листками. Отримані дані свідчать про світлозалежну зміну активності СА та її локалізацію в листках *C. ovata* протягом циклу "день-ніч".

Ключові слова: САМ-фотосинтез, *Crassula ovata*, карбоангідраза, протонографія

Вступ

У рослинному світі існує три основні типи фотосинтезу: C₃, C₄ і САМ-кислотний метаболізм товстолистолих (*Crassulaceae*). Рослини, які вико-

ристовують САМ-метаболізм, пристосовані до життя в сухому кліматі завдяки тому, що фіксація неорганічного карбону (C_n) у вигляді CO₂ відбувається у дві стадії, розділені в часі. У нічний час CO₂ дифундує в листки через відкриті

ARTICLE HISTORY. Submitted 07 October 2024. Revised 06 May 2025. Published 26 June 2025

CITATION. Topchiy N.M., Zolotareva O.K., Dadyka V.V., Fediuk O.M., Onoiko O.B. 2025. The light-dependent alteration in carbonic anhydrase activity in leaves of *Crassula ovata* (Crassulaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 242–251. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.242>

© 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/>)

продихи, перетворюється за участю активної карбоангідрази (Carbonic anhydrase, CA) у цитоплазмі на бікарбонат (HCO_3^-), який з'єднується з фосфоенолпіруватом з утворенням оксалоацетату і далі яблучної кислоти. Малат акумулюється у вакуолях завдяки активності тонопластної H^+ -АТФ-ази та малат-селективного аніонного каналу (Heyduk, 2022). Вдень у САМ-рослин продихи закриті, яблучна кислота транспортується у цитоплазму шляхом пасивної дифузії, декарбоксилюється з утворенням CO_2 , який рефіксується у фотосинтетичному циклі відновлення карбону (циклі Кальвіна), як і у C_3 -рослин (Lüttge, 2004; van Tongerlo, 2021). Таким чином, більша частина фотосинтетичної фіксації C_n відбувається у САМ-рослин при закритих продихах, що дозволяє зменшити втрату води з листків без обмеження фотосинтезу. Згідно з С. Osmond (1978), протягом доби рівень газообміну та ступінь розкриття продихів у САМ-рослин поділяються на чотири фази: фаза I — поглинання CO_2 у темряві, фаза II — поглинання CO_2 рано вранці, фаза III — закриття продихів у середині дня та фаза IV — повторне поглинання CO_2 у другій половині дня. Під час фази III, коли продихи щільно закриті, відбувається декарбоксилювання утвореного в темряві малату та рефіксація CO_2 за допомогою рибулозо-1,5-біс-фосфаткарбоксилази/оксигенази (РБФК/О). Після завершення фази декарбоксилювання продихи можуть відкритися в другій половині дня (фаза IV) і рослина розпочинає звичайний C_3 -фотосинтез, який спостерігається у багатьох видів САМ-рослин (Winter, Smith, 2022). Високий рівень CO_2 , накопичений у фазі III, очевидно, є важливим для регулювання процесу, в якому центральну роль відіграє СА, що підтримує рН-залежну рівновагу $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_2$ у цитоплазмі та стромі хлоропласту, а також забезпечує постачання субстрату (CO_2) до РБФК/О.

Карбоангідрази (Carbonic anhydrases, CAs) — найпоширеніші металоферменти, що містять цинкові ліганди, які каталізують взаємоперетворення CO_2 і HCO_3^- . Рослини мають три типи карбоангідраз: α -, β - і γ -, які експресуються у різних тканинах і клітинних компартментах (DiMario et al., 2017). У рослинах CAs знаходяться в цитоплазмі, стромі хлоропластів та мітохондріях. Ці ферменти відіграють ключову роль у багатьох фізіологічних процесах,

включаючи фотосинтез, дихання, транспорт CO_2 та секрецію електролітів (DiMario et al., 2017; Zolotareva et al., 2023). Вони належать до найефективніших ферментів у дуже широкому спектрі кислотності. Встановлено, що CAs беруть участь у регуляції рН хлоропластів і захищають ферменти строми від денатурації під час швидких та різких змін умов освітлення (Maren, 1988). Найбільш ґрунтовне дослідження було присвячене участі β -СА у механізмі концентрування карбону, який підвищує рівень CO_2 у безпосередній близькості до РБФК/О і, як наслідок, знижує фотодихання (Mogoney et al., 2013).

Незважаючи на важливу роль СА у функціонуванні САМ-фотосинтезу, дані щодо її ізоформ, активності та локалізації у САМ-рослин залишаються дуже обмеженими і представлені лише в одному дослідженні (Tsuzuki et al., 1982), присвяченому карбоангідразам різноманітних САМ-видів. Проте вивчення рівня, регуляції та локалізації СА активності у цієї групи рослин не проводилося дотепер.

Об'єктом дослідження був модельний вид САМ-рослин — *Crassula ovata* (Mill.) Druce. Це вічнозелений сукулент родини *Crassulaceae*, що походить із південної та південно-східної Африки, широко відомий як декоративна рослина для вирощування у закритому та відкритому ґрунті. Рослини *C. ovata* толерантні до широкого діапазону температур і вологості, і навіть можуть витримувати невеликі заморозки. *Crassula ovata* є важливим модельним видом для вивчення регуляції САМ-фотосинтезу та відкриття продихів, що підтверджується численними дослідженнями (Loucks, Ownby, 1978; Rustin et al., 1988; Kawamitsu et al., 2002; Males, Griffiths, 2017, etc.).

Метою роботи було виявити та охарактеризувати ізоформи СА, а також визначити рівень та розподіл СА активності серед розчинних білків листків модельної САМ-рослини *C. ovata*, адаптованої до темряви та світла.

Матеріали та методи

Рослинний матеріал та умови вирощування. Рослини *C. ovata* вирощували у горщиках при температурі +23 °C, вологості повітря 60%, густині потоку фотонів 200 мкмоль $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ та фотоперіоду 14/10 год. "Світлові" листки для дослідження відбирали в середині дня (фаза III),

коли продихи закриті, "темнові" — в 6.00 ранку (фаза I), після 10-годинної темної інкубації.

Екстракція розчинних білків. Розчинні білки загальної фракції "світлових" і "темнових" листків екстрагували згідно з А. Makino зі співавт. (1992). Концентрацію білка в екстрактах визначали на спектрофотометрі за М. Bradford (1976).

Визначення фотосинтетичних пігментів. Екстракцію пігментів проводили у темряві диметилсульфоксидом до знебарвлення листків протягом 7 год при 65 °С згідно з М. Tait та D. Nik (2003). Концентрацію хлорофілів (Chl) та каротиноїдів (Car) розраховували за рівняннями згідно з А. Wellburn (1994). Вміст пігментів виражали в мг на одиницю сухої маси.

Вимірювання титрованої кислотності. Титровану кислотність у зразках листків вимірювали методом кислотно-лужного титрування за S. von Caemmerer та H. Griffiths (2009). Зразки листків після зважування кип'ятили у дистильованій воді протягом 5 хв та охолоджували до кімнатної температури. Екстракти титрували 0,01 М NaOH (рН 7) до появи рожевого забарвлення індикатора фенолфталеїну (20 мкл у розведенні 1 : 5). Кількість накопиченої в листках кислоти визначали за кількістю використаного на титрування NaOH.

Оцінка гідратазної СА активності. Гідратазну СА активність визначали згідно з С. Capasso зі співавт. (2012). Аналіз ґрунтується на моніторингу зміни рН розчину при каталітичному перетворенні CO_2 на HCO_3^- при 0 °С. У дві пробірки, поміщені у крижану баню, вносили по 0,5 мл 25 мМ Tris (рН 8,3) з додаванням розчину рН-індикатора бромтимолового синього (БТС) до отримання видимого синього забарвлення. В одну з пробірок вносили від 10 до 50 мкл фракції розчинних білків *C. ovata*, а в другу пробірку (контроль) — еквівалентний об'єм буфера. Потім дуже швидко додавали 0,5 мл води, насиченої CO_2 , і реєстрували час, необхідний для зміни кольору розчину з синього на жовтий. Швидкість реакції розраховували в одиницях Вілбура-Андерсона (WAU) як $(T_0 - T)/T$, де T_0 і T — час у секундах, необхідний для зміни забарвлення розчину в некаталітичній та каталітичній реакціях, відповідно.

Нативний електрофорез розчинних білків. Неденатурувальний електрофорез у поліакриламідному гелі (ПААГ) розчинних білків

загальної фракції "світлових" і "темнових" листків проводили за методикою L. Ornstein та B. Davis (1964) у камері Mini-PROTEAN Tetra Cell (Bio-RAD) при 75 мА (180 В) за температури 0 °С протягом 1,5 год.

Візуалізація СА у ПААГ. Гідратазну активність СА у ПААГ візуалізували за L. Edwards та R. Patton (1966). Гелі інкубували 30 хв при 0 °С у 50 мМ вероналовому буфері (рН 8,1) з додаванням розчину БТС до появи темно-синього забарвлення. Зафарбовані гелі поміщали у воду, насичену CO_2 . У місцях локалізації білків, які проявляють СА активність, відбувалося утворення жовтих смуг через зміну кольору БТС з синього (лужний рН) на жовтий (кислий рН).

Аналіз СА активності у ДДС-Na-ПААГ (метод протонографії). Розчинні білки "світлових" і "темнових" листків *C. ovata* аналізували методом ДДС-Na-ПААГ-електрофорезу згідно U. Laemmli (1970), у невідновлювальних умовах (без 2-меркаптоетанолу та кип'ятіння зразків) за V. De Luca зі співавт. (2015) для збереження ферментативної активності СА. Електрофорез проводили у 12%-му розділяючому гелі (0,375 М Tris-HCl, рН 8,8). Концентруючий гель містив 4%-ний акриламід у 0,125 М Tris-HCl (рН 6,8). Tris-гліциновий буфер (25 мМ Tris-HCl, 192 мМ гліцин) використовували як верхній і нижній робочий буфер. До обох гелів та верхнього робочого буфера додавали ДДС-Na до кінцевої концентрації 0,1%. У кожну лунку вносили 20 мкг білка. Для ДДС-Na-ПААГ використовували білкові маркери III (6,5–200 кДа) (PanReacApplisam). Після електрофорезу частину гелів фарбували Кумассі блакитним G-250, інші замочували в 2,5% Triton X-100 (для відновлення заінгібованої ДДС-Na гідратазної активності СА) протягом 1 год при постійному перемішуванні, а потім двічі промивали 100 мМ Tris-HCl (рН 8,2), який містив 10%-вий ізопропанол, протягом 10 хв. Для візуалізації гідратазної активності СА в гелях їх забарвлювали БТС у концентрації 0,1% у 100 мМ Tris-HCl (рН 8,2) протягом 30 хв, а потім занурювали у воду, насичену CO_2 . Протони водню, що утворюються під час каталізованої реакції, відповідають за зміну кольору БТС з синього на жовтий у зонах локалізації СА.

Статистична обробка результатів. Дослідження проводили у трьох біологічних і п'яти аналітичних повторях. Результати наведені як середні величини зі стандартним відхиленням.

Вірогідність різниці вибірок визначено за допомогою *t*-критерія Стьюдента за $p \leq 0,05$. Аналіз проводили за допомогою програми Statistix v. 10.0 (Analytical Software, Tallahassee, FL, USA).

Результати та обговорення

Вміст Chl у сукулентних рослин зазвичай є невисоким і залежить від рівня освітлення та водопостачання. За умов нашого експерименту рослини *C. ovata* вирощували за помірного освітлення та регулярного поливу. У "світлових" листках *C. ovata* (табл. 1) співвідношення Chl *a* та Chl *b* становило близько 2,07, що характерно для тіньовитривалих рослин, які зростають у затінку (Syvash et al., 2018). При цьому істотної різниці у вмісті фотосинтетичних пігментів між "світловими" і "темновими" листками (дані не приводяться) не відмічено.

Фотосинтетична фіксація C_3 за участю як фосфоенолпіруваткарбоксилази (субстрат HCO_3^-), так і РБФК/О (субстрат CO_2) потребує каталітичного прискорення взаємоперетворення $CO_2 \leftrightarrow HCO_3^-$ через те, що спонтанна реакція є занадто повільною (DiMario et al., 2017) і не може підтримувати належну швидкість метаболічних процесів. Оскільки ФЕПК активна у темряві, а РБФК/О — на світлі (переважно у фазі III) доцільно було встановити, як змінюється СА активність на цих етапах САМ-циклу.

На першому етапі нічного карбоксилювання (фаза I) при САМ-фотосинтезі CO_2 перетворюється на HCO_3^- за участю β -СА. Рівень СА активності визначали у загальній фракції розчинних білків, ізольованій з листків після 10 год темнотової експозиції *C. ovata* (фаза I), і порівнювали з результатами визначення ензиматичної активності в екстракті листків, зібраних після освітлення рослин впродовж 10 год (фаза III). Величина СА активності у фракції розчинних білків варіювала від 30 до 85 WAU/мг білка залежно від часу доби, коли були зібрані зразки листків. Значне зниження СА активності спостерігалось при переході від темряви до світла (рис. 1). Показано, що гідратазна активність СА у "світлових" листках *C. ovata* значно поступалася СА активності "темнових" листків. Істотна різниця у рівнях ферментативної активності білків, екстрагованих із "світлових" та "темнових" листків, свідчить про ключову роль СА в первинній нічній фіксації CO_2 (Cushman et al.,

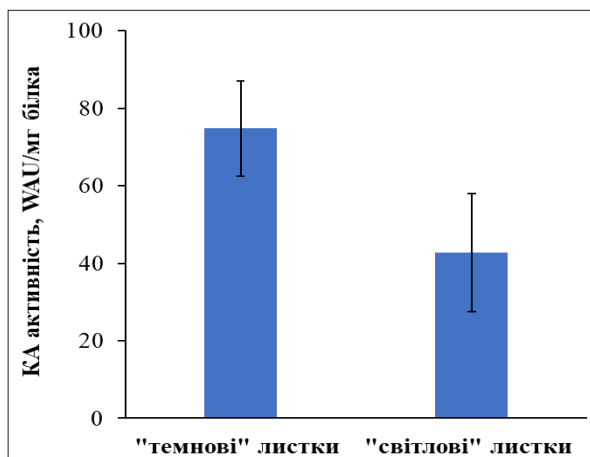


Рис. 1. Добові коливання гідратазної активності СА розчинних білків, ізольованих з листків *Crassula ovata*

Fig. 1. Daily fluctuations of hydratase activity of CA of soluble proteins isolated from leaves of *Crassula ovata*

2008) і значне зниження її активності в денній фазі циклу (фаза III). Ці результати узгоджуються із сформульованим у попередніх роботах уявленням про β -СА як основного фермента, який бере участь у перетворенні атмосферного CO_2 в HCO_3^- у C_4 - і САМ-рослинах (Borland et al., 2014; Ming et al., 2015; DiMario et al., 2017). Пізніше була показана висока експресія гену β -СА на першому етапі нічного карбоксилювання для таких облігатних САМ-рослин, як ананас і каланхое (Wai et al., 2019).

Для виявлення СА активності серед розчинних білків *C. ovata* і визначення молекулярної маси (ММ) ензиму був проведений ДДС-На-ПА-АГ-електрофорез із візуалізацією гідратазної активності методом протонографії згідно до V. De Luca зі співавт. (2015). За даними, представленими на рис. 2, фракція розчинних білків "світлових" листків *C. ovata* містила лише одну ізоформу ферменту. Оскільки маркерні білки містять α -СА з ММ 29 кДа, при візуалізації гідратазної активності в гелі, в якому одночасно розділялися маркерні білки і розчинні білки *C. ovata*, її положення чітко виявляється (рис. 2, B1) і збігається

Таблиця 1. Вміст фотосинтетичних пігментів (мг/г сухої маси) у "світлових" листках *Crassula ovata*
Table 1. The content of photosynthetic pigments (mg/g dry weight) in "light" leaves of *Crassula ovata*

Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a</i> + <i>b</i>	Car
7,95 ± 1,02	3,83 ± 1,00	11,78 ± 2,1	1,46 ± 0,14

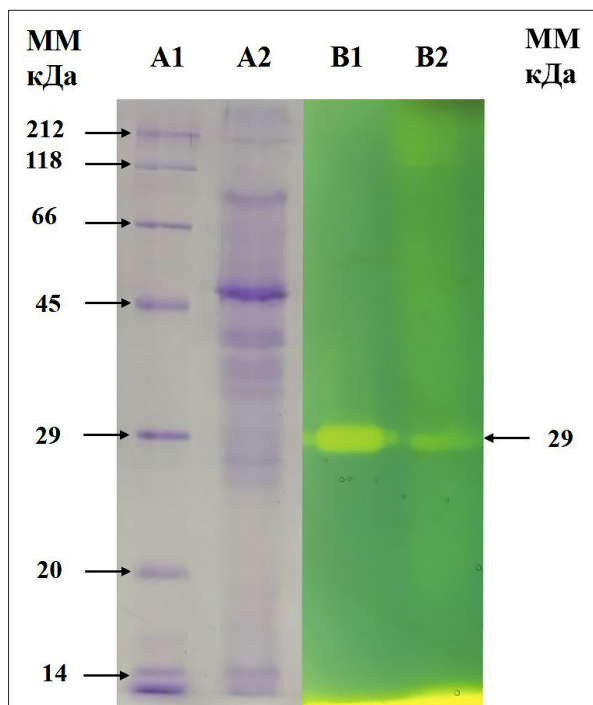


Рис. 2. ДДС-Na-електрофорез розчинних білків (А), виділених із "світлових" листків *Crassula ovata*: А1, А2 — електрофореграми, пофарбовані Кумассі блакитним G-250, де А1 — білкові маркери з позначками їхніх молекулярних мас, А2 — розчинні білки, екстраговані зі "світлових" листків *C. ovata*. Протонограми (В): В1 — білкові маркери, які містять СА (29 кДа), активну за гідратазною реакцією, В2 — розчинні білки, екстраговані зі "світлових" листків *C. ovata*

Fig. 2. SDS-electrophoresis of soluble proteins (A), isolated from "light" leaves of *Crassula ovata*: A1, A2 — electrophoregrams, stained with Coomassie blue G-250, A1 — protein markers with their MW indicated, A2 — soluble proteins isolated from "light" leaves. Protonograms (B): B1 — protein markers, including CA (29 kDa), active in the hydratase reaction, B2 — soluble proteins isolated from "light" leaves of *C. ovata*

із зоною СА активності розчинних білків (рис. 2, В2). Це дозволяє зробити висновок, що ММ мономерної форми СА становить 29 кДа. На відміну від ізоферментів СА тварин, які переважно належать до α -типу і є мономерами, рослинні СА представлені α -, β - і γ -типами та олігомерними формами. Переважною формою рослинних СА_s є СА β -типу, що виявляє каталітичну активність лише в олігомерному стані. Функціональною одиницею β -СА є димер, хоча найпоширенішою ізоформою β -СА є тетрамер (DiMario et al., 2017). Типовими ізоформами β -СА є також гексамери

та октамери (Kimber, Pai, 2000). Зважаючи на те, що в мономерному стані поліпептиди β -СА не виявляють каталітичної активності у розчині і здатні каталізувати взаємоперетворення форм вугільної кислоти лише при олігомеризації, на протонограмі білків *C. ovata* (рис. 2) ми спостерігаємо виразне жовте забарвлення в зоні, яка відповідає мономеру 29 кДа, що свідчить про активне каталітичне перетворення CO_2 з утворенням протонів. Тобто, після видалення ДДС-Na із гелю мономери, що сконцентровані у відповідній білковій зоні, можуть спонтанно формувати каталітично активні олігомери. Такий самий висновок був зроблений раніше V. Del Prete зі співавт. (2015, 2016) при аналізі протонограм бактеріальних СА β - або γ -типів.

Бікарбонат, який утворюється на першій фазі нічного карбоксилування, фіксується за участю цитозольного ферменту фосфоенолпіруваткарбоксилази з утворенням оксалоацетату, який негайно відновлюється до малату. Останній із цитоплазми транспортується у велику центральну вакуоль клітин мезофілу внаслідок електрохімічного градієнта, який генерується активним закачуванням H^+ вакуолярною V-АТФ-азою (Huang et al., 2021; Heyduk, 2022). У результаті відбувається вакуолярне накопичення ЯК, оскільки, як показано (Ceusters et al., 2021; Winter, Smith, 2022), кожен моль накопиченого малату врівноважується 2 молями H^+ . Таким чином, зростання загальної кислотності протягом ночі свідчить про активність САМ-фотосинтезу і може бути легко виявлена при титруванні екстрактів із листків. У нашому дослідженні загальна кількість кислоти, накопичена за ніч клітинами *C. ovata*, складала 58,2 мкмоль H^+ /кг сирової маси, що добре узгоджується із даними, отриманими раніше (Tsuzuki et al., 1982). Натомість, у денний час титрована кислотність знижувалася і складала лише 15,27 мкмоль H^+ /кг сирової маси. Зменшення внутрішньоклітинної титрованої кислотності вдень відбувається внаслідок декарбоксилування малату з наступною рефіксацією CO_2 у циклі Кальвіна. Вдень, під час основної фази декарбоксилування яблучної кислоти у цитоплазмі, вміст CO_2 зростає до високих внутрішніх концентрацій і рефіксується РБФК/О у циклі Кальвіна. При цьому концентрація CO_2 навколо РБФК/О досягає 1%, а загальна кислотність САМ-клітин знижується (Tsuzuki et al., 1982).

Різницю між активністю та її розподілом серед розчинних білків листків у темряві і на світлі вивчали також шляхом електрофоретичного розділення білків і візуалізації СА активності у ПААГ при збереженні нативного стану білків. За умов неденатурувального електрофорезу виявилися дві чіткі зони СА активності, які відповідають поліпептидам з ММ у межах 440–880 кДа (рис. 3). Ці смуги мали різний рівень ферментативної активності, про що свідчить неодночасна поява жовтого забарвлення в цих ділянках під час їхньої візуалізації. У "світлових" і "темнових" листках методами нативного електрофорезу і протонографії було виявлено два високомолекулярні білкові комплекси, які мають СА активність (рис. 3). Гідратазна активність даних комплексів у адаптованих до темряви листках рослин була значно нижчою порівняно зі "світловими". Отримані дані свідчать про світлозалежну зміну активності СА в листках *C. ovata* протягом циклу "день-ніч". Ключові ферменти САМ-циклу демонструють підвищену експресію мРНК та білків і зростання ензиматичної активності. Крім СА, відмічалася посилена експресія фосфоенолпіруваткарбоксилази (перетворює фосфоенолпіруват на оксалоацетат) і малатдегідрогенази (перетворює оксалоацетат на малат) (Cushman et al., 2008).

Участь цитоплазматичної СА у забезпеченні поглинання CO_2 у темряві і первинній стадії карбоксилювання САМ-циклу не викликає жодних сумнівів. При цьому роль СА у фіксації CO_2 в хлоропластах у світловій фазі циклу не визначена. За результатами даної роботи (рис. 3) в листках *C. ovata* як при освітленні, так і в темряві, виявлені високомолекулярні комплекси, які включають СА. За численними дослідженнями (Sainis, Harris 1986; Gontero et al., 1993; Jebanathirajah, Coleman, 1998; Anderson et al., 2009; Babadzhanova et al., 2010; Semeni-hin, Zolotareva, 2015), подібні мультиферментні комплекси (МФК), які включають від двох до восьми ензиматичних компонентів, виявлені в хлоропластах. Було виділено кілька МФК, які беруть участь у циклі Кальвіна-Бенсона. Зокрема, в хлоропластах шпинату виявлений комплекс, що включає рибозофосфат ізомеразу, фосфорибулокіназу і РБФК/О (Sainis, Harris, 1986). У стромальній фракції хлоропластів гороху був ідентифікований мультибілковий комплекс, що включає гліцеральдегід-3-фосфатдегідрогеназу,

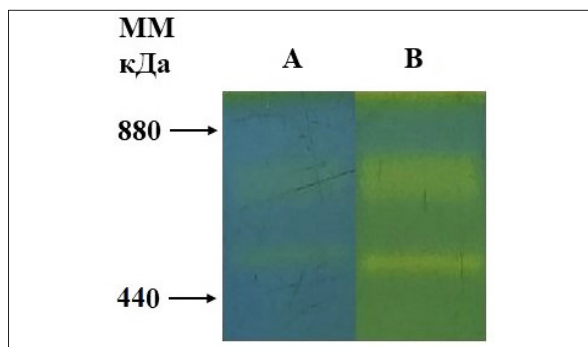


Рис. 3. Протонограми розчинних білків листків *Crassula ovata* після нативного електрофорезу з позначками положення білкових маркерів із зазначенням їхніх молекулярних мас. А — розчинні білки листків після 10 год експозиції рослини *C. ovata* у темряві. В — розчинні білки листків після 10 год експозиції рослини *C. ovata* на світлі. В якості білкових маркерів використано мономер (440 кДа) і димер (880 кДа) феритину

Fig. 3. Protonograms of soluble proteins of leaves of *Crassula ovata* after native electrophoresis, with marks of the positions of protein markers indicating their MW. A — soluble proteins of leaves after 10 hours of exposure of *C. ovata* plant in the dark. B — soluble proteins of leaves after 10 hours of exposure of *C. ovata* plant in the light. Ferritin monomer (440 kDa) and dimer (880 kDa) were used as protein markers

фосфорибулокіназу, і невеликий білок CP12 (Nicholson et al., 1987). Із стромальної фракції хлоропластів тютюну (*Nicotiana tabacum*) був ізольований комплекс з молекулярною масою 600 кДа (Jebanathirajah, Coleman, 1998). Окрім рибозофосфат ізомераз, фосфорибулокінази і РБФК/О, він містив четвертий компонент мультиферментного комплексу — карбоангідразу.

СА, асоційована з РБФК/О у піреноїді мікроводоростей (DiMario et al., 2017), відіграє безпосередню роль у забезпеченні постачання субстрату карбоксилазної реакції — CO_2 . РБФК/О — один із найважливіших ферментів у природі, оскільки виконує головну функцію в механізмі надходження C_n у біологічний кругообіг. Необхідність прямого постачання CO_2 до РБФК/О обумовлена природою цього ферменту, який каталізує приєднання CO_2 до рибулозо-1,5-біс-фосфату на першій стадії циклу Кальвіна, а також забезпечує реакцію окиснення рибулозо-біс-фосфату на першій стадії процесу фотодихання. Реакція карбоксилювання, яку каталізує РБФК/О, протікає відносно повільно зі швидкістю лише кілька молекул CO_2 за секунду

і є лімітуючою стадією всього циклу Кальвіна. Карбоксилазна і оксигеназна реакції конкурують за активний центр цього ферменту і швидкість кожної з них залежить від співвідношення CO_2/O_2 . Константа Міхаеліса для карбоксилазної реакції РБФК/О дорівнює 10 ± 4 мкМ CO_2 , для оксигеназної — 0,5 мМ O_2 (Sharkey, 2019). Через таку високу різницю між константами Міхаеліса оксигеназна реакція активується при зниженні концентрації CO_2 і, відповідно, процес зсувається у напрямку фотодихання.

РБФК/О зазвичай активна лише вдень, оскільки рибулозо-1,5-*bis*-фосфат не регенерується у темряві. Існує кілька способів координації активності РБФК/О з активністю інших ферментів циклу Кальвіна. Так, злагодженій роботі ферментів, що належать до одного метаболічного шляху, а також регуляції метаболізму рослин загалом, можна досягти завдяки їхній асоціації. Завдяки зближенню макромолекул ферментів в єдиному комплексі нівелюються дифузійні обмеження на перенесення метаболітів між послідовними реакціями циклу. Мультиферментні асоціати можуть утворюватися і розпадатися залежно від швидкості ензиматичних реакцій, об'єднаних в процесі. Вільні форми ферментів і різні форми їхньої надмолекулярної організації перебувають у динамічній рівновазі одна з одною, до того ж їхнє співвідношення залежить від виду організму, типу клітини та її функціонального стану (Mattia, Otto, 2015).

Існування асоціації СА і РБФК/О у хлоропластах С3-рослин було показано J. Jebanathirajah та Coleman (1998) для рослин тютюну і G. Lazova та A. Stemler (2008) — для гороху. Після додавання ДДС-Na комплекс СА і РБФК/О розщеплювався і виявляли мономерну форму СА (Lazova, Stemler, 2008). Такий самий ефект ДДС-Na ми спостерігали і у нашому дослідженні (рис. 2). При цьому було показано, що єдиною ізоформою СА в листках *C. ovata* є поліпептид 29 кДа. Отже можна припустити, що при освітленні цей поліпептид приєднується до деяких ензимів циклу Кальвіна, формуючи комплекс, за участю якого може бути досягнуто пришвидшення реакції карбоксилювання CO_2 .

Висновки

Механізми регуляції САМ-метаболізму, який забезпечує адаптацію та виживання рослин в умовах екстремального клімату, привертають все більшу увагу через зростаючу аридизацію клімату. При вивченні модельної САМ-рослини *Crassula ovata* було показано, що СА активність, яку визначали у загальній фракції розчинних білків листків, мала добові коливання. На первинному етапі САМ-циклу у темряві, при відкритих продихах СА активність загальної фракції білків зростала, що свідчить про участь цього ферменту у поглинанні CO_2 і його конвертації до бікарбонату — субстрату фосфоенолпіруваткарбоксилази. У денний час активність ферменту значно знижувалася і реєструвалося формування високомолекулярних комплексів з СА активністю. Це може вказувати на залучення СА в світлову фазу САМ-циклу і постачання субстрату до РБФК/О. Отримані дані свідчать про світлозалежну варіацію активності СА та зміну внутрішньоклітинної локалізації ензиму в листках *C. ovata* протягом циклу "день-ніч".

Подяки

Рукопис містить результати досліджень, проведених в рамках науково-дослідної роботи 0121U114515 "Поліферментні комплекси і метаболони в забезпеченні фотосинтетичної асиміляції неорганічного вуглецю в хлоропластах" (2022–2026 рр.) за підтримки Національної академії наук України.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Н.М. Топчий:  <https://orcid.org/0000-0003-4694-5707>

О.К. Золотарьова:  <https://orcid.org/0000-0001-7399-2213>

О.М. Федюк:  <https://orcid.org/0000-0003-4225-7202>

О.Б. Онойко:  <https://orcid.org/0000-0003-4902-0937>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Anderson L.E., Gatla N., Carol A.A. 2009. Co-localization of P-glycerate kinase, P-ribulokinase, ADP-glucose pyrophosphorylase and Rubisco activase with CF1 in pea leaf chloroplasts. *Plant Science*, 177(2): 136–141. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2009.04.008>
- Babadzhanova M.A., Mirzorakhimov A.K., Babadzhanova M.P., Esanalieva S.A. 2010. Developmental pattern in the formation of various multienzyme complexes associated with Benson-Calvin cycle in cotton leaves. *Russian Journal of Plant Physiology*, 57(2): 175–180. <https://doi.org/10.1134/S1021443710020032>
- Borland A.M., Hartwell J., Weston D.J., Schlauch K.A., Tschaplinski T.J., Tuskan, G.A., Yang X., Cushman J.C. 2014. Engineering crassulacean acid metabolism to improve water-use efficiency. *Trends in Plant Science*, 19(5): 327–338. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.01.006>
- Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1–2): 248–254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Capasso C., De Luca V., Carginale V., Cannio R., Rossi M. 2012. Biochemical properties of a novel and highly thermostable bacterial α -carbonic anhydrase from *Sulfurihydrogenibium yellowstonense* YO3AOP1. *Journal of Enzyme Inhibition and Medicinal Chemistry*, 27(6): 892–897. <https://doi.org/10.3109/14756366.2012.703185>
- Ceusters N., Borland A.M., Ceusters J. 2021. How to resolve the enigma of diurnal malate remobilization from the vacuole in plants with crassulacean acid metabolism? *New Phytologist*, 229: 3116–3124. <https://doi.org/10.1111/nph.17070>
- Cushman J.C., Tillett R.L., Wood J.A., Branco J.A., Schlauch K.A. 2008. Large-scale mRNA expression profiling in the common ice plant, *Mesembryanthemum crystallinum*, performing C_3 photosynthesis and Crassulacean acid metabolism (CAM). *Journal of Experimental Botany*, 59: 1875–1894. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern008>
- De Luca V., Del Prete S., Supuran C.T., Capasso C. 2015. Protonography, a new technique for the analysis of carbonic anhydrase activity. *Journal of Enzyme Inhibition and Medicinal Chemistry*, 30(2): 277–282. <https://doi.org/10.3109/14756366.6.2014.917085>
- Del Prete S., De Luca V., Iandolo E., Supuran C.T., Capasso C. 2015. Protonography, a powerful tool for analyzing the activity and the oligomeric state of the γ -carbonic anhydrase identified in the genome of *Porphyromonas gingivalis*. *Bioorganic & Medicinal Chemistry*, 23(13): 3747–3750. <https://doi.org/10.1016/j.bmc.2015.03.080>
- Del Prete S., Vullo D., De Luca V., Carginale V., Osman S.M., AlOthman Z., Capasso C. 2016. Comparison of the sulfonamide inhibition profiles of the α -, β - and γ -carbonic anhydrases from the pathogenic bacterium *Vibrio cholerae*. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*, 26(8): 1941–1946. <https://doi.org/10.1016/j.bmcl.2016.03.014>
- DiMario R.J., Clayton H., Mukherjee A., Ludwig M., Moroney J.V. 2017. Plant carbonic anhydrases: structures, locations, evolution, and physiological roles. *Molecular Plant*, 10: 30–46. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.09.001>
- Edwards L.J., Patton R.L. 1966. Visualization of carbonic anhydrase activity in polyacrilamide gel. *Stain Technology*, 41: 333–334. <https://doi.org/10.3109/10520296609116335>
- Gontero B., Mulliert G., Rault M., Giudici-Orticoni M.T., Ricard J. 1993. Structural and functional properties of a multi-enzyme complex from spinach chloroplasts: 2. Modulation of the kinetic properties of enzymes in the aggregated state. *European Journal of Biochemistry*, 217(3): 1075–1082. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1993.tb18339.x>
- Heyduk K. 2022. Evolution of Crassulacean acid metabolism in response to the environment: past, present, and future. *Plant Physiology*, 190: 19–30. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac303>
- Huang X., Wang C., Zhao Y., Sun C., Hu D. 2021. Mechanisms and regulation of organic acid accumulation in plant vacuoles. *Horticulture Research*, 8: 227. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00702-z>
- Jebanathirajah J.A., Coleman J.R. 1998. Association of carbonic anhydrase with a Calvin cycle enzyme complex in *Nicotiana tabacum*. *Planta*, 204: 177–182. <https://doi.org/10.1007/s004250050244>
- Kawamitsu Y., Kosaka K., Abe S., Nose A., Buah J.N. 2002. Regulation of photosynthesis during the light period in CAM plants — evaluation by a gas-phase O_2 electrode and a compensating infrared CO_2 analysis system. *Environment Control in Biology*, 40(4): 355–364. <https://doi.org/10.2525/ecb1963.40.355>
- Kimber M.S., Pai E.F. 2000. The active site architecture of *Pisum sativum* betacarboxylic anhydrase is a mirror image of that of α -carbonic anhydrases. *EMBO Journal*, 19(7): 1407–1418. <https://doi.org/10.1093/emboj/19.7.1407>
- Laemmli U.K. 1970. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*, 227(5259): 680–685. <https://doi.org/10.1038/227680a0>
- Lazova G.N., Stemler A.J. 2008. A 160 kDa protein with carbonic anhydrase activity is complexed with rubisco on the outer surface of thylakoids. *Cell Biology International*, 32(6): 646–653. <https://doi.org/10.1016/j.cellbi.2008.01.010>
- Loucks M., Ownby J.D. 1978. Effect of pH and metabolic inhibitors on stomatal opening in *Crassula argentea*. *Botanical Gazette*, 139(4): 381–384. <https://doi.org/10.1086/337014>
- Lüttge U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany*, 93(6): 629–652. <https://doi.org/10.1093/aob/mch087>
- Makino A., Sakashita H., Hidema J., Mae T., Ojima K., Osmond B. 1992. Distinctive responses of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase and carbonic anhydrase in wheat leaves to nitrogen nutrition and their possible relationships to CO_2 -transfer resistance. *Plant Physiology*, 100(4): 1737–1743. <https://doi.org/10.1104/pp.100.4.1737>

- Males J., Griffiths H. 2017. Stomatal biology of CAM plants. *Plant Physiology*, 174(2): 550–560. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00114>
- Maren T.H. 1988. The kinetics of HCO_3^- synthesis related to fluid secretion, pH control, and CO_2 elimination. *Annual Review of Physiology*, 50: 695–717. <https://doi.org/10.1146/annurev.ph.50.030188.003403>
- Mattia E., Otto S. 2015. Supramolecular systems chemistry. *Nature Nanotechnology*, 10(2): 111–119. <https://doi.org/10.1038/nnano.2014.337>
- Ming R.R., VanBuren R., Wai C.M., Tang H., Schatz M.C., Bowers J.E., ... [63 others] ..., Paull R.E., Yu Q. 2015. The pineapple genome and the evolution of CAM photosynthesis. *Nature Genetics*, 47: 1435–1442. <https://doi.org/10.1038/ng.3435>
- Moroney J.V., Jungnick N., DiMario R.J., Longstreth D. 2013. Photorespiration and carbon concentrating mechanisms: two adaptations to high O_2 , low CO_2 conditions. *Photosynthesis Research*, 117: 121–131. <https://doi.org/10.1007/s11220-013-9865-7>
- Nicholson S., Easterby J.S., Powls R. 1987. Properties of a multimeric protein complex from chloroplasts possessing potential activities of NADPH-dependent glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase and phosphoribulokinase. *European Journal of Biochemistry*, 162(2): 423–431. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1987.tb10619.x>
- Ornstein L., Davis B.J. 1964. Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum protein. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 121: 404–427. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1964.tb14213.x>
- Osmond C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology*, 29(1): 379–414. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.29.060178.002115>
- Rustin P., Meyer C., Wedding R. 1988. The effect of adenine nucleotides on purified phosphoenolpyruvate carboxylase from the CAM plant *Crassula argentea*. *Plant Physiology*, 88(1): 153–157. <https://doi.org/10.1104/pp.88.1.153>
- Sainis J.K., Harris G.C. 1986. The association of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase with phosphoriboisomerase and phosphoribulokinase. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 139(3): 947–954. [https://doi.org/10.1016/s0006-291x\(86\)80269-8](https://doi.org/10.1016/s0006-291x(86)80269-8)
- Semenihin A.V., Zolotareva O.K. 2015. Carbonic anhydrase activity of integral-functional complexes of thylakoid membranes of spinach chloroplasts. *The Ukrainian Biochemical Journal*, 87(3): 47–56. <https://doi.org/10.15407/ubj87.03.047>
- Sharkey T.D. 2019. Discovery of the canonical Calvin–Benson cycle. *Photosynthesis Research*, 140(2): 235–252. <https://doi.org/10.1007/s11220-018-0600-2>
- Syvash O.O., Mykhaylenko N.F., Zolotareva E.K. 2018. Variation of chlorophyll a to b ratio at adaptation of plants to external factors. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology*, 3(45): 49–73. [Сиваш О.О., Михайленко Н.Ф., Золотарьова О.К. 2018. Варіація співвідношення вмісту хлорофілів а і b при адаптації рослин до зовнішніх чинників. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*. 3(45): 49–73.]
- Tait M.A., Hick D.S. 2003. Is dimethylsulfoxide a reliable solvent for extracting chlorophyll under field conditions? *Photosynthesis Research*, 78: 87–91. <https://doi.org/10.1023/A:1026045624155>
- Tsuzuki M., Miyachi S., Winter K., Edwards G.E. 1982. Localization of carbonic anhydrase in crassulacean acid metabolism plants. *Plant Science Letters*, 24(2): 211–218. [https://doi.org/10.1016/0304-4211\(82\)90194-8](https://doi.org/10.1016/0304-4211(82)90194-8)
- van Tongerlo E., Trouwborst G., Hogewoning S.W., van Ieperen W., Dieleman J.A., Marcelis L.F.M. 2021. Crassulacean acid metabolism species differ in the contribution of C_3 and C_4 carboxylation to end of day CO_2 fixation. *Physiologia Plantarum*, 172(1): 134–145. <https://doi.org/10.1111/ppl.13312>
- von Caemmerer S., Griffiths H. 2009. Stomatal responses to CO_2 during a diel Crassulacean acid metabolism cycle in *Kalanchoe daigremontiana* and *Kalanchoe pinnata*. *Plant, Cell & Environment*, 32(5): 567–576. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01951.x>
- Wai C.M., Weise S.E., Ozersky P., Mockler T.C., Michael T. P., VanBuren R. 2019. Time of day and network reprogramming during drought induced CAM photosynthesis in *Sedum album*. *PLoS Genetics*, 15(6): e1008209. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008209>
- Wellburn A.R. 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, 144(3): 307–313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
- Winter K., Smith J.A.C. 2022. CAM photosynthesis: the acid test. *New Phytologist*, 233(2): 599–609. <https://doi.org/10.1111/nph.17790>
- Zolotareva O.K., Topchiiy N.M., Fediuk O.M. 2023. Biocatalytic carbon dioxide capture promoted by carbonic anhydrase. *Biotechnologia Acta*, 16(5): 5–21. <https://doi.org/10.15407/biotech16.05.005>

The light-dependent alteration in carbonic anhydrase activity in leaves of *Crassula ovata* (Crassulaceae)

N.M. TOPCHIIY, O.K. ZOLOTAREVA, V.V. DADYKA,

O.M. FEDIUK, O.B. ONOIKO

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

2 Tereschenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. Carbonic anhydrase, CA (EC 4.2.1.1), is the second most abundant protein in leaves of higher plants after ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBisCO), which is represented by three different families. CA plays a pivotal role in supplying CO₂ to RuBisCO and facilitating the hydration of CO₂ to form HCO₃⁻, which is then utilized as a substrate for phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) in C₄- and CAM-plants. Despite the pivotal role of CA in CAM-photosynthesis, there is a paucity of data on its isoforms, activity, and localization in CAM-plants. The objective of this study was to identify and characterize the forms of CA and to determine the level and distribution of CA activity among the soluble proteins of leaves in model CAM-plant *Crassula ovata* adapted to darkness and light. The level of CA activity in the fraction of soluble proteins varied from 30 to 85 WAU/mg protein depending on the time of day when leaf samples were collected. A notable decline in CA activity in the total leaf fraction of soluble proteins was observed during the transition from the dark to the light phase. A single isoform of the enzyme with a molecular mass of 29 kDa was identified in the extract from leaves of "light" *C. ovata* using electrophoretic separation in the presence of sodium dodecyl sulfate after visualization of CA activity by protonography. Two high molecular weight protein complexes exhibiting CA activity were detected in "light" and "dark" leaves by native electrophoresis and protonography methods. The hydratase activity of these complexes in dark-adapted leaves was significantly lower, compared to light-adapted ones. The data obtained indicate a light-dependent alteration in CA activity and its localisation in leaves of *C. ovata* during the "day-night" cycle.

Keywords: CAM-photosynthesis, carbonic anhydrase, *Crassula ovata*, protonography



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.252>

RESEARCH ARTICLE

Antimicrobial activity in cultures of some xylotrophic basidiomycetes from Azerbaijan

Aytaj A. ALIMAMMADOVA-HUSUYEVA ¹ , Nina A. BISCO ^{2*} ,
Nadija Yu. MYTROPOLSKA ² , Nina V. GURINOVYCH ² , Dilzara N. AGHAYEVA ¹ 

¹ Institute of Botany, Ministry of Science and Education of the Republic of Azerbaijan,
Baku AZ1004, Azerbaijan

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

*Address for correspondence: bisko_nina@ukr.net

Abstract. Antimicrobial activity of several strains of *Laetiporus sulphureus*, *Phellinus igniarius*, and *Pleurotus ostreatus* against Gram-positive and Gram-negative bacteria *Bacillus subtilis*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae*, and *Pseudomonas aeruginosa* was studied. It has been demonstrated that under the influence of ethyl acetate extracts of the culture liquid of *L. sulphureus* 2780, the inhibition zones of growth of all investigated species of bacteria varied within 7.5–12.0 mm. The extracts of the biomass and culture fluid of *L. sulphureus* 2780, *Phellinus igniarius* 2781, and *Pleurotus ostreatus* 2779 inhibited the growth of *Staphylococcus aureus* (inhibition zones — 7.5–10.0 mm) and *Bacillus subtilis* (inhibition zones — 9.5–12.5 mm). The results indicate the potential of the strains *L. sulphureus* 2780, *Ph. igniarius* 2781, and *P. ostreatus* 2779 from the IBK Mushroom Culture Collection as antimicrobial agents against the Gram-positive bacterium *Bacillus subtilis*.

Keywords: antibacterial activity, biomass, cultural fluid, *Laetiporus sulphureus*, *Phellinus igniarius*, *Pleurotus ostreatus*

Introduction

The widespread, and often unjustified, use of antibiotics is known to contribute to the emergence and dissemination of drug-resistant strains of pathogenic microorganisms (Theuretzbacher, 2013; Urban-Chmiel et al., 2022; Ho et al., 2025, etc.). The growing resistance of these pathogens to existing treatments underlines the urgent need to identify new effective producers of natural antibiotics or

other antibacterial agents. Recently, the interest of researchers in higher basidiomycetes as potential sources of biologically active substances, including antibiotics, has increased. The literature provides the reports on the antimicrobial activity of extracts derived from fruiting bodies, mycelial biomass, and cultural fluids of various species of higher basidiomycetes. In particular, many species of basidial xylotrophic mushrooms have been found to produce a complex of biologically active substances with

ARTICLE HISTORY. Submitted 11 November 2024. Revised 15 May 2025. Published 29 June 2025

CITATION. Alimammadova-Husuyeva A.A., Bisko N.A., Mytropolska N.Yu., Gurinovich N.V., Aghayeva D.N. 2025. Antimicrobial activity in cultures of some xylotrophic basidiomycetes from Azerbaijan. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 252–257. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.252>

© 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/>)

antimicrobial properties (Krupodorova et al., 2016, 2019; Mykchaylova, Poyedinok, 2021; Mustafin et al., 2022; Vazquez-Armenta et al., 2022; Agarwal et al., 2023; Narmuratova et al., 2023).

Notably, a significant portion of the published data is focused on the antimicrobial activity of various types of extracts obtained from macrofungal fruiting bodies. For example, the ethanol extracts of basidiocarps of *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill have been shown to possess a moderate antimicrobial activity against both Gram-positive bacteria *Staphylococcus aureus*, *Staphylococcus epidermidis*, *Bacillus subtilis*, and *Micrococcus luteus*, as well as Gram-negative bacteria *Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae*, *Pseudomonas aeruginosa*, and *Pseudomonas mirabilis* (Nowacka et al., 2014). However, some authors did not report any activity of such extracts against *Klebsiella pneumoniae* (Turkoglu et al., 2007). In the other research, aqueous extracts of *Laetiporus sulphureus* fruiting bodies exposed activity only against Gram-positive *Micrococcus flavus* and *Listeria monocytogenes* (Šiljegović et al., 2011). Similarly, it was found that ethanol, aqueous, acetone, ethyl acetate, and chloroform extracts showed inhibition of the growth of *Staphylococcus aureus*, *Streptococcus pyogenes*, *Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae*, and *Pseudomonas aeruginosa* (Younis et al., 2019).

The ethanol and ethyl acetate extracts of fruiting bodies of *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. were reported as a source of antibacterial activity against Gram-positive bacteria *Bacillus cereus* and *Staphylococcus aureus*, as well as Gram-negative bacteria *Escherichia coli*, *Escherichia cloacae*, *Pseudomonas mirabilis*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Serratia marcescens*, and *Salmonella typhi* (Sutthisa, Anujakkawan, 2023). Moreover, it was demonstrated that antibacterial activity of the investigated microorganisms depended on the chosen solvent. The ethanol extracts exhibited noteworthy inhibitory effects on the growth of *Bacillus cereus*, *Escherichia cloacae*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Serratia marcescens*, and *Salmonella typhi*. At the same time, ethyl acetate extract exposed antimicrobial activity only against *Escherichia coli* (Sutthisa, Anujakkawan, 2023). Other authors reported antimicrobial activity of the ethyl acetate extracts of fruiting bodies of *Pleurotus ostreatus* against *Escherichia coli* and *Bacillus subtilis* (Agarwal et al., 2023), while, according to the other report, the water extract of basidiocarps of the same fungus exhibited antibacterial activity

against *Pseudomonas aeruginosa* and *Staphylococcus aureus* (Bawadekji et al., 2017).

Based on the specimens deposited at the Mycological Herbarium (BAK) of the Institute of botany MSERA, 827 species of mushrooms belonging to 210 genera are currently reported in Azerbaijan (Sadiqov, Aghaeva, 2016; Mustafabayli et al., 2021). Of them, *Laetiporus sulphureus*, *Phellinus igniarius* (L.) Quél., and *Pleurotus ostreatus* are xylotrophic macromycetes commonly occurring in Azerbaijan, including Guba District.

Our research aimed to investigate the antimicrobial activity of biomass and culture fluid extracts of strains of *Laetiporus sulphureus*, *Pleurotus ostreatus*, and *Phellinus igniarius* against Gram-negative and Gram-positive bacterial species.

Materials and Methods

Mushroom strains and cultivation conditions.

Three mushroom strains (*Laetiporus sulphureus* 2780, *Phellinus igniarius* 2781, and *Pleurotus ostreatus* 2779) were isolated in pure culture from carpophores growing on deciduous tree species in Guba District, Azerbaijan, in the autumns of 2019–2020 (Fig. 1). These strains were deposited in the IBK Mushroom Culture Collection of the M.G. Khodolodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine (Bisko et al., 2023), and used for further experiments.

Mycelial cultures were grown in Petri dishes (90 mm diam.) on glucose-peptone-yeast agar medium (GPYA), composed of, g/l: glucose 24.0, peptone 2.0, yeast extract 3.0, K_2HPO_4 1.0, KH_2PO_4 1.0, $MgSO_4 \times 7H_2O$ 0.25, agar 20, distilled water 1l (pH 6.0), at the temperature 27 ± 0.1 °C. The medium was sterilized by autoclaving for 20 min at 121 °C. Mycelia of the studied strains in the active growth stage (5 disks 7 mm diam.) were used as an inoculum which was inoculated in 250 ml Erlenmeyer flasks, containing 50 ml glucose-peptone-yeast medium (GPY). The mushroom strains were cultivated by the submerged method to obtain mycelial biomass and culture liquid for 7 days at the temperature of 27 ± 0.1 °C. The biomass was separated from the culture liquid through a nylon filter, dried at 60 °C for constant weight, and grinded to a powdery state.

Preparation of biomass and culture liquid extracts. To obtain the extract of the biomass using ethyl acetate as a selected solvent (Agarwal et al., 2023), the ethyl acetate was added to biomass in a



Fig. 1. Fruiting bodies of the studied mushroom species used for isolation. A: *Laetiporus sulphureus* 2780; B: *Phellinus igniarius* 2781; C: *Pleurotus ostreatus* 2779

ratio of 2 : 1 (v/w) and incubated for 7 days at the temperature of 27 ± 0.1 °C on a rotary shaker (150 rpm, darkness). Then this mixture was centrifuged. The clear supernatant was stored at 5.0 ± 0.1 °C in the refrigerator for further analysis.

To obtain an ethyl acetate extract of the culture liquid, ethyl acetate in a ratio of 2 : 1 (v/v) was added to culture liquid and incubated in the refrigerator in darkness at the temperature of 5.0 ± 0.1 °C for 24 hours. Then the ethyl acetate was removed, evaporated using a vacuum evaporator. The dry residue was dissolved in methanol. The extract was stored at 5.0 ± 0.1 °C for further study.

Test bacterial cultures. The cultures of two species of Gram-positive bacteria, *Bacillus subtilis* ATCC 6633 and *Staphylococcus aureus* ATCC 65388, and three species of Gram-negative bacteria, *Escherichia coli* ATCC 25922, *Klebsiella pneumoniae* M 123, and *Pseudomonas aeruginosa* ATCC 27833, from the Ukrainian Collection of Microorganisms, UCM (D.K. Zabolotny Institute of

Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine) were used. Bacterial cultures were grown in tubes on the Mueller-Hinton agar medium (Oxoid). The bacterial colony of each test culture was transferred into a tube containing sterile water, shaken to obtain a homogeneous suspension, bringing the inoculum density to 5×10 cells/ml. A suspension of bacteria from these tubes (0.2 ml) was spread on the surface of the Mueller-Hinton agar medium in Petri dishes. Extracts of the biomass and the culture liquid (10 µl) were applied to standard bioMérieux firm discs (6 mm diam.), dried at 35–40 °C for 30 min and placed on the surface of the Mueller-Hinton agar medium in Petri dishes pre-inoculated with the investigated bacterial cultures. After that, Petri dishes were incubated at 37 ± 0.1 °C for 24 hours. Antibacterial activity was measured in terms of inhibition zone size (in mm) around discs. Antibiotic gentamicin sulfate (4 mg/ml, Ukraine) was used as a positive control. The ethyl acetate was used as a negative control.

Table 1. Antibacterial activity of ethyl acetate extracts of biomass and cultural liquid of *Laetiporus sulphureus* 2780, *Phellinus igniarius* 2781, and *Pleurotus ostreatus* 2779 *

Test bacteria	Inhibition zone (mm) (Mean $\pm$ SD)					
	<i>Laetiporus sulphureus</i>		<i>Phellinus igniarius</i>		<i>Pleurotus ostreatus</i>	
	Culture liquid	Biomass	Culture liquid	Biomass	Culture liquid	Biomass
<i>Escherichia coli</i>	8.5 $\pm$ 0.3	–	7.5 $\pm$ 0.1	7.5 $\pm$ 0.2	–	–
<i>Staphylococcus aureus</i>	7.5 $\pm$ 0.2	8.0 $\pm$ 0.2	7.5 $\pm$ 0.1	7.5 $\pm$ 0.1	10.0 $\pm$ 0.2	8.5 $\pm$ 0.2
<i>Klebsiella pneumoniae</i>	9.0 $\pm$ 0.1	–	–	–	8.0 $\pm$ 0.2	–
<i>Bacillus subtilis</i>	12.0 $\pm$ 0.2	12 $\pm$ 0.2	12.5 $\pm$ 0.3	9.5 $\pm$ 0.1	12.2 $\pm$ 0.2	10.0 $\pm$ 0.2
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	9.0 $\pm$ 0.1	9.0 $\pm$ 0.2	8.0 $\pm$ 0.1	9.0 $\pm$ 0.1	–	8.0 $\pm$ 0.1

* Positive control — gentamicin sulfate — inhibition zone 18.5 $\pm$ 0.3 mm; negative control — ethyl acetate — inhibition zone 0; "–" no antibacterial activity.

Statistical analysis. All experiments were carried out in triplicate. All data were statistically processed for analysis. The Student's t-test was applied to determine significance, and a p-value of < 0.05 was considered statistically significant. The results were recorded as means $\pm$ standard deviation using Microsoft Excel 2010.

Results and Discussion

As seen in Table 1, the ethyl acetate extracts obtained from both the biomass and the culture liquid of the studied mushroom strains showed some activity against Gram-positive bacteria, *Staphylococcus aureus* and *Bacillus subtilis*. Nevertheless, inhibition zones toward *Bacillus subtilis* were larger than those in case of *Staphylococcus aureus* (Table 1). The tested strains of macromycetes exhibited distinct levels of activity also against Gram-negative bacteria. Both the culture liquid and biomass extracts of *L. sulphureus* and *Ph. igniarius* inhibited the growth of *Pseudomonas aeruginosa*. At the same time, antimicrobial activity against *Klebsiella pneumoniae* was observed only for extracts of culture liquids of *L. sulphureus* and *P. ostreatus*. Our results demonstrated that all investigated mushroom species were the most active against *Bacillus subtilis* (Table 1). The ethyl acetate extracts obtained both from the culture liquid and biomass of *Ph. igniarius* were not inhibitory against *Klebsiella pneumoniae*. Similarly, ethyl acetate extracts obtained both from culture liquid and biomass of *P. ostreatus* had no inhibitory effect against *Escherichia coli*. Overall, inhibition zones produced by all mushroom strains were smaller as compared to those of the antibiotic gentamicin sulfate (Table 1).

Previously published data reported that the mycelial mass and culture liquid extracts of other

nine strains of *L. sulphureus* from the IBK Mushroom Culture Collection of the M.G. Kholodny Institute of Botany possessed some activity against *Pseudomonas aeruginosa* (Dzyhun et al., 2011). For three of those strains, antimicrobial activity against *Staphylococcus aureus* was also detected for biomass extracts, as well as for a culture liquid extract for one of the strains. In the case of *Escherichia coli*, such activity was observed for culture liquids of three strains and for the mycelial mass of one strain. Of nine strains of *L. sulphureus*, a single strain only exposed some activity against *Bacillus subtilis* (Dzyhun et al., 2011). Recently, the antimicrobial activity of *L. sulphureus* biomass against *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis*, and *Staphylococcus aureus* was reported (Nicolcioiu et al., 2017).

Thus, the obtained results indicate that the studied strains *L. sulphureus* 2780, *P. ostreatus* 2779, and *Ph. igniarius* 2781, three widespread species of xylotrophic fungi in forests of Azerbaijan, possess antimicrobial activity against both Gram-positive (*Staphylococcus aureus*, *Bacillus subtilis*) and Gram-negative bacteria (*Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae*, and *Pseudomonas aeruginosa*).

Conclusion

Our research demonstrated that the ethyl acetate extract of the culture liquid of *L. sulphureus* 2780 exhibited the widest spectrum of antimicrobial activity against all studied microorganisms. The extract of culture liquids and biomass of *L. sulphureus* 2780, *Ph. igniarius* 2781, and *P. ostreatus* 2779 proved to be highly active against *Bacillus subtilis*. The greatest growth inhibition effect for *Staphylococcus aureus* was shown by the extract of culture fluid of *P. ostreatus* 2779. These promising results also indicate that further studies on these and other selected

strains of fungi are needed for searching for efficient fungal antimicrobial agents, including species of fungi occurring in Azerbaijan.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

A.A. Alimammadova-Husuyeva:  <https://orcid.org/0000-0003-1039-5336>

N.A. Bisko:  <https://orcid.org/0000-0003-1894-0896>

N.Yu. Mytropolska:  <https://orcid.org/0000-0002-0817-2961>

N.V. Gurinovych:  <https://orcid.org/0009-0004-2894-4887>

D.N. Aghayeva:  <https://orcid.org/0000-0001-7082-4070>

REFERENCES

- Agarwal A., Gupta V., Yadav A.N., Sain D., Rahi R.K., Bera S.P. Neelam D. 2023. Aspects of mushrooms and their extracts as natural antimicrobial agents. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*, 12(6): 1–7. <https://doi.org/10.55251/jmbfs.9191>
- Bawadekji A., Mridha M.A.U., Al Ali M., Jamith Basha W. 2017. Antimicrobial activities of oyster mushroom *Pleurotus ostreatus* (Jacq. ex. Fr.) Kummer. *Journal of Applied Environmental and Biological Sciences*, 7(10): 227–231.
- Bisko N., Lomberg M., Mykchaylova O., Mytropolska N. 2023. IBK Mushroom Culture Collection. Version 1.7. The IBK Mushroom Culture Collection of the M.G. Kholodny Institute of Botany. In: *GBIF — occurrence dataset*. Available at: <https://ukraine.ipt.gbif.no/resource?r=ibk&v=1.7> (Accessed 13 September 2024).
- Dzyhun L.P., Kudrinetska A.B., Duhan O.M. 2011. Antimicrobial properties of xylotroph basidiomycetes *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill. *Visnyk Natsionalnogo Universitetu Lvivska Polytekhnika*, 700: 156–160. [Дзигун Л.П., Кудрінецька А.Б., Дуган О.М. 2011. Антимікробні властивості ксилотрофного базидіоміцету *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill. *Вісник Національного університету "Львівська політехніка"*, 700: 156–160.] Available at: https://prombiotech.kpi.ua/materials/Dzygun/LPNUIP_2011-700.pdf
- Ho C.S., Wong C.T.H., Aung T.T., Lakshminarayanan R., Mehta J.S., Rauz S., McNally A., Kintsjes B., Peacock S.J., de la Fuente-Nunez C., Hancock R.E.W., Ting D.S.J. 2025 (online 18 Sep 2024). Antimicrobial resistance: a concise update. *The Lancet Microbe*, 6(1): art 100947. <https://doi.org/10.1016/j.lanmic.2024.07.010>
- Krupodorova T.A., Barshteyn V.Yu., Zabeida E.F., Pokas E.V. 2016. Antibacterial activity of macromycetes mycelia and culture liquid. *Microbiology and Biotechnology Letters*, 44(3): 246–253. <https://doi.org/10.4014/mbl.1603.03003>
- Krupodorova T.A., Barshteyn V.Yu., Kizitska T.O., Pokas E.V. 2019. Effect of cultivation conditions on mycelial growth and antibacterial activity of *Lentinula edodes* and *Fomitopsis betulina*. *Czech Mycology*, 71(2): 167–186. <https://doi.org/10.33585/cmy.71204>
- Mustafabayli E.H., Prydiuk M.P., Aghayeva D.N. 2021. New for Azerbaijan records of agaricoid fungi collected in Shaki District. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(3): 214–220. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.03.214>
- Mustafin K., Bisko N., Blieva R., Al-Maali G., Krupodorova T., Narmuratova Z., Saduyeva Z., Zhakipbekova A. 2022. Antioxidant and antimicrobial potential of *Ganoderma lucidum* and *Trametes versicolor*. *Turkish Journal of Biochemistry*, 47(4): 483–489. <https://doi.org/10.1515/tjb-2021-0141>
- Mykchaylova O.B., Poyedinok N.L. 2021. Antimicrobial activity of *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev & Singer in pure culture. *Innovative Biosystems & Bioengineering*, 5(4): 220–227. <https://doi.org/10.20535/ibb.2021.5.4.246668>
- Narmuratova Z., Bisko N., Mustafin K., Al-Maali G., Kerner A., Bondaruk S., Suleimenova Z., Kalieva A., Akhmetsadykov N., Zhakipbekova A., Lomberg M. 2023. Screening of medicinal mushroom strains with antimicrobial activity and polysaccharides production. *Turkish Journal of Biochemistry*, 48(3): 290–297. <https://doi.org/10.1515/tjb-2022-0235>
- Nicolcioiu M.B., Popa G., Matei F. 2017. Antimicrobial activity of ethanolic extracts made of mushroom mycelia developed in submerged culture. *Scientific Bulletin. Series F. Biotechnologies*, 21: 159–164. Available at: <https://biotechnologyjournal.usamv.ro/pdf/2017/Art27.pdf>
- Nowacka N., Nowak R., Drozd M., Olech M., Los R., Malm A. 2014. Analysis of phenolic constituents, antiradical and antimicrobial activity of edible mushrooms growing wild in Poland. *LWT — Food Science and Technology*, 59(2, 1): 689–694. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2014.05.041>
- Sadiqov A.S., Aghayeva D.N. 2016. New macromycetes for Azerbaijan. *News of ANAS, Biology and Medical Sciences*, 71(2): 43–49. [Sadiqov A.S., Aghayeva D.N. 2016. Azərbaycan üçün yeni makromisetlər. *AMEA Xəbərlər, Biologiya və Tibb Elmləri*, 71(2): 43–49.] Available at: <https://zenodo.org/record/8104747>
- Šiljegović J.D., Stojković D.S., Nikolić M.M., Glamočlija J.M., Soković M.D., Čirić A.M. 2011. Antimicrobial activity of aqueous extract of *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill. *Matica Srpska Proceedings for Natural Sciences*, 120: 299–305. <https://doi.org/10.2298/ZMSPN1120299S>
- Sutthisa W., Anujakkawan S. 2023. Antibacterial potential of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus* (Jacq. Ex Fr.) P. Kumm.) extract against pathogenic bacteria. *Journal of Pure and Applied Microbiology*, 17(3): 1907–1915. <https://doi.org/10.22207/JPAM.17.3.56>

- Theuretzbacher U. 2013. Global antibacterial resistance: The never-ending story. *Journal of Global Antimicrobial Resistance*, 1(2): 63–69. <https://doi.org/10.1016/j.jgar.2013.03.010>
- Turkoglu A., Duru M.E., Mercan N., Kivrak I., Gezer K. 2007. Antioxidant and antimicrobial activities of *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill. *Food Chemistry*, 101(1): 267–273. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2006.01.025>
- Urban-Chmiel R., Marek A., Stępień-Pyśniak D., Wieczorek K., Dec M., Nowaczek A., Osek J. 2022. Antibiotic resistance in bacteria—A review. *Antibiotics*, 11(8): art. 1079. <https://doi.org/10.3390/antibiotics11081079>
- Vazquez-Armenta F.J., Leyva J.M., Mata-Haro V., Gonzalez-Aguilar G.A., Cruz-Valenzuela M.R., Esqueda M., Gutierrez A., Nazzaro F., Fratianni F., Gaitán-Hernández R., Ayala-Zavala J.F. 2022. Phenolic compounds of *Phellinus* spp. with antibacterial and antiviral activities. *Brazilian Journal of Microbiology*, 53(3): 1187–1197. <https://doi.org/10.1007/s42770-022-00745-x>
- Younis A.M., Yosric M., Stewarte J.K. 2019. In vitro evaluation of pleiotropic properties of wild mushroom *Laetiporus sulphureus*. *Annals of Agricultural Sciences*, 64(1): 79–87. <https://doi.org/10.1016/j.aoas.2019.05.001>

Антимікробна активність культур деяких ксилотрофних базидіоміцетів з Азербайджану

А.А. АЛИММАНДОВА-ГУСУЄВА ¹, Н.А. БІСЬКО ²,
Н.Ю. МИТРОПОЛЬСЬКА ², Н.В. ГУРІНОВИЧ ², Д.Н. АГАЄВА ¹

¹ Інститут ботаніки Міністерства науки і освіти Азербайджанської Республіки,
Баку, AZ1004, Азербайджан

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

Реферат. Досліджено антимікробну активність культур *Laetiporus sulphureus*, *Phellinus igniarius* і *Pleurotus ostreatus* проти грам-позитивних та грам-негативних штамів *Bacillus subtilis*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae* та *Pseudomonas aeruginosa*. Встановлено, що під впливом етилацетатних екстрактів культуральної рідини штаму *L. sulphureus* 2780 зони інгібування росту всіх досліджених видів бактерій становили 7,5–12,0 мм. Як екстракти біомаси, так і культуральної рідини *L. sulphureus* 2780, *Phellinus igniarius* 2781 та *Pleurotus ostreatus* 2779 пригнічували ріст *Staphylococcus aureus* (зони інгібування — 7,5–10,0 мм) і *Bacillus subtilis* (зони інгібування — 9,5–12,5 мм). Отримані результати свідчать про перспективність використання штамів *L. sulphureus* 2780, *Ph. igniarius* 2781 та *P. ostreatus* 2779 з IBK Колекції культур шапинкових грибів як антимікробних агентів проти грам-позитивної бактерії *Bacillus subtilis*.

Ключові слова: *Laetiporus sulphureus*, *Phellinus igniarius*, *Pleurotus ostreatus*, антибактеріальна активність, біомаса, культуральна рідина



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.258>

RESEARCH ARTICLE

Distribution patterns of *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Poaceae) in the Ukrainian Carpathians

Volodymyr M. BILONOHA * , Volodymyr H. KYIAK , Volodymyr I. KOZLOVSKYY 

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

* Author for correspondence: v_bilonoha@ukr.net

Abstract. *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Poaceae) is widespread in the Alps, Carpathians, Sudetes, the Giant Mountains (Krkonoše), and adjacent foothills. Some localities are also known in the northern Apennines, in the foothills of the French Pyrenees, Balkans, and the Caucasus, and occasionally outside the mentioned mountain systems in Poland, Germany, France, and Ukraine. In the Ukrainian Carpathians, it occurs in isolated populations in all main mountain ranges up to 1620 m above sea level, preferring tall herbaceous communities of the subalpine belt. Relatively strong restriction of *D. glomerata* subsp. *slovenica* to habitats with neutral or sub-acidic soils limits its advance on new areas in the Carpathians. The primary threats to the taxon are its geographical isolation, substrate requirements, and secondary successions associated with the expansion of *Alnus alnobetula* (*A. viridis*). Instead, reduced grazing or haymaking may have a positive impact on population size within existing localities or dispersal into areas with suitable soil conditions.

Keywords: Carpathians, *Dactylis slovenica*, distribution, ecology, Ukraine

Introduction

Dactylis glomerata subsp. *slovenica* (Domin) Domin is a vigorous grass with strong and thick arched flower culms. In contrast to *D. glomerata* subsp. *glomerata*, it is often up to 2 m tall, mostly smooth or slightly rough, bright or pale green, with swelling of the culm base and spread loose tuft. The differences between these two subspecies have been thoroughly described by Doroszewska (1961) and Mizianty (1988a).

Dactylis glomerata subsp. *slovenica* occasionally occurs throughout the Ukrainian Carpathians from the Beskydy Mts in the west to the Hryniava and Chyvychny mountain ridges in the east (Prokudin et al., 1977; Mizianty, 1988b; Malinovski et al., 2002; Antosyak et al., 2009). Additionally, some specimens have been found in the foothills at much lower altitudes (Mizianty 1988b; KRAM herbarium; <https://www.gbif.org/uk/species/5940394>). In Ukraine, under the latest assessment of the conservation status, the taxon was evaluated as "Endangered" or "Data

ARTICLE HISTORY. Submitted 26 June 2024. Revised 05 May 2025. Published 29 June 2025

CITATION. Bilonoha V.M., Kyiak V.H., Kozlovskyy V.I. 2025. Distribution patterns of *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Poaceae) in the Ukrainian Carpathians. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 258–266. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.258>

© 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/>)



Fig. 1. Distribution of *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* in the Ukrainian Carpathians (circles — confirmed records, left to right — Mt. Nehrovets, Mt. Rebro, Mt. Hoverla, Mt. Breskulets, Mt. Pozhyzhevska, Mt. Dantser, Sarata; triangles — herbarium and literature data, left to right — Mt. Stinka, Volovets, Synevir, Mt. Pietros)

Deficient" (Malinovski et al., 2002). Previously, for Transcarpathia, according to Kricsfalussy (1999), *D. glomerata* subsp. *slovenica* was classified as a IV (rare) category of rarity and included in the Regional Red List. However, since new records are regularly reported (e.g. Mt. Pozhyzhevska, Mt. Rebro, Mt. Nehrovets), the current data on distribution of this taxon in the Ukrainian Carpathians and its ecological and coenotic characteristics need to be updated and supplemented.

Moreover, the spread of many rare and rarely reported species of plants and plant communities in the Carpathians has been significantly affected by the recent decline in grazing intensity and ongoing climate change (Hlásny et al., 2016; Kobiv et al., 2017; Kobiv, 2018; Kobiv, Kobiv, 2020; Kyvak et al., 2022). Another threat to *D. glomerata* subsp. *slovenica* is the colonizing of its habitats by *Alnus alnobetula* (Ehrh.) K. Koch (*A. viridis* (Chaix) DC.) due to secondary successions (Blažkova, Březina, 2003; Kyvak et al., 2018) that often results in reduced population viability or even its local extirpation.

These factors emphasize the importance of comprehensive studies on the current distribution and abundance of *D. glomerata* subsp. *slovenica* in the Ukrainian Carpathians, its vulnerability, and implementing the relevant conservation measures, wherever needed. Therefore, the aim of this article is to provide data on the distribution patterns, ecological and coenotic characteristics, and some demographic parameters of the populations of *D. glomerata* subsp. *slovenica*.

Materials and Methods

The objects of the present study were the habitats of *D. glomerata* subsp. *slovenica*, those known from earlier publications and the new ones discovered during our field research in the Ukrainian Carpathians (Fig. 1).

To study the distribution patterns, ecological and coenotic features, and existing threats to the habitats of *D. glomerata* subsp. *slovenica* were surveyed in the subalpine zone and at the upper forest

line in the Gorgany, Svydivetska, Chornohora, and Chyvychny mountain ranges.

The research materials were collected in habitats of *D. glomerata* subsp. *slovenica* at Mt. Nehrovets, Mt. Rebroy, Mt. Hoverla, Mt. Breskulets, Mt. Pozhyzhevska, Mt. Dantser, and near the village of Sarata. The specimens and observations were collected in one-time and long-term stationary surveys. The general contours of habitats, altitude, and exposure were determined. A list of associated vascular plants was compiled.

In the Chornohora Mts, the trial plots were established for a more detailed study of the main population parameters in localities on the slopes of Mt. Dantser, Mt. Breskulets, and Mt. Pozhyzhevska. To study the peculiarities of individual development, tufts of varying sizes and ages were excavated, the ramets were counted, and the presence or absence of connections between them was assessed. The ratio of vegetative to reproductive plants in the population of *D. glomerata* subsp. *slovenica* was studied using the ontogenetic approach when every ramet was considered as a separate individual (Kyia, 2013).

In small populations, a continuous count of individuals was carried out and their reproductive status was determined. In populations with an area of more than 500 m², the density and proportion of reproductive individuals were estimated on quadrats of 1 × 1 m in size in total of 10–14 units. To determine the prevailing mode of reproduction in the population, all seedlings and ramets were calculated on 0.25 m² quadrats. The sample size in each studied population was 8 to 10 quadrats.

To evaluate its dependence on soil parameters, 10 pre-reproductive (v) and 10 reproductive (g) individuals of *D. glomerata* subsp. *slovenica* were relocated outside the habitat with a substrate with a subacid or neutral pH to a similar elevation with a typical acidic brown forest soil (pH 3.5–3.7). The main physicochemical properties of the soils in the sample plots were studied using standard methods (Nikitin, 1972; Antonova et al., 1984; Mineev et al., 2001). The accepted names of associated vascular plants found in communities of *D. glomerata* subsp. *slovenica* are mainly given according to *Plants of the World Online* (<https://powo.science.kew.org/>).

Results and Discussion

Under the studied conditions, *D. glomerata* subsp. *slovenica* forms loose tufts with relatively short and

slow-growing rhizomes. The integrity of the tuft is maintained at least until the plant reaches a reproductive state. Over time, the central part of the tuft gradually dies off, which leads to its partitioning. Subsequently, such parts function autonomously for an indefinitely long period, retaining the ability to vegetative and seed reproduction. The seed recruitment in most of the habitats found in the subalpine zone is episodic and during the observation period did not have a significant impact on the demographic parameters of *D. glomerata* subsp. *slovenica*. In the population near the village of Sarata (47°45'50.64"N, 24°59'30.68"E) seed reproduction is limited by regular hay cutting and it is fragmented and propagates mainly clonally. Seed reproduction is successful along small streams and wet ditches only.

The habitat on Mt. Pozhyzhevska is located in a narrow snowbed, has an elongated shape, and extends for 30 m along the southeast slope (48°8'36.44"N, 24°31'43.02"E). Its width does not exceed 7 m. Most individuals of *D. glomerata* subsp. *slovenica* are concentrated in 2 loci measuring 9.0 × 1.5 m and 6 × 3 m. The latter one, for example, stably contains only 5 clones. The largest of them reaches almost 1 m in diameter with up to 52 vegetative ramets with an average value of 22.4 per clone in locus. The rest are fragments of old degrading clones or individuals of seed origin. Aging clones are often empty in the central part with weak shoots located mainly concentrically.

Dactylis glomerata subsp. *slovenica* in a plant community is most often accompanied by *Achillea millefolium* L., *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F. Gmel., *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Epilobium angustifolium* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Geranium sylvaticum* L., *Hypericum richeri* subsp. *grisebachii* (Boiss.) Nyman, *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy & Wilmott, *Rumex rugosus* Campd., *Senecio nemorensis* L., etc. (Table 1). Tree and shrub species — *Alnus viridis*, *Juniperus communis* subsp. *nana* (Baumg.) Syme., *Picea abies* (L.) H. Karst., and *Pinus mugo* Turra, are concentrated mainly on the periphery of the habitat.

According to the exposure and slope steepness, the habitat of *D. glomerata* subsp. *slovenica* at Mt. Rebroy (48°15'36.60"N, 24°10'42.60"E) is similar to the habitat at Mt. Pozhyzhevska. The difference is that the area is subject to pastoral influence. The core of the population is located in the upper part of a narrow snowbed. The site is strictly bounded by

topographic, ecological, and coenotic conditions, which limits the population's possibilities for increasing its area and numbers.

The floristic composition of the plant community is typical for subalpine tall herb vegetation with a clear trend to increase the canopy thickness of *Alnus alnobetula* both in the central and peripheral zones of the habitat. Under such circumstances, the population of *D. glomerata* subsp. *slovenica* is divided into separate fragments. Seed and vegetative propagation are weakened here. Due to the current graze and secondary succession, the population is under threat of extinction.

In contrast to the previous two localities, the habitats of *D. glomerata* subsp. *slovenica* at Mt. Breskulets (48°9'21.50"N, 24°31'23.14"E) and Mt. Hovlerla (48°9'38.13"N, 24°30'56.78"E) (in the Chornohora range) occupy a much larger area (about 21 ha in total) and cover almost the entire their southeast steep slope within the altitude range of 1400–1560 m a.s.l. The spatial structure of the population is determined by the features of the nano relief, the thickness of the topsoil cover, the size and configuration of rubble patches, snow accumulation, and groundwater outflow as well as occurrence of *Pinus mugo* and *Alnus alnobetula*. The most frequently occurring herbaceous plants in the habitat are *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kern., *Calamagrostis villosa*, *Cirsium waldsteinii*, *Deschampsia cespitosa*, *Epilobium angustifolium*, *Hypericum richeri* subsp. *grisebachii*, *Luzula luzuloides*, *Pulmonaria filarszkayana* Jáv., and *Rumex alpinus* L.

The population on the southeastern slope of Mt. Dantser (48°8'33.10"N, 24°32'35.73"E) is located in the leveled area under the rocky ledges where interlayer waters enriched with compounds with an alkaline reaction come to the surface. Thus, in terms of humidity and soil parameters, it is similar to the Mt. Breskulets habitat. However, it is significantly smaller and amounts to about 0.1 ha.

Accompanying species of plants in the phytocenosis are *Achillea millefolium*, *Aconitum moldavicum*, *Alnus viridis*, *Calamagrostis villosa*, *Cirsium waldsteinii*, *Cirsium erisithales*, *Deschampsia cespitosa*, *Epilobium angustifolium*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Hypericum richeri* subsp. *grisebachii*, *Luzula luzuloides*, *Pinus mugo*, *Senecio nemorensis*, and others.

At Mt. Negrovets, the population of *D. glomerata* subsp. *slovenica* is located below the mountain-top (1620 m a.s.l.) in the upper part of the snowbed

on the eroded northeastern slope (48°29'50.75"N, 23°43'2.23"E). In general, this habitat is comparable to those in Pozhzyzhevska and Rebro Mts. This population is one of the smallest in terms of numbers and area (0.01 ha) and is under threat of soil erosion. As compared to other habitats, this habitat differs most in the species composition of the plant community.

The shape and size of the studied populations, in our opinion, are mainly determined by the soil properties, in particular, the low pH level of the soil outside the habitat.

To confirm this, a comparison of the main physicochemical parameters of soils within two different types of habitats of *D. glomerata* subsp. *slovenica* on the Pozhzyzhevska and Breskulets mountains and outside these habitats was carried out (Table 2).

The soils inside the habitats of *D. glomerata* subsp. *slovenica* differs significantly in their physical and chemical properties from the widespread typical mountain brown soils (Dystric Cambisols) of the Chornohora range. Actual acidity (pH of aqueous solution) is 1.30–1.76 pH units lower with hydrolytic acidity 3.1–4.4 mg-eq/100 g, and the degree of base saturation is up to 13 times higher at average than in the typical brown soil. The amounts of absorbed bases in terms of quantitative content are similar. However, in terms of qualitative composition, the studied soils contain 5–10 times less exchangeable Al and, accordingly, several times more exchangeable Ca and Mg than typical brown soils in the Chornohora range in general (Table 2). It can be assumed that the soils on the test sites belong to the subtype of poorly developed loamy saturated soils (Eutric Regosols). This type of sub-acidic soil with a pH of 5–6 occupies small areas and is limited to the sites with increased migration of ground and/or interlayer waters enriched with neutral or alkaline compounds (Skiba et al., 2006).

Such differences in substrate parameters have a substantive impact on *D. glomerata* subsp. *slovenica*. Within the habitat, under optimal conditions (an open, reasonably moist site with a relatively deep soil and a neutral or alkaline reaction), an adult plant can have up to 20–40 vegetative and generative ramets in total. On acidic soils, the ontogenesis of *D. glomerata* subsp. *slovenica* is intensively simplified, and plants lose the ability to acquire characteristics typical of adult individuals. In particular, plants transplanted outside the habitat on acidic soils (Dystric Cambisols) quickly reduced

Table 1. List of plant species in the localities of *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica*

Taxon \ Location	Mt. Breskulets 1400–1560 m a.s.l.	Mt. Pozhyzhzhevska 1610 m a.s.l.	Mt. Dantser, 1520 m a.s.l.	Mt. Rebro 1370–1450 m a.s.l.	Mt. Nehrovets 1630 m a.s.l.	Taxon \ Location	Mt. Breskulets 1400–1560 m a.s.l.	Mt. Pozhyzhzhevska 1610 m a.s.l.	Mt. Dantser, 1520 m a.s.l.	Mt. Rebro 1370–1450 m a.s.l.	Mt. Nehrovets 1630 m a.s.l.
<i>Alchemilla glabra</i> Neygenf.	+	+	+	+	+	<i>Doronicum austriacum</i> Jacq.	+		+		
<i>Achillea millefolium</i> L. s. l.	+	+	+			<i>Epilobium alpestre</i> (Jacq.) Krock.	+		+		
<i>Aconitum moldavicum</i> Hacq.	+					<i>Epilobium angustifolium</i> L.	+	+	+		+
<i>Aconitum bucovinense</i> Zapał.	+	+				<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+	+	+	+	+
<i>Adenostyles alliariae</i> (Gouan) A. Kern.	+		+			<i>Galium intermedium</i> Schult.				+	
<i>Agrostis capillaris</i> L.	+		+			<i>Gentiana acaulis</i> L.	+				
<i>Alnus alnobetula</i> (Ehrh.) K. Koch (<i>A. viridis</i> (Chaix) DC.)	+	+	+	+	+	<i>Gentiana asclepiadea</i> L.	+		+		+
<i>Angelica sylvestris</i> L.	+					<i>Gentianella praecox</i> (A. Kern. & Jos. Kern.) Dostál ex E. Mayer	+			+	
<i>Aquilegia vulgaris</i> L.	+				+	<i>Geranium sylvaticum</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Astrantia major</i> L.	+		+	+		<i>Geum rivale</i> L.				+	
<i>Calamagrostis villosa</i> (Chaix) J.F. Gmel.	+	+	+	+	+	<i>Heracleum sphondylium</i> subsp. <i>transsilvanicum</i> (Schur) Brummitt	+				
<i>Carduus kernerii</i> Simonk.	+			+		<i>Homogyne alpina</i> (L.) Cass.	+	+	+		
<i>Centaurea kotschyana</i> Heuff.					+	<i>Hylotelephium vulgare</i> (Haw.) Holub	+		+	+	
<i>Centaurea maramarosiensis</i> (Jáv.) Czerep.	+	+	+			<i>Hypericum richeri</i> subsp. <i>grisebachii</i> (Boiss.) Nyman	+	+	+	+	
<i>Chaerophyllum hirsutum</i> L.	+	+	+		+	<i>Jacobaea subalpina</i> (W.D.J. Koch) Pelser & Veldkamp	+		+		
<i>Cicerbita alpina</i> (L.) Wallr.	+					<i>Juniperus communis</i> subsp. <i>nana</i> (Baumg.) Syme.	+	+	+	+	+
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.				+		<i>Knautia dipsacifolia</i> Kreutzer	+			+	
<i>Cirsium erisithales</i> (Jacq.) Scop.	+			+		<i>Lactuca alpina</i> (L.) A. Gray	+		+		
<i>Cirsium waldsteinii</i> Rouy	+	+	+		+	<i>Laserpitium krapfii</i> Crantz	+		+		
<i>Cotoneaster integerrimus</i> Medik.				+		<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.				+	
<i>Daphne mezereum</i> L.				+		<i>Leucopoa carpatica</i> (F. Dietr.) H. Scholz	+		+		
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	+	+	+	+	+						
<i>Digitalis grandiflora</i> Mill.				+							

Table 1 (continued)

Taxon \ Location	Mt. Breskulets 1400–1560 m a.s.l.	Mt. Pozhyzhevska 1610 m a.s.l.	Mt. Dantser, 1520 m a.s.l.	Mt. Rebro 1370–1450 m a.s.l.	Mt. Nehrovets 1630 m a.s.l.
<i>Lilium martagon</i> L.	+	+	+		+
<i>Linum extraaxillare</i> Kit				+	
<i>Lolium apenninum</i> (De Not.) Ardenghi & Foggi			+		
<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy & Wilmott	+	+	+		+
<i>Myosotis alpestris</i> F.W. Schmidt				+	
<i>Parnassia palustris</i> L.			+	+	
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	+	+	+		
<i>Pinus mugo</i> Turra	+	+	+		
<i>Pleurospermum austriacum</i> (L.) Hoffm.	+				
<i>Poa chaixii</i> Vill.	+		+		
<i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All.	+				
<i>Potentilla aurea</i> L.	+				
<i>Prunella vulgaris</i> L.				+	
<i>Pulmonaria filarszkyana</i> Jáv.	+		+		
<i>Ranunculus platanifolius</i> L.	+		+		
<i>Rubus idaeus</i> L.	+	+	+		+
<i>Rumex acetosa</i> L.				+	
<i>Rumex alpinus</i> L.	+			+	
<i>Rumex rugosus</i> Campd.	+	+	+		
<i>Salix caprea</i> L.	+	+	+	+	
<i>Salix silesiaca</i> Willd.	+	+	+	+	
<i>Sambucus racemosa</i> L.	+		+	+	
<i>Scabiosa lucida</i> subsp. <i>barbata</i> Nyár.	+				
<i>Senecio nemorensis</i> L.	+	+	+	+	
Taxon \ Location	Mt. Breskulets 1400–1560 m a.s.l.	Mt. Pozhyzhevska 1610 m a.s.l.	Mt. Dantser, 1520 m a.s.l.	Mt. Rebro 1370–1450 m a.s.l.	Mt. Nehrovets 1630 m a.s.l.
<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv.	+		+	+	
<i>Silene pusilla</i> Waldst. & Kit.		+		+	
<i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>minuta</i> (L.) Arcang.	+	+			
<i>Symphytum cordatum</i> Waldst. & Kit. ex Willd.	+	+	+		
<i>Symphytum tuberosum</i> L.					+
<i>Tanacetum corymbosum</i> (L.) Sch. Bip.				+	
<i>Taraxacum</i> sect. <i>Taraxacum</i> (<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg. agg.)	+	+	+	+	
<i>Tephroseris papposa</i> (Rchb.) Schur				+	
<i>Thalictrum thalictroides</i> (L.) A.J. Eames & B. Boivin	+				
<i>Thymus alpestris</i> Tausch ex A. Kern.				+	+
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Rchb.	+				
<i>Tussilago farfara</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Urtica dioica</i> L.	+	+	+		
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Valeriana dioica</i> subsp. <i>simplicifolia</i> (Rchb.) Nyman	+				
<i>Valeriana tripteris</i> L.	+	+	+		+
<i>Veronica urticifolia</i> Jacq.				+	
<i>Viola declinata</i> Waldst. & Kit.	+				+

Table 2. Physicochemical properties of soil inside and outside habitats of *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* in the Chornohora Mts.

Location	Soil	Depth, cm	pH H ₂ O	C organic, %	Sum of exchangeable bases	Hydrolytic acidity	Base saturation, %
					mg-eq/100 g		
Mt. Pozhzyzhvska	Eutric Regosols	0–7	5.25	6.00	18.00	4.50	80.00
Mt. Breskulets	Eutric Regosols	0–5	5.70	2.30	18.10	3.10	85.50
Mt. Pozhzyzhvska	Dystric Cambisols	0–7*	3.94*	14.33*	3.92*	56.96*	6.44*

* According to Kozlovskyy (2017)

the activity of vegetative renewal and did not form rhizome daughter plants, lost the ability to produce generative shoots, and died within 2–3 years.

Conclusion

Dactylis glomerata subsp. *slovenica* in the Ukrainian Carpathians occurs as isolated populations in all main mountain ranges up to 1620 m a.s.l. Optimal for *D. glomerata* subsp. *slovenica* are the phytocoenotic conditions of tall herb communities of the subalpine belt at the altitudes of 1400–1600 m a.s.l., which Malynovski and Kricsfalussy (2002) attributed to the class *Mulgedio-Aconitetea*. Most populations are self-sustainable with an adequate proportion of generative individuals, and regular fruiting, but with the predominance of vegetative reproduction. The sites with access to groundwater seeps, snowbeds, banks of streams, and rivers are typical. The distribution and size of each separate population are limited to sub-acidic or neutral pH and sufficiently moistured soils. The predominance of acidic soils in the region explains the characteristics and relatively limited distribution of *D. glomerata* subsp. *slovenica* in the Ukrainian Carpathians, and the conservativeness of the size and shape of the population area. Since *D. glomerata* subsp. *slovenica* is strongly confined to moist habitats, the decrease in groundwater and the duration and thickness of the snow cover in the winter period may pose a threat to a population. The main threat to populations of *D. glomerata* subsp. *slovenica* are the secondary successions caused by a complex of natural and man-induced

(anthropic) factors that decrease grazing and climate change, reduce atmospheric precipitation, and, in some cases, also soil erosion.

Acknowledgments

The first two authors, Volodymyr Bilonoha and Volodymyr Kyyak, dedicate the final version of this article to our late co-author Volodymyr Kozlovskyy, who sacrificed his life for the freedom of Ukraine in a battle against Russian aggressors (see Stone, 2024). He died in action on 19 June 2023 during a combat mission near the village of Yampolivka, Donetsk Region, southeastern Ukraine. By the Decree of the President of Ukraine of 8 November 2023, Volodymyr Kozlovskyy was awarded (posthumously) with the Order for Courage for his personal courage in protecting the state sovereignty and territorial integrity of Ukraine and his selfless performance of military duties.

We are grateful for the assistance provided by Yu.Y. Nesteruk in obtaining information about *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* in the KRAM Herbarium collections.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

V.M. Bilonoha:  <https://orcid.org/0000-0003-0387-6828>

V.H. Kyyak:  <https://orcid.org/0000-0002-0364-4157>

V.I. Kozlovskyy:  <https://orcid.org/0000-0002-2401-3178>

REFERENCE

- Antonova Z.P., Skalaban V.D., Sichilkina L.T. 1984. Opredelenie soderzhaniya gumusa v pochvakh. *Pochvovedenie*, 11: 130–133. [Антонова З.П., Шалабан В.Д., Сичилкина Л.Т. 1984. Определение содержания в почвах гумуса. *Почвоведение*, 11: 130–133.]
- Antosyak T.M., Voloshchuk M.I., Kozurak A.V. 2009. Endemic species distribution in the Carpathian Biosphere Reserve. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, 25: 67–70. [Антосяк Т.М., Волощук М.І., Козурак А.В. 2009.

- Поширення ендемічних видів судинних рослин на території Карпатського біосферного заповідника. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 25: 67–70.]
- Blažkova D., Březina S. 2003. Secondary succession in abandoned "poloniny" meadows, Bukovské vrchy Mts., Eastern Carpathians, Slovakia. *Thaiszia – Journal of Botany*, 13: 159–207.
- Doroszewska A. 1961. A comparative study on *Dactylis slovenica* Dom. and *D. glomerata* L. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 30(3–4): 775–802. <https://doi.org/10.5586/asbp.1961.045>
- Hlásny T., Trombik J., Dobor L., Barcza Z., Barka I. 2016. Future climate of the Carpathians: climate change hot-spots and implications for ecosystems. *Regional Environmental Change*, 16: 1495–1506. <https://doi.org/10.1007/s10113-015-0890-2>
- Kobiv Y. 2018. Trends in population size of rare plant species in the alpine habitats of the Ukrainian Carpathians under climate change. *Diversity*, 10(3): 62. <https://doi.org/10.3390/d10030062>
- Kobiv Y., Kobiv V. 2020. Impact of environmental change on a rare high-mountain tall-herb species. *Botany Letters*, 167(2): 1–9. <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1679249>
- Kobiv Y., Prokopiv A., Nachychko V., Borsukevych L., Helesh M. 2017. Distribution and population status of rare plant species in the Marmarosh Mountains (Ukrainian Carpathians). *Ukrainian Botanical Journal*, 74(2): 163–176. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.02.163>
- Kozlovskyy V. 2017. Biogeochemistry of chemical elements (Zn, Cd, Ni, Pb, Cu, Sr, Mn, Fe, K, Na, Ca, Mg, Al, S) in ecosystems of Chornohora mountain region (Ukrainian Carpathians). *Scientific Principles of Biodiversity Conservation*, 8(15), 1: 9–30. [Козловський В.І. 2017. Біогеохімія хімічних елементів (Zn, Cd, Ni, Pb, Cu, Sr, Mn, Fe, K, Na, Ca, Mg, Al, S) в екосистемах Чорногори (Українські Карпати). *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*, 8(15), 1: 9–30.]
- Kricsfalussy V. 1999. Flora and vegetation of the Ukrainian Upper Tisa basin: aspects of biodiversity conservation. In: *The Upper Tisa valley : preparatory proposal for Ramsar site designation*. Eds J. Hamar, A. Sárkány-Kiss. Szeged: Tisza Nyomda, pp. 273–292.
- Kyyak V.H. 2013. *Small populations of rare plant species in highlands of the Ukrainian Carpathians*. Ed. Y.V. Tsaryk. Lviv: Liga-Press, 247 pp. [Кияк В.Г. 2013. *Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат*. Ред. Й.В. Царик. Львів: Ліга-Прес, 247 с.]
- Kyyak V., Kobiv Y., Zhilyaev G., Bilonoha V., Dmytrakh R., Mykitchak T., Reshetylo O., Kobiv V., Nesteruk Y., Shtupun V., Gynda L. 2018. *Changes in population structure of rare species in the high-mountain zone of the Carpathians and problems of their conservation*. Ed. V. Kyyak. Lviv: NNVK "ATB", 280 pp. [Кияк В., Кобів Ю., Жилияев Г., Білонога В., Дмитрах Р., Микітчак Т., Решетило О., Кобів В., Нестерук Ю., Штупун В., Гинда Л. 2018. *Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження*. Ред. В. Кияк. Львів: ННВК "АТБ", 280 с.]
- Kyyak V., Danylyk I., Shpakivska I., Kagalo A., Lobachevska O., Kanarsky Y., Maryshevych O., Andreyeva O., Kobiv Y., Mykitchak T., Kyyak N., Rabyk I. 2022. *Conservation of biodiversity in mountainous and plain regions of Ukraine under climate change conditions*. Eds V. Kyyak, I. Danylyk, I. Shpakivska, A. Kagalo, O. Lobachevska. Lviv: Prostir-M, 189 pp. [Кияк В., Данилик І., Шпаківська І., Кагало О., Лобачевська О., Канарський Ю., Марискевич О., Андреева О., Кобів Ю., Микітчак Т., Кияк Н., Рабик І. 2022. *Збереження біорізноманіття у гірських і рівнинних регіонах України в умовах кліматичних змін*. Ред. В. Кияк, І. Данилик, І. Шпаківська, О. Кагало, О. Лобачевська. Львів: Простір-М, 189 с.]
- Malinowski K., Tsaryk Y., Kyyak V., Nesteruk Y. 2002. *Rare, endemic, relic and marginally-ranged plant species of the Ukrainian Carpathians*. Ed. M. Holubets. Lviv: Liga-Press, 75 pp. [Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. 2002. *Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат*. Ред. М. Голубець. Львів: Ліга-Прес, 75 с.]
- Malynowski K., Kricsfalussy V. 2002. *Plant communities of the Ukrainian Carpathian highlands*. Uzhgorod: Carpathian Tower Publishing, 244 pp. [Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. *Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат*. Ужгород: Карпатська вежа, 244 с.]
- Mineev V.G., Sychev V.G., Amelyanchik O.A., Bolysheva T.N., Gomonova N.F., Durygina Y.P., Yegorov V.S., Yegorova Y.V., Yedemskaya N.L., Karpova Y.A., Pryzhukova V.G. 2001. *Praktikum po agrokhimii. Uchebnoe posobie*. 2nd ed. Ed. V.G. Mineev. Moscow: MGU, 689 pp. [Минеев В.Г., Сычев В.Г., Амелянчик О.А., Большеева Т.Н., Гомонова Н.Ф., Дурьнина Ю.П., Егоров В.С., Егорова Ю.В., Едемская Н.Л., Карпова Ю.А., Прижукова В.Г. 2001. *Практикум по агрохимии. Учебное пособие*. 2-е изд. Ред. В.Г. Минеев. Москва: МГУ, 689 с.]
- Mizianty M. 1988a. Biosystematic studies on *Dactylis* L. 2. Original research. 2.1. Morphological differentiation and occurrence of representatives of the genus *Dactylis* in Poland. 2.1.1. Field studies and experimental cultures. *Acta Societatis Botanicorum Polonoloniae*, 57(4): 589–621. <https://doi.org/10.5586/asbp.1988.056>
- Mizianty M. 1988b. Biosystematic studies on *Dactylis*. 2. Original research. 2.1. Morphological differentiation and occurrence of representatives of the genus *Dactylis* in Poland. 2.1.2. Distribution of *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Dom.) Dom. in Poland and adjacent regions. *Acta Societatis Botanicorum Polonoloniae*, 57(4): 623–636. <https://doi.org/10.5586/asbp.1988.057>
- Nikitin B.A. 1972. Opredelenie soderzhaniya gumusa v pochve. *Agrokhimiya*, 3: 123–125. [Никитин Б.А. 1972. Определение содержания гумуса в почве. *Агрохимия*, 3: 123–125.]

- Prokudin Y.N., Vovk A.G., Petrova O.A., Yermolenko E.D., Vernychenko Y.V. 1977. *Zlaki Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, 518 pp. [Прокудин Ю.Н., Вовк А.Г., Петрова О.А., Ермоленко Е.Д., Верниченко Ю.В. 1977. *Злаки Украины*. Киев: Наукова думка, 518 с.]
- Skiba S., Skiba M., Poznyak S. 2006. Soils of the north-western part of the Chornohora Mts., Ukrainian Carpathians. *Ecology and Noospherology*, 17(1–2): 105–112. [Скиба С., Скиба М., Позняк С. 2006. Ґрунти північно-західної частини Чорногірського масиву Українських Карпат. *Екологія та ноосферологія*, 17(1–2): 105–112.]
- Stone R. 2024. On war's second anniversary, Ukraine's scientific community mourns lost colleagues. At least 100 researchers have died since Russia launched full invasion. *Science*, online 23 February 2024. <https://doi.org/10.1126/science.zvcw3vg>

**Особливості поширення *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Poaceae)
в Українських Карпатах**

В.М. БІЛОНОГА, В.Г. КИЯК, В.І. КОЗЛОВСЬКИЙ

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

Реферат. *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Poaceae) поширений в Альпах, Карпатах, Судетах, Карконошах та прилеглих передгір'ях. Окремі місцезнаходження відомі також на півночі Апеннін, у передгір'ях Французьких Піреней, на Балканах і Кавказі, а також зрідка за межами згаданих гірських систем у Польщі, Німеччині, Франції та Україні. В Українських Карпатах підвид представлений ізольованими популяціями в усіх основних гірських масивах висотою до 1620 м н.р.м., надаючи перевагу високотравним угрупованням субальпійського поясу. Приуроченість *D. glomerata* subsp. *slovenica* до нейтральних або слабокислих ґрунтів обмежує його поширення на нові території за межі існуючих оселищ. Основними стримуючими чинниками для таксона є географічна ізоляція, параметри субстрату та вторинні сукцесії, які пов'язані з експансією *Alnus alnobetula*. Натомість, зменшення випасу чи інтенсивності сінокошіння можуть мати позитивний вплив на чисельність популяцій у межах існуючих локалітетів або сприяти його поширенню на території з відповідними ґрунтовими умовами.

Ключові слова: *Dactylis slovenica*, екологія, Карпати, поширення, Україна



**Світлій пам'яті видатного українського ботаніка
Дмитра Васильовича Дубини (17.04.1949 — 23.03.2025)**

**In memory of Dmytro V. Dubyna (17.04.1949 — 23.03.2025),
an outstanding Ukrainian botanist**



23 березня 2025 року раптово пішов з життя Дмитро Васильович Дубина — знаний ботанік міжнародного рівня, головний науковий співробітник Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, доктор біологічних наук, професор, лауреат Державної премії України в галузі науки та техніки, педагог, автор фундаментальних праць з проблем геоботаніки, фітоценології, флористики, гідроботаніки, екології, фітосозології, історії науки, але в першу чергу — просто чудова, світла, мудра і добра людина. Ця втрата стала важким ударом для української

ботанічної спільноти, оскільки Дмитро Васильович був справжнім центром тяжіння для багатьох колег з різних регіонів України, для науковців різного віку і досвіду.

Дмитро Дубина народився у селі Червона Слобода, що поблизу Черкас, 17 квітня 1949 року, у селянській сім'ї. Батько, Василь Прокопович, і мати, Марія Сергіївна, працювали у колгоспі. Дідусь по материній лінії, Сергій Євдокимович, був лісником; ним Дмитро Васильович дуже пишався і вважав, що йому передалася дідова любов до природи. Дмитро зростав разом з братом Миколою та двома сестрами — Ніною і Катериною. Дитячі роки Дмитра були нерозривно пов'язані з Дніпром та мальовничою навколишньою природою Подніпров'я, красою якої він захоплювався вже в дитинстві, що вплинуло на вибір його майбутньої професії, а також, ймовірно, обумовило й особливий інтерес до водної та навколоводної рослинності. Дмитру довелося стати свідком затоплення рідного села водами Кременчуцького водосховища, що справило на нього дуже сильне враження і, мабуть, обумовило потяг до вивчення динаміки рослинного покриву, у тому числі й катастрофічних змін.

Родина підтримувала прагнення дітей до навчання. Після закінчення школи у 1966 році Дмитро вступив на природничий факультет Черкаського педагогічного інституту (нині — Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького). З першого курсу він захопився саме ботанікою, чому посприяли викладачі вишу, зокрема лісознавець, доктор



Д.В. Дубина під час навчання у Черкаському педагогічному інституті (1970 р.)

біологічних наук, професор Ілля Семенович Сидорук, та геоботанік-лукознавець Олександра Никифорівна Моляка, яка й залучила його до наукової роботи з дослідження рослинного покриву регіону. Перші наукові публікації Дмитра Васильовича були саме у співавторстві з його викладачем і наставником О.Н. Молякою (Моляка, Дубина, 1968, 1970, 1971).

Отримавши диплом з відзнакою, з серпня 1971 до березня 1972 р. Дмитро Васильович працював у Триліській середній школі вчителем біології та хімії (Фастівський район Київської області). У 1972 р. він вступив до аспірантури Центрального республіканського ботанічного саду ім. М.М. Гришка АН УРСР (ЦРБС; тепер Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України). Його науковим керівником став Сигизмунд Семенович Харкевич, відомий учений, доктор біологічних наук, професор,

заслужений діяч науки. Навчання в аспірантурі переривається на один рік службою в армії (12.1973–10.1974), а закінчується у 1976 році успішним захистом дисертації на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук на тему "Лататтеві України (видовий склад, поширення, запаси, біологія, раціональне використання, охорона і збагачення)". У цій роботі Д.В. Дубина охарактеризував видовий склад та поширення видів лататтевих, навів особливості їхньої морфології, біології, екології та ценології, описав основні форми та різновиди лататтевих, особливо декоративні та лікарські. Велика увага приділена їхньому збереженню. Молодого перспективного спеціаліста прийняли на посаду молодшого наукового співробітника відділу природної флори ЦРБС. Того ж року Дмитро Васильович посів перше місце в конкурсі молодих дослідників, а за цикл праць з екології та фітоценології вищої водної рослинності України він був нагороджений Грамотою Президії Академії наук УРСР. Окрім наукової роботи, молодого кандидата наук залучають до адміністрування та науково-організаційної роботи. Декілька років Дмитро Васильович виконував обов'язки ученого секретаря ЦРБС.

У 1977 році Дмитру Васильовичу пощастило взяти участь у океанічній експедиції на науково-дослідному судні "Академік Вернадський" (14-й рейс, Атлантичний океан). Під час цієї експедиції він ознайомився з рослинним покривом Італії, Іспанії, Канарських островів, островів Зеленого мису (Кабо-Верде), прибережних регіонів Екваторіальної Африки, займався вивченням і збором насінневого і садивного матеріалу тропічних і субтропічних квітково-декоративних рослин для поповнення живої колекції рослин закритого ґрунту ЦРБС.

У 1978 році Д.В. Дубина продовжив свою професійну та наукову діяльність у відділі геоботаніки Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР молодшим науковим співробітником. У 1979 році його обирають на посаду старшого наукового співробітника, в 1994 році — провідного наукового співробітника відділу геоботаніки, а у 2015 р. — головного наукового співробітника відділу геоботаніки та екології Інституту.

Основою дисертаційної роботи Дмитра Васильовича на здобуття вченого ступеня доктора біологічних наук стали дослідження рослинного покриву плавнево-літоральних ландшафтів

Причорномор'я. Дисертація "Плавнево-літоральні фітосистеми Північного Причорномор'я" (науковий консультант академік Ю.Р. Шеляг-Сосонко) була успішно захищена у 1992 р. У ній Д.В. Дубина розробив концепцію походження, формування та функціонування плавнево-літоральних біогеосистем і запропонував принципово нову їхню дефініцію. Уперше він проаналізував типи й етапи їхньої організації, дав цілісне уявлення про рослинний покрив плавнево-літоральних біогеосистем, географічні особливості їхнього територіального розподілу, розробив схему геоботанічного районування, з'ясував динамічні тенденції рослинності, здійснив аналіз репрезентативності об'єктів охорони, дав природоохоронну оцінку раритетних видів і угруповань, розробив принципи створення перспективної поліфункціональної природоохоронної мережі. Основні положення цих досліджень викладені у монографії "Плавни Причорномор'я" (Дубина, Шеляг-Сосонко, 1989).

У той період і надалі Д.В. Дубина плідно співпрацював із чеськими та словацькими ботаніками. В результаті цієї міжнародної наукової кооперації було підготовлене зведення аналізу макрофітів як індикаторів змін природного середовища (Дубина і др., 1993). У цій монографії систематизовані та узагальнені емпіричні дані про фітоморфологічні, географічні, еколого-біологічні, ценотичні та господарські особливості водних макрофітів. Характеристика кожного виду розглянута в системі фітодіагностики навколишнього середовища.

Особливе місце в науковій діяльності Дмитра Васильовича посідають багаторічні дослідження рослинності пониззя Дунаю та Дунайського біосферного заповідника. Він брав активну участь у створенні природного заповідника "Дунайські плавні", згодом — Дунайського біосферного заповідника та румунсько-українського резервату "Дельта Дунаю". У 1984 р. була опублікована монографія "Государственный заповедник "Дунайские плавни"" (Шеляг-Сосонко, Дубина, 1984), в якій вперше наведено повний конспект флори заповідника та здійснено її детальний аналіз, розроблено класифікаційну схему рослинності, описано наявні типи рослинності та охарактеризовано їхню динаміку, розглянуто шляхи формування та територіальний розподіл основних формацій рослинності.



Д.В. Дубина під час досліджень у Дунайському біосферному заповіднику з Л.П. Вакаренко і співробітниками заповідника (2004 р.)



Д.В. Дубина зі співробітниками Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України Л.П. Вакаренко, Л.Г. Безусько, А.М. Олешко і Т.П. Дзюбою при вивченні заплавної луки р. Павлівка поблизу с. Сальків Київської обл. (2016 р.)

З'ясовано роль та значення заповідника у функціонуванні плавнево-літоральних екосистем пониззя Дунаю, окреслено питання охорони його флори та рослинності. Результати подальших досліджень були викладені у численних статтях та двох монографіях: "Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління" (1999) та "Дунайський біосферний заповідник. Рослинний світ" (Дубина та ін., 2003). Було складено детальну карту рослинності Дунайського біосферного заповідника (Dubyna et al., 2002). Особливу увагу учений приділяв динаміці рослинності та прогнозу її



Д.В. Дубина з академіком Я.П. Дідухом на науково-теоретичній конференції "Класифікація рослинності та біотопів України" (2016 р.)

ймовірних змін під впливом природних та антропогенних чинників, зокрема введенням в експлуатацію судового ходу "Дунай-Чорне море", мілітарних дій внаслідок російської агресії, а також заходам зі збереження біорізноманіття. Тривалий час Д.В. Дубина був членом науково-технічної ради заповідника і керівником регіональної групи спеціалістів Міжнародного товариства з досліджень Дунаю.

У його науковому природоохоронному доробку — крупномасштабне картографування Джарилгацького регіонального ландшафтного парку та природоохоронне впорядкування Джарилгацького рекреаційно-заповідного комплексу для цілей збереження біорізноманіття Північного Причорномор'я (Котенко та ін., 2000; Шеляг-Сосонко, Дубина, 2000); наукове обґрунтування створення Нижньодніпровського національного природного парку (Дубина, Дзюба, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2014), Азово-Сиваського національного природного парку (Dubyna et al., 1994, 1995, 2000a,b, 2003; Дубина та ін., 2007; Дубина, Дзюба, 2007), ландшафтного заказника "Тарутинський степ" (Вакаренко, Дубина, 2013), Куяльницького національного природного парку (Дубина та ін., 2021). Він брав участь і у підготовці наукових обґрунтувань створення інших численних природоохоронних об'єктів України — природних заповідників, регіональних ландшафтних парків, заказників, пам'яток природи, заповідних урочищ.

Значний інтерес Дмитро Васильович виявляв і до розбудови екомережі України. Зокрема, ним були розвинуті теоретичні положення щодо її

створення, структури, принципів і моделі побудови. Він був переконаний, що побудова екомережі є одним з головних чинників екологічної безпеки держави. Опрацьовані ним підходи були реалізовані при розробленні схеми екомережі Азово-Чорноморського екокоридору та екомережі лісостепової зони України (Екомережа..., 2013; Устименко та ін., 2018).

Фундаментальні праці Дмитра Васильовича, присвячені різним аспектам збереження біорізноманіття Півдня України та реалізації наукових положень у відповідних організаційних заходах, спрямованих на охорону живої природи, увійшли до циклу робіт колективу авторів "Розроблення та впровадження наукових основ і практичних засад збереження біорізноманіття як неодмінної умови сталого розвитку України", удостоєного Державної премії України в галузі науки та техніки (2005).

Значним внеском Д.В. Дубини у природоохоронну справу стали нариси про рідкісні види у двох виданнях Червоної книги України (1996, 2009). Ним і колективом науковців відділу геоботаніки була підготовлена перша у світі "Зелена книга України" (1987). Він був заступником відповідального редактора і провідним автором другого видання "Зеленої книги України" (2009), яка була підготовлена відповідно до Положення "Про національну Зелену книгу України", затвердженого постановою Кабінету Міністрів у 2002 році, і є офіційним державним документом, в якому зведено відомості про сучасний стан рідкісних, таких, що перебувають під загрозою зникнення, та типових природних рослинних угруповань, які підлягають охороні. Він також очолював підготовку третього видання Зеленої книги України, яке ще має побачити світ.

Будучи насамперед геоботаніком широкого профілю, Дмитро Васильович Дубина здійснив вагомий напружений внесок в галузі синтаксономії, екології та збереження рослинного покриву, розробленні теоретичних питань організації та динаміки фітоценозів та їх охорони. Він очолював наукову тематику з досліджень водної, галофітної, піонерної, хазмофітної та антропогенної рослинності України. Ці результати узагальнені в монографіях "Класифікація та продромус рослинності водойм, перезволожених територій та арен Північного Причорномор'я" (Дубина та ін., 2004), "Рослинність України. Вища водна рослинність" (Дубина, 2006) та

"Рослинність України. Галофітна рослинність" (Дубина та ін., 2007). Коло знань найвищого загальнобіологічного рівня дозволило йому очолити, організувати і здійснити видання "Продромусу рослинності України" (Дубина та ін., 2019). Ці фундаментальні праці високо оцінені науковою спільнотою як в Україні, так і за її межами.

Талановитий і продуктивний вчений, Дмитро Васильович загалом є автором понад 500 наукових публікацій, серед яких 27 монографій та 15 інших книжкових видань. Перелік основних його праць вміщений у виданні "Вік мудрості та сили. До 70-річчя Дмитра Васильовича Дубини" (Устименко та ін., 2019). Його ім'я закарбовано у численних синтаксонах різних рангів, зокрема: *Lemno gibbae-Azolletum carolinianae* Dubyna 2006, *Ceratophylletum tanaitici* Dubyna 2006, *Potametum sarmatici* Dubyna 2006, *Heliotropio dolosi-Brometum japonici* Dubyna et al. 1995, *Centaureo odessanae-Stipetum capillatae* Dubyna et al. 1995, *Puccinellion giganteae* Dubyna et Neuhäuslová 2000, *Tripolio pannonici-Caricetum extensae* Dubyna et Neuhäuslová 2000, *Scorzonero parviflorae-Taraxacetum bessarabici* Dubyna et Neuhäuslová 2000, *Ofaisto monandri-Salicornietum* Dubyna et Neuhäuslová 2003, *Plantagini salsae-Limonietum meyeri* Dubyna et al. 2007, та багатьох інших.

З ім'ям Дмитра Васильовича пов'язані також і наукові дослідження рослинності українських Карпат та Закарпаття, яким учений присвятив 10 років свого наукового життя (2005–2014 рр.). Ним разом з колегами оцінено стан екосистем долини р. Тиса за показниками рослинного світу, встановлено фітоценофонд та визначено раритетну складову регіону, проаналізовано вплив антропогенних чинників на рослинність (Устименко та ін., 2015); здійснені дослідження рослинності заповідного масиву "Долина нарцисів" (Карпатський БЗ) та закартовано його рослинність (Устименко, Дубина, Гамор, 2007; Дубина, Устименко, 2007); проведено вивчення букових пралісів НПП Синевир з метою визначення стану їхнього природного походження, встановлення синтаксономічного складу ключових ділянок (Устименко та ін., 2012). Результати цих наукових досліджень були використані для включення букових пралісів Парку до об'єкту ЮНЕСКО "Букові праліси і давні ліси Карпат та інших регіонів Європи".

Д.В. Дубина активно працював у складі редакційних колегій "Українського ботанічного журналу", "Чорноморського ботанічного журналу", журналів "Інтродукція та акліматизація рослин", "Біологія та екологія", "Агрономія і біологія", серійних видань "Класифікація рослинності та біотопів України" і "Природно-заповідні території України. Рослинний світ", був незамінним, кваліфікованим і доброзичливим рецензентом численних рукописів, членом Українського ботанічного товариства. Дмитро Васильович брав участь у багатьох національних та міжнародних форумах, виступав на телебаченні, всіляко популяризував наукові дослідження.

Тривалий час Дмитро Васильович був надійним і відповідальним заступником завідувача відділу геоботаніки та екології, а також прекрасним організатором науки, який компетентно і злагоджено керував ботанічною спільнотою не лише у відділі, але й, відповідно до координації наукової тематики, в усій Україні.

Активну наукову та громадську діяльність Дмитро Васильович успішно поєднував з педагогічною, бо він багато сил і енергії віддавав підготовці наукових кадрів. Під його керівництвом було захищено 18 дисертацій на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук та три дисертації на здобуття науково-освітнього рівня "доктор філософії" за спеціальностями "ботаніка" та "екологія"; зараз готуються до захисту ще дві докторські дисертації. Окрім своїх власних учнів, він опікувався науковою долею і багатьох інших колег, які теж слушно вважають його своїм вчителем. Отже, наукова школа Дмитра Васильовича є численною і потужною. Його учні працюють у наукових і освітніх закладах, а також в урядових структурах, очолюють наукові та природоохоронні підрозділи. У 2004 р. Дмитро Васильович отримав заслужене вчене звання професора.

Дмитро Васильович був членом двох спеціалізованих вчених рад із захисту дисертацій: Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України та Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України, він часто опонував дисертаційні роботи і мав репутацію уважного, ретельного, але й водночас доброзичливого опонента. Крім того, він читав лекції та проводив семінарські заняття для студентів та аспірантів, керував курсовими та дипломними роботами,



У рідному відділі геоботаніки та екології (2015 р.). У першому ряду (зліва направо) — Д.А. Давидов, П.М. Устименко, Л.П. Вакаренко, Я.П. Дідух, Т.В. Фіцайло, Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба, І.С. Контар; у другому — Ю.В. Розенбліт, О.О. Чусова, В.С. Павленко-Барішева, А.С. Мосякін, Д.С. Винокуров, Є.В. Польовий, Ю.І. Мала

був головою комісій з захисту магістерських робіт у кількох вищих навчальних закладах. Уважність Дмитра Васильовича до молодих науковців, готовність допомогти у вирішенні складних питань відомі далеко за межами Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України.

Держава та наукова спільнота оцінили видатні заслуги Дмитра Васильовича перед Україною. Він був нагороджений медаллю "В пам'ять 1500-річчя Києва" (1986), трьома відзнаками Національної академії наук України: "За підготовку наукової зміни" (2019), "За наукові досягнення" (2021), "За професійні здобутки" (2024) та багатьма почесними грамотами і подяками.

Дмитро Васильович запам'ятався також виключною працелюбністю та фантастичною працездатністю, умінням дискутувати й активно відстоювати свої наукові і громадянські позиції, безкомпромісністю й азартом природодослідника, любов'ю до досліджень безпосередньо у природі. Ці якості, а також високий професіоналізм, могутній інтелект та наукова ерудиція поєднувалися в ньому з неординарними яскравими людськими якостями — добротою, чуйністю, сердечністю, мудрістю, принциповістю,

порядністю, відкритістю, інтелігентністю, чесністю, самовідданістю, щедрістю, романтичністю, іскристим почуттям гумору, що приваблювало до нього всіх, хто працював і спілкувався з ученим.

Він випромінював упевненість та спокій. Колеги цінували його, глибоко шанували і любили. Дмитро Васильович володів енциклопедичними знаннями з історії України, був прекрасним знавцем та поціновувачем українського мистецтва та літератури, був щирою людиною із широкою душею, справжнім патріотом.

Дмитра Васильовича часто можна було побачити в Інституті навіть пізно ввечері або у вихідний день, коли він у тиші і спокої писав свої роботи або редагував, рецензував, покращував рукописи колег. Разом з тим, у такі дні та часи при випадковій зустрічі з колегою він міг на певний час відволіктися від основної роботи і з захопленням обмінятися думками про новини літератури, або ж згадати минулі експедиції, засідання вчених рад, дискусії та відкриття... Його пам'ять зберігала унікальні події з історії ботанічної науки (одним із творців якої він був сам!), живі враження про колег, глибоке

розуміння причин і наслідків подій минулого. Прикро, що таке джерело знань про минуле нашого Інституту, про історію ботаніки в Україні у другій половині XX століття — першій чверті XXI століття не знайшло відображення у записаних мемуарах Дмитра Васильовича, бо це була б унікальна, захоплива книга. Проте, величезною є заслуга Дмитра Васильовича як прекрасного редактора у підготовці фундаментальної збірки життєписів науковців Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України до 100-річчя Інституту "Історія Інституту ботаніки в іменах" (2022). Тепер ім'я Дмитра Васильовича зайняло своє знаменне місце серед тих визначних імен, які прославили наш Інститут протягом вже більш ніж столітньої його історії.

Дмитро Васильович був беззастережно відданий науці та разом з тим зігрітий теплом своєї родини. Він пишався своїми найближчими: дружиною-господинею Валентиною Юхимівною та сином Юрком, випускником Національного університету "Києво-Могилянська академія" — фахівцем у галузі інформаційних технологій. Він щиро любив свою велику родину, з теплою та увагою підтримував зв'язки з численними родичами, дбав про близьких, не забуваючи жодної рідної людини, і завжди був поруч, коли потрібна була допомога чи порада. Дмитро Васильович умів об'єднувати покоління, зберігав

сімейні традиції та був надійною опорою для рідних. Щирі співчуття родині Дмитра Васильовича мають відлуння суму, але й разом з тим сум цей світлий, бо він прожив яскраве, насичене життя, залишив яскравий слід у багатьох напрямках науки, а тому й світла пам'ять про нього житиме надалі.

Завершимо розповідь про цю непересічну особистість словами з поезії його улюбленої Лесі Українки: "Ні, я жива, я буду вічно жити! Я в серці маю те, що не вмирає!". І оця часточка безмежного серця Дмитра Васильовича, — часточка того, що не вмирає, — залишиться в кожному з тих, хто його знав, в житті кого він залишив свій незабутній слід. Залишиться у його публікаціях, які активно використовують, цитують і будуть з пошаною і вдячністю цитувати нинішнє й майбутнє покоління природознавців. Залишиться у назвах описаних і охарактеризованих ним рослинних угруповань, у його гербарних зборах в Національному гербарії України, у збережених за його участю заповідних куточках української природи, яку він так любив, вивченню і збереженню якої він присвятив все своє наукове життя.

Тетяна ДЗЮБА, Павло УСТИМЕНКО,
Яків ДІДУХ, Анна КУЗЕМКО,
Світлана ЄМЕЛЬЯНОВА, Сергій МОСЯКІН

