

ISSN 1990-553X
e-ISSN 2308-9628

Міністерство освіти і науки України
ХЕРСОНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
Kherson State University

ЧОРНОМОРСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

**№ 4
Том 21 • 2025**

**Chornomorski
Botanical
Journal**

ЧОРНОМОРСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ Chornomorski Botanical Journal

Науковий журнал засновано 2005 року. Scientific Journal Founded in 2005
Рішення Національної Ради України з питань телебачення і радіомовлення № 2944
(протокол № 27 від 24.10.2024 р.).

Включено до **Переліку наукових фахових видань України**, в яких можуть публікуватися результати дисертаційних робіт на здобуття наукових ступенів доктора філософії та доктора наук зі спеціальності 091 Біологія (Наказ Міністерства освіти і науки України від 17.03.2020 № 409)

Чорноморський ботанічний журнал публікує статті англійською та українською мовами з усіх питань ботаніки та мікології, а також географії, екології, охорони рослин та грибів. Чорноморський ботанічний журнал. Том. 21. № 4. – Херсон: Видавничий Дім «Гельветика», 2025. – 92 с.

Чорноморський ботанічний журнал індексується в наукометричній базі даних Index Copernicus

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ (EDITORIAL BOARD):

О.Є. Ходосовцев, д.б.н., проф., Україна, Херсон – головний редактор	<i>O.Ye. Khodosovtsev, Ukraine – Editor-in-Chief</i>
І.І. Мойсієнко, д.б.н., проф., Україна, Херсон – заступник головного редактора	<i>I.I. Moysiienko, Ukraine – Associate Editor</i>
В.В. Дармостук, д.ф., Польща, Краків – заступник головного редактора	<i>V.V. Darmostuk, Poland – Associate Editor</i>
О.Ю. Акулов, к.б.н., доц., Україна, Харків	<i>O.Yu. Akulov, Ukraine</i>
О.О. Безсмертна, к.б.н., Україна, Київ	<i>O.O. Bezsmertna, Ukraine</i>
М.Ф. Бойко, д.б.н., проф., Україна, Херсон	<i>M.F. Boiko, Ukraine</i>
Я. Вондрак, д.ф., Чехія, Прага	<i>J. Vondrák, Czech Republic</i>
В.П. Гелюта, д.б.н., проф., Україна, Київ	<i>V.P. Heluta, Ukraine</i>
С.М. Ємельянова, к.б.н., Чехія, Брно	<i>S.M. Iemelianova, Czech Republic</i>
Н.В. Загороднюк, к.б.н., Україна, Херсон	<i>N.V. Zagorodnyuk, Ukraine</i>
С.Я. Кондратюк, д.б.н., проф., Україна, Київ	<i>S.Ya. Kondratyuk, Ukraine</i>
І.Ю. Костіков, д.б.н., проф., Україна, Київ	<i>I.Yu. Kostikov, Ukraine</i>
А.А. Куземко, д.б.н., пров.н.спів., Україна, Київ	<i>A.A. Kuzemko, Ukraine</i>
Д.В. Леонтєв, д.б.н., проф., Україна, Харків	<i>D.V. Leontyev, Ukraine</i>
Б. Суднік-Войціковська, проф., Польща, Варшава	<i>B. Sudnik-Wójcikowska, Poland</i>
А. Ташев, проф., Болгарія, Софія	<i>A. Tashev, Bulgaria</i>
В.В. Шаповал, к.б.н., ст.н.спів., Україна, Асканія–Нова	<i>V.V. Shapoval, Ukraine</i>
П.М. Дайнеко, д.ф., Україна, Херсон – відповідальний секретар	<i>P.M. Dayneko, Ukraine – Editorial Assistant</i>

Засновник: Херсонський державний університет

Адреса редколегії: Херсонський державний університет, вул. Університетська, 27, м. Херсон, 73000, Україна
вул. Шевченка, 16, м. Івано-Франківськ, 76018, Україна

Address of Editorial Board: Kherson State University, 27, Universytetska Str., Kherson, 73000, Ukraine
16, Shevchenko Str., Ivano-Frankivsk, 76018, Ukraine

E-mail: chornomorski.bot.j@gmail.com Сайт: <https://cbj.kspu.edu/index.php/cbj/>

Затверджено рішенням вченої ради Херсонського державного університету від 22.12.2025 N 8.

Фото з обкладинки: *Cynanchica tephrocarpa* (Czern. ex Popov & Chrshan.) P.Caputo & Del Guacchio (Rubiaceae Juss.) на крейдяних відслоненнях, Національний природний парк «Дворічанський», Харківська область, Україна, 19.06.2016 (фото А. Тупікова).

**ЧОРНОМОРСЬКИЙ
БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ Том 21 • № 4 • 2025**
CHORNOMORSKI BOTANICAL JOURNAL • Volume 21 • № 4 • 2025

ЗМІСТ

Таксономічні нотатки та чеклісти

- Федорончук, М.М., Шиян, Н.М.* Чекліст флори України. 16: родини *Aporocynaceae* (incl. *Asclepiadaceae*), *Gentianaceae* і *Rubiaceae* (incl. *Theligonaceae*) (*Gentianales*, *Angiosperms*) 299

Оригінальні статті

- Бондарук, С.В., Аль-Маалі, Г.А.* Вплив субстрату на кріозберігання міцелію дереворуйнівних базидіоміцетів 330
- Вашеняк, Ю.А.* Екологічна диференціація кальцієпетрофітної рослинності у рівнинних і передгірських ландшафтах України 338
- Карпинець, Л.І., Лобачевська, О.В., Яворська, Г.В.* Вплив мохового покриву на вміст мінеральних сполук нітрогену залежно від мікрокліматичних та едафічних чинників середовища у лісових екосистемах Українського Розточчя 354
- Ольшанський, І. Г.* Рослини Замкової гори в Києві 365
- Химич, Е.О., Ходосовцев, О.Є.* Епілітні лишайники урочища Білий Камінь (Національний природний парк «Зачарований Край», Українські Карпати) 378

CONTENTS

Taxonomical notes and checklists

<i>Fedoronchuk, M.M., Shyian, N.M.</i> Ukrainian flora checklist. 16: families <i>Apocynaceae</i> (incl. <i>Asclepiadaceae</i>), <i>Gentianaceae</i> and <i>Rubiaceae</i> (incl. <i>Theligonaceae</i>) (Gentianales, Angiosperms)	299
---	-----

Original paper

<i>Bondaruk, S.V., Al-Maali, G.A.</i> The effect of substrate on cryopreservation of the mycelium of wood decay basidiomycetes	330
<i>Vasheniak, I.A.</i> Ecological differentiation of calcareous vegetation across the lowlands and foothills of Ukraine	338
<i>Karpinets, L.I., Lobachevska, O.V., Yavorska, H.V.</i> Influence of moss cover on the nitrogen mineral compounds content depending on microclimatic and edaphic factors of the environment in forest ecosystems of the Ukrainian Roztochchya	354
<i>Olshanskyi, I. G.</i> Plants of Zamkova Hora (Castle Hill) in Kyiv	365
<i>Khymych, E.O., Khodosovtsev, O.Ye.</i> The saxicolous lichens of Bilyi Kamin Track (Zacharovanyi Krai National Nature Park, Ukrainian Carpathians)	378

TAXONOMICAL NOTES AND CHECKLISTS

Ukrainian flora checklist. 16: families *Apocynaceae* (incl. *Asclepiadaceae*), *Gentianaceae* and *Rubiaceae* (incl. *Theligonaceae*) (Gentianales, Angiosperms)

Mykola M. Fedoronchuk  | Natalia M. Shyian 

Affiliation

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

Correspondence

Mykola Fedoronchuk
m.fedoronchuk@ukr.net

Funding information

no support

Co-ordinating Editor

Svitlana Iemelianova

Data

Received: 30 July 2025

Revised: 3 October 2025

Accepted: 22 December 2025

e-ISSN 2308-9628

<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-1>

**ABSTRACT**

Materials and methods: herbarium collections, literature data, field observations.

Nomenclature: Euro+Med Plant Base 2025, Hassler 1994–2025, POWO 2025.

Results: In the flora of Ukraine, the order *Gentianales* comprises three families: *Apocynaceae* (including *Asclepiadaceae*), *Gentianaceae*, and *Rubiaceae* (including *Theligonaceae*). *Apocynaceae* includes seven genera: *Apocynum* (4 species, with *A. cannabinum* cultivated and escaped), *Asclepias* (*A. syriaca*, invasive), *Cynanchum* (*C. acutum*), *Nerium* (*N. oleander*, cultivated in Crimea), *Periploca* (*P. graeca*, cultivated and escaped), *Vinca* (3 species, *V. major* cultivated and escaped), and *Vincetoxicum* (10 species and two subspecies, excluding type species, of which 4 species and 1 subspecies of uncertain status). *Vincetoxicum minus*, *V. intermedium*, and *V. maeoticum* are treated as synonyms of *V. fuscatum*, while *V. cretaceum*, *V. laxum*, and *V. officinale* are synonyms of *V. hirundinaria*. *Gentianaceae* includes seven genera: *Blackstonia* (2 species, *B. acuminata* requires confirmation), *Centaurium* (4 species, 3 subspecies, *C. littorale* requires confirmation), *Gentiana* (11 species; *G. × charpentieri* uncertain, *G. frigida* and *G. clusii* erroneously listed), *Gentianella* (3 species; *G. axillaris* and *G. lingulata* are synonyms of *G. amarella*), *Gentianopsis* (*G. ciliata*), *Schenkia* (*S. spicata*), and *Swertia* (*S. perennis* with 2 subspecies, *S. punctata*). *Rubiaceae* is represented by nine genera, 65 species (incl. hybrids), and six subspecies: *Asperula* (3 species), *Crucianella* (2 species confirmed, *C. gilanica* requires confirmation), *Cruciata* (5 species), *Cynanchica* (6 species and 3 subspecies), *Hexaphylla* (*H. cretacea*), *Galium* (44 species including hybrids, 3 subspecies), *Rubia* (*R. tatarica*, *R. tinctorum*), *Sherardia* (*S. arvensis*), and *Theligonum* (*T. cynocrambe*). *Asperula propinqua* is treated as a synonym of *A. taurina*; *Crucianella oxyloba* is included in *C. angustifolia*; *C. catellata* in *C. latifolia*. Numerous nomenclatural adjustments were made within *Galium*.

KEYWORDS

biodiversity, annotated list, distribution, species, subspecies, genus, family, systematics, nomenclature, synonyms, herbarium specimens

CITATION

Fedoronchuk, M.M., Shyian N.M. (2025). Ukrainian flora checklist. 16: families *Apocynaceae* (incl. *Asclepiadaceae*), *Gentianaceae* and *Rubiaceae* (incl. *Theligonaceae*) (Gentianales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* 21 (4): 299–329. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-1>

ВСТУП

Пропонована стаття продовжує серію попередніх публікацій про таксономічний склад і номенклатуру видів судинних рослин флори України (Fedoronchuk 2022a, b, c, d, 2023a, b, c, d, 2024a, b, c, d, 2025a, b, Fedoronchuk & Antonenko 2025). У цій статті наведені дані про таксономічний склад і номенклатуру родин барвінкові (*Apocynaceae* Juss., включно з родиною ластівневі – *Asclepiadaceae* Borkh.), тирличеві (*Gentianaceae* Juss.) та маренові (*Rubiaceae* Juss., включно з родиною телігонові – *Theligonaceae* Dumort.) порядку *Gentianales* Juss. ex Bercht. & J.Presl (incl. *Apocynales* R.Br. ex Bercht. & J.Presl; *Asclepiadales* R.Br. ex Bercht. & J.Presl; *Rubiales* Juss. ex Bercht. & J.Presl). Раніше групу спеціалізованих анемофільних рослин, яку виділяли в окрему родину *Theligonaceae* включали до однойменного порядку *Theligonales*, але за новими молекулярно-філогенетичними даними вона філогенетично вкорінена в *Rubiaceae* і заслуговує щонайменше на статус триби *Theligonea* Baill. у під родині *Rubioideae* Bremek. ex Verdc. (Bremer & Eriksson 2009, Reveal 2012, Mosyakin 2013). У свою чергу, *Asclepiadaceae* (= *Apocynaceae* subfam. *Asclepiadoideae* Burnett) є лише однією з багатьох філогенетично окреслених груп усередині *Apocynaceae* s.l., апоморфною похідною, тому виділення її зі складу ширшої за обсягом родини *Apocynaceae* не є виправданим (Mosyakin 2013). Морфологічна подібність цих двох родин/під родин підтверджується також численними молекулярно-філогенетичними дослідженнями (Judd *et al.* 1994, Endress & Albert 1995, Sennblad & Bremer 1996, 2002, Sennblad 1997, Civeyrel *et al.* 1998, Sennblad *et al.* 1998, Potgieter 1999).

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Основою пропонованого списку видів родин *Apocynaceae* (incl. *Asclepiadaceae*), *Gentianaceae* та *Rubiaceae* (incl. *Theligonaceae*) порядку *Gentianales* є номенклатурне зведення судинних рослин флори України (Mosyakin & Fedoronchuk 1999). Робота також базується на критичному аналізі таксономічного складу з частковим опрацюванням гербарних колекцій, матеріалів власних польових досліджень та літературних джерел, з урахуванням нових узагальнених даних морфологічних та молекулярно-філогенетичних досліджень (Bremer 1996, Bremer *et al.* 1999, Chassot 2001, Von Hagen & Kadereit 2001, Mansion 2004, Robbrecht & Manen 2006, Joshi 2011, Liede-Schumann *et al.* 2012, Mouly *et al.* 2014, Kidyoo & Kidyoo 2023, Kidyoo *et al.* 2023 etc.). У роботі також використані номенклатурні та таксономічні онлайн бази даних (Hassler 1994–2025), Euro+Med PlantBase 2025, POWO 2025) з критичним аналізом номенклатурних рішень. Для кожного виду вказано його поширення, а в примітках (у разі потреби) – таксономічні, номенклатурні чи хорологічні коментарі. Назви родів та видів, а також їхні синоніми (у круглих дужках) наведені за абетковим принципом. У квадратних дужках додатково наведені альтернативно прийнятні на сьогодні назви (виділені напівжирним курсивом), а також види, що гібридизують. Ці назви, які є альтернативно прийнятними у межах певної класифікаційної схеми, не слід плутати з альтернативними назвами у розумінні Статті 36.3 «Міжнародного кодексу номенклатури водоростей, рослин та грибів» (Turland *et al.* 2018, Turland *et al.* 2025, Mosyakin & McNeill 2016). Зірочкою (*) позначені культивовані рослини, знаком оклику (!) – здичавілі та натуралізовані культивовані рослини («втікачі з культури» або ерга-зіофігофіти), знаком питання (?) – рослини, присутність яких потребує підтвердження. Ботаніко-географічні райони, представлені у хорологічних діагнозах, відповідають в основному районуванню території України, яке було використано при написанні 12 томів «Флори України» (1935–1965), але з деякими доповненнями і уточненнями. Флористичне районування Українських Карпат прийняте за В.І. Чопиком (Chopyk 1969). В окремих випадках вказані також більш конкретні місцезнаходження (зазначено адміністративні райони). Поширення видів на території України наведено за достовірними джерелами (флорами, визначниками, опублікованими науковими статтями в журналах ботанічного профілю), а також на основі опрацьованих гербарних матеріалів).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Аросунасеае Juss., 1789, *nom. cons.*
(incl. *Asclepiadaceae* Borkh., 1797, *nom. cons.*)

Родина *Аросунасеае* (із включенням до її складу *Asclepiadaceae*), нараховує від 380 (POWO 2025) до 424 (Endress & Bruyns 2000) родів та понад 4000 видів, поширених переважно в тропіках і субтропіках. Це багаторічні трав'яні рослини, кущі, напівкущі або ліани з супротивними цілісними, іноді верхніми черговими листками без прилистників. В Україні родина *Аросунасеае* s. l. включає сім родів та 23 види (разом з підвидами).

АРОСУМ L. (incl. *Poacynum* Baill. et *Trachomitum* Woodson)

Рід *Аросунум* L. (з включенням до його складу євразійських *Poacynum* Baill. і *Trachomitum* Woodson, які іноді наводяться як окремі альтернативні до північноамериканського *Аросунум* s. str. роди (Mavrodiev et al. 2015)), нараховує чотири політипічні види та один нотовид (POWO 2025), які поширені в помірних районах Євразії та в Північній Америці. В Україні – три природні монотипні види, які в цитованій вище онлайн базі розглядаються як підвиди *Аросунум венетум*, а також один вид, що культивується і дичавіє.

***!Аросунум каннабінум** L.

- Як здичавіла рослина (ергазіофігофіт) наводиться для території Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України, де відзначена в декількох локалітетах поза межами культивування (Mosyakin & Yavorska 2003). Пізніше були виявлені суцільні зарості здичавілих рослин у стадії плодоношення і розповсюдження плодів в околицях с. Березоточа Лубенського району Полтавської області, де вони поширюються з території Дослідної станції лікарських рослин Інституту агроекології і природокористування Національної академії аграрних наук України вздовж дороги від села (Dvirna 2012).

Аросунум русановії Pobed. [*Аросунум венетум* L. subsp. *руссановії* (Pobed.) ined.] (*Poacynum russanovii* (Pobed.) Mavrodiev, Laktionov & Yu.E.Alexeev; *Trachomitum russanovii* (Pobed.) Pobed.; *Trachomitum venetum* (L.) Woodson subsp. *руссановії* (Pobed.) Yena & Moysienko)

- На півдні Степу, у Причорномор'ї (острів Джарилгач). Видовий статус потребує підтвердження. За автентичним описом (Pobedimova 1958), від нижченаведених видів (*A. sarmatiense* (Woodson) O.Wissjul., *A. tauricum* Pobed.), рослини *A. russanovii* відрізняються характером суцвіття (малоквіткові щитки на верхівках гілок і головного стебла, тоді як у *A. sarmatiense* й *A. tauricum* суцвіття волотисті, розвиваються на головному стеблі при повному цвітінні, інколи на верхівках гілок). Проте, як відмічає О.Д. Віслюліна (Wissjulina 1957a), на острові Джарилгач, звідки описаний *A. russanovii*, також відомі рослини з добре розвиненим волотеподібним суцвіттям.

Аросунум сарматієнсе (Woodson) O.Wissjul. [*Аросунум венетум* L. subsp. *сарматієнсе* (Woodson) ined.] (*Аросунум арменум* Pobed. subsp. *сарматієнсе* (Woodson) Avet.; *Poacynum sarmatiense* (Woodson) Mavrodiev, Laktionov & Yu.E.Alexeev; *Trachomitum sarmatiense* Woodson)

- На півдні Степу, по узбережжях Чорного й Азовського морів, а також в Криму. Поліморфний вид, дуже варіює за формою суцвіття.

Аросунум таурікум Pobed. [*Аросунум венетум* L. subsp. *таурікум* (Pobed.) ined.] (*Poacynum tauricum* (Pobed.) Mavrodiev, Laktionov & Yu.E.Alexeev; *Trachomitum tauricum* (Pobed.) Pobed.; *Trachomitum venetum* (L.) Woodson subsp. *таурікум* (Pobed.) Greuter & Burdet)

- На півдні Криму. Вважається кримським ендеміком. Критичний вид; описаний лише за двома гербарними зразками, знайденими В.М. Сарандінакі 18.VI.1911 в околицях Феодосії які, як зазначає Л.А. Привалова (цит. за Yena 2012), могли належати одній пошкодженій рослині, що стало причиною сумніву в таксономічному статусі *A. tauricum*. Критичними, за О.Д. Віслюліною (Wissjulina 1957a), є також недостатність автентичного матеріалу для опису виду. Проте, як зазначає А.В. Єна

(Yena 2012), його спеціальні дослідження підтверджують достатньо чітку таксономічну відокремленість цієї ендемічної рослини (зокрема, на рівні підвиду).

ASCLEPIAS L.

Близько 25 (24 за POWO 2025) видів, поширених у Північній та Південній Америці, а також у Південній Африці. В Україні один вид.

Asclepias syriaca L.

- Майже по всій Україні, як здичавіла рослина, що раніше культивувалася, а нині є інвазійним видом-трансформером, що становить значну загрозу для довкілля.

CYNANCHUM L.

Понад 50 видів, поширених у середніх та південних широтах Земної кулі. В Україні один вид.

Cynanchum acutum L.

- На півдні Степу в літоральній смузі Чорного і Азовського морів, рідше вздовж берегів Дніпра та Сіверського Дінця, а також майже по всьому Криму, особливо у степовій частині.

NERIUM L.

Середземноморський ірано-туранський монотипний рід; як у культурі – широко поширений у субтропіках Азії, Африки, Центральної й Південної Америки. В Україні один вид.

**Nerium oleander* L.

- У Криму (культивується у відкритому ґрунті). Вирощується також як кімнатна декоративна рослина (красивий кущ із супротивними, шкірястими вічнозеленими листками й рожевими квітками, зібраними у верхівкові суцвіття). Рослина отруйна (кора та листки містять молочний сік, у якому є кілька глюкозидів).

PERIPLOCA L.

Близько 20 видів, поширених у Середземномор'ї, Північній та Центральній Африці, Малій, Центральній та Південно-Східній Азії. В Україні один вид.

*!*Periploca graeca* L.

- Наводиться для півдня Правобережного Степу (Одеська область, м. Вилкове), Південного берега Криму (м. Ялта), у культурі та як здичавіла рослина.

VINCA L.

Невеликий за обсягом рід, що включає сім видів, поширених у Південній, Середній та Південно-Східній Європі, у Передній та Малій Азії; як інтродуковані рослини – у Північній Європі, Південно-Східній Азії, на сході Африки, у Північній і Південній Америці. В Україні – три види, з яких лише один культивується та іноді дичавіє.

Vinca herbacea Waldst. & Kit.

- У Лісостепу та Степу, а також майже по всьому Криму (крім яйл). Широко культивується на Південному березі Криму. Варіює за формою листків, розмірами та забарвленням квіток.

*!*Vinca major* L. [*Vinca major* L. subsp. *major*]

- В Україні вид представлений типовим підвидом, рослини якого культивуються, а іноді й дичавіють (найчастіше в Криму).

Vinca minor L.

- Майже по всій території України; наводиться також для Криму (Wissjulina 1957a, Privalova 1972, Pobedimova 1978), але А.В. Єна не цитує (як і *V. major*), оскільки в Криму вони «є культивантами або реліктами культивування» (Yena 2012: 58).

VINCETOXICUM Wolf

Понад 260 видів, поширених у помірних, субтропічних та тропічних районах Євразії, Африки, Австралії, Нової Зеландії; як інтродуковані – у Північній Америці. Раніше до роду *Vincetoxicum* включали значно меншу кількість видів (близько 100), проте в останній час його обсяг розширився більше ніж удвічі за рахунок включення до

його складу низки родів підтриби *Tylophorinae* K.Schum. (*Biondia* Schlechter, *Blyttia* Arnott, *Diplostigma* K.Schum., *Goydera* Liede, *Pleurostelma* Baillon, *Rhyncharrhena* Mueller і *Tylophora* R.Brown) (Liede-Schumann *et al.* 2012, Liede-Schumann & Meve 2018). Доцільність такого широкого трактування обсягу роду була підтверджена молекулярно-філогенетичними даними (Liede *et al.* 2002, Yamashiro *et al.* 2004, Kidyoo & Kidyoo 2023, Kidyoo *et al.* 2023). Таксономічно складний рід, який часто «змішували» з родом *Cynanchum* L., проти чого також заперечувало чимало дослідників (Shan *et al.* 2021). Як вважає В.М. Остапко (Ostapko 1995), що опрацьовував рід *Vincetoxicum* для Південного Сходу України, цей таксон у широкому розумінні є збірною групою географічних і, значною мірою, екологічних рас, між якими немає чітких меж – ні морфологічних, ні екологічних. Ідентифікацію видів значною мірою ускладнюють наявність численних гібридних форм (Zefirov 1957). Основними діагностичними ознаками для ідентифікації видів є колір та розміри віночка, форма його лопатей та характер опушення внутрішніх часток. Вегетативні морфологічні особливості часто різьче гомоморфні серед близькоспоріднених видів, тому не мають істотного діагностичного значення. В Україні рід *Vincetoxicum* представлений десятьма видами та двома підвидами (без типових).

***Vincetoxicum donetzicum* Ostapko**

- У Донецькому Лісостепу; за автором виду є східнопричорноморським ендеміком. Описаний з лісового заказника «Бердянський» у заплаві р. Кринка в Амвросіївському районі Донецької області. Від близького *V. scandens* Sommier & Levier відрізняється коротшими квітконіжками, голим віночком, трикутною формою лопатей коронки, майже паралельними щодо червоного тільця полініями; від *V. flavum* Ostapko, *V. rossicum* Ostapko та *V. ucrainicum* Ostapko – темнофіолетовим голим віночком; від *V. schmalhauseni* (Kusn.) Litv. – дуже витким стеблом, більшими листками, коронкою без проміжних зубчиків (Ostapko 1995). Визнається в цитованих електронних базах даних (Hassler 1994–2025, Euro+Med Plant Base 2025, POWO 2025), але видовий статус потребує підтвердження.

***Vincetoxicum flavum* Ostapko**

- У Донецькому Лісостепу; наводиться також для Криму (на основі гербарного зразка, перевизначеного автором виду, що зберігається в гербарії JALT). Описаний із околиць с. Хрестище Краматорського району Донецької області. Від кавказько-малоазійського *V. rehmannii* Boiss. (який, ймовірно помилково, наводиться А.В. Єною (Yena 2012) також для Криму), відрізняється лише округлими в основі листками, дрібнішими квітками, формою полініїв; від *V. juzepczukii* (Pobed.) Privalova ex Wissjul. – довшими стеблами, більшими листками, при основі округлими, а не серцеподібними, довшими черешками та квітконосами, коронкою без проміжних зубчиків; від *V. scandens* Sommier & Levier – жовтими квітками, формою полініїв, вузьким півчастим придатком пиляка, коротшими квітконіжками (Ostapko 1995). Визнається в цитованих електронних базах даних (Hassler 1994–2025, Euro+Med Plant Base 2025, POWO 2025), але видовий статус потребує підтвердження.

***Vincetoxicum fuscum* (Hornem.) Endl. [*Vincetoxicum fuscum* (Hornem.) Endl. subsp. *fuscum*] (*Alexitoxicon intermedium* (Taliev) Pobed.; *Alexitoxicon maeoticum* (Kleopow) Pobed.; *Alexitoxicon minus* (K.Koch) Pobed.; *Antitoxicon intermedium* (Taliev) Pobed.; *Antitoxicon maeoticum* (Kleopow) Pobed.; *Antitoxicon minus* (K.Koch) Pobed.; *Asclepias fuscata* Hornem.; *Cynanchum fuscum* (Hornem.) K.Schum., isonym; *Cynanchum fuscum* (Hornem.) Link; *Cynanchum intermedium* Kleopow, non N.E.Br.; *Cynanchum maeoticum* Kleopow; *Cynanchum minus* K.Koch; *Vincetoxicum intermedium* Taliev; *Vincetoxicum maeoticum* (Kleopow) Barbar.; *Vincetoxicum minus* (K.Koch) K.Koch, isonym; *Vincetoxicum minus* (K.Koch) Walp.)**

- У Донецькому Лісостепу, Правобережному (Дніпропетровська область) та Лівобережному (Луганська, Донецька області) Злаково-Лучному Степу, Полиновому Злаковому Степу (Херсонська область), а також у Криму. Раніше для Криму вид наводився як *V. minus* (K.Koch) K.Koch (Privalova 1972). В Україні вид представлений типовим підвидом.

Vincetoxicum hirundinaria Medik.

В Україні вид представлений трьома підвидами:

a. **Vincetoxicum hirundinaria** Medik. subsp. **hirundinaria** (*Alexitoxicon cretaceum* (Pobed.) Pobed.; *Antitoxicum cretaceum* Pobed.; *Antitoxicum laxum* (Bartl.) Pobed.; *Antitoxicum officinale* Pobed.; *Asclepias alba* Gilib., nom. illeg.; *Asclepias alba* Mill.; *Asclepias vincetoxicum* L.; *Cynanchum laxum* Bartl.; *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers.; *Vincetoxicum cretaceum* (Pobed.) Wissjul.; *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. subsp. *cretaceum* (Pobed.) Markgr.; *Vincetoxicum laxum* (Bartl.) K.Koch; *Vincetoxicum officinale* Moench, nom. superfl.)

• По всій Україні, включно з Кримом. Раніше для України ([Wissjulina 1957a](#)) типовий підвид (у ранзі виду) одночасно наводився як *Vincetoxicum cretaceum*, *V. laxum*, *V. officinale*, або як *V. laxum* та *V. hirundinaria* ([Glagoleva 1987](#)). Суттєвих відмінностей між *V. cretaceum* та *V. laxum* немає, а діагностичні ознаки, за якими їх раніше відрізняли (зонтики: 2–6-квіткові, розміщені по 1–2 на кожному квітконосі у *V. cretaceum*, та 5–6-квіткові, розміщені по 2–3 на квітконосі у *V. laxum*) не є достатніми для розрізнення цих видів. Не стабільні (через наявність проміжних варіантів) і такі ознаки, як форма верхівки листків та їх консистенція (довго і гостро-відтягнуті, щільні у *V. laxum* та лише трохи відтягнуті на верхівці, майже шкірясті у *V. cretaceum*) і колір квіток (блідо-жовті у *V. laxum* чи зеленуваті у *V. cretaceum*). Тому виділення їх як окремих видів ([Wissjulina 1957a](#)) чи підвидів ([POWO 2025](#)) не є виправданим.

b. **Vincetoxicum hirundinaria** Medik. subsp. **jailicola** (Juz.) Markgr. (*Alexitoxicon jailicola* (Juz.) Pobed.; *Alexitoxicon tauricum* (Pobed.) Pobed.; *Antitoxicum jailicola* (Juz.) Pobed.; *Antitoxicum tauricum* (Pobed.) Pobed.; *Cynanchum jailicola* (Juz.) Juz.; *Vincetoxicum jailicola* Juz.; *Vincetoxicum laxum* (Bartl.) K.Koch var. *jailicola* (Juz.) Wissjul.; *Vincetoxicum tauricum* Pobed.)

• У Криму; за свідченням В.М. Остапка ([Ostapko 2018](#)) відмічений також на Донецькому кряжі. Видовий/підвидовий статус сумнівний, як і недоведеними (через наявність проміжних форм) є відмінності між *V. jailicola* і *V. tauricum*: листки потовщені, зонтики небагатоквіткові, по 2 на кожному квітконосі; коронка з 5 проміжними зубцями (*V. jailicola*), чи листки шкірясті, зонтики малоквіткові, по 2–3 на кожному квітконосі; коронка без проміжних зубців (*V. tauricum*). А.В. Єна ([Yena 2012](#): 57) вважає, що «ознаки, які приписують *V. jailicola*, неповні і суперечливі», що стало однією з причин включення Б.М. Зефіровим ([Zefirov 1957](#)) *V. jailicola* до синонімів *V. laxum* (у нашому трактуванні типового *V. hirundinaria*). Варіабельними й ненадійними (за свідченнями А.В. Єни та деяких авторів: [Wissjulina 1957a](#), [Zefirov 1957](#)) є діагностичні ознаки *V. tauricum* (консистенція та форма листків, характер росту й галузження стебла, форма віночка, структура суцвіття та листівки), що стало підставою зближувати його з *V. laxum* ([Zefirov 1957](#), [Glagoleva 1987](#)), чи навіть звести в синоніми до останнього ([Wissjulina 1957a](#)).

c. **Vincetoxicum hirundinaria** Medik. subsp. **stepposum** (Pobed.) Markgr. (*Alexitoxicon albobianum* (Kusn.) Pobed.; *Alexitoxicon stepposum* (Pobed.) Pobed.; *Antitoxicum albobianum* (Kusn.) Pobed.; *Antitoxicum officinale* Moench var. *stepposum* (Pobed.) Serg.; *Antitoxicum stepposum* Pobed.; *Cynanchum albobianum* Kusn.; *Cynanchum stepposum* (Pobed.) Juz.; *Vincetoxicum albobianum* (Kusn.) Kuth., isonym; *Vincetoxicum albobianum* (Kusn.) Pobed.; *Vincetoxicum stepposum* (Pobed.) Á.Löve & D.Löve; *Vincetoxicum stepposum* (Pobed.) Pobed., isonym; *Vincetoxicum stepposum* (Pobed.) Popescu, isonym)

• На півдні Степу та в Криму. Синонімом підвиду є назва виду *V. albobianum* (Kusn.) Pobed., що наводився у попередньому виданні чекліста флори України ([Mosyakin & Fedoronchuk 1999](#)), а також А.В. Єною ([Yena 2012](#)) для Криму. Із проаналізованих онлайн баз даних як окремий вид *V. albobianum* наводиться лише в Euro+Med Plant Base ([2025](#)).

Vincetoxicum juzepczukii (Pobed.) Privalova ex Wissjul. (*Alexitoxicon juzepczukii* (Pobed.) Pobed.; *Antitoxicum juzepczukii* Pobed.; *Cynanchum juzepczukii* (Pobed.) Borhidi, in clavi; *Vincetoxicum juzepczukii* (Pobed.) Markgr., isonym)

• У Криму. Видовий статус потребує підтвердження. Вид визнається в проаналізованих нами онлайн базах даних. Однак, А.В. Єна ([Yena 2012](#)), посилаючись на М.М. Цвельова, який допускав можливість об'єднання виду з кавказьким *V. rehmannii* Boiss., звів назву *V. juzepczukii* в синонім *V. rehmannii*.

Vincetoxicum rossicum (Kleopow) Barbar. (*Antitoxicum rossicum* (Kleopow) Pobed.; *Cynanchum rossicum* (Kleopow) Borhidi; *Cynanchum rossicum* Kleopow; *Vincetoxicum officinale* Moench var. *rossicum* (Kleopow) Grodz.)

- У Лівобережному Лісостепу, Лівобережному Злаково-Лучному Степу (Дніпропетровська та Луганська області), а також дуже рідко на Гологоро-Кременецькому кряжі (Кременецькі гори) (Mosyakin et al. 2017).

Vincetoxicum scandens Sommier & Levier (*Alexitoxicon scandens* (Sommier & Levier) Pobed.; *Antitoxicum scandens* (Sommier & Levier) Pobed.; *Cynanchum scandens* (Sommier & Levier) Kusn.; *Vincetoxicum amplifolium* K.Koch)

- У Лівобережному та Донецькому Лісостепу, Лівобережному Злаково-Лучному Степу, Правобережному Злаковому Степу та в Криму.

Vincetoxicum schmalhausonii (Kusn.) Litv. (*Alexitoxicon schmalhausonii* (Kusn.) Pobed.; *Antitoxicum schmalhausonii* (Kusn.) Pobed.; *Cynanchum schmalhausonii* Kusn.; *Vincetoxicum schmalhausonii* (Kusn.) Stankov, isonym; *Vincetoxicum schmalhausonii* (Kusn.) Markgr., isonym)

- У Криму.

Vincetoxicum svetlanae Ostapko

- У Донецькому Лісостепу (локальний ендемік Донецької височини). За автором виду (Ostapko 2018), від *V. flavum* відрізняється зеленим забарвленням віночка, дрібними голими квітками, однорядним опушенням стебла; від *V. ucrainicum* – зеленим забарвленням віночка, слабшим опушенням стебла, формою листків; від *V. rossicum* – зеленим забарвленням віночка, однорядним опушенням стебла. Видовий статус потребує підтвердження. Не виключено, що це лише одна з гібридних форм, хоча як вид він наводиться у двох цитованих нами базах даних (Hassler 1994–2025, POWO 2025).

Vincetoxicum ucrainicum Ostapko

- У Донецькому Лісостепу; наводиться також для Криму (на основі гербарного зразка, перевизначеного автором виду, що зберігається в гербарії JALT). Описаний із околиць с. Хрестище Краматорського району Донецької області. Від *V. rossicum* відрізняється довшим, дуже витким однорядно опушеним стеблом, значно більшими, серцеподібними біля основи, листками, бурими опушеними квітками, глибше надрізаною коронкою без проміжних зубчиків, вужчим плівчастим придатком пиляка; від *V. maeoticum* (Kleopow) Barbar. (у нашому трактуванні *V. fuscatum*) – довшим, дуже витким однорядно опушеним стеблом, більшими листками, менш опушеними квітками, коронкою без проміжних зубчиків; від *V. scandens* – бурими квітками, глибше надрізаною коронкою, формою полінів та червоного тільця, вужчим плівчастим придатком пиляка (Ostapko 1995). Визнається в проаналізованих електронних базах даних, але видовий статус потребує підтвердження.

Gentianaceae Juss., 1789, nom. cons.

Родина *Gentianaceae* Juss. включає 102 роди (105, за POWO 2025) і близько 1750 видів (Struwe & Albert 2002, Kadereit & Bittich 2015). Це однорічні або багаторічні трави, рідше кущі, дерева або ліани (у тропіках), що поширені в усіх частинах світу, крім Антарктиди, в основному в північній помірній зоні, хоча багато з них також трапляються в субтропічних регіонах і гірських тропіках. В Україні родина *Gentianaceae* представлена сімома родами, що включають 24 види, два з яких потребують підтвердження та чотири підвиди (без типових), з яких один потребує підтвердження.

BLACKSTONIA Huds.

Нечисельний рід, з 4 видами, поширеними в Середземномор'ї та Центральній Європі, і як натуралізовані – в Південній Америці, Австралії та Новій Зеландії. В Україні відомі два види, один з яких потребує підтвердження.

?**Blackstonia acuminata** (W.D.J.Koch & Ziz) Domin [*Blackstonia acuminata* (W.D.J.Koch & Ziz) Domin subsp. *acuminata*] (*Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. subsp. *acuminata* (W.D.J.Koch & Ziz) Dostál; *Blackstonia serotina* (W.D.J.Koch ex Rchb.) Beck; *Chlora acuminata* W.D.J.Koch & Ziz; *Chlora perfoliata* (L.) L. var. *acuminata* (W.D.J.Koch & Ziz) Griseb.)

• Наводиться для Закарпаття (Закарпатська рівнина). Можливо є зниклою рослиною (Shyian 2008). Уперше *B. acuminata*, яка зрідка трапляється в Середземномор'ї та в Середній Європі, для території України наведена в праці С. Фодора «Флора Закарпаття» (Fodor 1974). У ній автор вказує вид для околиць с. Вилок (нині Берегівський район), посилаючись на опубліковану в 1933 році роботу чеського ботаніка К. Domin, де цей локалітет серед інших згадується для запропонованої комбінації *B. acuminata* (Koch & Ziz) Domin (1933, Bull. Inter. Acad. Sci. Prag. 34: 25). Надалі, великі флористичні зведення, такі як «Флора европейской части СССР» (Tsvelev 1978), «Определитель высших растений Украины» (Chopyk 1987), «Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist» (Mosyakin & Fedoronchuk 1999), підтверджували наявність цього виду у флорі України. Спеціальні пошуки *B. acuminata* в природі та його гербарних зразків із Закарпаття не були успішними. Аналіз літературних джерел показав, що всі автори так або інакше спираються лише на згадку виду в праці Domin (1933), причому в жодній роботі ні до цієї дати, ні пізніше, *B. acuminata* для території України не наводилася. Сумнівною є й ймовірність знахідки виду в Закарпатті. Так, найближчий ізольований і, натепер, утрачений локалітет *B. acuminata* знаходиться на заході Румунії (Prodan 1939, Țopa 1961) і є крайньою східною точкою поширення виду в Європі. Крім того, представники роду *Blackstonia* є вразливими до зміни гідрологічного режиму й антропогенного впливу. Тож, якщо *B. acuminata* була знайдена в минулому в околицях с. Вилок, то за майже столітню історію цих земель під впливом різних чинників могли відбутися зміни в межах місць виростання виду, які виявилися катастрофічними для нього (Shyian 2008). Тому, враховуючи дані С. Фодора (Fodor 1974), ми вважаємо *B. acuminata* видом, що давно зник з території України.

Blackstonia perfoliata (L.) Huds. [*Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. subsp. *perfoliata*] (*Chlora perfoliata* (L.) L.; *Gentiana perfoliata* L.; *Seguiera perfoliata* (L.) Kuntze)

• Вид був відомий з Криму (Південний берег, від м. Алупка до м. Алушта) від XIX століття до 1955 року. Довгий час вважався зниклим (Shyian 2008). Повторні знахідки його були зроблені в 2012 році у межах Байдарської долини (окол. с. Орлине, Бахчисарайського району) (Fatoryga et al. 2013, Shyian 2014) та в 2022 роках в околицях с. Албат Бахчисарайського району (<https://www.inaturalist.org/observations/125360820>).

CENTAURIUM Hill

Близько 25 видів, поширених в Євразії, Північній Африці, Північній Америці; кілька видів натуралізувалися на різних континентах. В Україні – чотири види та три підвиди (без типових).

Centaurium erythraea Rafn

В Україні вид представлений двома підвидами:

a. **Centaurium erythraea** Rafn subsp. **erythraea** (*Centaurium erythraea* Rafn subsp. *austriacum* (Ronniger ex Fritsch) Kožuharov & A.V.Petrova; *Centaurium erythraea* Rafn subsp. *austriacum* (Ronniger ex Fritsch) Holub, comb. superfl.; *Centaurium minus* Moench; *Centaurium minus* Moench subsp. *austriacum* (Ronniger ex Fritsch) O.Schwarz; *Centaurium minus* Moench var. *austriacum* (Ronniger ex Fritsch) Soó; *Centaurium umbellatum* Gilib. ex Beck, nom. superfl.; *Erythraea centaurium* (L.) Pers.; *Gentiana centaurium* L.)

• По всій Україні, нерідко. У Карпатах трапляється до нижнього лісового поясу. Раніше для України (Wissjulina 1957b) таксон наводився під назвою *Centaurium minus* Moench.

b. **Centaurium erythraea** Rafn subsp. **turcicum** (Velen.) Melderis (*Centaurium minus* Moench subsp. *turcicum* (Velen.) Soó; *Centaurium turcicum* (Velen.) Bornm.; *Centaurium umbellatum* Gilib. var. *turcicum* (Velen.) Stoj. Stef. & Kitan.; *Erythraea turcica* Velen.)

• У Північному Причорномор'ї, Приазов'ї та в Криму. У чеклісті флори України (Mosyakin & Fedoronchuk 1999) назва *Centaurium turcicum* помилково синонімізується з *C. anatolicum* (K.Koch) Tzvelev (остання назва вважається синонімом типового виду *C. pulchellum* (Sw.) Hayek ex Hand.-Mazz., Stadlm., Janch. & Faltis).

Centaurium littorale (Turner) Gilmour (*Chironia littoralis* Turner)

В Україні вид представлений двома підвидами:

a. ?**Centaurium littorale** (Turner) Gilmour subsp. **littorale** (*Centaurium vulgare* Rafn, nom. illeg.)

• Західно-північноєвропейський (атлантичний) вид/підвид. Наводиться для України (Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Onyshchenko et al. 2022, POWO 2025), але його наявність в Україні потребує підтвердження.

b. ***Centaurium littorale*** (Turner) Gilmour subsp. ***uliginosum*** (Waldst. & Kit.) Rothm. ex Melderis (*Centaurium uliginosum* (Waldst. & Kit.) Fritsch; *Centaurium uliginosum* (Waldst. & Kit.) G.Beck ex Ronn, comb. superfl.; *Centaurium vulgare* Rafn subsp. *uliginosum* (Waldst. & Kit.) Soó; *Erythraea uliginosa* Waldst. & Kit.)

• Майже по всій Україні, але переважно на Лівобережжі.

Centaurium pulchellum (Sw.) Hayek ex Hand.-Mazz., Stadlm., Janch. & Faltis [*Centaurium pulchellum* (Sw.) Hayek ex Hand.-Mazz., Stadlm., Janch. & Faltis subsp. *pulchellum*] (*Centaurium anatolicum* (K.Koch) Tzvelev; *Chironia centaurium* (L.) F.W.Schmidt var. *pulchella* (Sw.) DC.; *Chironia pulchella* (Sw.) Willd.; *Cicendia pulchella* Griseb.; *Erythraea anatolica* K.Koch; *Erythraea centaurium* (L.) Pers. subsp. *pulchella* (Sw.) Hook.f.; *Erythraea pulchella* (Sw.) Hornem., nom. illeg.; *Erythraea ramosissima* Pers., nom. illeg.; *Erythraea ramosissima* var. *pulchella* (Sw.) Griseb.; *Gentiana pulchella* Sw.)

• Зрідка по всій Україні, крім гірських районів і Полинового Степу, а також у Криму (північна та центральна степова частина, передгір'я та Південний берег Криму). Синонімом типового *C. pulchellum* є назва виду *C. anatolicum*, що наводився в чеклісті флори України (Mosyakin & Fedoronchuk 1999) як окремий вид. У степовій, лісостеповій частинах України, а також на півдні Криму крім типового різновиду поширений також різновид ***C. pulchellum*** var. ***altaicum*** (Griseb.) Cufod. який, на нашу думку, краще приймати в ранзі підвиду. Раніше (Wissjulina 1957b, Chopyk 1987) вид наводився під назвою *Centaurium meyeri* (Bunge) Druce (= *C. pulchellum* (Sw.) Hayek ex Hand.-Mazz., Stadlm., Janch. & Faltis subsp. *meyeri* (Bunge) Tzvelev; = *C. pulchellum* var. *meyeri* (Bunge) Omer; = *Erythraea meyeri* Bunge). Нещодавно *C. pulchellum* був виявлений на північній межі ареалу, у Кіровоградській області (Новоукраїнський район, Войнівський заказник, р. Плетений Ташлик), де рослини виростили у періодично затоплюваній прибережній смузі: «...вис. 131 м, 48.3799° пн.ш., 31.49289° сх.д., 23 червня 2021 р., колектор К. Лавріненко» (Moysiienko et al. 2023). Слід відмітити, що цей білокрітковий різновид/підвид не рідкість у гербарних колекціях, і його вищещитована знахідка є лише однією серед чисельних точок у південно-східній частині материкової України. Зокрема, В.П. Коломійчук неодноразово збирав *C. pulchellum* у Приазов'ї (KW), але в Криму він трапляється дуже рідко на відкритих засолених луках і по берегах водойм.

Centaurium tenuiflorum (Hoffmanns. & Link) Fritsch

В Україні вид представлений двома підвидами:

a. ?***Centaurium tenuiflorum*** (Hoffmanns. & Link) Fritsch subsp. ***acutiflorum*** (Schott) Zeltner (*Centaurium acutiflorum* (Schott) Druce; *Centaurium tenuiflorum* (Hoffmanns. & Link) Fritsch var. *acutiflorum* (Schott) Zeltner; *Erythraea acutiflora* Schott).

• Наводиться для чорноморського узбережжя Криму (POWO 2025), але, ймовірно, помилково. Підвид описаний із західної частини Середземномор'я, де поширений по узбережжю Іспанії та на о. Сардинія. Уперше його для Криму навів К. Jacobsen у «Flora of Turkey» (Jacobsen 1978). Але серед досліджених нами екземплярів з Криму *C. tenuiflorum* subsp. *acutiflorum* не виявлений й в Україні трапляється, мабуть, лише типовий підвид.

b. ***Centaurium tenuiflorum*** (Hoffmanns. & Link) Fritsch subsp. ***tenuiflorum*** (*Centaurium pulchellum* (Sw.) Hayek ex Hand.-Mazz., Stadlm., Janch. & Faltis subsp. *tenuiflorum* (Hoffmanns. & Link) Maire)

• У Криму, де зрідка трапляється на вологих прибережних пісках.

GENTIANA L.

Близько 370 видів (342 за POWO 2025), поширених по всьому світу, крім африканських регіонів південніше Сахари. Центром видового різноманіття є Китай (близько 250 видів), де дотепер описують нові види і різновиди роду (Struwe & Albert 2002, Kadereit & Bittrich 2015, Favre et al. 2020). Вважається, що крім основного Тибето-Гімалайського центру різноманіття роду, вторинними центрами є гори Європи та Північна Америка (Struwe & Albert 2002, Favre et al. 2020). Декілька ендемічних видів трапляються також на вершинах тропічних гірських хребтів, зокрема в Центральній і

Південній Америці, північно-західній Африці, а також у південно-східній Азії та Австралії. В Україні представлений 11 видами, з яких один є гібридогенним (*G. × charpentieri*) і потребує підтвердження.

Gentiana acaulis L. [*Gentiana acaulis* L. subsp. *acaulis*] (*Ciminalis acaulis* (L.) Borkh.; *Ericala acaulis* (L.) A.Löve & D.Löve; *Gentiana excisa* C.Presl; *Gentiana kochiana* Perr. & Songeon)

- У Карпатах: альпійський та субальпійський пояси (Чорногора, Свидовець, Мармароські Альпи, Чивчино-Гринявські гори, Горгани, Східні Бескиди й низькі полонини) і дуже рідко на галявинах лісового поясу. В Українських Карпатах зрідка трапляється альбінос, білокріткова форма – *G. acaulis* L. f. *alba* S.Redžić. Зокрема, така форма відома з гори Шешул, а в 2024 вона була зафіксована також на горі Крачунеска (<https://www.inaturalist.org/observations/223535188>). Охороняється як рідкісний вид ([The list 2021](#)).

Gentiana asclepiadea L. (*Coilantha asclepiadea* G.Don; *Dasystephana asclepiadea* (L.) Borkh.; *Pneumonanthe asclepiadea* (L.) F.W.Schmidt)

- У Карпатах до високогір'я і на Розточчі (наводиться для околиць м. Львів). Іноді трапляється білокріткова форма *G. asclepiadea* L. f. *albiflora* Murr. ex Hegi, яка була виявлена, зокрема, в Мармароських Альпах.

?**Gentiana × charpentieri** E.Thomas ex Hegetschw. [*Gentiana lutea* L. × *Gentiana punctata* L.] (*Gentiana × doerfleri* Ronniger)

- Наводиться для України ([Mosyakin & Fedoronchuk 1999](#), [POWO 2025](#)), але потребує підтвердження. На сьогодні документальних даних про поширення цього гібриду в Українських Карпатах немає, але ймовірність його можливої знахідки висока.

Gentiana cruciata L. (*Dasystephana cruciata* (L.) Zuev; *Ericala cruciata* G.Don; *Gentianusa cruciata* (L.) Pohl; *Hippion cruciatum* F.W.Schmidt; *Pneumonanthe cruciata* (L.) Zuev; *Tretorrhiza cruciata* Delarbre)

- У лісових районах і Лісостепу, у Криму й Карпатах (до субальпійського поясу), зрідка. Одним із факторів відносно рідкісного поширення виду є те, що його місця виростання розоряються. Однак там, де на деякий час не буде активного землеробства, вид може поновитися самостійно.

Gentiana laciniata Kit. & Kanitz (*Gentiana pyrenaica* auct., non L.; *Gentiana pyrenaica* L. var. *laciniata* (Kit. ex Kanitz) Jáv.)

- У Карпатах (високогір'я: Чорногора, Свидовець, Чивчино-Гринявські гори). Охороняється як рідкісний вид ([The list 2021](#)).

Gentiana lutea L. [*Gentiana lutea* L. subsp. *lutea*]

- У Карпатах (високогір'я: хребти Чорногора, Свидовець, Горгани, Мармароські Альпи, Полонина Боржава). В Україні таксон представлений типовим підвидом. Охороняється як вразливий вид ([The list 2021](#)).

Gentiana nivalis L. (*Calathiana nivalis* (L.) Delarbre)

- У Карпатах, відома лише одна популяція (хребет Свидовець, гора Близниця) ([Shyian & Dzhus 2005](#)). Охороняється як зникаючий вид ([The list 2021](#)).

Gentiana pneumonanthe L. (*Dasystephana pneumonanthe* (L.) Sojak; *Pneumonanthe vulgaris* F.W.Schmidt)

- Майже по всій Україні; у Криму – відсутній. Крім типової, в Україні трапляються ще три форми: *G. pneumonanthe* L. f. *diffusa* Griseb., *G. pneumonanthe* f. *latifolia* Scholler і *G. pneumonanthe* f. *minor* Brot. Форму f. *diffusa* вирізняють стебла до 60–70 см заввишки, що інтенсивно галузяться від середини стебла, а f. *latifolia* має міцне стебло до 60 (65) см заввишки й еліптично-ланцетні листки при основі стебла 3–4 см завширшки, з 3–5 жилками. Обидві наведені форми поширені на Поліссі на багатих гумусом ґрунтах. У той же час f. *minor*, яка зрідка трапляється на болотистих луках й у передгір'ї Карпат до 400 м н. р. м., має тонкі стебла 4–15 (20) см заввишки, а суцвіття зазвичай – 1 (3)-кріткове ([Shyian 2014](#)).

Gentiana punctata L.

- У Карпатах (високогірні луки на криволіссі: Чорногора, Свидовець, Горгани, Мармароські Альпи, Чивчино-Гринявські гори: масив Гнетеса-Команова, гора Сулігул) ([Shyian & Chorney 2009](#)).

Gentiana utriculosa L. (*Gentiana bucovinensis* Herbach; *Hippion utriculosum* (L.) F.W.Schmidt)

- У Карпатах. Наводиться для Буковинських Карпат і нещодавно підтверджено також для Чивчино-Гринявських гір (околиці сіл Сарата і Селятин Путильського району Чернівецької області)

(Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Chorney & Shiyan 2009, Chorney et al. 2010, Chopyk & Fedoronchuk 2015). Охороняється як зникаючий вид (The list 2021).

Gentiana verna L. [**Gentiana verna** L. subsp. **verna**] (*Calathiana verna* (L.) Holub)

- Аркто-альпійський вид, відомий в Україні з околиць смт Ясіня Рахівського району Закарпатської області (Zyman & Vainagiy 1991, Chopyk & Fedoronchuk 2015). За гербарними зразками В. Дзедушицького (1861 рік) та С. Турчеї (1878 рік) вид був поширений на хребті Червоний Верх (Східні Бескиди й низькі полонини в межах Львівської області), але ці локалітети давно втрачені. Охороняється як зникаючий вид (The list 2021).

- Для України (Карпати) помилково наводився ще один білокрітковий вид – *Gentiana frigida* Haenke (Hassler 1994–2025, Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Chopyk & Fedoronchuk 2015, Euro+Med Plant Base 2025, POWO 2025). Дослідження показали, що цей вид в Українських Карпатах відсутній. Наразі єдиним білокрітковим тирличем в Україні є форма *G. acaulis* L. f. *alba* S.Redžić.

- У багатьох авторитетних літературних джерелах для України (Карпат) наводиться *Gentiana clusii* Perr. & Sonceon [*G. clusii* Perr. & Sonceon subsp. *clusii*] (= *Ciminalis clusii* (E. P. Perr. & Sonceon) Holub). Вид морфологічно дуже близький до *G. acaulis*, однак чітко відрізняється за екологією: рослини *G. clusii* виростають на сухих, добре прогрітих вапнякових ґрунтах, тоді як *G. acaulis* – на бідних кам'янистих. Через їх високу морфологічну подібність є численні випадки помилкового визначення цих видів. *Gentiana clusii* – типовий піренейсько-альпійський вид, східна межа ареалу якого проходить на півдні по Балканах (відомий в Динарських Альпах у Хорватії) та Апусенах (Західні Карати), а на півночі – у Татрах (причому в Польщі вид відомий лише з одного локалітету, а всі інші знаходяться у Словаччині). Сучасні дослідження вказують на те, що «татранський» і «апусенський» осередки виду – це приклади його ізольованих анклавів (Bartók et al. 2015). На сьогодні румунські дослідники не підтвердили знаходження *G. clusii* в Південних Карпатах, як і немає жодних доказів про поширення виду в Східних Карпатах. Всі гербарні зразки про наявність *G. clusii* в Українських Карпатах є результатом їх неправильного визначення і стосуються *G. acaulis*.

- Крім вищенаведених видів для Криму раніше наводився ще один вид – *Gentiana septemfida* Pall. (Yena 2012), але за дуже давніми відомостями Х. Стевена 1857 року, який повідомляв про знахідку цього виду П. Палласом з гори Чатирдаг. З тих пір цей малоазійсько-ірано-туранський вид ніким більше для Криму не наводився. Можливо на XVIII століття це був єдиний рефугіум виду в Криму і на сьогодні він зник.

GENTIANELLA Moench

Рід *Gentianella* Moench виділений на базі підроду *Gentianella* роду *Gentiana* L. Налічує близько 250 (306 за POWO 2025) видів, поширених в Євразії, північно-західній Африці, Австралії, Новій Зеландії та в Південній Америці, де зосереджене найбільше різноманіття, близько 170 видів (Greimler et al. 2011, Kadereit & Bittrich 2015). За молекулярно-філогенетичними даними (ITS) рід *Gentianella* є монофілетичною групою (Von Hagen & Kadereit 2001), що включає переважно одно- або дворічні рослини, які відрізняються від типових видів *Gentiana* відсутністю перетинок між лопатями чашечки. Найближчими до *Gentianella* є роди *Gentianopsis* Ma, *Comastoma* Toyokuni, *Lomatogonium* A.Braun і *Swertia* L. В Україні рід *Gentianella* представлений трьома видами.

Gentianella amarella (L.) Börner [**Gentianella amarella** (L.) Börner subsp. **amarella**] (*Amarella quinquefida* Gilib., nom. illeg.; *Gentiana amarella* L.; *Gentiana axillaris* Rchb.; *Gentiana lingulata* C.Agardh; *Gentianella amarella* (L.) Börner subsp. *lingulata* (C.Agardh) Holub; *Gentianella axillaris* (F.W.Schmidt) Á.Löve & D.Löve; *Gentianella lingulata* (C.Agardh) N.M.Pritch.)

- У Карпатах (до субальпійського поясу), на Розточчі, Поліссі (південь), у Лісостепу та в Гірському і Південному Криму. Із численних підвидів, які нині виділяються в межах виду, в Україні представлений типовий підвид. Раніше для України вид одночасно визначався як *G. axillaris* (F.W.Schmidt) Murb. (із неправильним цитуванням авторської комбінації) і *G. lingulata* (Wissjulina 1957b), або як *G. amarella* і *G. lingulata* (Chopyk 1987, Mosyakin & Fedoronchuk 1999). Але ознаки, за якими розрізняли ці види, не є діагностичними і мінливі (забарвлення віночка, розміри й кількість вузлів стебла, форма середніх і верхніх листків, форма зубців чашечки).

Gentianella praecox (A.Kern. & Jos.Kern.) Dostál ex E.Mayer (*Gentiana carpatica* Wettst., nom. illeg.; *Gentiana germanica* Willd. subsp. *carpatica* (Beck) Hayek; *Gentiana*

germanica Willd. var. *carpatica* Beck; *Gentiana praecox* A.Kern. & Jos.Kern. var. *carpatica* (Beck) Braun-Blanq.; *Gentianella carpatica* (Beck) Börner)

• У Карпатах (субальпійський пояс). Раніше для Карпат ([Wissjulina 1957b](#)) вид наводився під нелегітимною назвою *Gentiana carpatica* Wettst. ([Fedoronchuk et al. 2004](#)). У базі даних POWO ([2025](#)) з незрозумілих причин вид для України не наводиться.

Gentianella lutescens (Velen.) Holub [*Gentianella lutescens* (Velen.) Holub subsp. *lutescens*] (*Gentiana lutescens* Velen.; *Gentiana praecox* auct., non A.Kern. & Jos.Kern.; *Gentianella austriaca* (A.Kern. & Jos.Kern.) Holub subsp. *praecox* (A.Kern. & Jos.Kern.) Holub)

• У Карпатах (на луках гірського лісового й субальпійського поясів). Раніше для Карпат ([Wissjulina 1957b](#)) вид наводився під помилковою назвою *Gentiana praecox* A.Kern. & Jos.Kern.

GENTIANOPSIS Ma

Рід *Gentianopsis* включає 24 види (18 видів за [POWO 2025](#)), поширених у помірних широтах й у горах Північної Америки та Євразії ([Struwe & Albert 2002](#), [Kadereit & Bittrich 2015](#)). Враховуючи особливості морфології та анатомії квітки, яка істотно відрізняється від інших представників *Gentiana/Gentianella*, рід виокремлений Ма ([1951](#)) на основі секції *Crossopetalum* Froel. роду *Gentiana*. В Україні один вид.

Gentianopsis ciliata (L.) Ma (*Gentiana ciliata* L.)

• У Карпатах та на Розточчі; у західній частині Лісостепу вважається зниклим ([Shyian 2014](#)).

SCHENKIA Griseb.

Невеликий за обсягом рід (5 видів), повторно виділений з поліфілетичного роду *Centaurium* Hill на основі молекулярно-філогенетичних даних ([Mansion 2004](#)). Представники роду поширені головним чином у Середземномор'ї та на Близькому Сході, а також в Австралії та Океанії (Нова Каледонія та Гаваї). В Україні рід представлений одним видом.

Schenkia spicata (L.) G.Mans. (*Centaurium spicatum* (L.) Druce, comb. supefl.; *Centaurium spicatum* (L.) Fritsch; *Chironia spicata* (L.) Willd.; *Erythraea spicata* (L.) Pers.; *Gentiana spicata* L.)

• Зрідка на півдні Степу та в Криму. Раніше вид для України визначався як *Centaurium spicatum* (L.) Fritsch. Крім типового різновиду var. *spicata* розрізняються ще два різновиди: *Schenkia spicata* var. *ramosissima* (Artemczuk) Shyian (= *Erythraea spicata* (L.) Pers. var. *ramosissima* Artemczuk) та *S. spicata* var. *tamanica* (Artemczuk) Shyian (= *Erythraea spicata* var. *tamanica* Artemczuk) ([Shyian 2014](#)).

SWERTIA L.

Рід *Swertia* включає близько 135 видів поширених в Європі (3 види), Африці (30 видів), на Мадагаскарі (1 вид), у Північній Америці (1 вид) та в Азії (100 видів). Центром видового різноманіття роду вважається Китайсько-Гімалайський регіон. Результати останніх філогенетичних досліджень показують, що *Swertia* є високопарафілетичним родом, тому встановлення його меж на основі сучасних молекулярних досліджень тривають ([Chassot et al. 2001](#), [Struwe & Albert 2002](#), [Joshi 2011](#)). В Україні рід *Swertia* представлений двома видами та одним підвидом, крім типового.

Swertia perennis L.

В Україні вид представлений двома підвидами/різновидами, які нерідко розглядаються у складі одного виду *S. perennis*, що охороняється як вразливий вид ([The list 2021](#)):

a. **Swertia perennis** L. subsp. **alpestris** (Baumg. ex Fuss) Simonk. [*Swertia perennis* L. var. **alpestris** (Baumg. ex Fuss) Sagorski & Gus. Schneider] (*Swertia alpestris* Baumg.; *Swertia perennis* L. subsp. *alpestris* (Baumg. ex Fuss) Domin & Podp., isonym; *Swertia perennis* L. var. *alpestris* (Baumg.) Kožuharov & A.V.Petrova)

• У Карпатах (Свидовець (гора Близниця), Чорногора, Чивчино-Гринявські гори, Мармароські Альпи) ([Chopyk & Fedoronchuk 2015](#)). Від типового підвиду/різновиду дещо відрізняється лише незначними морфологічними ознаками: меншою кількістю стеблових міжвузлів (2–4 (5), а не 5–8),

наявністю при основі суцвіття 1–3 (4) чергових листків, рідко два найвищих – супротивні (у типового при основі суцвіття 2–6 пар супротивних листків).

b. *Swertia perennis* L. subsp. *perennis* [*Swertia perennis* L. var. *perennis*]

• Мале Полісся, північно-західне Поділля; раніше наводився також для Розточчя, але на сьогодні підвид там зник.

***Swertia punctata* Baumg.**

• У Карпатах (Чорногора). На сьогодні підтверджені гербарними матеріалами залишаються лише місце виростання з Чорногірського масиву: урочище «Кізі Улоги» (KW 00102206; LW s.n., LE s.n.), г. Піп Іван Чорногірський (KBR 04862), окол. озера Беребенескул (KBR 4862), полонини Погорілець (KBR 00833, KBR 00834, CHER, s.n.) і Шешулька (CHER, s.n.). У 2020 році М. Бурлакою (усне повідомлення та фотоматеріали) вид було знайдено в межах гірського масиву Чивчино-Гринявських гір. Варто зазначити, що першими відомими зборами *S. punctata* з Українських Карпат були матеріали М. Hirschfeld 1927 року (KW 00102206; LW s.n., LE s.n.), тоді як найпізнішими є збори І. Чорнея, В. Буджака і А. Токарюк 2007 року, що зберігаються в гербарії Чернівецького національного університету (CHER, s.n.). Дослідники, які безпосередньо вивчають вид в природі, констатують малочисельність сучасних популяцій виду.

Для території України *S. punctata* вперше наведена А.І. Барбаричем в опрацюванні родини *Gentianaceae* для «Визначника рослин УРСР» (Barbarych 1950). Пізніше, врахувавши матеріали польських і румунських дослідників, О.Д. Вісюліна включила вид до «Флори УРСР» (Wissjulina 1957b), навівши, ймовірно за літературними даними, два локалітети для Українських Карпат: Карпати Покутські (В. Шафер) і Буковина (Ю. Продан). Не дивлячись на те, що і А.І. Барбарич у «Визначнику Українських Карпат» (Barbarych 1977), і монограф роду В.В. Письяукіна у «Флорі Європейської частини СРСР» (Pisjaukova 1978) наводять *S. punctata* для України, вид тривалий час залишався поза увагою. Причиною цьому, ймовірно, слугувала авторитетна праця В.І. Чопика «Високогірна флора Українських Карпат», у якій автор на основі власних досліджень пише: «Вказівка у «Флорі УРСР» (1957) про зростання у нас у високогір'ї *S. punctata* Baumg., ймовірно, помилкова, оскільки останній вид відомий лише від Роднянських гір в Румунії далі на південь до Балканського півострова» (Chopyk 1976: 93). Дотримуючись цієї думки в інших своїх публікаціях, В.І. Чопик, наприклад, в «Определителе высших растений Украины» (Chopyk 1987) навіть не згадує про цей вид. І лише через десятиліття *S. punctata* наводиться для України в номенклатурному списку судинних рослин (Mosyakin & Fedoronchuk 1999) та деяких інших публікаціях (Shyian 2013).

За описом, *S. punctata* відрізняється від *S. perennis* черговістю листків на стеблі, жовтим забарвленням віночка з чорнофіолетовими плямочками (у рослин *S. perennis* віночок бруднофіолетовий, із темними плямочками), довшими торочками по краю нектароносної ямочки, у 4–5 разів довшими за їхній діаметр (у *S. perennis* нектароносні ямочки по краю з торочками, які лише трохи перевищують їхній діаметр).

Rubiaceae Juss. 1789, nom. cons.

(incl. *Theligonaceae* Dumort., nom. cons.)

Родина *Rubiaceae* (з включенням до її складу родини *Theligonaceae*), є найчисельнішою за кількістю видів порядку *Gentianales* (*Apocynaceae*, *Gentianaceae*, *Rubiaceae*), яка охоплює від 500 до 800 родів (Bremer 1996, Wikström et al. 2015) та від понад 13 000 (Davis et al. 2009, POWO 2025) до понад 14 000 видів. Це четверта за чисельністю видів родина покритонасінних, що поступається лише *Orchidaceae* Juss. (25 158 видів і 830 родів: Cribb & Govaerts 2005, Govaerts et al. 2020), *Asteraceae* Bercht. & J.Presl (23 000–30 000 видів, 1535–1700 родів: Bremer 1994, Funk et al. 2005) і *Fabaceae* Lindl. (*Leguminosae* Juss.) (19 350 видів, 727 родів: Lewis et al. 2005). Представники *Rubiaceae* поширені в усіх регіонах світу; декілька видів трапляються також у приполярних районах Арктики та Антарктики (Davis & Bridson 2007), але в основному вони зосереджені у тропіках і субтропіках, де представлені переважно деревними рослинами, і лише невелика кількість родів – у помірних широтах. *Rubiaceae* є сестринською родиною до решти двох родин порядку *Gentianales* (Bremer 1996, Wikström et al. 2015, Razafimandimbison & Rydin 2024) і за сучасною класифікацією поділяється на чотири підродини: *Rubioideae*, *Cinchonoideae*, *Antirheoideae* та *Ixoroideae* (Robbrecht 1978, 1993) та 42 триби (Robbrecht & Manen 2006, Soza & Olmstead

2010, Yang *et al.* 2016). Найчисельнішим за кількістю видів у родині *Rubiaceae* є рід *Psychotria* L. (1834 видів), третій за величиною серед покритонасінних; більшість же родів мають менше 10 видів, а 211 є монотипними (Davis *et al.* 2009). Для *Rubiaceae* характерний широкий діапазон біоморф (від трав'яних рослин до ліан і невисоких дерев) та високий рівень ендемізму. На сьогодні опубліковано багато результатів молекулярно-філогенетичних досліджень, присвячених основним класам *Rubiaceae* та їх спорідненості. Більшість філогенетичних реконструкцій родини стосуються трьох підродин: *Rubioideae*, *Cinchonoideae* та *Ixoroideae* (Bremer *et al.* 1999, Bremer & Eriksson 2009, Davis *et al.* 2009, Rydin *et al.* 2009, Kainulainen *et al.* 2013, Mouly *et al.* 2014, та ін.). В Україні родина *Rubiaceae* представлена дев'ятьма родами та 65 видами (разом з гібридогенними) та п'ятьма підвидами (без типових).

ASPERULA L.

Понад 90 видів, поширених переважно у Середземномор'ї. Раніше до роду *Asperula* включали близько 200 видів, але нещодавно (Del Guacchio & Caputo 2020) із його складу було виокремлено роди *Cynanchica* P.Caputo & Del Guacchio (напівкущики з дерев'янистим, розгалуженим коревидом) і *Hexaphylla* (Klokov) P.Caputo & Del Guacchio (багаторічні, цілком голі рослини з потовщеним дерев'янистим каудексом і дуже численними, густо улисненими низенькими стеблами) і кількість видів зменшилася удвічі. В Україні три види.

Asperula arvensis L. (*Galium arvense* (L.) F.Herm.)

- У Правобережному Лісостепу (зрідка, як занесена рослина), і досить звичайно в Передгірному й Гірському Криму.

Asperula taurina L. (*Asperula caucasica* Pobed.; *Asperula propinqua* Pobed.; *Asperula taurina* L. subsp. *caucasica* (Pobed.) Ehrend.)

- У Гірському Криму, рідко. Варіює за опушенням листків, морфометричними параметрами квіток, забарвленням пиляків. «Кавказькі» рослини з густішим опушенням на листках, коротшими лопатями віночка й коротшими нитками тичинок, ніж у типовій форми *A. taurina*, Є.Г. Победімовою (Pobedimova 1958) були описані як *A. caucasica* Pobed. «Кримські» рослини з трохи коротшим віночком, 8–9 мм завдовжки (у типовій *A. taurina* 10–12 мм) і вужчими листками, 10–20 мм завширшки (у типовій *A. taurina* 10–30 мм) описані як *A. propinqua* Pobed. Проте М.В. Клоков (Klokov 1961) відмічає, що не зміг відрізнити кримські екземпляри від екземплярів з Анапського району Краснодарського краю, зібраних М.І. Котовим. З іншого боку, Є.Г. Победімова (Pobedimova 1958) вказує *A. caucasica*, хоч не без деякого сумніву, також і для Криму.

Asperula tinctoria L. [*Asperula tinctoria* L. subsp. *tinctoria*] (*Asperula triandra* Gilib., nom. illeg.; *Galium tinctorium* (L.) Scop., nom. illeg.)

- У Карпатах, на Розточчі-Опіллі, Поліссі та в Лісостепу; у Криму вид відсутній. А.В. Єна (Yena 2012) наводить його помилково й до того ж з неправильним цитуванням авторства, як *Galium tinctorium* L., який є північноамериканським видом. *Asperula tinctoria* L. (1753, Sp. Pl.: 104) і *Galium tinctorim* L. (1753, Sp. Pl.: 105) – різні види, тому неправильно вважати назву *Asperula tinctoria* L. синонімом *Galium tinctorim* L., як це прийнято у вітчизняній літературі (Pobedimova 1958, 1978, Kotov 1987, Mosyakin & Fedoronchuk 1999). В Україні вид представлений типовим підвидом, який раніше (Pobedimova 1978, Kotov 1987, Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Onyshchenko *et al.* 2022) цитувався під нелегітимною назвою *Galium tinctorium* (L.) Scop. У базі даних Hassler (1994–2025) наводиться у складі роду *Cynanchica* P.Caputo & Del Guacchio (як *C. tinctoria* (L.) Fourt.). Є неправильне розуміння цих видів і в онлайн базі даних Euro+Med Plant Base (2025).

CRUCIANELLA L.

Понад 30 (31 за POWO 2025) видів, поширених від Іспанії до Кавказу, Малої та Західної Азії, Аравійського півострова та Середньої Азії. В Україні достовірно відомі два види.

Crucianella angustifolia L. (*Crucianella oxyloba* Janka)

- На гірських схилах у південній частині Криму, нерідко. Рослини варіюють за опушенням і розмірами окремих частин органів. Раніше в літературі (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Kotov 1987) вид

наводився як *Crucianella oxyloba* Janka. За М.В. Клоковим (Klokov 1961) типовий західносередземноморський вид *C. angustifolia* L. відрізняється від «кримських» рослин *C. oxyloba*, описаних із південної частини Угорщини, шерстистим під суцвіттям стеблом, дещо коротшими листками, ширшим і нерідко довшим суцвіттям, коротшими й удвічі ширшими приквітковими листками, коротшими віночками з товстішою трубкою, дещо довшими напівплодиками. Усі ці ознаки є лише кількісними параметрами й не можуть слугувати надійними критеріями видового рангу.

Crucianella latifolia L. (*Crucianella catellata* Klokov; *Crucianella latifolia* L. var. *erectiuscula* DC.; *Crucianella monspeliaca* L.)

• У західній частині Південного берега Криму. Раніше вид наводився під назвою *Crucianella catellata* Klokov (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Kotov 1987, Mosyakin & Fedoronchuk 1999). Варіює за кількістю і формою листків у кільцях, що стало причиною опису різних видів: від чотирьохчлених кілець з ланцетними листками (*C. latifolia* L.), чотирьох–шестичлених кілець з листками від яйцеподібних або довгастоланцетних (нижніх) до вузьколінійних (*C. catellata*), до п'яти–шестичлених кілець з верхніми лінійними листками (*C. monspeliaca*).

Для України також вказувався малоазійсько-ірано-туранський вид *Crucianella gilanica* Trin. (Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Onyshchenko et al. 2022), що потребує додаткового підтвердження.

CRUCIATA Mill.

Близько 10 (8, за POWO 2025) видів, поширених в Євразії. Рід виділений на основі секції *Cruciatae* DC. роду *Galium* L., як дуже морфологічно відокремленої групи. Від роду *Galium* відрізняється полігамією – наявністю у рослин чоловічих і двостатевих квіток (причому, двостатевих квіток менше, ніж тичинкових). Ще однією характерною рисою *Cruciata* є жовтувато-зеленуваті віночки квіток і завжди чотирилистчкові кільця. В Україні рід представлений п'ятьма видами.

Cruciata articulata (L.) Ehrend. (*Galium articulatum* (L.) Roem. & Schult., nom. illeg.; *Galium cordatum* (Pers.) Roem. & Schult.; *Valantia articulata* L.; *Valantia muralis* M.Bieb; *Valantia pusilla* Steven)

• У Криму (Керченський півострів). Габітуально своєрідний вид, який легко відрізняється від інших видів роду широкими серцеподібними листками, що налягають один на одного та відгинаються донизу при плодах.

Cruciata glabra (L.) Opiz [***Cruciata glabra*** (L.) Opiz subsp. ***glabra***] (*Cruciata glabra* Mill.; *Cruciata verna* (Scop.) Gutermann & Ehrend.; *Galium bauhini* Roem. & Schult.; *Galium bauhini* Roem. & Schult. var. *scopolianum* Besser; *Galium verum* Scop.; *Galium verum* Scop. var. *bauhini* (Roem. & Schult.) DC.; *Valantia glabra* L.; *Valantia scopolii* Besser)

• У Карпатах, на Розточчі, Поліссі та в Лісостепу. А.В. Єна (Yena 2012) наводить також для Криму, що мало ймовірно. Морфологічно мінливий вид, представлений в Україні типовим підвидом. Особливо варіюють форма листків та характер опушення листків і стебла. Раніше вид приймався за *Galium verum* Scop. (Klokov 1961).

Cruciata laevipes Opiz [***Cruciata laevipes*** Opiz subsp. ***laevipes***] (*Galium cruciata* (L.) Scop.; *Valantia cruciata* L.; *Valantia hirsuta* Gilib., nom. illeg.)

• На більшій частині території України, крім Степу, а також у Криму, хоча А.В. Єна (Yena 2012) для Криму не наводить. В Україні вид представлений типовим підвидом. Раніше він наводився як *Galium cruciata* (L.) Scop. (Klokov 1961). Добре відрізняється від інших видів дуже розставленими міжвузлями та стеблами, опушеними відстовбурченими довгими волосками, що нерідко перевищують діаметр самого стебла. Найпоширеніший вид роду, ареал якого простягається від Піренейського півострова до Ірану і Малої Азії (Jelenevsky & Kuranova 2000).

Cruciata pedemontana (Bellardi) Ehrend. [***Cruciata pedemontana*** (Bellardi) Ehrend. var. ***pedemontana***] (*Galium pedemontanum* (Bellardi) All.; *Valantia pedemontana* Bellardi)

• На півдні Степу (рідко), у Гірському Криму (частіше) та на Керченському півострові, де представлений типовим різновидом. Наводиться також для Вулканічних Карпат (Chopyk & Fedoronchuk 2015) під назвою *Galium pedemontanum* (Bellardi) All., але потребує підтвердження.

Cruciata taurica (Pall. ex Willd.) Ehrend. [***Cruciata taurica*** (Pall. ex Willd.) Ehrend. subsp. ***taurica***] (*Cruciata braunii* (Zelen.) Pobed.; *Cruciata chersonensis* (Willd.) Ehrend.; *Cruciata coronata* (Sm.) Ehrend. subsp. *taurica* (Pall. ex Willd.) Ehrend.; *Cruciata*

decoronata (Klokov) A.Krasnova; *Cruciata laevipes* Opiz subsp. *chersonensis* (Willd.) Silva Pando, J.J.Pino & García Mart.; *Cruciata neotaurica* (Klokov) Pobed.; *Cruciata taurica* (Pall. ex Willd.) Soó, comb. superfl.; *Galium braunii* Zelen.; *Galium chersonense* (Willd.) Roem. & Schult.; *Galium coronatum* Sm. var. *tauricum* (Pall. ex Willd.) Nyman; *Galium cruciata* (L.) Scop. var. *chersonense* (Willd.) Steven ex DC.; *Galium decoronatum* Klokov; *Galium neotauricum* Klokov; *Galium tauricum* (Pall. ex Willd.) Roem. & Schult., nom. superfl.; *Valantia chersonensis* Willd.; *Valantia rediviva* Hoffm. ex M.Bieb.; *Valantia taurica* Pall. ex Willd.)

• У Криму. Морфологічно дуже мінливий вид, представлений в Україні типовим підвидом. Особливо варіюють ступінь опушення різних частин рослини (стебло, листки, квітконіжки, плоди), із поєднанням найрізноманітніших варіантів, що стало причиною опису численних «дрібних» видів. У чеклісті флори України (Mosyakin & Fedoronchuk 1999), а також у інших публікаціях (Jelenevsky & Kuranova 2000, Onyshchenko et al. 2022), назва виду *Cruciata taurica* наводиться з помилковим авторством: (Pall. ex Willd.) Soó. Але ця комбінація була опублікована значно пізніше (1965), ніж комбінація, яку запропонував Ф. Ерендорфер (Ehrendorfer 1958).

CYNANCHICA P. Caputo & Del Guacchio

Рід *Cynanchica* нещодавно виділений на базі секції *Cynanchica* Fourr. роду *Asperula* L. за морфологічними та молекулярно-філогенетичними даними (Del Guacchio & Caputo 2020). Включає 73 види, поширених у Західній та Центральній Європі, Середземномор'ї та Західному Сибіру. Це напівкущики з дерев'янистим, розгалуженим кореневищем та численними квітконосними стеблами, чим рослини відрізняються від решти видів роду *Asperula* – багаторічних трав'яних рослин або однорічників. Про доцільність виділення секції *Cynanchica* з поліморфного (поліфілетичного) роду *Asperula* в окремий рід висловлювався у свій час ще М.В. Клоков (Klokov 1961), який описав низку морфотипів, яким надав ранг виду, багато з яких пізніше виявилися синонімами раніше описаних таксонів. В Україні рід *Cynanchica* представлений шістьма видами та трьома підвидами (крім типових).

Cynanchica graveolens (M.Bieb. ex Schult. & Schult.f.) P.Caputo & Del Guacchio

В Україні вид представлений двома підвидами:

a. ***Cynanchica graveolens*** (M.Bieb. ex Schult. & Schult.f.) P.Caputo & Del Guacchio subsp. ***graveolens*** (*Asperula graveolens* M.Bieb. ex Schult. & Schult.f.; *Asperula laevissima* Klokov; *Asperula pseudogradeolens* Popov & Chrshan.; *Asperula savranica* Klokov)

• У Лівобережному та Правобережному Лісостепу і Степу, а також у Криму (Керченський півострів, околиці м. Керч, гора Опук і коса Арабатська Стрілка). Синонімом типового підвиду, з огляду на відсутність суттєвих морфологічних відмін, є назва *Asperula savranica* Klokov, описаного з р. Саврань та середньої течії р. Південний Буг.

b. ***Cynanchica graveolens*** (M.Bieb. ex Schult. & Schult.f.) P.Caputo & Del Guacchio subsp. ***leiogradeolens*** (Popov & Chrshan.) P.Caputo & Del Guacchio (*Asperula graveolens* M.Bieb. ex Schult. & Schult.f. subsp. *leiogradeolens* (Popov & Chrshan.) Pjatunina; *Asperula leiogradeolens* Popov & Chrshan.)

• У придніпровських районах Правобережного й Лівобережного Лісостепу. Від типового підвиду дещо відрізняється гладенькими або майже гладенькими плодиками та опушенням стебел (лише при самій основі розсіяно-дрібнощетинисті, тоді як у типового підвиду дрібні щетинки покривають більшу частину стебел).

Cynanchica pyrenaica (L.) P.Caputo & Del Guacchio subsp. *cynanchica* (L.) P.Caputo & Del Guacchio (*Asperula cynanchica* L.; *Asperula cynanchica* L. var. *supina* (M.Bieb.) Schmalh.; *Asperula semiamicta* Klokov; *Galium cynanchicum* (L.) Scop.)

• У Закарпатті, Карпатах, Передкарпатті, на Розточчі, у Лісостепу і Степу. Вид раніше наводився як *Asperula cynanchica* L., синонімом якого є назва *A. semiamicta* Klokov, описаного із Західного Лісостепу (Тернопільська область: по Дністру та його притоках) і який, за описом, майже нічим не відрізняється від типового *A. cynanchica*, крім густоти опушення нижньої частини стебел разом із листками (у *A. semiamicta* вони густо опушені короткими щетинистими волосками, часто сіруваті

від опушення, тоді як у *A. cynanchica* s. str. нижня частина стебел разом із листками шорстка або шорстко-дрібнощетириста).

Cynanchica rumelica (Boiss.) P.Caputo & Del Guacchio (*Asperula affrena* Klokov; *Asperula attenuata* Klokov; *Asperula cynanchica* L. subsp. *rumelica* (Boiss.) Pjatunina; *Asperula cynanchica* subvar. *montana* (Waldst. & Kit. ex Willd.) Nyman; *Asperula graniticola* Klokov; *Asperula graveolens* auct., non M.Bieb. ex Schult. & Schult. f.; *Asperula hypanica* Klokov; *Asperula montana* Waldst. & Kit. ex Willd.; *Asperula rumelica* Boiss.; *Galium affrenum* (Klokov) Ostapko)

• У Лівобережному й Донецькому Лісостепу, Степу, а також у передгір'ях Криму. Раніше (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Kotov 1987, Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Onyshchenko et al. 2022) вид одночасно наводився як *Asperula affrena* (= *Galium affrenum*) (для Правобережного Злакового Степу: Миколаївська область, та Лівобережного Злаково-Лучного Степу: Луганська область, Стрільцівський Степ), *A. attenuata* (передгір'я Криму), *A. graniticola* (Донецький Лісостеп та Лівобережний Злаково-Лучний Степ), *A. hypanica* (Правобережний Злаковий Степ) та *A. rumelica* (Донецький Лісостеп та Степ). Варіює за кількісними параметрами всіх частин рослини та їх опушенням, що стало причиною опису М.В. Клоковим численних видів.

Cynanchica setulosa (Boiss.) P.Caputo & Del Guacchio (*Asperula setulosa* Boiss.)

• У Правобережному та Лівобережному Злаковому Степу (південна частина Степу на узбережжі Чорного моря), а також у Криму (Тарханкутський півострів).

Cynanchica supina (M.Bieb.) P.Caputo & Del Guacchio

В Україні вид представлений двома підвидами:

a. **Cynanchica supina** (M.Bieb.) P. Caputo & Del Guacchio subsp. **caespitans** (Juz.) P. Caputo & Del Guacchio (*Asperula aemulans* V.I.Krecz. ex Klokov; *Asperula caespitans* Juz.; *Asperula cimmerica* V.I.Krecz. ex Klokov, p. p.; *Asperula cretacea* auct., non Willd., p. p.; *Asperula supina* M.Bieb. subsp. *caespitans* (Juz.) Pjatunina; *Asperula transhelii* Klokov)

• У Криму (гірські схили та яйли). Вид раніше (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Kotov 1987, Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Onyshchenko et al. 2022) одночасно наводився як *Asperula aemulans* (для гірської частини Криму), *A. caespitans* (кримські яйли), *A. supina* p. p. (кримське передгір'я), *A. cimmerica* (приморська смуга Керченського півострова) та *A. transhelii* (південні схили гірської частини Криму). Варіює за характером опушення, розмірами стеблових та покривних листків при пучечках квіток.

b. **Cynanchica supina** (M.Bieb.) P. Caputo & Del Guacchio subsp. **supina** (*Asperula cimmerica* V.I.Krecz. ex Klokov, p. p.; *Asperula cretacea* auct., non Willd., p. p.; *Asperula cynanchica* L. var. (β) *supina* (M.Bieb.) Schmalh.; *Asperula kotovii* Klokov; *Asperula praepilosa* V.I.Krecz. ex Klokov; *Asperula praevistita* Klokov; *Asperula supina* M.Bieb. p. p.; *Asperula vestita* V.I.Krecz.)

• У Степовому та Гірському Криму. Вид раніше (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Kotov 1987, Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Onyshchenko et al. 2022) одночасно наводився як *Asperula cimmerica* (для приморської смуги Керченського півострова), *A. kotovii* (Крим, Бахчисарайський район), *A. praepilosa* (південь Керченського півострова), *A. praevistita* (передгірська частина Криму та Тарханкутський півострів), *A. supina* p. p. (Кримський Лісостеп) та *A. vestita* (південна частина Криму). Варіює за розмірами та характером росту квітконосних стебел (підведені чи висхідні), характером опушення, розмірами та формою стеблових та покривних листків при пучечках квіток та ін.

Cynanchica tenella (Heuff. ex Degen) P.Caputo & Del Guacchio (*Asperula bidentata* Klokov; *Asperula cynanchica* L. var. *elongata* Steven; *Asperula maeotica* Popov & Chrshan.; *Asperula stevenii* V.I.Krecz.; *Asperula tenella* Heuff. ex Degen)

• У Криму. Вид раніше (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Kotov 1987, Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Onyshchenko et al. 2022) одночасно наводився як *Asperula bidentata* (приморські піски, рідше – вапнякові відслонення на Чорноморському узбережжі, у Правобережному й Лівобережному Злаковому Степу), *A. maeotica* (острів Бірючий, Херсонська область), *A. stevenii* (Присивашія і по всьому Криму, особливо в приморській смузі). Варіює за наявністю або відсутністю неплідних пагонів, опушенням, кількістю квіток на верхівках укорочених розгалужень суцвіття тощо, але ці відміни не виходять за межі модифікаційних можливостей виду.

Cynanchica tephrocarpa (Czern. ex Popov & Chrshan.) P.Caputo & Del Guacchio [**Cynanchica tephrocarpa** (Czern. ex Popov & Chrshan.) P.Caputo & Del Guacchio subsp. **tephrocarpa**] (*Asperula cretica* Klokov; *Asperula exasperata* auct., non V.I.Krecz. ex Klokov; *Asperula exasperata* V.I.Krecz. ex Klokov subsp. *tephrocarpa* (Czern. ex Popov & Chrshan.) Pjatunina; *Asperula leucocarpa* Czer., nom. nud.; *Asperula tephrocarpa* Czern. ex Popov & Chrshan.)

- У Донецькому Лісостепу (північ) та Лівобережному Злаково-Лучному Степу (північний-схід). В Україні вид представлений типовим підвидом. Ще один підвид **Cynanchica tephrocarpa** (Czern. ex Popov & Chrshan.) P.Caputo & Del Guacchio subsp. **exasperata** (V.I.Krecz. ex Klokov) P.Caputo & Del Guacchio (= *Asperula exasperata* (V.I.Krecz. ex Klokov)) наводиться для України (POWO 2025), ймовірно, помилково. Синонімом *Cynanchica tephrocarpa* (= *Asperula tephrocarpa*) є назва виду *Asperula cretica* Klokov, описаного з крейдяних відслонень Донецької області. За М.В. Клоковим (Klokov 1961) *A. cretica* відрізняється від *A. tephrocarpa* лише голими й гладенькими у верхній частині стеблами. Але наявність спільного ареалу поширення (Донецький Лісостеп і північна частина Лівобережного Злаково-Лучного Степу) та абсолютно подібні екологічні умови виростання (крейдяні відслонення) не дають підстав розглядати їх як окремі види. М.В. Клоков (Klokov 1961) розглядав вид *A. cretica* як такий, що за всіма ознаками займає проміжне положення між облігатним кретофілом *A. tephrocarpa* та лучно-степовим *A. cynanchica* (у нашому трактуванні *Cynanchica pyrenaica* subsp. *cynanchica*).

HEXAPHYLLA (Klokov) P.Caputo & Del Guacchio

Рід недавно виділено на базі секції *Hexaphylla* Klokov роду *Asperula*, види якої габітуально мало подібні до інших представників *Asperula*, що підтверджується також молекулярно-філогенетичними даними (Del Guacchio & Caputo 2020). Середземноморський рід, який включає близько 12 видів, багаторічних, цілком голих рослин з потовщеним дерев'янистим каудексом і численними, густо улисненими низенькими стеблами. В Україні один вид.

Hexaphylla cretacea (Willd.) P.Caputo & Del Guacchio (*Asperula cretacea* Willd.; *Asperula hexaphylla* Georgi, nom. illeg.; *Asperula infracta* Klokov; *Asperula taurica* Pacz.; *Asperula tauroscythica* Klokov)

- У Криму.

GALIUM L.

Рід *Galium* L., як і *Asperula*, є одним із найчисельніших видів триби *Rubieae* підродини *Rubioideae*, який налічує від 645 (POWO 2025) до 667 (Yang et al. 2018) видів, поширених по всьому світу. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень рід *Galium*, як і більшість його секцій, не є монофілетичним (Ehrendorfer 1958, Natali et al. 1995, Ehrendorfer et al. 2005, 2014, Soza & Olmsted 2010), тому на сьогодні систематика роду ще потребує подальших досліджень. В Україні рід *Galium* представлений 44 видами (разом з гібридогенними) та трьома підвидами (без типових).

Galium album Mill.

В Україні вид представлений трьома підвидами (без типового).

a. **Galium album** Mill. subsp. **album** (*Galium erectum* Huds., nom. illeg.; *Galium mollugo* L. subsp. *album* (Mill.) Tzvelev; *Galium sphenophyllum* Klokov)

- По всій Україні. Синонімом типового *G. album* є назва виду *G. sphenophyllum* Klokov, описаного з Кременецьких гір Тернопільської області (Klokov 1961), який, за спостереженнями М.В. Клокова, формою листків нагадує південноєвропейський *G. elatum* Thull. (у нашому трактуванні типовий *G. mollugo* L.), але в *G. mollugo* стебла довші й слабкі, напівполеглі або полеглі, з довшими міжвузлями та значно коротшими листками.

b. **Galium album** Mill. subsp. **prusense** (K.Koch) Ehrend. & Krendl (*Galium auratum* Klokov; *Galium fagetorum* Klokov; *Galium fasciculatum* Klokov; *Galium juzepczukii* Pobed.; *Galium prusense* K.Koch; *Galium zelenetzki* Klokov)

- У Криму. Синонімами *G. album* subsp. *prusense* є назви видів, описаних М.В. Клоковим з Криму: *G. auratum* (с. Нікіта, Ялтинська міська рада), *G. fagetorum* (г. Ай-Петрі), *G. fasciculatum* (околиці м. Ялта), *G. zelenetzki* (м. Сімферополь). Синонімом є також назва виду *G. juzepczukii*, описаного

Є.Г. Победімовою з г. Ай-Петрі. Усі вони наводилися одночасно як окремі види (Klokov 1961), або деякі з них (як синоніми) у складі інших видів (Pobedimova 1978, Kotov 1987, Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Onyshchenko *et al.* 2022).

c. **Galium album** Mill. subsp. **pycnotrichum** (Heinr.Braun) Krendl (*Galium mollugo* L. f. *pycnotrichum* Heinr.Braun; *Galium mollugo* L. subsp. *pycnotrichum* (Heinr.Braun) O.Schwarz; *Galium mollugo* L. subvar. *pycnotrichum* (Heinr.Braun) Hayek; *Galium pycnotrichum* (Heinr.Braun) A.Kern.; *Galium pycnotrichum* (Heinr.Braun) Borbás; *Galium semiamictum* Klokov)

- У Закарпатті, Правобережному Злаковому Степу (південь), Лівобережному та Донецькому Лісостепу, Лівобережному Злаково-Лучному Степу (на півночі понад Сіверським Дінцем та на південному сході у Приазов'ї). Таксон близький до подільського *G. tyraicum* Klokov, від якого дещо відрізняється коротшими листками. Раніше одночасно наводився як *G. hypanicum* (описаний із околиць Миколаєва), *G. semiamictum* (описаний із Кам'яних Моги́л в Донецькій області) (Klokov 1961) і як *G. pycnotrichum* (Heinr.Braun) Borbás (Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Onyshchenko *et al.* 2022). В онлайн базі даних POWO (2025) з невідомих причин для України не наводиться. Гібридує з *G. verum* L. у місцях сумісного виростання, зокрема, відомо з околиць м. Ужгород, околиць сіл Кам'яниця, Доманинці Ужгородського району Закарпатської області (Chopyk & Fedoronchuk 2015).

d. **Galium album** Mill. subsp. **suberectum** (Klokov) Michalk. (*Galium suberectum* Klokov)

- У Карпатах. М.В. Клоков (Klokov 1961), порівнюючи вид *G. suberectum* Klokov зі справжнім *G. erectum* Huds., описаного з Англії (у нашому трактуванні типовим *G. mollugo*) відмічає, що він з ним малосхожий. Від *G. erectum* відрізняється голими та гладенькими стеблами, лише під вузлами при основі листків із малопомітним коротеньким пушком (у *G. erectum* стебла волосисті або (рідше) майже голі, з коротенькими волосками на вузлах); середні стеблові листки від довгастолінійних до лінійно-ланцетних, голі (у *G. erectum* середні стеблові листки довгастолопаткоподібні, зі споду волосисті, рідше голі), квітки білі (у *G. erectum* – жовтувато-білі, або білуваті).

Galium aparine L. (*Asperula aparine* (L.) Besser; *Galium adhaerens* Gilib., nom. illeg.)

- По всій Україні, як бур'ян.

Galium bellatulum Klokov (*Galium anisophyllum* auct., non Vill.)

- Наводиться для високогір'я Карпат: масиви Свидовець (Близи́ниця, Драго́брат, гори Герешаска, Стіг, Флантус), Чорногора (Гутин, Кізі Улоги, Шпи́ці, біля оз. Несамовитого), Мармароські Альпи (г. Ненеска) (Chopyk & Fedoronchuk 2015). Вид описаний М.В. Клоковим з г. Близи́ниця і, за автором, є східнокарпатським ендемом. М.В. Клоков (Klokov 1961) вважав, що до *G. bellatulum* із групи гірських видів комплексу («циклу») *G. anisophyllum* Vill., поширених переважно в Середній Європі, найближче підходить *G. sudeticum* Tausch., добре відмінний від *G. bellatulum* довшими вузьколінійними листками, до того ж зігнутими на бік. Інші ж види цього складного комплексу поширені ще далі на захід і також відрізняються від східнокарпатського *G. bellatulum*. З них морфологічно близьким є описаний з Італії *G. bocconeii* All., але відмінний від *G. bellatulum* наявністю опушення. Видовий статус *G. bellatulum* сумнівний. Як самостійний вид з цитованих онлайн баз даних визнається в POWO (2025) та Hassler (1994–2025), тоді як у базі даних Euro+Med Plant Base (2025) назва *G. bellatulum* розглядається як один із синонімів *G. anisophyllum* Vill., що є найбільш правдоподібним. Непрямим підтвердженням цього може бути той факт, що *G. bocconeii*, який М.В. Клоков вважав дуже близьким до *G. bellatulum*, у базі даних POWO (2025) також наводиться як синонім *G. anisophyllum*.

Galium boreale L. (*Galium septentrionale* auct., non Roem. & Schult., p. p.; *Galium trinervium* Gilib., nom. illeg.)

- У Карпатах, на Розточчі, Поліссі та в Лісостепу. У місцях сумісного виростання з *G. rubioides* L. утворює гібриди, описані М.В. Клоковим (Klokov 1961) як *G. × pseudoboreale* Klokov (= *G. × pseudorubioides* Klokov, nom. illeg. non *G. pseudorubioides* Schur, 1853). Зокрема, такі гібридні форми відомі з Карпат і Передкарпаття (Chopyk & Fedoronchuk 2015).

Galium borysthenticum Klokov

- На півдні у придніпровських частинах Лівобережного Злаково-Лучного (Дніпропетровська область), Правобережного (Херсонська область) та Лівобережного Злакового Степу (Запорізька область), рідше на Поліссі (придніпровська частина).

Galium debile Desv. (*Galium elongatum* auct., non C.Presl; *Galium krymense* Pobed.)

- У Гірському Криму (крім яйл), рідко. Середземноморський вид, раніше в літературі для Криму (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Kotov 1987) наводився як *G. elongatum* C.Presl, від якого він відрі-

зняється передусім гладенькими стеблами, тоді як у справжнього *G. elongatum*, який для України наводився під назвою *G. maximum* Moris (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Kotov 1987), і нині вважається його синонімом, стебла по ребрах покриті загнутими донизу шипикуватими щетинками.

***Galium donetzkiensis* Ostapko**

- Наводиться для Донецького Лісостепу. Вид описаний із заповідника «Стрільцівський степ» Міловського району Луганської області й за автором (Ostapko 1994) відрізняється від *G. dubovicii* Ostapko (у нашому трактуванні *G. octonarium* (Klokov) Pobed.) голими зав'язями та плодами, а також приквітками і квітконіжками, дрібнішими квітками і з'єднаними стовпчиками. Видовий статус потребує підтвердження. Із аналізованих нами онлайн баз даних наводиться лише в Euro+Med Plant Base (2025).

***Galium elongatum* C.Presl (*Galium maximum* Moris; *Galium palustre* L. f. *elongatum* (C.Presl) Borza; *Galium palustre* L. subsp. *elongatum* (C.Presl) Lange)**

- По всій Україні розсіяно, частіше в лісостепових і степових районах. Раніше в літературі для материкової частини України (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Kotov 1987) вид наводився як *G. maximum* Moris. У цитованих нами онлайн базах даних (Hassler 1994–2025, Euro+Med Plant Base 2025, POWO 2025) *G. elongatum* для Криму наводиться помилково (замість *G. debile*).

***Galium glabricarpum* Ostapko**

- Наводиться для Донецького Лісостепу. Вид описаний із Донецького кряжу і за автором (Ostapko 1994) відрізняється від *G. affrenum* (Klokov) Ostapko (в нашому трактуванні *Cynanchica rumelica* (Boiss.) P. Carputo & Del Guacchio) голими зав'язями і плодами, голими квітконіжками, зі стовпчиками, що зрослися в нижній частині, і більшими квітками. Видовий статус потребує підтвердження. Із аналізованих нами онлайн баз даних наводиться лише в Euro+Med Plant Base (2025).

***Galium glaucum* L. [*Galium glaucum* L. subsp. *glaucum*] (*Asperula campanulata* (Vill.) Klokov; *Asperula glauca* (L.) Besser; *Galium campanulatum* Vill.)**

- У Закарпатті, на Розточчі-Опіллі, у Західному Лісостепу (Західне Поділля), досить рідко. Раніше вид наводився як *Asperula campanulata* (Vill.) Klokov (Klokov 1961) або як *Galium campanulatum* Vill. (Pobedimova 1978, Kotov 1987, Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Onyshchenko et al. 2022).

***Galium humifusum* M.Bieb. (*Asperula besseriana* Klokov; *Asperula cincinnata* Klokov; *Asperula conferta* (K.Koch) Stankov, nom. illeg.; *Asperula debilis* Ledeb.; *Asperula humifusa* (M.Bieb.) Besser; *Asperula humifusa* (M.Bieb.) Besser var. *debilis* (Ledeb.) Regel & Herder; *Galium cincinnatum* (Klokov) Ostapko; *Galium humifusum* M.Bieb. subsp. *besserianum* (Klokov) Soó; *Galium humifusum* M.Bieb. subsp. *cincinnatum* (Klokov) Soó; *Galium pseudohumifusum* Ostapko)**

- Зрідка на півдні лісових і лісостепових районів, у Степу, а також у Криму. Дуже поліморфний вид, у складі якого описано низку «дрібних» видів, виділених Є.Г. Победімовою в окрему секцію *Brachianthe* (Boiss.) Pobed. роду *Asperula*. Це багаторічні рослини зі тонкими, часто полеглими стеблами і дрібними, жовтуватими або жовтувато-білуватими квітками. Рослини варіюють за висотою, опушенням стебел, листків та плодиків.

***Galium intermedium* Schult. (*Galium schultesii* Vest)**

- На Закарпатській рівнині, у Карпатах, Передкарпатті, на Розточчі, Правобережному Поліссі, у Лісостепу. Вид варіює за формою листків: від вузьких лінійноланцетних, що нагадує описаний із Поділля *G. polonicum* Бюскі, до широких еліптичних, що нагадує західноєвропейський вид *G. sylvaticum* L., але відрізняється від останнього виразно чотиригранними стеблами.

***Galium* × *kondratjukii* Ostapko [*G. humifusum* M.Bieb. (= *G. cincinnatum* (Klokov) Ostapko) × *G. verum* L. (= *G. tomentellum* Klokov)]**

- Гібридогенний вид (за автором східнопричорноморський ендемік), описаний із околиць с. Дружківка Костянтинівського району Донецької області, батьківськими видами якого В.М. Остапко (Ostapko 1993) вважає *G. cincinnatum* та *G. tomentellum* (в нашому трактуванні *G. humifusum* та *G. verum*, відповідно). Із аналізованих нами електронних баз даних наводиться лише в POWO (2025).

***Galium* × *lanulosum* Ostapko [*G. humifusum* M.Bieb. × *G. verum* L. (= *G. tomentellum* Klokov)]**

- Гібридогенний вид (за автором східнопричорноморський ендемік), описаний із заповідника «Стрільцівський степ» (околиці с. Криничне Міловського району Луганської області), батьківськими видами якого В.М. Остапко (Ostapko 1993) також вважає *G. humifusum* M.Bieb. та *G. tomentellum* Klokov (у нашому трактуванні *G. verum* L.). Із аналізованих нами електронних баз даних наводиться лише в POWO (2025).

Galium mollugo L. [*Galium mollugo* L. subsp. *mollugo*] (*Galium attenuatum* Klokov & Zaver.; *Galium besseri* Klokov; *Galium calcareum* (Albov) Pobed.; *Galium erectum* Huds.; *Galium kernerianum* Klokov; *Galium lucidum* M.Bieb., nom. illeg.; *Galium molle* Gilib., nom. illeg.; *Galium pseudomollugo* Klokov)

- По всій Україні, як бур'ян. *Galium mollugo* sensu amplo є надзвичайно складним комплексом географічних рас і гібридогенних форм, поширених майже по всій Європі й на Кавказі, багато з яких описані у статусі «видів», але істотних відмін між ними, крім деяких морфометричних показників, не виявлено. Зокрема, лише з території України з цього комплексу М.В. Клоковим (Klokov 1961) описані такі види, як *G. attenuatum* (околиці с. Теремне Острозького району Рівненської області), *G. besseri* (околиці м. Кременець Тернопільської області), *G. kernerianum* (околиці м. Берегове, Закарпатської області), *G. pseudomollugo* (м. Київ, Куренівка). Гібридує з *G. ruthenicum* Willd.

Galium octonarium (Klokov) Pobed. (*Asperula glauca* auct., non (L.) Besser; *Asperula octonaria* Klokov; *Asperula tomentella* Dubovik; *Galium dubovicii* Ostapko)

- На півдні Лісостепу, у Степу та у Степовому Криму.

Galium odoratum (L.) Scop. (*Asperula odorata* L.)

- По всій Україні, крім крайнього півдня, а також у Криму.

Galium olgae Klokov

- У Лісостепу, наводиться також для Гологоро-Кременецького кряжу (околиці м. Кременець). Вид описаний із околиць м. Канів (Канівського природного заповідника, Черкаська область). Потребує підтвердження видового статусу. Із групи видів, близьких до *G. verum* L. aggr. За описом (Klokov & Zaverukha 1974) від широкопоширеного *G. verum*, з яким він виростає сумісно, відрізняється густоопушеними з обох боків листками й густіше опушеними стеблами, що робить всю рослину сіруватою, тоді як у *G. verum* листки зверху темнозелені, дещо блискучі, трохи шершаві, від гострих горбочків, або іноді покриті дрібними щетинками, але зовсім позбавлені тонких відстовбурчених волосків, знизу голі, а стебла в нижній частині зазвичай голі й гладкі. Також листки в *G. olgae* дещо коротші й вужчі, дрібніший віночок, із коротшими й тупими частками.

Galium palustre L. (*Galium witheringii* Sm.)

- По всій Україні; у Криму відсутній.

Galium polonicum Błocki (*Galium abaujense* Borbás subsp. *polonicum* (Błocki) Soó; *Galium aristatum* L. var. *polonicum* (Błocki) Nyman; *Galium carpaticum* Klokov)

- У Карпатах, на Волині та Поділлі. Раніше вид наводився як *G. carpaticum* Klokov (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Mosyakin & Fedoronchuk 1999), описаний із Закарпаття (гора Пікуй, Мукачівський район). Проте він морфологічно майже не відрізняється від південно-подільського лісостепоного *G. polonicum*, у якого квітки лише дещо дрібніші.

Galium × pomeranicum Retz. [*G. album* L. × *G. verum* L.] (*Galium congestum* Klokov & Zaver., nom. illeg. (non *Galium congestum* Jord.); *Galium × odessanum* Klokov)

- Поділля та Кременецькі гори. Синонімами є назви видів *G. congestum* Klokov & Zaver. (описаний із Кременецьких гір), та *G. × odessanum* (околиці м. Одеса). Ознаки, за якими М.В. Клоков (Klokov & Zaverukha 1974) розрізняв ці види, а саме: стрункіші стебла і дещо коротші середні стеблові листки (8–25 мм завдовжки у *G. congestum* та 15–45 мм у *G. odessanum*) і густіше суцвіття в *G. congestum*, не є витриманими через наявність проміжних форм.

Galium pseudoaristatum Schur

- Наводиться для Закарпаття, Вулканічних Карпат, Передкарпаття, між річками Прут і Дністер (Chopyk & Fedoronchuk 2015), але в базі даних POWO (2025) для України не вказується. Від *G. album* subsp. *suberectum* (= *G. suberectum* Klokov) відрізняється помітним опушенням стебел під вузлами біля основи листків, довшими й дещо ширшими стебловими листками (до 50–60 мм завдовжки та 5 мм завширшки), багатоквітковим суцвіттям та більшими плодиками, до 1,8 мм завдовжки (у *G. album* subsp. *suberectum* стебла голі та гладенькі, лише під вузлами з малопомітним коротеньким пушком; стеблові листки 8–22 мм завдовжки й 0,8–2,5 мм завширшки; суцвіття порівняно малоквіткове; плодики дрібні, 1 (1,5) мм завдовжки) (Chopyk & Fedoronchuk 2015).

Galium × pseudoboreale Klokov [*G. boreale* L. × *G. rubioides* L. (= *G. physocarpum* Ledeb.)] (*Galium × pseudorubioides* Klokov, nom. illeg. (non *Galium pseudorubioides* Schur))

- У місцях контакту батьківських видів, нерідко, іноді трапляється і при відсутності одного із батьків (*G. rubioides*). Від типових рослин *G. boreale* досить чітко відрізняється більшими листками й коротшими стеблами, а від *G. rubioides* – більш-менш опушеними (а не голими) і дещо меншими плодами.

Galium pseudorivale Tzvelev (*Asperula aparine* M.Bieb., non *Galium aparine* L.; *Galium rivale* auct., non (Sm.) Griseb., p. p.; *Galium uliginosum* Pall. ex M.Bieb., nom. illeg.)

- У Донецькому Лісостепу, дуже рідко (околиці міст Слов'янськ, Старобільськ, Біловодськ); наводиться також М.В. Клоковим (Klokov 1961) під назвою *Asperula aparine* M.Bieb. для Лівобережного Злаково-Лучного Степу (Дніпропетровська область, окол. м. Самар) і низки населених пунктів Криму (околиці міст Севастополь, Сімферополь) та для Карадагу. За М.М. Цвельовим (Tsvelev 1981), від *G. rivale* (Sm.) Griseb., з яким його іноді об'єднують, відрізняється вузько- і видовжено-конічною (майже як у видів *Asperula* L.) трубкою віночка, більше 1 мм завдовжки, пиляками довгасто-еліптичними, 0,2–0,3 мм завдовжки, тоді як у *G. rivale* трубка віночка ширококонічна, 0,5–0,8 мм завдовжки, пиляки еліптичні, 0,3–0,5 мм завдовжки. Відрізняється також і за екологією: виростає на галявинах і узліссях, переважно поза річковими заплавами, у розріджених дібровах, серед чагарників (*G. rivale* зростає в річкових заплавах на сирих луках, у вербняках, на болотах, по берегах водойм).

Galium pumilum Murray (*Galium podlachicum* Besser)

- У Карпатах (відомо з с. Малий Березний Ужгородського району Закарпатської області та с. Пасічна Надвірнянського району Івано-Франківської області) (Chopyk & Fedoronchuk 2015).

Galium × raisiae Ostapko [*G. humifusum* M.Bieb. × *G. ruthenicum* Willd.]

- Гібридогенний вид (за автором – східнопричорноморський ендемік), описаний із околиць с. Хрестище Краматорського району Донецької області, батьківськими видами якого В.М. Остапко (Ostapko 1993) вважає *G. humifusum* та *G. ruthenicum*. Із аналізованих нами електронних баз даних наводиться лише в POWO (2025), але як синонім нотовиду *G. × himmelbaurianum* (Ronniger) Soó, батьківськими видами якого є *G. humifusum* і *G. verum*, оскільки назва виду *G. ruthenicum* трактується як синонім *G. verum* (див. примітки до *G. ruthenicum* і *G. verum*).

Galium rivale (Sm.) Griseb. (*Asperula aparine* M.Bieb., p. p., non *Galium aparine* L.; *Asperula rivalis* Sm.; *Asperula rivalis* Sm. var. *schelkownikowianum* Bordz.; *Galium schelkownikowianum* (Bordz.) Holub)

- На більшій частині території України, але зрідка; у Криму як занесений бур'ян.

Galium rotundifolium L. (*Galium scabrum* auct., non L.)

- В Карпатах (у букових та смерекових лісах – Чернівецька область: Сторожинецький район, Вашківське лісництво, урочище «Косовець» і хутір Гальча; Вижицький район, с. Яблуниця, с. Шепіт; Закарпатська область: Великоберезнянський район, с. Кострина; Перечинський район, с. Лумшори, полонина Рівна, окол. с. Воловець; Івано-Франківська область: Надвірнянський район, с. Ослава) (Chopyk & Fedoronchuk 2015).

Galium rubioides L. (*Galium articulatum* Lam.; *Galium boreale* L. subsp. *boreale* var. *boreale* f. *exoletum* (Klokov) Soó; *Galium boreale* L. subsp. *exoletum* (Klokov) Soják; *Galium dasypodum* Klokov; *Galium exoletum* Klokov; *Galium physocarpum* Ledeb.; *Galium praeboreale* Klokov; *Galium rubioides* L. subsp. *dasypodum* (Klokov) Tzvelev; *Galium rubioides* L. var. *eriphyllum* Bordz.; *Galium salicifolium* Klokov)

- У Карпатах, на Розточчі, Поліссі, у Лісостепу, північно-східній частині Злаково-Лучного Степу та в Криму. Морфологічно мінливий вид. Рослини варіюють за висотою стебел, опушенням окремих частин, формою листочків і плодиків (здуті або не здуті) та іншими ознаками, що стало причиною опису М.В. Клоковим численних «дрібних» видів.

Galium ruthenicum Willd. (?*Galium tenderiense* Klokov; *Galium verum* Scop. var. *ruthenicum* (Willd.) Nyman; *Galium verum* L. subsp. *ruthenicum* (Willd.) Bonnier, isonym; *Galium verum* L. subsp. *ruthenicum* (Willd.) H.Lindb.; *Galium verum* auct., non L., p. p.)

- На більшій частині території України, крім Карпат і Передкарпаття. Гібридує з *G. mollugo*, *G. verum* та ін. Синонімами *G. ruthenicum*, ймовірно, є *G. tenderiense* (разом виростають на морському узбережжі, звідки описано *G. tenderiense* і, за М.В. Клоковим, найбільше підходить до «подільської» форми *G. ruthenicum* з опушеними по всій довжині стеблами). Багато авторів, зокрема і в базі даних POWO (2025), не визнають *G. ruthenicum* за самостійний вид і приєднують його до *G. verum*. Але від *G. verum* L. s. str. *G. ruthenicum* відрізняється густоволосистими зав'язями та плодами. Опушення ж стебел і листків дуже варіює по всьому ареалу *G. ruthenicum* (як і в *G. verum*), тому воно не може бути використано як розмежувальна ознака між цими видами.

Galium saxatile L. [*Galium saxatile* L. var. *saxatile*] (*Galium hircynicum* Weigel, orth. var.; *Galium hircynicum* Weigel; *Galium pawlowskii* Kucowa; *Galium saxatile* var. *hircynicum* (Weigel) Nyman)

- Наводиться для Карпат (полонини й сирі хвойні ліси), дуже рідко: гора Великий Горган, струмок Керничний Великий, Зелене на правому березі р. Чорний Черемош Верховинського району Івано-Франківської області (Kotov 1987).

Galium spurium L. [*Galium spurium* L. subsp. *spurium*] (*Galium aparine* L. subsp. *spurium* (L.) Hartm.; *Galium spurium* L. subsp. *vaillantii* (DC.) Gaudin; *Galium vaillantii* DC.)

- По всій Україні, як бур'ян. Синонімом *G. spurium* є назва *G. vaillantii*, під якою раніше (Klokov 1961, Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Chopyk & Fedoronchuk 2015) вид наводився для України. М.В. Клоков (Klokov 1961) вважає *G. spurium* голоплодною географічною расою, поширеною в північно-західній частині України, тоді як у *G. vaillantii* плодики ясно вкриті довгенькими, на кінці гачкувато вниз загнутими щетинками і, як бур'ян у посівах, поширений у північно-західній частині України. Проте на широкому ареалі, який займають ці види, голоплодні й опушеноплодні форми географічно не окреслені й можуть заслуговувати лише рангу різновидів.

?**Galium subnemorale** Klokov & Zaver.

- На Гологоро-Кременецькому кряжі (Кременецькі гори). Видовий статус сумнівний. За авторами виду (Klokov & Zaverukha 1974) габітуально нагадує *G. intermedium* Schult.

Galium tenuissimum M.Bieb. [*Galium tenuissimum* M.Bieb. subsp. *tenuissimum*]

- На півдні Лівобережного Степу та в Криму. В онлайн базах даних (Hassler 1994–2025, POWO 2025) для материкової частини України та Криму наводиться ще один близький таксон – *G. trichophorum* Kar. & Kir. (у ранзі різновиду *G. tenuissimum* M.Bieb. f. *trichophorum* (Kar. & Kir.) Ehrend. & Schönbn.-Tem.). Це середземноморсько-ірано-туранський вид/форма, до сьогодні у вітчизняній літературі не був відомий, і для України, ймовірно, наводиться помилково.

Galium transcarpaticum Stojko & Tasek.

- Вид описаний з Карпат (Угольського масиву, що знаходиться на південних мегасхилах центральної частини Полонинського хребта). За матеріалами гербарію KW відомий також з г. Пікуй у Закарпатській області (збори В.І. Чопика, 22.VII. 1955 р.) та на хребті Чорний Діл на горі Великий Камінь у Чивчино-Гринявських горах (збори В.І. Чопика, Г.М. Веренко, Е.Й. Орнст, 27.VI. 1968 р.) (Stojko & Tasek 1979). Із комплексу вузьколистих видів *G. mollugo* L. aggr.

Galium tricornutum Dandy (*Galium tricornutum* auct., non Stokes: Klokov, 1961)

- У Степу, на півдні, переважно в приморській смузі та в Криму (по всій території), але досить рідко. Як бур'ян, наводиться також для Закарпаття (Chopyk & Fedoronchuk 2015)

Galium trifidum L. [*Galium trifidum* L. subsp. *trifidum*] (*Galium ruprechtii* Pobed.; *Galium trifidum* L. var. *europaeum* Rupr.)

- На Поліссі та в Лівобережному Лісостепу, спорадично. Раніше (Klokov 1961, Pobedimova 1978, Kotov 1987) вид наводився під назвою *G. ruprechtii*. Палеоарктичний вид, в Україні представлений типовим підвидом.

Galium tyraicum Klokov (*Galium macilentum* Klokov & Zaver.)

- У північній частині Правобережного Лісостепу та у Придністров'ї. Синонімом «подільського» *G. tyraicum* є *G. macilentum*, описаний з Кременецьких гір, хоч за М.В. Клоковим (Klokov 1961), останній дещо відрізняється габітуально від *G. tyraicum* припіднятими або прямостоячими стеблами (у *G. tyraicum* рослини з довгими й полеглими стеблами), довшими й вужчими листками, жовтуватими (а не чорнуватими) пиляками.

Galium uliginosum L.

- По всій Україні, крім південних степових районів і Криму. М.В. Клоков (Klokov 1961) відмічає, що за наявністю шипиків по краю листка, часто нахиленими вперед *G. uliginosum* нагадує північноєвропейський вид, описаний із Шотландії *G. witheringii* Sm. Однак такі самі шипики характерні й для *G. palustre*. Тому не дивно, що за сучасною номенклатурою в онлайн базах POWO (2025) та Hassler (1994–2025) назва *G. witheringii* розглядається як синонім *G. palustre*.

Galium verticillatum Danthoine ex Lam. (*Galium murale* M.Bieb., nom. illeg.)

- У Степу (південно-східна частина) та в Криму.

Galium verum L. [*Galium verum* L. subsp. *verum*] (*Galium glabratum* Klokov; *Galium minimum* Gilib., nom. illeg.; *Galium praecox* A.Kern.; *Galium tomentellum* Klokov; *Galium verum* L. f. *subglabratum* Klokov, nom. nud.)

- По всій Україні, але далі на південь трапляється все рідше, й у степовій зоні все частіше заміщується близьким видом *G. ruthenicum* L. Від останнього, з яким його іноді синонімізують як, зокрема, у POWO (2025), відрізняється цілком голими зав'язями і плодиками, що характерно

також і для описаного з околиць м. Ізюм (Харківська область) *G. glabratum* Klokov, назву якого ми розглядаємо як синонім *G. verum*.

Galium volhynicum Poded. (*Asperula galioides* M.Bieb. subsp. *tyraica* (Besser) Nyman; *Asperula galioides* M.Bieb. var. *tyraica* (Besser) DC.; *Asperula tyraica* Besser; *Galium campanulatum* Vill. subsp. *tyraicum* (Besser) Soják; *Galium glaucum* L. subsp. *tyraicum* (Besser) Soják)

• У південній частині Правобережного Лісостепу, Донецькому Лісостепу та Степу. Вид раніше визначався як *Asperula tyraica* Besser (Klokov 1961), який пізніше Є.Г. Победімова (Pobedimova 1971) «перенесла» до роду *Galium* під новою назвою (без збереження базіоніму), оскільки ще раніше було оприлюднено назву виду *Galium tyraicum* Klokov (Klokov 1961). Уперше вид описаний із Поділля й у колекції В. Бессера гербарію KW зберігаються екземпляри з етикеткою: «*A. tyraica* Bess. Krasnianska». Тривалий час вид був поза увагою і, за свідченням М.В. Клокова (Klokov 1961), «відновлений» Й. Пачоським. За його спостереженнями, в природі *A. tyraica* (у нашому трактуванні *Galium volhynicum*) не утворює перехідних форм до інших близьких видів, зокрема до *A. glauca* (L.) Besser (зараз ми трактуємо як *Galium glaucum* L.), з яким вид разом виростає, і з яким ймовірно є найбільш спорідненим. Але за М.В. Клоковим (Klokov 1961), у районі м. Дніпро і нижче м. Запоріжжя трапляються рослини цілком подібні до *A. tyraica*, але зовсім без опушення. Їх виникнення на східній межі поширення *A. tyraica* М.В. Клоков пояснює можливою гібридизацією з *A. octonaria* Klokov (у нашому трактуванні *Galium octonarium* (Klokov) Pobed.). Іноді разом з оголеною формою трапляється і типова *A. tyraica* (в нашому трактуванні – *Galium tyraicum*).

Galium wirtgenii F.W.Schultz [*Galium verum* L. subsp. *wirtgenii* (F.W.Schultz) Oborny] (*Galium hypanicum* Klokov; *Galium praecox* (K.Y.Lang) Heinr.Braun; *Galium verum* Scop. var. *wirtgenii* (F.W.Schultz) Nyman; *Galium verum* L. subsp. *praecox* (Lang ex Hangenb.) Petr.; *Galium verum* L. var. *praecox* Lang ex Hangenb.; *Galium verum* L. var. *wirtgenii* (F.W.Schultz) Čelak.)

• Наводиться для Карпат (Закарпаття), західних областей України та півдня Правобережного Степу. Від близького типового *G. verum*, у межах якого його іноді (POWO 2025) виділяють як окремий підвид – *G. verum* L. subsp. *wirtgenii* (F.W.Schultz) Oborny, відрізняється наявністю густого опушення в суцвітті, довшими й ширшими стебловими листками, більш розставленими кільцями листків, менш загорнутими з країв листками, більш рідшим суцвіттям та позбавленими запахом квітками. Синонімом *G. wirtgenii* є назва виду *G. hypanicum* Klokov, описаного з околиць м. Миколаїв. М.М. Цвельов (Tsvelev 1986) розглядає *G. wirtgenii* як більш «високогірний» дериват *G. verum*, який міг виникнути ще до формування *G. ruthenicum* з того ж спільного предкового типу – *G. verum*.

Galium xeroticum (Klokov) Pobed. (*Asperula tyraica* auct., non Besser; *Asperula xerotica* Klokov; *Galium biebersteinii* Ehrend.; *Galium xeroticum* (Klokov) Soó, isonym)

• У Криму (Тарханкутський і Керченський півострови). Давні вказівки про поширення в Криму *Asperula tyraica* насправді стосуються *Galium xeroticum*.

RUBIA L.

Близько 90 видів, поширених у помірній частині Азії, Середземномор'ї і, як інтродуковані – у Північній Америці. Майже половина видів зосереджена в Китаї, що робить його одним із центрів різноманітності роду. Це третій за обсягом видів рід триби *Rubieae* (Chen & Ehrendorfer 2011), який відрізняється від інших *Rubiaceae* 5-лопатеvim віночком і м'ясистими плодами. Рослини *Rubia* здавна, упродовж тисячоліть, використовувалися для отримання червоних барвників як, зокрема, *R. tinctorum* L. та в медицині (*R. yunnanensis* Diels) (Chen et al. 1991, Mouri & Laursen 2012). В Україні рід *Rubia* представлений двома видами.

Rubia tatarica (Trevir.) F.Schmidt (*Galium tataricum* Trevir.)

• У Степу, розсіяно (в основному по берегах річок та по деяких косах у Приазов'ї); наводиться також для Криму (Chernova 1972, Pobedimova 1978, Yena 2012), проте ще раніше А.І. Пояркова (Pojarkova 1958) зазначає, що наявність цього виду в Криму базується лише на одному екземплярі в гербарії М.К. Средінського.

Rubia tinctorum L. (*Rubia iberica* (Fisch. ex DC.) K.Koch; *Rubia tinctoria* Salisb.; *Rubia tinctorum* L. var. *iberica* Fisch. ex DC.)

- У Криму (на Південному березі, у передгір'ї та на Керченському півострові), а також місцями культивується. Варіює за розмірами плодиків, пластинок і черешків стеблових листків в кільцях (від майже сидячих до виразно черешкових), їх опушенням. Рослини з виразно черешковими листками (дрібнішими й більш-менш опушеними), міцнішими та прямостоячими стеблами й дрібнішими плодиками раніше визначались як *Rubia iberica* (Fisch. ex DC.) K.Koch.

SHERARDIA L.

Монотипний рід, поширений у більшій частині Європи, Північній Африці, Західній Азії; як занесений – у Північній та Південній Америці, Східній та Південній Африці, Південно-Східній Азії, Австралії та Новій Зеландії. В Україні представлений одним видом.

Sherardia arvensis L.

- У Криму, як звичайна рослина, а також як занесена в Передкарпатті, на Поліссі та в Лісостепу.

THELIGONUM L.

Рід *Theligonum*, який раніше включали до однойменної родини *Theligonaceae* Dumort., нараховує чотири види анемофільних рослин, поширених у Середземномор'ї та Південно-Східній Азії. В Україні – один вид.

Theligonum cynocrambe L. (*Cynocrambe prostrata* Gaertn.)

- У Криму, дуже рідко (г. Аюдаг).

Подяки

Автори висловлюють щире подяку анонімним рецензентам за редакційні правки, усунення помилок, мовних огріхів, стилістичних неточностей та за слушні зауваження й уточнення. Висловлюємо подяку також редактору-кореспонденту С. Ємельяновій за ретельний перегляд тексту рукопису та за цінні поради при написанні статті.

REFERENCES

- Barbarych, A.I. (1950). *Gentianaceae*. In: Plant identifier of the Ukrainian SSR, 337–343. Kharkiv: Ukrpoligrafvydav. (in Ukrainian)
- Barbarych, A.I. (1977). *Gentianaceae*. In: Chopyk V., Kotov M. (eds) *Vyznachnyk Ukrainskykh Karpat*, 229–231. Kyiv: Naukova dumka (in Ukrainian)
- Bartók, A., Hurdu, B.I. & Szatmari, P.-M. (2015). Distribution of endangered *Gentiana clusii* Perrier & Sonegeon in the Romanian Carpathians – a critical overview. *Contribuții Botanice* **50**: 15–32.
- Bremer, B. (1996). Phylogenetic studies within *Rubiaceae* and relationships to other families based on molecular data. In: Robbrecht, E., Puff, C. & Smets, E. (eds.), *Second International Rubiaceae Conference: Proceedings*. Opera Botanica Belgica 7. Meise: National Botanic Garden of Belgium, 33–50.
- Bremer, B. & Eriksson T. (2009). Time tree of *Rubiaceae*: phylogeny and dating the family, subfamilies, and tribes. *International Journal of Plant Sciences* **170**: 766–793. <https://doi.org/10.1086/599077>
- Bremer, B., Jansen, R. K., Oxelman, B., Backlund, M., Lantz H., & Kim, K. J. (1999). More characters or more taxa for a robust phylogeny—case study from the coffee family (*Rubiaceae*). *Systematic Biology* **48**: 413–435. <https://doi.org/10.1080/106351599260085>
- Bremer, K. (1994). *Asteraceae: Cladistics & Classification*. Timber Press, Portland.
- Chassot, P., Nemomissa, S., Yuan, Y.M. & Küpfer, P. (2001). High paraphyly of *Swertia* L. (*Gentianaceae*) in the *Gentianella*-lineage as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation. *Plant Systematic and Evolution* **229**: 1–21. <https://doi.org/10.1007/s006060170015>
- Chen, S.-B., Feng, R.-Z., Chen, B.-Z., Jing, L.-H., Dong, X., Gu, Z.-P., & Wang, S.-B. (1991). A study on the medicinal plants of genus *Rubia*. I. Botanical origins and resource of Chinese traditional drug “Qian Cao” (madder). *Natural Product Research and Development* **3**: 7–15.
- Chen, T. & Ehrendorfer, F. (2011). *Rubia*. In: Wu, Z.Y., Raven, P.H., Hong, D.Y. (eds.). *Flora of China*. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. **19**: 305–319.
- Chernova, N.M. (1972). *Rubiaceae*. In: Key to higher plants of Crimea. (ed. N.I. Rubtsov), 445–453. Leningrad: Nauka. (in Russian)
- Chopyk, V.I. (1969). Floristic zoning of the Ukrainian Carpathians. *Ukrainian Botanical Journal* **26** (4): 3–15. (in Ukrainian)

- Chopyk, V.I. (1976). *Vysokogirna flora Ukrainskykh Karpat*. Kyiv: Naukova dumka, 269 p. (in Ukrainian)
- Chopyk, V.I. (1987). *Gentianaceae*. In: Dobrochaeva D.N., Kotov M.I., Prokudin Yu.N. i dr. *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*, 257–258. Kiev: Naukova dumka. (in Russian)
- Chopyk, V.I. & Fedoronchuk, M.M. (2015). *Flora Ukraineae Carpaticeae*. Ternopil: TzOB «Terno-graf», 712 p. (in Ukrainian)
- Chorney, I.I., Budzhak, V.V. & Tokarjuk, A.I. (2010). Through the pages of the Red Book of Ukraine (plant world), 321–322. Chernivtsi: Drukart. (in Ukrainian)
- Chorney, I.I. & Shyian, N.M. (2009). *Gentiana utriculosa* L. In: Red Book of Ukraine. Flora /ed. Ya.P.Didukh, 492. Kyiv: Globalkonsaltyng (in Ukrainian)
- Civeyrel, L., Thomas, A.L., Ferguson, K & Chase, M. (1998). Critical reexamination of palynological characters used to delimit *Asclepiadaceae* in comparison to the molecular phylogeny obtained from plastid marK sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**: 517–127. <https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0510>
- Cribb, P. & Govaerts, R. (2005). Just how many orchids are there? In: A. Raynal-Roques, A. Roguenant & D. Prat (eds), *Proceedings of the 18th world orchid conference*. March 11–20, 2005. Dijon-France. Naturalisa, Turriers, France, 161–172.
- Davis, A.P. & Bridson, D.M. (2007). *Rubiaceae*. In: V.H. Heywood, R.K. Brummitt, A. Culham & O. Seberg (eds), *Flowering Plants of the World*. Royal Botanic Gardens, Kew, 284–286.
- Davis, A.P., Govaerts, R., Bridson, D.M., Ruhsam, M., Moat, J., & Brummitt, N. A. (2009). A global assessment of distribution, diversity, endemism, and taxonomic effort in the *Rubiaceae*. *Annals of Missouri Botanical Garden* **96**: 68–78. <https://doi.org/10.3417/2006205>
- Del Guacchio, E. & Caputa, P. (2020). Splitting *Asperula* (*Rubiaceae*): a proposal for consistency purposes within sections *Cynanchicae*, *Thliphthisa* and *Hexaphylla*. *Plant Biosystems* **154** (5): 766–782. <https://doi.org/10.1080/11263504.2020.1804008>
- Domin, K. (1933). *Blackstonia acuminata* (W.D.J. Koch & Ziz) Domin. Bulletin international / Académie Tchèque des Sciences", referring to its Classe des sciences mathématiques, naturelles et de la médecine **34**: 25.
- Dvirna, T.S. (2012). Finds of alien plants of the territory of the Romensko-Poltavsky geobotanical region. *Ukrainian Botanical Journal* **69** (6): 847–852. (in Ukrainian)
- Ehrendorfer, F. (1958). Critical notes on Turkish *Rubiaceae*. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh* **22** (4): 323–401.
- Ehrendorfer, F. & Barfuss M.H.J. (2014). Paraphyly and polyphyly in the worldwide tribe *Rubieae* (*Rubiaceae*): Challenges for genetic delimitation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **100** (1–2): 79–88.
- Ehrendorfer, F., Schönbeck-Temesy, E., Puff, C., & Rechinger, W. (2005). *Rubiaceae*. In: Rechinger K.H. (ed.). *Flora Iranica*. Vienna: Verlag des Naturhistorischen Museums Wien Press **176**: 47–72.
- Endress, M.A. & Albert, V.A. (1995). A morphological cladistic study of *Apocynaceae*: Trends in character evolution within a broadened familial circumscription. *American Journal of Botany* **82** (6, Abstracts): 127.
- Endress, M.E. & Bruyns, P.V. (2000). A revised classification of the *Apocynaceae* s. l. *The Botanical Review* **1**: 56.
- Euro+Med Plant Base (2025). Euro+Med PlantBase – Preview of the new data portal <https://europlusmed.org>
- Fateryga, A.V., Svirin, S.A., Fateryga, V.V. & Shyian, N.M. (2013). A new find of *Blackstonia perfoliata* (*Gentianaceae*) in Crimea. *Ecosystems, their optimization and protection* **8**: 26–29.
- Favre, A., James, S., Pringle, J.S., Heckenbauer, J., Kozuharova, E., Gao, Q., Lemmon, E.M., Lemmon, A.R., Sun, H., Tkach, N., Gebauer, S., Sun, S.-S. & Fu, P.-C. (2020). Phylogenetic relationships and sectional delineation within *Gentiana* (*Gentianaceae*). *Taxon* **69** (6): 1221–1238. <https://doi.org/10.1002/tax.12405>
- Fedoronchuk, M.M. (2022a). Ukrainian flora checklist. 1: family *Lamiaceae* (Lamiales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **18** (1): 5–27. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-1-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2022b). Ukrainian flora checklist. 2: family *Fabaceae* (Fabales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **18** (2): 97–138. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-2-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2022c). Ukrainian flora checklist. 3: family *Apiaceae* (= *Umbelliferae*) and *Araliaceae* (Apiales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **18** (3): 203–221. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-3-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2022d). Ukrainian flora checklist. 4: family *Rasaceae* (Rosales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **18** (4): 305–349. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-4-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2023a). Ukrainian flora checklist. 5: family *Caryophyllaceae* s. l. (incl. *Illecebraceae*) (Caryophyllales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **19** (1): 5–57. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-1-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2023b). Ukrainian flora checklist. 6: family *Crassulaceae*, *Grossulariaceae*, *Haloragaceae*, *Saxifragaceae* (Saxifragales, Angiosperms), and *Convolvulaceae* (incl. *Cuscutaceae*), *Solanaceae* (Solanales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **19** (2): 141–168. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-2-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2023c). Ukrainian flora checklist. 7: family *Caprifoliaceae* s. l. (incl. *Dipsacaceae*, *Linnaeaceae*, *Valerianaceae*), *Viburnaceae* s. l. (incl. *Adoxaceae*, *Sambucaceae*) (Dipsacales, Angiosperms),

- and *Lythraceae* (incl. *Punicaceae*, *Trapaceae*), *Onagraceae*, *Myrtaceae* (Myrtales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **19** (3): 243–271. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-3-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2023d). Ukrainian flora checklist. 8: Families *Ebenaceae*, *Primulaceae* (Primulales, Angiosperms), and *Actinidiaceae*, *Ericaceae* (Ericales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **19** (4): 341–357. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-4-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2024a). Ukrainian flora checklist. 9: families *Cistaceae*, *Malvaceae* (incl. *Tiliaceae*) and *Thymelaeaceae* (Malvales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **20** (1): 5–18. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-1-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2024b). Ukrainian flora checklist. 10: families *Euphorbiceae*, *Phyllanthaceae* (Euphorbiales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **20** (2): 111–123. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-2-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2024c). Ukrainian flora checklist. 11: families *Geraniaceae* (Geraniales), and *Linaceae* (Linales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **20** (3): 231–241. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-3-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2024d). Ukrainian flora checklist. 12: Family *Boraginaceae* (incl. *Heliotropiaceae*, *Hydrophyllaceae*) (Boraginales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **20** (4): 361–377. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-4-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2025a). Ukrainian flora checklist. 14: family *Violaceae* (Malpighiales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **21** (2): 109–122. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-2-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. (2025b). Ukrainian flora checklist. 15: family *Salicaceae* (Malpighiales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **21** (3): 199–218. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-3-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M.M. & Antonenko, S.I. (2025). Ukrainian flora checklist. 13: families *Plumbaginaceae* and *Polygonaceae* (Polygonales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **21** (1): 5–30. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-1-1> (in Ukrainian)
- Fedoronchuk, M., Shevera, M., Krytska L., Shyian, N. & Tsarenko, O. (2004). The species of vascular plants described from Ukraine: families *Valerianaceae* Batsch, *Dipsacaceae* Juss., *Apocynaceae* Juss., *Campanulaceae* Juss., *Gentianaceae* Juss. *Ukrainian Botanical Journal* **61** (1): 44–54. (in Ukrainian)
- Fodor, S.S. (1974). *Flora Zakarpattya*. Lviv, 208 p. (in Ukrainian)
- Funk, V.A., Bayer, R.J., Keeley, S., Chan, R., Watson, L., Gemeinholzer, B., Schilling, E., Panero, J.L., Baldwin, B.G., Garcia-Jacas, N., Susanna A. & Jansen R.K. (2005). Everywhere but Antarctica: using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biologiske Skrifter* **55**: 343–374.
- Glagoleva, N.G. (1987). *Asclepiadaceae*. In: Dobrochaeva D.N., Kotov M.I., Prokudin Yu.N. i dr. *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*, 255–257. Kiev: Naukova dumka. (in Russian)
- Govaerts, R., Ruhsam, M., Andersson, L., Robbrecht, E., Bridson, D., Davis, A., Schanzer, I. & Sonké, B. (2020). World Checklist of *Rubiaceae*. *Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew*. Available at <http://apps.kew.org/wcsp/> [accessed 24 Jan. 2020].
- Greimler, J., Park, J.-M. & Weiss-Schneeweiss, H. (2011). *Gentianella* (*Gentianaceae*): a model taxon for evolution in the Alps. *Taxon* **60** (2): 427–435. <https://doi.org/10.1002/tax.602012>
- Hassler, M. (1994–2025). World Plants. Synonymic Checklist and Distribution of the World Flora. Version 25.01; last update January 28th, 2025. www.worldplants.de. Last accessed 25 November 2025
- Jacobsen, K. (1978). *Gentianaceae*. In: Davis P.H. (ed.) *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. Vol. 6: 176–195. Edinburgh: University Press.
- Jelenevsky, A. & Kuranova, N. (2000). Generis *Cruciata* Mill. (*Rubiaceae*) revisio taxonomica. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium* **32**: 152–162.
- Joshi, K. (2011). Molecular Differentiation and Phylogeny of *Swertia* (*Gentianaceae*) of the Himalayan Region, Nepal. *International Journal of Biotechnology and Biochemistry* **7** (2): 265–27. <https://www.ripublication.com/ijbb.htm>
- Judd, W.S., Sanders, R.W. & Donoghue, M.J. (1994). Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analyses. *Harvard Papers in Botany* **5**: 1–51.
- Kadereit, J.W. & Bittrich, V. (2015). Apiales, Gentianales (except *Rubiaceae*). In: Kubitzki, K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. XV. Cham, Switzerland: Springer-Verlag, 570 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5>
- Kainulainen, K., Razafimandimbison, S.G. & Bremer, B. (2013). Phylogenetic relationships and new tribal delimitations in subfamily *Ixoroideae* (*Rubiaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society* **173**: 387–406. <https://doi.org/10.1111/boj.12038>
- Kidyoo, A. & Kidyoo, M. (2023). Molecular phylogenetic and morphological analyses support recognition of a new species of *Vincetoxicum* (*Apocynaceae*, *Asclepiadoideae*) from eastern Thailand. *Plant Systematics and Evolution* **309**: 27. <https://doi.org/10.1007/s00606-023-01866-y>

- Kidyoo, A., Kidyoo, M., McKey, D. & Blatrix, R. (2023). Molecular phylogeny of *Vincetoxicum* (Apocynaceae, Asclepiadoideae) from Thailand and integrative taxonomy corroborating a new cryptic species within *Vincetoxicum kerrii*. *Journal of Plant Research* 1: 21–35. <https://doi.org/10.1007/s10265-023-01501-4>
- Klokov, M.V. (1961). *Rubiaceae* Juss. In: Flora URSS, vol. 10. Ed. M.I. Kotov, 90–249. Kyiv: Vydavnytstvo AN Ukrainskoi RSR. (in Ukrainian)
- Klokov, M.V. (1974). Species nonnullae in literatura botanica citatae sed adhuc non dascriptae. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium et non Vascularium*: 98–117. (in Russian)
- Klokov, M.V. & Zaverukha B.V. (1974). Galii species novae e Podolia Septentrionalis. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium et non Vascularium*: 80–91. (in Russian)
- Kotov, M.I. (1987). *Rubiaceae*. In: Dobrochaeva D.N., Kotov M.I., Prokudin Yu.N. i dr. *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*, Kiev: Naukova dumka, 259–264. (in Russian)
- Lewis, G.P., Schrire, B., Mackinder, B., Lock, M. (2005). *Legumes of the world*. Richmond, USA: Royal Botanic Gardens, Kew, 577 p.
- Liede, S., Täuber, A. & Schneidt, J. (2002). Molecular considerations in the Tylophorinae K.Schum. (Apocynaceae-Asclepiadoideae). *Edinburgh Journal of Botany* 59 (3): 377–403. <https://doi.org/10.1017/S0960428602000239>
- Liede-Schumann, S., Kong, H., Meve, U. & Thiv, M. (2012). *Vincetoxicum* and *Tylophora* (Apocynaceae: Asclepiadoideae: Asclepiadeae) – two sides of the same medal: independent shifts from tropical to temperate habitats. *Taxon* 61 (4): 803–825. <https://doi.org/10.1002/tax.614007>
- Liede-Schumann, S. & Meve, U. (2018). *Vincetoxicum* (Apocynaceae-Asclepiadoideae) expanded to include *Tylophora* and allies. *Phytotaxa* 369 (3): 129–184. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.369.3.1>
- Liede-Schumann, S., Täuber, A. & Schneidt, J. (2002). Molecular considerations in the Tylophorinae K.Schum. (Apocynaceae-Asclepiadoideae). *Edinburgh Journal of Botany* 59: 377–403. <https://doi.org/10.1017/S0960428602000239>
- Ma, Yu-Chuan (1951). *Gentianopsis* – a new genus of Chinese Gentianaceae. *Journal of Systematics and Evolution* 1: 5–19.
- Mansion, G. (2004). A new classification of the polyphyletic genus *Centaurium* Hill (Chironiinae-Gentianaceae): description of the New-World endemic *Zeltnera*, and reinstatement of *Gyrandra* Griseb. and *Schenkia* Griseb. *Taxon* 53: 719–740. <https://doi.org/10.2307/4135447>
- Mavrodiiev, A.V., Laktionov, A.P. & Alexeev, Yu.E. (2015). On new dogbanes of South-Eastern European Russia due to the acceptance of the genus *Poacynum* Baill. (Apocynaceae). *Novitatis systematicae plantarum vascularium* 46: 157–163. (in Russian).
- Mosyakin, S.L. & Yavorska, O.G. (2003). The nonnative flora of the Kyiv (Kiev) urban area. Ukraine: A Checklist and brief analysis *Urban Habitats. An electronic Journal on the biology of urban areas around the world. Special Feature: Urban Floras* 1 (1): 1–128 http://www.urbanhabitats.org/v01n01/nonnativekiev_full.html
- Mosyakin, S.L. (2013). Families and orders of angiosperms of the flora of Ukraine: a pragmatic classification and placement in the phylogenetic system. *Ukrainian Botanical Journal* 70 (3): 289–307. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.03.289> (in Ukrainian)
- Mosyakin, S.L., Davydov, D.A. & Shiyan, N.M. (2017). The authorship and nomenclature of *Vincetoxicum rossicum* (*Cynanchum rossicum*) and *V. meoticum* (*C. meoticum*) (Apocynaceae: Asclepiadoideae), with considerations on nomenclatural uncertainties in determining the validity of names. *Phytotaxa* 307 (1): 75–83. <https://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.307.1.7>
- Mosyakin, S.L. & Fedoronchuk, M.M. (1999). *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 1999, 345 p. <https://dx.doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Mosyakin, S.L. & McNeill, J. (2016). (327–328) Proposals to clarify certain aspects of the rules on alternative names. *Taxon* 65 (4): 907–908. <https://doi.org/10.12705/654.38>
- Mouly, A., Kainulainen, K., Persson, C., Davis, A.P., Wong, K.M., Razafimandimbison, S.G., & Bremer B. (2014). Phylogenetic structure and clade circumscriptions in the Gardenieae complex (*Rubiaceae*). *Taxon* 63: 801–818. <https://doi.org/10.12705/634.4>
- Mouri, C. & Laursen, R. (2012). Identification of anthraquinone markers for distinguishing *Rubia* species in madder-dyed textiles by HPLC. *Microchimica Acta* 179: 105–113. <https://doi.org/10.1007/s00604-012-0868-4>
- Moysiienko, I.I., Shynder, O.I., Levon, A.F., Chorna, G.A., Volutsa, O.D., Lavrinenko, K.V., Kolomiychuk, V.P., Shol, G.N., Shevera, M.V., Borovyk, D.V., Vynokurov, D.S., Zviahintseva, K.O., Kalashnik, K.S., Kazarinova, H.O., Levchuk, L.V., Skobel, H.O., Tarabun, M.O., Gerasimchuk, G.V., Lyubinska, L.G., Bezsmertna, O.O., Bondarenko, H.M. & Mamchur, T.V. (2023). Notes to vascular plant in Ukraine I. *Chornomorski Botanical Journal* 19 (1): 76–93. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-1-3> (in Ukrainian)
- Natali, A., Manen, J.F. & Ehrendorfer, F. (1995). Phylogeny of the *Rubiaceae* Rubioideae, in particular the tribe Rubieae: Evidence from a noncoding chloroplast DNA sequence. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 428–439. <https://doi.org/10.2307/2399892>

- Onyshchenko, V.A., Mosyakin, S.L., Korotchenko, I.A., Danylyk, I.M., Burlaka, M.D., Fedoronchuk, M.M., Chorney, I.I., Kish, R.Ya., Olshanskyi, I.H., Shyian, N.M., Zhygalova, S.L., Tymchenko, I.A., Kolomiychuk, V.P., Novikov, A.V., Boiko, G.V., Shevera, M.V., Protopopova, V.V. (2022). *IUCN Red List categories of vascular plant species of the Ukrainian flora*. Ed. V.A. Onyshchenko, Kyiv: FOP Hulieva V.M., 198 p.
- Ostapko, V.M. (1993). New taxons of genus *Galium* L. (Rubiaceae). *Ukrainian Botanical Journal* **50** (6): 59–63. (in Ukrainian)
- Ostapko, V.M. (1994). New species of *Galium* L. (Rubiaceae) and *Veronica* (Scrophulariaceae) from the Ukraine's South-East. *Ukrainian Botanical Journal* **51** (2–3): 84–91. (in Ukrainian)
- Ostapko, V.M. (1995). New species of the genus *Vincetoxicum* N.W.Wolf. *Ukrainian Botanical Journal* **52** (2): 271–276. (in Ukrainian)
- Ostapko, V.M. (2018). A new species of milk vine – *Vincetoxicum svetlanae* Ostapko. In: *Promyshlennaja Botanika* **18** (1): 4–9. (in Russian)
- Pisjaukova, V.V. (1978). *Swertia* L. In: *Florae Europae Orientalis*. Vol. 3. Red. An.A. Fedorov. Leningrad: Nauka, 82–85. (in Russian)
- Pobedimova, E.G. (1958). *Asperula* L. sect. *Monocephala* Pobed. In: *Flora URSS*, Vol. 23. Mosqua-Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS, 215–217. (in Russian)
- Pobedimova, E.G. (1978). *Rubiaceae* Juss. In: *Florae Europae Orientalis*. Vol. 3. Red. An.A. Fedorov. Leningrad: Nauka, 88–118. (in Russian)
- Pobedimova, E.G. (1978). Taxa nova florae URSS, 1. *Novitatis systematicae plantarum vascularium* **7**: 275–280. (in Russian)
- Pojarkova, A.I. (1958). *Rubia* L. In: *Flora URSS*, Vol. 23. Mosqua-Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS, 382–417. (in Russian)
- Potgieter, K. (1999). Phylogenetic study of *Apocynaceae* Juss. and *Aspidosperma* Mart. & Zucc. Ph.D. diss., University of Illinois at Urbana-Champaign.
- POWO (2025). Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org> (Accessed 5 July 2025 and 25 July 2025).
- Privalova, L.A. (1972). *Apocynaceae*. In: *Key to higher plants of Crimea*. Ed. N.I. Rubtsov. Leningrad: Nauka, 372–373. (in Russian)
- Prodan, I. (1939). Flora pentru determinarea și descrierea plantelor ce cresc în România. *Fitogeografia României* **2**: 1–625.
- Razafimandimbison, S.G. & Rydin, C. (2024). Phylogeny and classification of the coffee family (*Rubiaceae*, Gentianales): overview and outlook. *Taxon* **73** (3): 673–717. <https://doi.org/10.1002/tax.13167>
- Reveal, J.L. (2012). An outline of a classification scheme for extant flowering plants. *Phytoneuron* **37**: 1–221.
- Robbrecht, E. (1978). *Sericanthe*, a new african genus of *Rubiaceae* (Coffeae). *Bulletin du Jardin Botanique de Belgique* **48**: 3–78.
- Robbrecht, E. (1993). Supplement to the 1988 outline of the classification of the *Rubiaceae*. *Opera Botanica Belgica* **6**: 173–196.
- Robbrecht, E. & Manen, J.F. (2006). The major evolutionary lineages of the coffee family (*Rubiaceae*, Angiosperms). Combined analysis (nDNA and cpDNA) to infer the position of *Coptosapelta* and *Luculia*, and supertree construction based on *rbcL*, *rps16*, *trnL-trnF*, and *atpB-rbcL* data. A new classification in two subfamilies, *Cinchonoideae* and *Rubioideae*. *Systematics and Geography of Plants* **76**: 85–146. <https://www.jstor.org/stable/20649700>
- Rydin, C., Kainulainen, K., Razafimandimbison, S. G., Smedmark, J. E. & Bremer, B. (2009). Deep divergences in the coffee family and the systematic position of *Acranthera*. *Plant Systematics and Evolution* **278**: 101–123. <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0138-4>
- Sennblad, B. (1997). Phylogeny of the *Apocynaceae* s.l. (Ph. D. dissertation summary). *Acta Universitatis Uppsaliensis. Comprehensive Summaries Uppsala Dissertations, Faculty of Science and Technology* **295**. Uppsala, 18 p.
- Sennblad, B. & Bremer, B. (1996). The familial and subfamilial relationships of *Apocynaceae* and *Asclepiadaceae* evaluated with *rbcL* data. *Plant Systematics and Evolution* **202**: 153–175. <https://www.jstor.org/stable/23643025>
- Sennblad, B. & Bremer, B. (2002). Classification of *Apocynaceae* s.l. According to a new approach combining Linnaean and phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology* **51** (3): 389–409. <https://doi.org/10.1080/10635150290069869>
- Sennblad, B.M., Endress, E. & Bremer, B. (1998). Morphology and molecular data in phylogenetic fraternity –the tribe *Wrightieae* (*Apocynaceae*) revisited. *American Journal of Botany* **85**: 1143–1158. <https://doi.org/10.2307/2446347>

- Shah, S.A., Sultan, A., Wen, J., Ullah, Z., Nisa, S.U., Ren, Z., Alam, M.M., Iqbal, J. & Mumtaz, A.S. (2021). Taxonomy of *Vincetoxicum* s. str. (Asclepiadoideae, Apocynaceae) from southern Asia including three new species and resurrected names. *PhytoKeys* **179**: 35–73. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.179.62514>
- Shyian, N.M. (2008). *Blackstonia* Hudson is a little-known genus of the flora of Ukraine. Biodiversity of the Carpathians: current state, protection and reproduction: Proceedings of the international scientific conference to the 15th anniversary of the Interdepartmental Research Laboratory for the Protection of Natural Ecosystems of Uzhhorod National University. Uzhhorod: Lira, 174–177. (in Ukrainian)
- Shyian, N.M. (2014). A review of the taxonomy and distribution of the *Gentianaceae* in the Ukraine. In: J.J. Rybczyński, Davey M.R., Mikula A. (eds.) *The Gentianaceae – V. 1: Characterization and Ecology*, 149–168. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-54010-3_4
- Shyian, N.M. & Chorney I.I. (2009). *Gentiana punctata* L. In: Red Book of Ukraine. Flora. Kyiv: Globalkonsalning, 491. (in Ukrainian)
- Shyian, N.M. & Dzhus, M.O. (2005). *Gentiana nivalis* L. (*Gentianaceae*) in the flora of Ukrainian Carpathians. *Ukrainian Botanical Journal* **62** (1): 22–28. <http://jnas.nbuv.gov.ua/article/UJRN-0000134554>
- Shyian, N.M. (2013). About the problem of protection of *Swertia punctata* Baumg. (*Gentianaceae*) on the territory of Ukraine. In: *Modern Problems in Botanical and Mycological Research*. Minsk: BGU Press, 232–234.
- Soza, V.L. & Olmstead, R.G. (2010). Molecular systematics of tribe *Rubieae* (*Rubiaceae*): Evolution of major clades, development of leaf-like whorls, and biogeography. *Taxon* **59**: 755–771. <https://doi.org/10.2307/25677667>
- Stoiko, S.M. & Tasenkevych, L.S. (1979). *Galium transcarpaticum* Stoiko et Tasenkevich – new species from the Ugolsky massiv of the Carpatian state reservation. *Ukrainian Botanical Journal* **36** (6): 594–597. (in Ukrainian).
- Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.). (2002). *Gentianaceae: Systematics and Natural History*. Cambridge: Cambridge University Press, 652 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511541865.003>
- The list of plant and mushroom species included in the Red Book of Ukraine (plant life), approved by order of the Ministry of Environmental Protection and Natural Resources of Ukraine. N 111 vid 15.02.2021 (in Ukrainian) <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0260-21#Text> (in Ukrainian)
- Topa, E. (1961). *Gentianaceae*. In: *Flora Reipublicae Popularis Romanicae*. Vol. 8 (red. E.I. Nyárády). Budapest: Academia Reipublicii Populare Romanicae, 430–479.
- Tsvelev, N.N. (1977). De provinciae Leningradensis plantis adventivis nonnullis. *Novitatis systematicae plantarum vascularium* **14**: 244–255. (in Russian).
- Tsvelev, N.N. (1978). *Gentianaceae* Juss. In: *Flora partis Europaeae URSS*. Vol. 3. (red. An.A. Fedorov): Leningrad: Nauka, 57–86. (in Russian)
- Tsvelev, N.N. (1981). De plantis rarioribus et adventivis nonnullis in parte Europaea URSS, crescentibus. 2. *Novitatis systematicae plantarum vascularium* **18**: 247–257. (in Russian).
- Tsvelev, N.N. (1986). Notae de generis *Galium* L. (*Rubiaceae*) speciebus nonnullis florum URSS. *Novitatis systematicae plantarum vascularium* **23**: 153–160. (in Russian)
- 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). *Regnum Vegetabile* 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Turland, N.J., Wiersema, J.H., Barrie, F.R., Gandhi, K.N., Gravendyck, J., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Kloppe, 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 Secoret, J.C. (2025). International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Madrid Code). *Regnum Vegetabile*. Chicago: University of Chicago Press, 162 p.
- Von Hagen, K.B. & Kadereit, J.W. (2001). The phylogeny of *Gentianella* (*Gentianaceae*) and its colonization of the southern hemisphere as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation. *Organisms Diversity Evolution* **1**: 61–79. <https://doi.org/10.1078/1439-6092-00005>
- Wikström, N., Kainulainen, K., Razafimandimbison, S.G., Smedmark, J.E.E. & Bremer, B. (2015). A revised time tree of the asterids: Establishing a temporal framework for evolutionary studies of the coffee family (*Rubiaceae*). *PLOS ONE* **10**: e0126690. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126690>
- Wissjulina, O.D. (1957a). *Asclepiadaceae* Lindl. In: *Flora URSS*, vol. 8. Ed. M.I. Kotov, A.I. Barbarych. Kyiv: Vydavnytstvo AN Ukrainskoi RSR, 270–287. (in Ukrainian)
- Wissjulina, O.D. (1957b). *Gentianaceae* Dumort. In: *Flora URSS*, vol. 8. Ed. M.I. Kotov, A.I. Barbarych. Kyiv: Vydavnytstvo AN Ukrainskoi RSR. 221–260 (in Ukrainian)
- Yamashiro, T., Fukuda, T., Yokoyama, J. & Maki, M. (2004). Molecular phylogeny of *Vincetoxicum* (*Apocynaceae*–*Asclepiadoideae*) based on the nucleotide sequences of cpDNA and nrDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**: 689–700. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.08.016>
- Yang, Li-E., Sun, H., Ehrendorfer, F., & Nie, Z.-L. (2016). Molecular phylogeny of Chinese *Rubia* (*Rubiaceae*: *Rubieae*) inferred from nuclear and plastid DNA sequences. *Journal of Systematics and Evolution* **54** (1): 37–47. <https://doi.org/10.1111/jse.12157>

- Yang, Li-E., Meng, Y., Peng, De-Li, Nie, Z.-L., & Sun, H. (2018). Molecular phylogeny of *Galium* L. of the tribe Rubieae (Rubiaceae) – emphasis on Chinese species and recognition of a new genus *Pseudogalium*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 126: 221–232. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.004>
- Yena, A.V. (2012). *Spontaneous flora of the Crimean Peninsula*. Simferopol: N. Orianda Publ., 232 p. (in Russian)
- Zefirov, B.M. (1957). Asclepiadaceae Lindl., Oleaceae Lindl. In: Wulf, E.V. *Flora of Crimea* 3 (1): 62–85. (in Russian).
- Zyman, S.M. & Vainagiy, I.V. (1991). Ecologo-geographical and phytocenotic peculiarities of rare species of *Primula farinosa* L. and *Gentiana verna* L. *Ukrainian Botanical Journal* 48 (5): 99–101. (in Ukrainian)

РЕЗЮМЕ

Федорончук, М.М., Шиян, Н.М. (2025). Чекліст флори України. 16: родини Apocynaceae (incl. Asclepiadaceae), Gentianaceae i Rubiaceae (incl. Theligonaceae) (Gentianales, Angiosperms). *Чорноморський ботанічний журнал* 21 (4): 299–329. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-1>

У флорі України порядок Gentianales включає три родини: Apocynaceae (incl. Asclepiadaceae), Gentianaceae та Rubiaceae (incl. Theligonaceae). Родина Apocynaceae представлена сімома родами, а саме: *Apocynum* (4 види, з яких *A. cannabinum* культивується і дичавіє), *Asclepias* (*A. syriaca*, інвазійний вид), *Cynanchum* (*C. acutum*), *Nerium* (*N. oleander*, культивується в Криму), *Periploca* (*P. graeca*, культивується і дичавіє), *Vinca* (3 види, з яких *V. major* культивується і дичавіє) та *Vincetoxicum* (10 видів та два підвиди, без типових, з яких чотири види та один підвид потребують підтвердження таксономічного статусу). *Vincetoxicum minus*, *V. intermedium* та *V. maeoticum* є синонімами *V. fuscatum*, а *V. cretaceum*, *V. laxum*, *V. officinale* – синонімами *V. hirundinaria*. Родина Gentianaceae представлена сімома родами, зокрема, *Blackstonia* (два види, з яких *B. acuminata* потребує підтвердження), *Centaurium* (чотири види і 3 підвиди, без типових, типовий *C. littorale* потребує підтвердження), *Gentiana* (11 видів, з яких *G. × charpentieri* потребує підтвердження; *G. frigida* і *G. clusii* наводилися помилково), *Gentianella* (три види; *G. axillaris* і *G. lingulata* є синонімами *G. amarella*), *Gentianopsis* (*G. ciliata*), *Schenkia* (*S. spicata*) та *Swertia* (*S. perennis* з двома підвидами і *S. punctata*). Родина Rubiaceae в Україні представлена дев'ятьма родами і 65 видами (включаючи гібридогенні) і шістьма підвидами (без типових). Зокрема, *Asperula* (3 види), *Crucianella* (достовірно відомо 2 види, ще один – *C. gilanica* потребує підтвердження), *Cruciata* (5 видів), *Cynanchica* (6 видів та 3 підвиди, без типових), *Hexaphylla* (*H. cretacea*), *Galium* (44 види, включно з гібридогенними, і три підвиди, без типових), *Rubia* (*R. tatarica*, *R. tinctorum*), *Sherardia* (*S. arvensis*) та *Theligonum* (*T. cynocrambe*). *Asperula propinqua* є синонімом *A. taurina*, *Crucianella oxyloba* включена до *C. angustifolia*, а *C. catellata* включена до *C. latifolia*. Багато номенклатурних змін є у роді *Galium*.

Ключові слова: біорізноманіття, анотований список, поширення, вид, підвид, рід, родина, систематика, номенклатура, синоніми, гербарні зразки.

ORIGINAL PAPER

The effect of substrate on cryopreservation of the mycelium of wood decay basidiomycetes

Svitlana V. BONDARUK^{1,2}  | Galeb A. AL-MAALI^{1,2} 

Affiliation

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine, Kyiv, Ukraine
Enamine Ltd., Kyiv, Ukraine

Correspondence:

Svitlana Bondaruk
svitlana.bondaru@gmail.com

Funding information

no support

Co-ordinating Editor

Olexandr Akulov

Data

Received: 13 August 2025

Revised: 28 October 2025

Accepted: 22 December 2025

e-ISSN 2308-9628

<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-2>

**ABSTRACT**

Question: How can the pure cultures of basidiomycetes from the IBK Mushroom Culture Collection be preserved for a long time?

Location: IBK Mushroom Culture Collection of the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine

Materials and methods: standard mycological methods of cultivation of the pure culture of fungi

Nomenclature: <https://www.mycobank.org/>

Results: Culture collections are essential for characterizing and studying fungal species; however, the primary goal of these collections remains the preservation of fungal species diversity and their gene pool. The IBK Mushroom Culture Collection is the largest official specialized culture collection of macromycetes in Ukraine, preserving more than 1,500 strains of edible and medicinal mushrooms. Since there is a need for a reliable method for long-term storage of pure cultures of fungi, the cryopreservation of nine different strains of five wood decay fungi was investigated in this work. Wood-decay fungi have various applications in diverse fields. In particular, studied in this work, *Fomitopsis pinicola* 361, two strains of *Ganoderma tsugae* 1848 and 2566, three strains of *Laricifomes officinalis* 2497, 2498, and 5004, *Pleurotus ostreatus* 297, and two strains of *Schizophyllum commune* 1768 and 1769 are valuable species of wood decay fungi due to their contents of various biologically active compounds. They have diverse applications in pharmacology, biotechnology, and bioremediation due to their enzyme activities. According to this, these species should not change during long-term storage; however, it is known that during long-term storage of cultures on culture medium, certain changes in the activity of enzymes may occur. Storage at low temperatures protects the culture from those changes. Barley, pearl barley, wheat, and four versions of the wooden sticks were studied as substrates for the mycelium storage at a 10% solution of glycerol at low temperatures. Covered by mycelium substrates were stored for one year at -80°C . After this period, the recovery of mycelium growth was studied on the Petri dishes with glucose-yeast-peptone agar medium at 26°C . All studied strains revived and grew after storage. Such research was performed for the first time for *F. pinicola* and *G. tsugae*. The obtained results demonstrate a better revival of the mycelium on the grains as a substrate. However, the strains *F. pinicola* 361 and *S. commune* 1769 are an exception due to their better growth rate after storing on the wooden sticks. The advantages of the described method of storing pure cultures of the fungal species are no need for constant reseedling, which reduces the risk of contamination and excludes the possibility of accumulation of genetic changes.

KEYWORDS

biodiversity, cryoconservation, filamentous fungi, long-term storage, viability, wood decay basidiomycetes

CITATION

Bondaruk, S.V., Al-Maali, G.A. (2025). The effect of substrate on cryopreservation of the mycelium of wood decay basidiomycetes. *Chornomorski Bonical Journal* 21 (4): 330–337. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-2>

INTRODUCTION

Basidiomycetes are well-known sources of bioactive metabolites with different properties (Vieira Gomes *et al.* 2019). Therefore, fungi of the Basidiomycota division are actively used in the food and pharmaceutical industries. However, some species with important properties are rare in the environment. This could limit the use of fungi, but pure cultures have no such disadvantages, and their mycelium remains a source of biologically active compounds (Mykchaylova *et al.* 2017, Pasailiuk 2020, Sułkowska-Ziaja *et al.* 2025). Additionally, pure fungal cultures enable the preservation of biodiversity. However, it is necessary to search for a method for the long-term preservation of pure cultures of fungi due to their importance for research. The standard technique is to preserve the fungal culture at 4 °C for 3–4 months; however, it is known that genetic changes occur during long-term cultivation of the culture on the same culture medium (Sakurai *et al.* 2019, Silar 2019).

The primary goal in conservation is to preserve viability without contamination, genetic variation, or deterioration. In general, the technique aims either to minimize the risk of changes and eliminate frequent transfer by extending the periods between subcultures or to bring cellular activity to a halt (Jong & Birmingham 2001). There are several methods for preserving pure cultures of fungi; however, a method that works for all groups of fungi has not been described yet. Among the well-known methods of storing fungi are using wood chips, cereal grains, perlite, agar strips, filter papers, preservation in soil, sterile distilled water, or mineral oil (Singh *et al.* 2018). For basidiomycetes, the preservation on wood chips or cereal grains is the most effective, but it still requires additional research. This work aims to investigate the cryopreservation of mycelium from nine strains of five basidiomycete species on grain and wood sticks.

MATERIALS AND METHODS

The object of the study was nine strains of five species of basidiomycetes: *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst. 361 (it was accepted by NCBI with accession number PQ460591), *Ganoderma tsugae* Murrill 1848, *G. tsugae* Murrill 2566, *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. 297, *Schizophyllum commune* Fr. 1768 (PQ482381), *S. commune* Fr. 1769 (PQ482382), *Laricifomes officinalis* (Vill.) Kotl. and Pouzar) 5004 (MF952886), *L. officinalis* 2498 (PQ363511), and *L. officinalis* 2497 (PQ368547). All studied cultures were received from the IBK Mushroom Culture Collection of the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine (Bisko *et al.* 2024). Initially, cultivation of mycelium was performed in Petri dishes using sterile glucose-yeast-peptone agar (GYPA) medium. GYPA medium has the following composition, (g/l): glucose – 25; peptone – 3; yeast extract – 3; KH_2PO_4 – 1; K_2HPO_4 – 1; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0.25; agar – 20; H_2O – for a final volume of 1 L; pH – 6.

The grains of wheat, barley, and pearl barley were pre-boiled for 20 minutes and then autoclaved at 121 °C for 20 minutes. We also used wooden sticks made from deciduous trees as a substrate for cryopreservation, which were pre-treated in 4 different ways:

- wooden sticks were autoclaved at 121 °C for 20 min, after that they were kept in a sterile 2.5% solution of glucose for 24 h (wooden sticks №1);
- wooden sticks were pre-boiled in a 2.5% solution of glucose and autoclaved in this solution at 121 °C for 20 min (wooden sticks №2);
- wooden sticks were autoclaved in a 2.5% solution of glucose at 121 °C for 20 min (wooden sticks №3);
- wooden sticks were autoclaved in a 5% solution of malt at 121 °C for 20 min (wooden sticks №4).

The prepared grains or wooden sticks were put on Petri dishes with fungal mycelium and incubated at 26 °C until completely covered with mycelium. The obtained grains or wooden sticks with mycelium of fungi were transferred to sterile Nalgene® cryogenic vials (Thermo Fisher Scientific Inc.) with a 10% sterile solution of glycerol and soaked for 24 h. The vials were put into Mr. Frosty™ Freezing Container (Thermo Fisher Scientific Inc.). Then they were transferred to the Thermo Scientific ULT1786-6-A43 freezer cryogen for storage at – 80 °C. After 24 h, vials were transferred into cryo boxes.

The growth recovery and growth rate after cryopreservation were examined at 6 and 12 months after freezing. The grains or wooden sticks with mycelium were transferred to Petri dishes with GYP medium. For comparison, the mycelium, which was stored at 4 °C in the fridge on wort agar medium (which has the following composition, g/l: wort – 20; agar – 20; H₂O – for a final volume of 1 L; pH – 6), was transferred to Petri dishes with GYP medium. The cultures were observed to fully overgrow the Petri dishes in triplicate. The mycelial growth diameters were measured for the investigation of viability. The obtained results were analyzed with Excel statistical functions using the Microsoft Office XP software. Data were presented as means ± SD (standard deviation).

RESULTS AND DISCUSSION

The influence of wooden sticks and grains on the cryopreservation technique. Four ways of preparing wooden sticks and three different sorts of grain were used in the investigation to compare the mycelial growth of nine strains of five species of basidiomycetes on various substrates. The choice of wooden sticks as a substrate is because the studied strains belong to wood decay fungi. At first, wooden stick №1 was used for all strains, but the absence of mycelium growth of the two strains of *S. commune* and one strain of *F. pinicola* was observed during 6 days. Therefore, additional types of preparation of wooden sticks were used for these three strains. As a result, a better rate of mycelium growth was observed for the wooden sticks №2, but the process of covering the substrate by mycelium proceeded for at least 6 days. The better results of these species with other types of sticks, in our opinion, may be related to the influence of temperature on the wood structure, which led to a better absorption of glucose and wort in wooden sticks. However, this requires additional, more detailed studies for a better understanding of this process. On the other hand, grain is more actively used as a substrate for cryopreservation, even for wood decay fungi, because they have strong enzyme systems.

The faster result of mycelium overgrowth was observed on both wooden sticks №1 and grain substrate within two days for *P. ostreatus* 297. The mycelium of *G. tsugae* 2566 covered the wooden sticks №1 and wheat within two days, but barley and pearl barley were covered within four days. The other strain, *G. tsugae* 1848, covered barley the best for 2 days, compared to other substrates that yielded results similar to those of the previous strain. The duration of substrate covering by mycelium for *F. pinicola* 361 ranged from 5 (pearl barley) to 8 (wooden sticks №3 and №4) days. A difference of two times was also found between the duration of overgrowth of wooden sticks and grains for both strains of *S. commune* 1768 and 1769. A certain strain specificity was also noted for this species, as *S. commune* 1769 covered all kinds of grains at the same rate, while the other strain more quickly covered the barley with mycelium. The strain specificity of this process was also observed during the overgrowth of substrates by the mycelium of *L. officinalis*, also known as *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev and Singer. *L. officinalis* is retained as its current name according to Mycobank (www.mycobank.org). The overgrowth of wooden sticks №1 by the mycelium of three strains of *L. officinalis* lasted 12 days, while all three types of grains were covered by the mycelium of two strains of *L. officinalis* 2497 and 2498 during 10 days and by the mycelium of *L. officinalis* 5004 during three days.

According to the obtained results, the use of grain for cryopreservation is more effective than the use of wooden sticks. The grain is an excellent substrate for mycelium growth and is actively used for cryopreservation of basidiomycetes (Zaghi Júnior *et al.* 2018, Bertéli *et al.* 2022). Also, using grain provides additional physical protection during cryopreservation due to the mycelium growth within the capillaries of the grain (Mantovani *et al.* 2012). The duration of overgrowth of the substrate by fungal mycelium for long-term storage depends on the growth rate of the strain (Zalesky *et al.* 2024). It is necessary to study various substrates to select those that are characterized by a higher rate of mycelial growth, especially when studying species such as *L. officinalis*, which is extremely valuable and belongs to slow-growing fungi (Flores *et al.* 2023). As a result, the growth rate and characteristics identified for wheat, barley, and pearl barley indicate that these grains are better substrates for cryopreservation than wooden sticks for the studied strains.

The estimation of mycelium growth after cryopreservation of basidiomycetes. The measurement of mycelium growth was carried out after both 6 months and 1 year of storage at -80°C . The obtained results were similar, so the results of longer storage are demonstrated in TABLE 1. For all the studied strains, prosperous cryopreservation was observed over one year, with high mycelial viability for all basidiomycetes. In this work, cryopreservation of both fast-growing (*P. ostreatus*) and slow-growing (*L. officinalis*) species was investigated. The cultures that were stored at 4°C by the standard technique for the IBK Mushroom Culture Collection were used as a control. *F. pinicola* 361, *G. tsugae* 2566 and 1848, *S. commune* 1768 and 1769 began to grow after 3 days of incubation, *P. ostreatus* after 2 days, and three strains of *L. officinalis* after 6 days. It means that the growth rate of some strains is slower compared to the samples, that were stored at $+4^{\circ}\text{C}$. After cryopreservation, these strains need some time for acclimatization to the new temperature. For most strains, the mycelium preserved on the grains showed better mycelial growth recovery than the same mycelium preserved on the wooden sticks. However, there were exceptions for the strains *F. pinicola* 361 and *S. commune* 1769 (TABLE 1).

TABLE 1. The investigation of fungal mycelial growth diameter after one year of storage at -80°C on different substrates, mm

№	Strain	Control	Wheat	Barley	Pearl barley	Wooden sticks №1	Wooden sticks №2	Wooden sticks №3	Wooden sticks №4
on the 7 th day									
1	<i>Fomitopsis pinicola</i> 361	5.8±0.4	3.5±0.1	3.8±0.2	4.5±0.2	x	5.2±0.2	4.3±0.3	4.6±0.3
2	<i>Ganoderma tsugae</i> 1848	6.0±0.3	8.4±0.5	7.5±0.3	6.7±0.4	5.7±0.5	–	–	–
3	<i>Ganoderma tsugae</i> 2566	5.4±0.3	7.2±0.2	5.0±0.2	5.0±0.3	6.0±0.3	–	–	–
4	<i>Pleurotus ostreatus</i> 297	8.8±0.3	8.4±0.5	7.5±0.5	9.0±0.0	9.0±0.0	–	–	–
5	<i>Schizophyllum commune</i> 1768	8.3±0.2	9.0±0.0	9.0±0.0	9.0±0.0	x	8.0±0.3	7.3±0.2	9.0±0.0
6	<i>Schizophyllum commune</i> 1769	8.0±0.5	7.5±0.2	7.3±0.3	7.5±0.5	x	8.7±0.2	8.5±0.1	7.8±0.3
on the 28 th day*									
7	<i>Laricifomes officinalis</i> 5004	9.0±0.0	9.0±0.0	7.9±0.3	8.1±0.4	7.0±0.5	–	–	–
8	<i>Laricifomes officinalis</i> 2497	5.3±0.2	–	6.7±0.1	6.0±0.4	5.2±0.4	–	–	–
9	<i>Laricifomes officinalis</i> 2498	5.8±.2	6.5±0.3	6.6±0.3	5.7±0.2	5.1±0.3	–	–	–

x – The mycelium of these mushroom species did not grow on this kind of substrate for six days.

“–” – The research on this sort of substrate for cryopreservation and this basidiomycetes strain was not carried out.

* – The growth estimation of *L. officinalis* was carried out on the 28th day due to the species' characteristics and slow growth.

According to [TABLE 1](#), the growth rate of most strains after cryopreservation matched the growth rate of the control. The wheat was established as the best substrate for both strains of *G. tsugae* and *L. officinalis* 5004 ([FIGURE 1](#)). The barley was established as the best substrate for two strains of *L. officinalis* 2497 and 2498. The mycelium of strain *S. commune* 1768 grew on wheat, barley, pearl barley, and wooden sticks №4 at the same fast rate; on the other hand, strain *S. commune* 1769 grew on wooden sticks better than grains, and the highest result was obtained for the mycelium which was stored on wooden sticks №2. This type of pre-treatment of wooden sticks was the best for the mycelium of *F. pinicola* 361. The mycelium of *P. ostreatus* 297 had the best growth recovery after storage on pearl barley and wooden sticks №1. According to the obtained results, individual selection of substrate is recommended for long-term storage, especially for rare and valuable species.

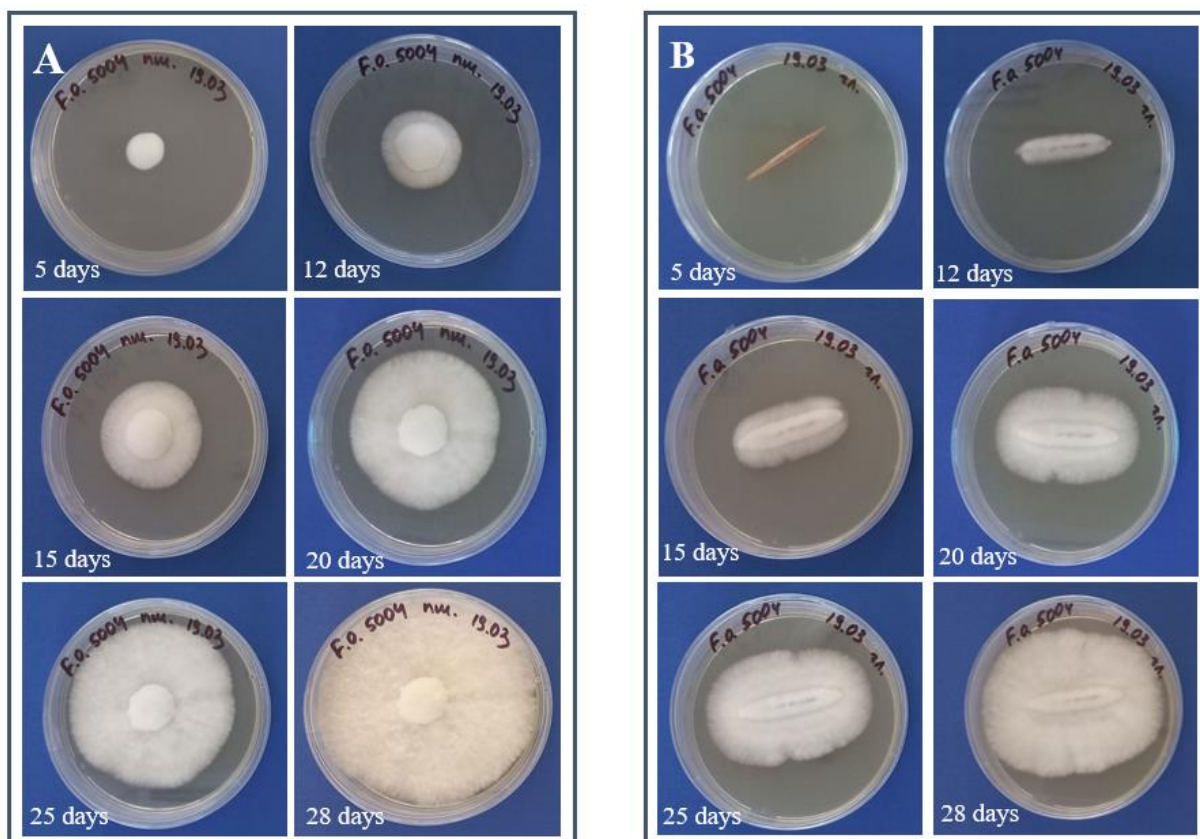


FIGURE 1. Growth result of the mycelium of the strain *L. officinalis* 5004, which was preserved on the wheat grain (A) and wooden sticks №1 (B) during incubation in GYPa medium at 26°C for 5 to 28 days of incubation.

An investigation was conducted into the storage of *P. ostreatus* mycelium on plastic straws at -70°C ([Eichlerová et al. 2015](#)). The recovery of mycelium growth was detected in 2 days, which was also observed in our work. For this species, wheat has already been investigated as a substrate before cryopreservation ([Mantovani et al. 2012](#)), but barley and pearl barley have never been used before our work. The cryopreservation of mycelium on the wheat was also described for *S. commune* ([Zaghi Junior et al. 2020](#)), but 4% glucose was used as a cryoprotectant agent compared to 10% glycerol in our work. Both cryoprotectant agents are effective. For *L. officinalis*, the storage of mycelium as a suspension with a 15% solution of glycerol was conducted ([Cartabia et al. 2022](#)). Although this method is effective, however it is also more traumatic compared to the storage of mycelium on the grain ([Mantovani et al. 2012](#)). The fungal growth of the mycelium preserved on the wheat is shown in [FIGURE 1](#). At the same time, the investigation of the long-term storage of the mycelium of *F. pinicola* and *G. tsugae* was carried out for the first time.

It is well known that storage at -80°C offers some benefits compared to storage at -20°C , because it is the most viable technique for preserving basidiomycetes (Linde *et al.* 2018). Basidiomycetes can be stored at such temperatures as an agar disk with fungal mycelium in a cryotube containing 10% (v/v) glycerol and 5% (v/v) trehalose (Ilyas & Soeka 2019). However, this method can have a problem related to cells being injured during storage. On the other hand, storing the mycelium on grains or wooden sticks has no such disadvantage. Storing the mycelium on grains even has an advantage. The positive effect may be related to the grain's carbohydrates and proteins that are capable of binding water to the grain. It reduces free water and the formation of intracellular ice crystals (Linde *et al.* 2018). According to the above information and the results of this research, it can be concluded that grain is the most optimal substrate for storing the mycelium of basidiomycetes at -80°C . All three types of grain studied in this work can be used for such a goal.

CONCLUSIONS

This work demonstrates the effectiveness of using both various grains and wooden sticks for long-term preservation of fungal mycelium. No difference in mycelial growth was observed when cultures were stored for six months and twelve months. After storing for a year at a temperature of -80°C , all studied strains retained their viability. Only the mycelium of strain *F. pinicola* 361 showed slower growth after cryopreservation compared to the control, while the mycelium of other strains did not differ from the corresponding controls. The obtained results extended the data on methods of cryopreservation of such valuable species as *F. pinicola*, *P. ostreatus*, *G. tsugae*, *S. commune*, and *L. officinalis*. The paper reports for the first time the use of barley and pearl barley as a substrate for cryopreservation of mushroom mycelium. The received results also confirm a certain species specificity in the selection of substrate for storing the fungal mycelium. Thus, the species *F. pinicola* and strain *S. commune* 1769 were faster at restoring the growth of mycelium, which was preserved on the wood substrate, than on the grain. At the same time, the opposite results were established for other studied strains. This suggests the need to investigate the impact of the substrate on mycelial storage for various fungal species and strains.

REFERENCES

- Bisko, N., Lomberg, M., Mykchaylova, O. & Mytropolska, N. (2024). 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=1.8>
- Bertéli, M.B.D., Pinheiro, C.R., Philadelpho, B.O., Otero, D.M., Ribeiro, C.D.F., de Souza, C.O., Ferreira, E.S., Ruiz, S.P., do Valle, J.S., Linde, G.A. & Colauto, N.B. (2022). Long-term cryopreservation of *Lentinus crinitus* strains by wheat grain technique. *Journal of Microbiological Methods* **198**: 106491. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2022.106491>
- Cartabia, M., Girometta, C.E., Baiguera, R.M., Buratti, S., Babbini, S., Bernicchia, A. & Savino, E. (2022). Lignicolous fungi collected in Northern Italy: identification and morphological description of isolates. *Diversity* **14** (5): 413. <https://doi.org/10.3390/d14050413>
- Eichlerová, I., Homolka, L., Tomšovský, M. & Lisá, L. (2015). Long term storage of *Pleurotus ostreatus* and *Trametes versicolor* isolates using different cryopreservation techniques and its impact on laccase activity. *Fungal biology* **119** (12): 1345–1353. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2015.10.004>
- Flores, G.A., Cusumano, G., Ianni, F., Blasi, F., Angelini, P., Cossignani, L., Pellegrino, R.M., Emiliani, C., Venanzoni, R., Zengin, G., Acquaviva, A., Di Simone, S.C., Libero, M.L., Nilofar, Orlando, G., Menghini, L. & Ferrante, C. (2023). *Fomitopsis officinalis*: spatial (pileus and hymenophore) metabolomic variations affect functional components and biological activities. *Antibiotics* **12** (4): 766. <https://doi.org/10.3390/antibiotics12040766>
- Ilyas, M. & Soeka, Y.S. (2019). Accelerated rate storage and viability test of Basidiomycetous fungal strains were cryopreserved at -80°C . *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* **308**: 012069. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/308/1/012069>

- Jong, S.C. & Birmingham, J.M. (2001). *Cultivation and Preservation of Fungi in Culture*. In: Systematics and Evolution. The Mycota. Vol 7B. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-10189-6_7
- Linde, G.A., Luciani, A., Lopes, A.D., Valle, J.S.D. & Colauto, N.B. (2018). Long-term cryopreservation of basidiomycetes. *Brazilian Journal of Microbiology* **49** (2): 220–231. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2017.08.004>
- Mantovani, T.R., Tanaka, H.S., Umeo, S.H., Zaghi Junior, L.L., do Valle, J.S., Paccola-Meirelles, L.D., Linde, G.A., Colauto, N.B. (2012). Cryopreservation at – 20 and – 70 °C of *Pleurotus ostreatus* on Grains. *Indian Journal of Microbiology* **52**: 484–488. <https://doi.org/10.1007/s12088-012-0289-4>
- Mykchaylova, O.B., Bisko, N.A., Sukhomlyn, M.M., Lomberg, M.L., Pasaylyuk, M.V., Petrichuk, Y.V. & Gryganskyi, A.P. (2017). Biological peculiarities of a rare medicinal mushroom *Fomitopsis officinalis* (Fomitopsidaceae, Polyporales) on agar media and plant substrates. *Regulatory Mechanisms in Biosystems* **8** (4): 469–475. <https://doi.org/10.15421/021772>
- Pasailiuk, M. (2020). Total flavonoid content, lipid peroxidation and total antioxidant activity of *Hericium coralloides*, *Fomes fomentarius* and *Schizophyllum commune* cultivated by the method of direct confrontation. *Italian Journal of Mycology* **49**(1): 25–37. <https://doi.org/10.6092/issn.2531-7342/10668>
- Sakurai, K., Yuasa, M., Ohji, S., Hosoyama, A., Sato, M., Fujita, N. & Kawasaki, H. (2019). Gene mutations in *Ganoderma lucidum* during long-term preservation by repeated subculturing. *Biopreservation and biobanking* **17** (5): 395–400. <https://doi.org/10.1089/bio.2018.0149>
- Silar, P. (2019). Phenotypic instability in fungi. *Advances in applied microbiology* **107**: 141–187. <https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2019.03.002>
- Singh, S.K., Singh, P.N., Gaikwad, S.B., Maurya, D.K. (2018). *Conservation of fungi: a review on conventional approaches*. In: Microbial Resource Conservation. Soil Biology, vol 54. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96971-8_8
- Sułkowska-Ziaja, K., Korczyński, M., Trepka, M., Galanty, A., Lazur, J., Kubica, P., Kała, K., Paśko, P. & Muszyńska, B.A. (2025). Comparative study on the mycelium and fruiting body of *Meripilus giganteus*: chemical composition and biological activity. *Current Issues in Molecular Biology* **47**: 302. <https://doi.org/10.3390/cimb47050302>
- Vieira Gomes, D.C., de Alencar, M.V.O.B., Dos Reis, A.C., de Lima, R.M.T., de Oliveira Santos, J.V., da Mata, A.M.O.F., Soares Dias, A.C., da Costa, J.S., Junior, de Medeiros, M.D.G.F., Paz, M.F.C.J., Moreno, G.E.A.I.L.C., Castro E Sousa, J.M., Islam, M.T. & Melo Cavalcante, A.A.C. (2019). Antioxidant, anti-inflammatory and cytotoxic/antitumoral bioactives from the phylum Basidiomycota and their possible mechanisms of action. *Biomedicine & Pharmacotherapy* **112**: 108643. <https://doi.org/10.1016/j.biopha.2019.108643>
- Zaghi Júnior, L.L.Z., Lopes, A.D., Cordeiro, F.A., Colla, I.M., Bertéli, M.B.D., Valle, J.S.D., Linde, G.A. & Colauto, N.B. (2018). Cryopreservation at – 75 °C of *Agaricus subrufescens* on wheat grains with sucrose. *Brazilian Journal of Microbiology* **49** (2): 370–377. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2017.08.003>
- Zaghi Junior, L.L., Bertéli, M.B.D., de Freitas, J.D.S., de Oliveira Filho, O.B.Q., Lopes, A.D., Ruiz, S.P., do Valle, J.S., Linde, G.A. & Colauto, N.B. (2020). Five-year cryopreservation at – 80 °C of edible and medicinal basidiomycetes by wheat grain technique. *Journal of microbiological methods* **176**: 106030. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2020.106030>
- Zalesky, T., Bradshaw, A. J., Bair, Z. J., Meyer, K. W. & Stamets, P. (2024). Fungal cryopreservation across 61 genera: practical application and method evaluation. *Mycologia* **116** (5): 865–876. <https://doi.org/10.1080/00275514.2024.2363135>

РЕЗЮМЕ

Бондарук, С.В., Аль-Маалі, Г.А. (2025). Вплив субстрату на кріозберігання міцелію дереворуйнівних базидіоміцетів. *Чорноморський ботанічний журнал* 21 (4): 330–337. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-2>

Колекції культур є важливими для характеристики та вивчення видів грибів, проте основною метою даних колекцій залишається збереження видового різноманіття та генофонду грибів. Колекція культур шапинкових грибів ІВК є найбільшою офіційною спеціалізованою колекцією культур макроміцетів в Україні, яка зберігає понад 1500 штамів їстівних та лікарських грибів. Оскільки існує потреба в надійному методі тривалого зберігання чистих культур грибів, у цій роботі було досліджено кріоконсервацію дев'яти штамів п'яти видів дереворуйнівних грибів. Такі гриби мають різне застосування у різноманітних галузях, зокрема, досліджені в даній роботі *Fomitopsis pinicola* 361, два штами *Ganoderma tsugae* 1848 та 2566, три штами *Laricifomes officinalis* 2497, 2498 та 5004, *Pleurotus ostreatus* 297 та два штами *Schizophyllum commune* 1768 та 1769 є цінними видами дереворуйнівних грибів завдяки наявності різних біологічно активних речовин. Вони мають різноманітне застосування у фармакології, біотехнології та біоремедіації завдяки своїй ферментативній активності. Тому ці види не мають зазнавати змін при тривалому зберіганні. Однак відомо, що під час тривалого зберігання культур методом субкультивування можуть відбуватись певні зміни активності ферментів. Зберігання за низьких температур захищає культуру від таких змін. Ячмінь, перлова крупа, пшениця та чотири варіанти підготовлених за різними технологіями дерев'яних паличок досліджували як субстрат для зберігання грибного міцелію в 10% розчині гліцерину за низької температури. Вкриті міцелієм субстрати зберігались протягом одного року за температури – 80 °C. Після цього періоду відновлення росту грибного міцелію вивчали на чашках Петрі з глюкозо-пептонно-дріжджовим агаризованим середовищем за температури 26 °C. Міцелій усіх досліджуваних штамів відновив ріст після зберігання. Таке дослідження було проведено вперше для видів *F. pinicola* та *G. tsugae*. Отримані результати демонструють краще відновлення росту міцелію після зберігання на зерні у якості субстрату. Однак штами *F. pinicola* 361 та *S. commune* 1769 є винятками, оскільки характеризуються кращим ростом міцелію після зберігання на дерев'яних паличках. Перевагами описаного методу зберігання чистих культур грибів є відсутність необхідності постійного пересіву, що знижує ризик контамінації та виключає можливість накопичення генетичних змін.

Ключові слова: біорізноманіття, тривале зберігання, кріоконсервація, життєздатність, дереворуйнівні гриби.

ORIGINAL PAPER

Ecological differentiation of calcareous vegetation across the lowlands and foothills of Ukraine

Iuliia A. VASHENIAK^{1,2} **Affiliation**¹National University of Kyiv-Mohyla Academy, Kyiv, Ukraine²M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine**Correspondence:**Iuliia Vasheniak
vasheniakiuliia@gmail.com**Funding information**Project of National Academy of Science of Ukraine
№ 0125U000701**Co-ordinating Editor**

Anna Kuzemko

Data

Received: 28 November 2025

Revised: 22 December 2025

Accepted: 22 December 2025

e-ISSN 2308-9628

<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-3>**ABSTRACT****Question.** What environmental parameters drive the differentiation of calcareous vegetation?**Location.** Calcareous rocks and outcrops in the lowland regions of Ukraine and adjacent foothill areas within 48.3–50.5 °N and 23.8–38.2 °E.**Methods.** A database comprising 1704 phytosociological relevés of calcareous vegetation was compiled, of which 1512 were selected and classified using expert systems and the k-means method. Environmental differentiation was assessed based on geomorphological parameters and ecological indicator values ECODID. DCA ordination was applied to identify the parameters that significantly influence the structure of calcareous vegetation. In addition, univariate analyses of syntaxa distributions were performed, accompanied by boxplots to identify homogeneous groups and evaluate the significance of each environmental parameter.**Nomenclature.** Euro+Med PlantBase (<https://europlusmed.org>), Hodgetts *et al.* 2020, Index Fungorum (<https://indexfungorum.org>), Mucina *et al.* 2016, Didukh *et al.* 2018, Didukh *et al.* 2021, Vynokurov 2021.**Results.** Statistical analysis revealed that the primary environmental parameters determining the differentiation of calcareous vegetation are soil moisture and calcium carbonate content. These factors influence other key environmental characteristics, including soil acidity, total salt regime, and aeration. The vegetation communities, although strongly dependent on local microclimatic conditions, are also sensitive to regional macroclimatic factors. Additionally, elevation above sea level and slope steepness were found to affect environmental differentiation significantly.**Conclusions.** Calcareous vegetation is shaped by significant substrate heterogeneity and by the interactions among local and regional environmental drivers, resulting in pronounced environmental differentiation. The reliance on unique calcareous and gypsum substrates, together with specialised microhabitats, highlights the high vulnerability of these communities and underscores the need to prioritise their conservation.**KEYWORDS**

biodiversity, differentiation, environmental parameters, statistical analysis, vascular plants.

CITATIONVasheniak, I.A. (2025). Ecological differentiation of calcareous vegetation across the lowlands and foothills of Ukraine. *Chornomorski Botanical Journal* 21 (4): 338–353. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-3>

Кальцієпетрофітні угруповання, що формуються на відслоненнях карбонатних порід, рендзинових, гіпсових лептосолях і кальцисолях із тонким ґрунтовим профілем, високою концентрацією іонів кальцію та магнію, дефіцитом фосфатів, значною кам'янистістю та низькою водоемністю, характеризуються стабільною відкритою структурою та високим рівнем едафічної спеціалізації (Cross & Lambers 2021, Nicklas *et al.* 2021). Сукупність цих факторів створює суттєві фізіологічні бар'єри для укорінення й росту деревних і чагарникових видів, що перешкоджає переходу таких біотопів до лісових або чагарникових угруповань навіть за тривалої відсутності антропогенних впливів (Lichter-Marck & Baldwin 2023). У Центральній та Східній Європі такі умови сприяють підтриманню відкритої рослинності навіть у кліматично сприятливих для лісу зонах, тоді як деревні угруповання виникають лише там, де товщина та водоемність субстрату є істотно вищими.

У європейській класифікаційній системі (Mucina *et al.* 2016) кальцієпетрофітні угруповання належать до кількох синтаксономічних класів, зокрема *Asplenetia trichomanis*, *Montio-Cardaminetia*, *Festuco-Brometia* та *Sedo-Scleranthetia*. Сукупно вони представлені сімома порядками та тринадцятьма союзами, що відображають широкий спектр едафічної спеціалізації та біогеографічних зв'язків у межах карбонатних та гіпсових субстратів.

Попри значний обсяг синтаксономічних досліджень (Chytrý *et al.* 2007, Świerkosz *et al.* 2010, Hinterlang 2017, Didukh *et al.* 2018, 2021, Vynokurov 2021, Vasheniak *et al.* 2024), екологічна диференціація кальцієпетрофітних угруповань залишається недостатньо узагальненою. Більшість синтаксонів описано на основі флористичних ознак, однак межі між ними часто встановлені регіонально, тоді як екологічні чинники, що зумовлюють відмінності між типами кальцієпетрофітної рослинності на різних субстратах і в різних географічних умовах, вивчені фрагментарно. Зокрема, недостатньо досліджено, як варіюють ключові едафічні та кліматичні фактори між синтаксонами кальцієпетрофітної рослинності.

Метою даного дослідження є порівняння екологічних факторів, які впливають на диференціацію різних типів кальцієпетрофітної рослинності та визначення ключових чинників, що зумовлюють їх розподіл в межах карбонатних та гіпсових субстратів різного походження й фізико-хімічних властивостей.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Територія дослідження. Ми розглядаємо кальцієпетрофітні угруповання, що спорадично трапляються на відслоненнях кальцієвмісних порід (вапняків, доломітів, крейди, опоків, гіпсів, мергелів і травертинів) рівнинної частини України та передгірських районів у межах 48.3–50.5° N та 23.8–38.2° E. Досліджуваний ареал охоплює Середньоруську височину, Донецький кряж, передгір'я Кримських гір, Волино-Подільську височину, долину річки Дністер та каньйоноподібні долини її приток, а також окремі локалітети Причорноморської низовини (Rudenko 2007).

Клімат регіону загалом помірно континентальний, із посиленням континентальності в східному напрямку. Середньорічна температура коливається від +7,0...+8,5 °C на заході до +8,5...+10,0 °C на сході, а річна кількість опадів – від 550–700 мм до 450–520 мм відповідно (<https://chelsa-climate.org/>). Поєднання цих кліматичних градієнтів формує широкий спектр мікрокліматичних та едафічних ніш, у межах яких розвиваються кальцієпетрофітні угруповання.

Збір та підготовка фітосоціологічних даних. Ми зосередились на угрупованнях, що трапляються на відкритих ділянках відслонень та скель кальцієвмісних порід та зібрали 1050 власних геоботанічних описів, 598 геоботанічних описів, люб'язно переданих О.О. Чусовою з бази даних рослинності крейדיаних відслонень (Didukh *et al.* 2018), та 56

неопублікованих геоботанічних описів з Кримського півострова, люб'язно наданих Я.П. Дідухом.

Для класифікації рослинного покриву був застосований інтегрований підхід, що поєднував: (1) використання двох експертних систем для трав'яних кальцієпетрофітних угруповань та угруповань скель і жорстководних джерел з подальшою ідентифікацією відповідних біотопів; (2) виконання кластеризації методом *k-means* у межах кожної з виділених груп після застосування Геллінгер-трансформації (Legendre & Legendre 2012) та з урахуванням критеріїв оптимізації Optimclass 1 (Tichý *et al.* 2010). Таксономічні назви судинних рослин були уніфіковані відповідно до бази Euro+Med (<http://www.emplantbase.org/>), бріофітів – за Hodgetts *et al.* (2020), а лишайників – згідно з Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/>).

Діагностичні види для виділених кластерів визначали на основі *phi*-коефіцієнта, розрахованого із застосуванням стандартизованих розмірів кластерів (Chytrý *et al.* 2002, Tichý & Chytrý 2006). Як поріг вірності використовували значення $\phi = 0,25$ у поєднанні з точним критерієм Фішера ($p < 0,05$). Порогові значення константності становили 25% та 50% для визначення постійних і високопостійних видів відповідно.

Екологічні індикатори та статистичний аналіз екологічних параметрів. Для оцінки екологічних відмінностей між синтаксонами використано індикаторні значення за шкалами Я.П. Дідуха (Didukh 2011). Для кожного опису розраховували невиважені середні індикаторні значення світла, температури, вологи, реакції ґрунту, сольового режиму тощо й накладали їх на ординацію DCA за допомогою функції *envfit* пакета *vegan* (R). Саму ординацію DCA виконували у *vegan* з параметрами за замовчуванням. Покривність видів за шкалою Браун-Бланке перетворювали у відсоткові значення ($r = 1\%$, $+$ = 2%, 1 = 3%, 2 = 13%, 3 = 38%, 4 = 68%, 5 = 88%) і трансформували $\log(x + 1)$ (Borcard & Legendre 2002, Borcard *et al.* 2018).

Статистичну значущість відмінностей між синтаксонами перевіряли критерієм Крускала-Воліса (Kruskal & Wallis 1952). За наявності значущого результату виконували *post hoc* тест Манна-Вітні (Mann & Whitney 1947). На основі результатів парних порівнянь формували групи гомогенності, позначені літерами на boxplot-діаграмах (Piepho 2004, Hothorn *et al.* 2008). Для візуалізації геоморфологічних відмінностей побудовано радарні діаграми на основі нормованих (min–max) значень висоти, експозиції та крутості схилу.

Кластерний аналіз кальцієпетрофітних угруповань був здійснений на основі матриці екологічних індикаторів, трансформованої у попарні евклідові відстані. Побудову кластерної структури виконано методом агломеративної класифікації Варда, який мінімізує внутрішньогрупову дисперсію та забезпечує формування статистично однорідних кластерів. Дендрограму візуалізовано в середовищі R із додатковим нанесенням кольорових маркерів, що позначають належність кожного опису до відповідного кластеру (A–M). Загалом кольори використовувались як допоміжний візуальний елемент, тоді як основна ідентифікація кластерів забезпечувалась підписами та порядком кластерів уздовж осі. Послідовна палітра застосована для відображення градієнтного характеру кластерної серії, а не для їх категоріального розрізнення.

Обчислення також виконані у R 4.4.2 з використанням пакетів *tidyverse*, *rstatix*, *ggplot2*, *multcompView*.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Порівняння подібності-відмінності кластерів за екологічними індикаторами.

На дендрограмі простежується формування трьох основних агрегатів: (1) мала та відокремлена група з кластерів A–C, (2) центральний блок, що об'єднує кластери E, F, J, M та крайні праві блоки: (3) блок, що об'єднує як I, G, H та (4) блок, що об'єднує кластери

D, K, L. Таке групування відображає градацію подібності екологічних характеристик – від найбільш специфічних умов у кластерів А–С до ширших, більш варіабельних екологічних ніш у кластерів D–M (FIGURE 1).

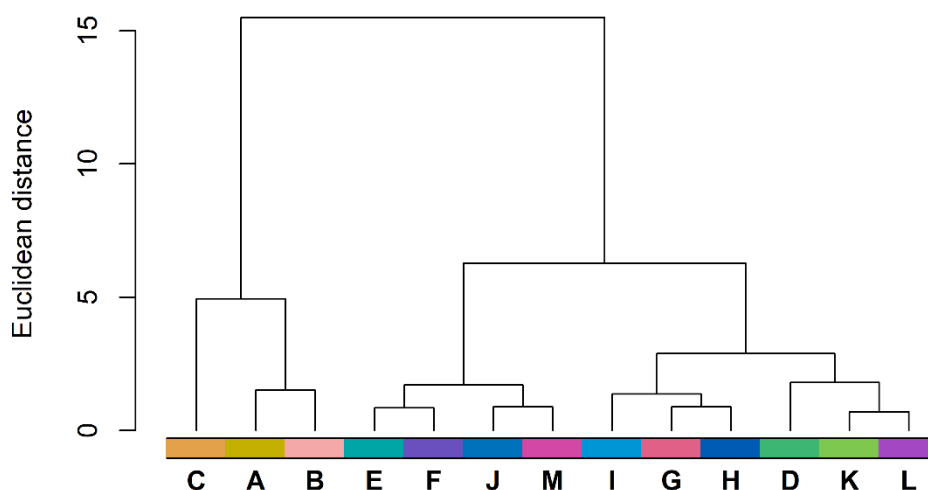


FIGURE 1. Dendrogram of vegetation clusters based on ecological indicator values, constructed using Ward's method with Euclidean distances.

РИСУНОК 1. Дендрограма кластерів рослинності за екологічними індикаторами, побудована методом Варда на основі евклідових відстаней.

Cluster A. *Caricion remotae* Kästner 1941

Кількість описів: 16.

Diagnostic species: *Aegopodium podagraria*, *Agrostis stolonifera*, *Apopellia endiviifolia*, *Cardamine amara* aggr., *Chrysosplenium alternifolium*, *Glechoma hederacea* aggr., *Myosoton aquaticum*, *Ranunculus repens*, *Scrophularia umbrosa*; *Brachythecium rivulare*, *Cratoneuron filicinum*, *Hygroamblystegium tenax*, *Marchantia polymorpha*.

Constant species: *Agrostis stolonifera*, *Apopellia endiviifolia*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus repens*, *Scrophularia umbrosa*; *Brachythecium rivulare*, *Cratoneuron filicinum*, *Hygroamblystegium tenax*, *Marchantia polymorpha*.

Cluster B. *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati* Hadač 1983

Кількість описів: 139.

Diagnostic species: *Agrostis stolonifera*, *Apopellia endiviifolia*, *Cardamine amara*, *Carex flava* aggr., *Deschampsia cespitosa*, *Epilobium parviflorum*, *Equisetum arvense*, *Eupatorium cannabinum*, *Mentha longifolia*, *Molinia caerulea* aggr., *Palustriella commutata*, *Tussilago farfara*; *Eucladium verticillatum*, *Philonotis calcarea*, *Ptychostomum pseudotriquetrum* aggr.

Constant species: *Agrostis stolonifera*, *Apopellia endiviifolia*, *Palustriella commutata*; *Ptychostomum pseudotriquetrum* aggr.

Cluster C. *Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani* Ferrez 2010

Кількість описів: 71.

Diagnostic species: *Asplenium scolopendrium*, *A. trichomanes*, *Campanula trachelium*, *Carex digitata*, *Cicerbita muralis*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris filix-mas*, *Galium intermedium*, *Hedera helix*, *Hepatica nobilis*, *Lamium galeobdolon*, *Poa nemoralis*, *Polypodium vulgare*; *Plagiomnium medium*, *Pseudanomodon attenuatus*.

Constant species: *Asplenium ruta-muraria*, *A. scolopendrium*, *A. trichomanes*, *Cystopteris fragilis*, *Geranium robertianum*, *Lamium galeobdolon*, *Polypodium vulgare*; *Pseudanomodon attenuatus*.

Cluster D. *Asplenio trichomanis-Ceterachion officinarum* Ferrez 2010

Кількість описів: 11.

Diagnostic species: *Arabis alpina* subsp. *caucasica*, *Asplenium ceterach*, *Centaurea sarandiniakiae*, *Centaurea sterilis*, *Cota dubia*, *Iberis simplex*, *Jurinea roegneri*, *Melica ciliata*, *Parietaria lusitanica* subsp. *serbica*, *Poa sterilis*, *Sedum hispanicum*, *Seseli gummiferum*, *Sideritis taurica*.

Constant species: *Arabis alpina* subsp. *caucasica*, *Asplenium ceterach*, *A. ruta-muraria*, *Galium mollugo* aggr., *Melica ciliata*, *Odontarrhena tortuosa*, *Poa sterilis*, *Sedum hispanicum*, *Seseli gummiferum*, *Sideritis taurica*.

Cluster E. *Sempervivo zeleboursi-Schivereckion podolicae* (Pînzaru et Rushchuk 2009) Pînzaru 2022

Кількість описів: 36.

Diagnostic species: *Allium flavescens*, *Asplenium ruta-muraria*, *Aurinia saxatilis*, *Clinopodium acinos*, *Draba podolica*, *Sedum acre*; *Cladonia pyxidata*, *Ctenidium molluscum*, *Homalothecium philippeanum*, *Schistidium apocarpum*.

Constant species: *Arenaria serpyllifolia*, *Asplenium ruta-muraria*, *Aurinia saxatilis*, *Clinopodium acinos*, *Draba podolica*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca valesiaca* aggr., *Poa compressa*, *Potentilla incana*, *Sedum acre*, *Thymus odoratissimus* aggr.; *Abietinella abietina*, *Cladonia pyxidata*, *Homalothecium philippeanum*, *Schistidium apocarpum*, *Syntrichia ruralis*.

Cluster F. *Alyssso alyssoidis-Sedion* Oberdorfer et T. Müller in T. Müller 1961

Кількість описів: 240.

Diagnostic species: *Allium podolicum*, *Alyssum alyssoides*, *Arenaria serpyllifolia*, *Clinopodium acinos*, *Draba verna* aggr., *Sedum acre*, *Thymus odoratissimus* aggr., *Abietinella abietina*, *Bryum argenteum*, *Bryum caespitium*, *Homalothecium sericeum*, *Rhytidium rugosum*, *Syntrichia ruralis*.

Constant species: *Alyssum alyssoides*, *Arenaria serpyllifolia*, *Clinopodium acinos*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca valesiaca* aggr., *Sedum acre*, *Thymus odoratissimus* aggr., *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*.

Cluster G. *Sileno supinae-Artemision hololeucae* Didukh 1989

Кількість описів: 225.

Diagnostic species: *Artemisia hololeuca*, *Asperula tephrocarpa*, *Festuca cretacea*, *Hyssopus officinalis*, *Matthiola fragrans*, *Plantago maritima* subsp. *ciliata*, *Pimpinella tragioides* aggr., *Scrophularia cretacea*, *Thymus calcareus*.

Constant species: *Artemisia hololeuca*, *Asperula tephrocarpa*, *Cephalaria uralensis*, *Gypsophila oligosperma*, *Hyssopus officinalis*, *Matthiola fragrans*, *Pimpinella tragioides* aggr., *Scrophularia cretacea*, *Thymus calcareus*.

Cluster H. *Euphorbia cretophilae*-*Thymion cretacei* Didukh ex Vasheniak et al. 2025**Кількість описів:** 89.**Diagnostic species:** *Artemisia salsoloides*, *Asperula tephrocarpa*, *Brassica elongata*, *Cephalaria uralensis*, *Euphorbia petrophila*, *Genista tinctoria* aggr., *Gypsophila oligosperma*, *Hedysarum grandiflorum*, *Helianthemum cretophilum*, *Jurinea stoechadifolia*, *Onosma simplicissima*, *Pimpinella tragium* aggr., *Teucrium polium*, *Thymus calcareus*.**Constant species:** *Artemisia salsoloides*, *Asperula tephrocarpa*, *Brassica elongata*, *Cephalaria uralensis*, *Euphorbia petrophila*, *Gypsophila oligosperma*, *Jurinea stoechadifolia*, *Linum pallasianum*, *Odontarrhena tortuosa*, *Onosma simplicissima*, *Pimpinella tragium* aggr., *Reseda lutea*, *Teucrium polium*, *Thymus calcareus*.**Cluster I. *Centaureo carbonatae*-*Koelerion talievii* Romashchenko et al. 1996****Кількість описів:** 284.**Diagnostic species:** *Androsace villosa* subsp. *koso-poljanskii*, *Euphorbia seguieriana*, *Gypsophila oligosperma*, *Koeleria talievii*, *Polygala cretacea*, *P. sibirica*, *Stipa pennata*, *Teucrium polium*, *Thymus calcareus*.**Constant species:** *Asperula tephrocarpa*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula sibirica*, *Carex humilis*, *Euphorbia seguieriana*, *Festuca valesiaca* aggr., *Gypsophila oligosperma*, *Linum pallasianum*, *Onosma simplicissima*, *Pimpinella tragium* aggr., *Polygala cretacea*, *Reseda lutea*, *Salvia nutans*, *Stipa capillata*, *Teucrium polium*, *Thymus calcareus*.**Cluster J. *Galio campanulati*-*Poion versicoloris* Kukovytsia et al. ex Didukh et Vasheniak 2018****Кількість описів:** 181.**Diagnostic species:** *Euphorbia cyparissias*, *Sesleria heuflerana*, *Teucrium chamaedrys*, *Teucrium montanum*.**Constant species:** *Achillea millefolium* aggr., *Anthericum ramosum*, *Asperula cynanchica*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula sibirica*, *Carex humilis*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca valesiaca* aggr., *Potentilla incana*, *Salvia verticillata*, *Scabiosa ochroleuca*, *Teucrium chamaedrys*, *T. montanum*, *Thymus odoratissimus* aggr., *Abietinella abietina*.**Cluster K. *Potentillo arenariae*-*Linion czerniaevii* Krasova et Smetana 1999****Кількість описів:** 130.**Diagnostic species:** *Astragalus vesicarius*, *Bromopsis riparia*, *Cerastium gracile*, *Cytisus graniticus*, *Euphorbia nicaeensis*, *Genista scythica*, *Haplophyllum suaveolens*, *Jurinea stoechadifolia*, *Onosma visianii*, *Potentilla astracantha*, *Psephellus marschallianus*, *Salvia nutans*, *Sanguisorba minor*, *Seseli tortuosum*, *Stipa lessingiana*, *Teucrium polium*, *Thymus* × *dimorphus*.**Constant species:** *Asperula cynanchica*, *Bromopsis riparia*, *Euphorbia nicaeensis*, *Festuca valesiaca* aggr., *Jurinea stoechadifolia*, *Linum tenuifolium*, *Odontarrhena tortuosa*, *Psephellus marschallianus*, *Salvia nutans*, *Sanguisorba minor*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium*.**Cluster L. *Bromopsido tauricae*-*Asphodelinion tauricae* Didukh et al. 2021****Кількість описів:** 45.**Diagnostic species:** *Agropyron cristatum* subsp. *pectinatum*, *Asperula tenella*, *Astragalus tauricus*, *Bromopsis cappadocica*, *Carex caryophyllea*, *Cephalaria coriacea*, *Convolvulus calvertii* subsp. *calvertii*, *C. cantabrica*, *Cruciata taurica*, *Dianthus capitatus* subsp. *andrzejowskianus*, *Euphorbia petrophila*, *Festuca callieri*, *Fumana procumbens*, *Galium biebersteinii*, *Helianthemum stevenii*, *Leontodon crispus* aggr., *Lomelosia micrantha*, *Medicago rupestris*, *Melica taurica*, *Onobrychis arenaria* subsp. *miniata*, *Onosma cinerea*,

O. rigida, *Poa sterilis*, *Potentilla astracantha* subsp. *callieri*, *Salvia scabiosifolia*, *Sanguisorba minor* subsp. *balearica*, *Satureja taurica*, *Sideritis montana* subsp. *montana*, *Stipa pontica*, *Takhtajaniantha crispa*, *Trinia glauca*.

Constant species: *Agropyron cristatum* subsp. *pectinatum*, *Bromopsis cappadocica*, *Carex caryophyllea*, *Euphorbia petrophila*, *Fumana procumbens*, *Helianthemum stevenii*, *Jurinea stoechadifolia*, *Linum tenuifolium*, *Poa sterilis*, *Potentilla astracantha* subsp. *callieri*, *Teucrium chamaedrys*.

Cluster M. *Cirsio-Brachypodium pinnati* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944

Кількість описів: 45.

Diagnostic species: *Achillea millefolium* aggr., *Adonis vernalis*, *Agrimonia eupatoria*, *Allium oleraceum*, *Anemone sylvestris*, *Anthericum ramosum*, *Asperula cynanchica*, *Aster amellus*, *Brachypodium pinnatum*, *Briza media*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula bononiensis*, *Carex humilis*, *Centaurea jacea*, *C. scabiosa*, *Cirsium pannonicum*, *Convolvulus arvensis*, *Cruciata glabra*, *Cyanus triumfettii*, *Cytisus albus*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia intermedia*, *E. repens*, *Falcaria vulgaris*, *Filipendula vulgaris*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Inula ensifolia*, *I. hirta*, *Iris aphylla*, *Jurinea calcarea*, *Knautia arvensis*, *Laserpitium latifolium*, *Lathyrus pannonicus*, *Lembotropis nigricans*, *Leucanthemum vulgare*, *Linum flavum* aggr., *Lotus corniculatus*, *Medicago falcata*, *Onobrychis arenaria*, *Peucedanum cervaria*, *Plantago media*, *Pontechium maculatum*, *Primula veris*, *Prunella grandiflora*, *Pulsatilla vulgaris*, *Ranunculus breyninus*, *R. polyanthemos*, *Salvia pratensis*, *S. verticillata*, *Sanguisorba officinalis*, *Securigera varia*, *Stachys officinalis*, *S. recta*, *Tanacetum corymbosum*, *Teucrium chamaedrys*, *Thalictrum minus*, *Thesium linophyllum*, *Tragopogon pratensis*, *Trifolium alpestre*, *T. montanum*, *T. pannonicum*, *Vicia cracca*, *Viola hirta*.

Constant species: *Achillea millefolium* aggr., *Adonis vernalis*, *Anthericum ramosum*, *Asperula cynanchica*, *Brachypodium pinnatum*, *Briza media*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula sibirica*, *Carex humilis*, *Centaurea jacea*, *C. scabiosa*, *Cirsium pannonicum*, *Elytrigia intermedia*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca valesiaca* aggr., *Filipendula vulgaris*, *Galium verum*, *Inula ensifolia*, *Knautia arvensis*, *Lembotropis nigricans*, *Leucanthemum vulgare*, *Linum flavum* aggr., *Medicago falcata*, *Onobrychis arenaria*, *Plantago media*, *Primula veris*, *Prunella grandiflora*, *Salvia pratensis*, *S. verticillata*, *Scabiosa ochroleuca*, *Securigera varia*, *Stachys recta*, *Tanacetum corymbosum*, *Teucrium chamaedrys*, *Thalictrum minus*, *Thesium linophyllum*, *Trifolium montanum*, *Viola hirta*.

Ординаційна структура рослинності (DCA). Аналіз відповідностей із усуненням тренду (DCA) виявив короткі екологічні градієнти, що свідчить про поступові зміни видового складу без різких переходів між угрупованнями, окрім кластерів А–С, які розташовуються окремо у правій частині вздовж осі DCA1, а також окрім кластерів D, L, які відділяються вздовж градієнтів термо- та кріорежиму (FIGURE 2). Власне значення першої осі становило 0,87, що відповідає 41,23% варіації. Друга та третя осі мали значення 0,45 (21,40%) та 0,43 (17,29%) відповідно.

Екологічні градієнти (envfit). Аналіз *envfit* визначив Hd ($R^2 = 0,82$) і Ca ($R^2 = 0,81$) як провідні екологічні фактори, що формують основну вісь варіації видового складу. Значущими на рівні $p < 0,001$ також були Sl, Rc, Ae, Kn, Om, Lc із R^2 у межах 0,62–0,70. Середню силу впливу продемонстрували Tm та Nt, тоді як найнижчі значення були характерні для fH та Cr. Усі змінні були статистично значущими (TABLE 1).

Порівняння кластерів за екологічними індикаторами. Непараметричний дисперсійний аналіз (тест Крускала-Уолліса) виявив статистично значущі відмінності між кластерами за всіма проаналізованими показниками екологічних індикаторів ($p < 0,001$). Попарні порівняння, виконані за критерієм Манна-Вітні з корекцією Данна,

визначили статистично однорідні групи, наведені нижче. Кластери позначені літерами А–М, статистичні групи – літерами у дужках (FIGURE 3).

Вологість ґрунту (Hd) варіює уздовж ряду кластерів ($\chi^2 = 1043,99$, $p < 0,001$). Найвищі значення спостерігаються в А–В (група а). С формує окрему групу b. Кластери D–G займають проміжні позиції та належать до частково перекривних груп c, cd, c і e. H–J розташовані в середньому діапазоні (f, dg, h), тоді як найнижчі значення зафіксовано у К–М (gi, efi, j).

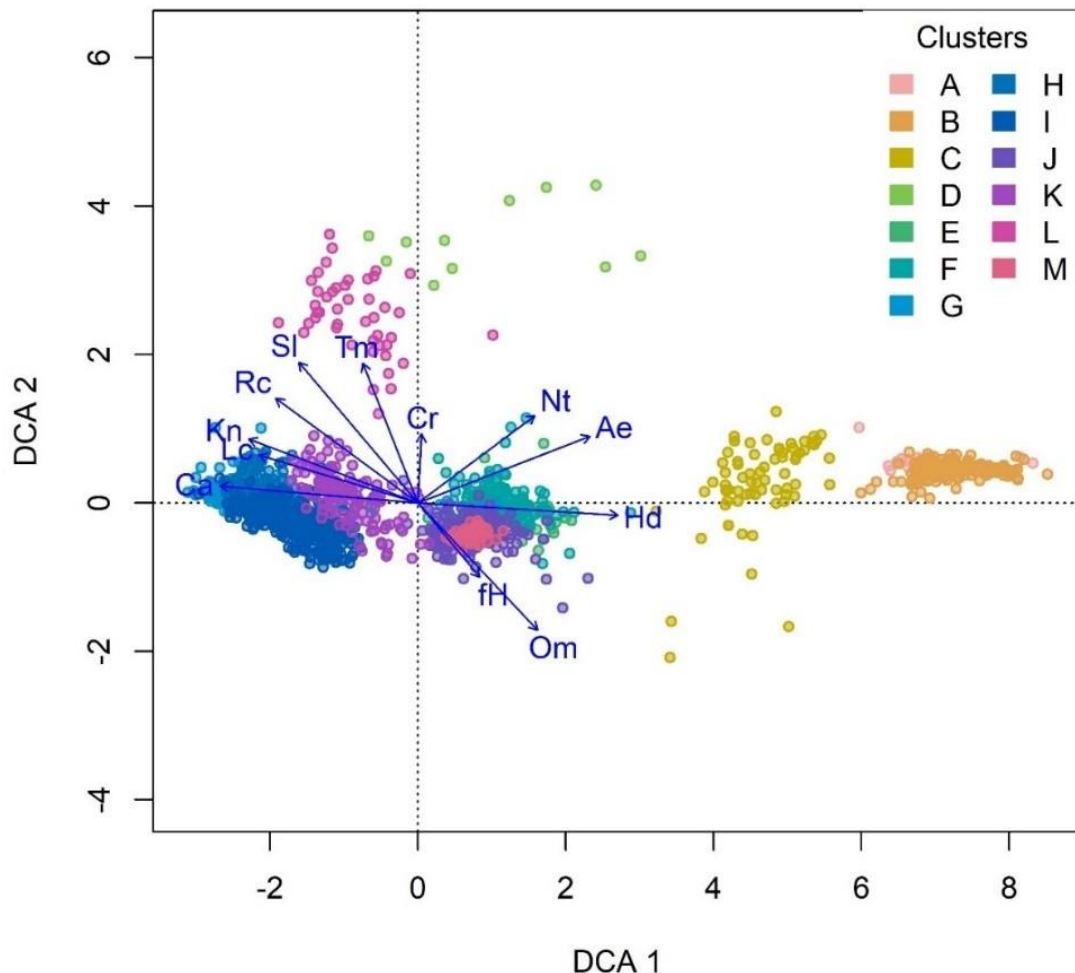


FIGURE 2. Ecological gradients of calcareous vegetation in the DCA space. Points represent 13 vegetation clusters (A–M) identified using the k-means method. Vectors show the direction and strength of environmental gradients based on the *envfit* analysis. The length of the vectors is proportional to the R^2 value ($p < 0,001$).

РИСУНОК 2. Екологічні градієнти кальцієпетрофітних угруповань у просторі DCA. Точки позначають 13 кластерів рослинності (А–М), виділених методом k-means. Вектори відображають напрям і силу екологічних градієнтів за результатами аналізу *envfit*. Довжина векторів пропорційна значенню R^2 ($p < 0,001$).

Вміст кальцій карбонату (Ca) загалом зростає від кластерів А–В (а) до високих значень у кластерах із підвищеним вмістом Са. Абсолютні максимуми зафіксовані у кластерах D та G–I (с, d, e), тоді як кластери К–М (f, ef, hi) характеризуються стабільно високим, але не максимальним вмістом Са. Кластер С займає окреме проміжне положення (b). Кластери D–J формують перехідну серію з частковим перекриттям значущих груп ($\chi^2 = 1244,18$, $p < 0,001$).

Аерація ґрунту (Ae) демонструє схожий розподіл ($\chi^2 = 915,33$, $p < 0,001$). А–В мають найвищі значення (а), С – нижчі (b). D–H займають проміжні рівні та розподілені між групами cdef, cd, се, d та с. I та J утворюють окремі групи f і g, тоді як М має підвищене значення в межах середнього діапазону (група h).

Сольовий режим (Sl) змінюється від нижчих значень у А–С (ab, ab, c) до високих у G–H (g; $\chi^2 = 1164,13$, $p < 0,001$). D–F займають середні значення (bdef, bd, d). I, K та L – проміжні (e, e, fg). J та M належать до групи d.

Континентальність клімату (Kn) зростає від найнижчих значень у кластерах А–С (abc, a, a) до найвищих у кластері G (e). Кластери H та I (f) характеризуються подібно високими значеннями Kn і статистично не відрізняються між собою. Кластер K (g) також має підвищені значення Kn, але належить до окремої групи значущості. Кластери D–F формують середній діапазон (abcd, bcd, b), тоді як J, L та M займають проміжне положення між середніми та високими значеннями (c, d, c) ($\chi^2 = 1213,15$, $p < 0,001$).

TABLE 1. Results of the *envfit* analysis for environmental factors on the DCA ordination

ТАБЛИЦЯ 1. Результати аналізу *envfit* екологічних факторів у просторі ординації DCA

Екологічний фактор	DCA1	DCA2	R ²	p-value	Статус фактору
Hd	0,998	-0,061	0,821	0,0010	провідний
Ca	-0,996	0,084	0,809	0,0010	провідний
Ae	0,933	0,36	0,695	0,0010	сильний
Sl	-0,647	0,762	0,691	0,0010	сильний
Kn	-0,936	0,352	0,668	0,0010	сильний
Rc	-0,807	0,591	0,635	0,0010	сильний
Om	0,687	-0,727	0,62	0,0010	сильний
Lc	-0,958	0,286	0,564	0,0010	сильний
Tm	-0,367	0,93	0,457	0,0010	середній
Nt	0,802	0,597	0,434	0,0010	середній
fH	0,641	-0,768	0,189	0,0010	слабкий
Cr	0,054	0,999	0,097	0,0010	слабкий

Кислотність ґрунту (Rc) змінюється від мінімальних значень у А–С (a) до максимальних у G–H (f; $\chi^2 = 1156,1$, $p < 0,001$). Кластери D–F формують проміжні групи bc, bde, d. I–M займають середній діапазон (c, be, c, c, de), частково перекриваючись із нижчими та вищими значеннями.

Омборежим (Om) загалом зменшується вздовж кластерної серії ($\chi^2 = 1158,1$, $p < 0,001$). Найвищі значення характерні для кластерів А–С (a, b), тоді як найнижчі зафіксовані у кластерах G та H (e). Кластери D–F формують проміжний діапазон, а I–M демонструють поступове зростання Om від мінімальних до помірних значень із частковим перекриттям значущих груп (f–h).

Освітленість (Lc) достовірно варіює між кластерами ($\chi^2 = 1197,13$, $p < 0,001$). Найвищі значення характерні для кластерів G (h) та H (d), що відповідає відкритим, добре інсольованим скельним угрупованням. Високі, але дещо нижчі значення спостерігаються у кластерів I та K–L (e). Найнижчі значення притаманні кластерам C (b) та A (ab). Кластери D–F і J–M формують поступовий перехід між затіненими та відкритими субстратами з частковим перекриттям значущих груп (c–g).

Інші екологічні фактори, як-то: терморежим (Tm), вміст нітрогену у ґрунті (Nt), змінність зволоженості (fH) та кріорежим (Cr) за нашими даними є середньою та слабкою дією та не зумовлюють диференціацію кальцієпетрофітних угруповань.

Порівняння кластерів за параметрами рельєфу. Результати аналізу показали (FIGURE 4), що диференціація кальцієпетрофітних угруповань достовірно пов'язана з двома із трьох досліджених параметрів рельєфу ($p < 0,001$). Найсильніший зв'язок встановлено для ухилу схилу (Slope) ($R^2 = 0,3099$). Висота над рівнем моря (Altitude) також продемонструвала виражене співвідношення з ординаційним градієнтом ($R^2 = 0,2434$). В обох випадках значення p були дуже низькими ($p = 0,000999$), що підтверджує надійність отриманих результатів. Показник аспекти (Aspect) не виявив статистично значущого зв'язку ($R^2 = 0,0067$; $p = 0,0549$), однак цей параметр збережено на діаграмах як додаткову орієнтовну інформацію.

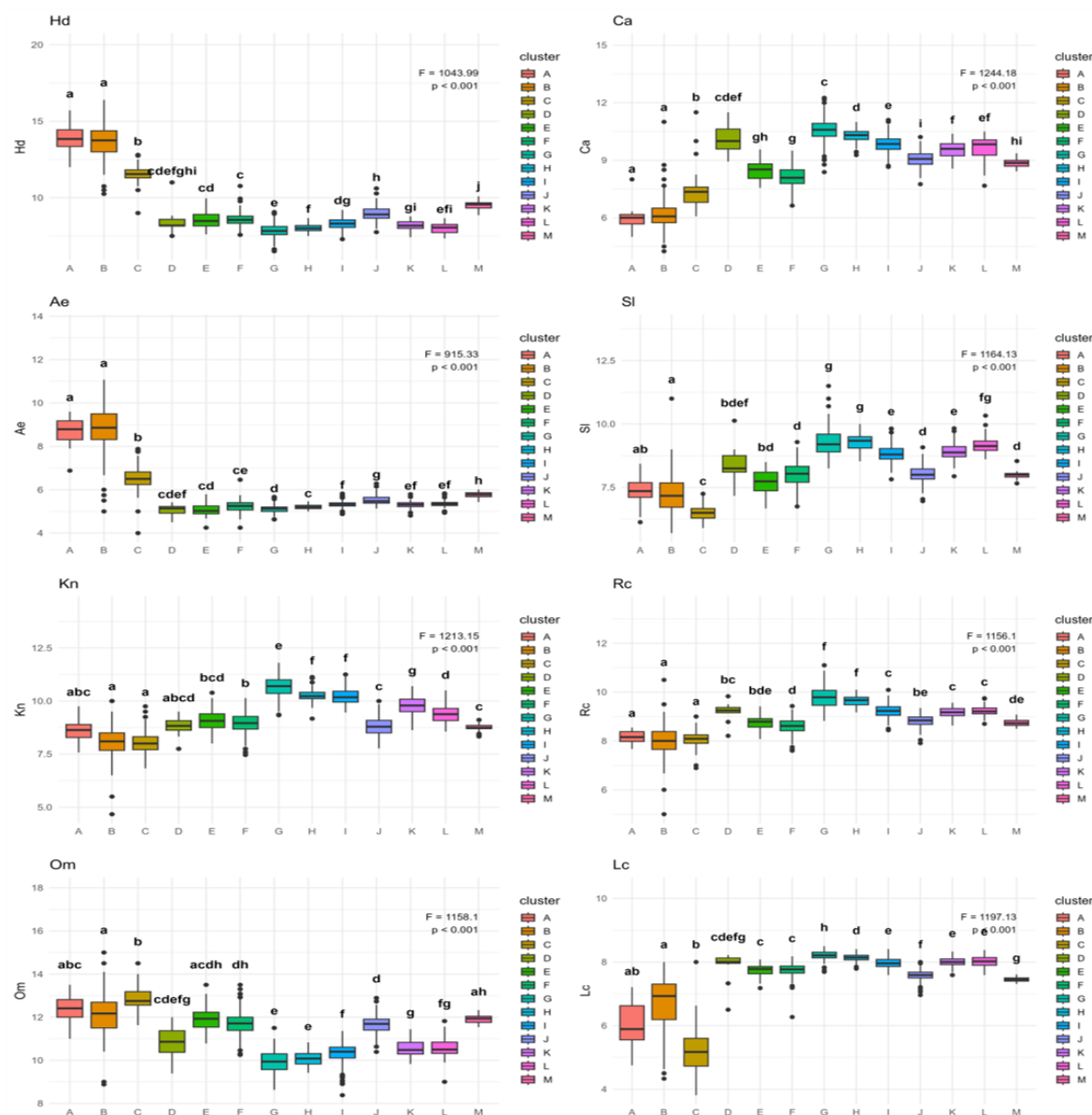


FIGURE 3. Boxplot diagrams showing the variation of ecological indicator values across the 13 vegetation clusters (A–M) identified by k-means classification. Different letters indicate homogeneous groups according to *post hoc* tests ($p < 0,05$).

РИСУНОК 3. Вохplot-діаграми, що відображають варіацію значень екологічних індикаторів для 13 кластерів рослинності (A–M), виокремлених методом k-means. Різні літери позначають групи гомогенності за результатами *post hoc* тестів ($p < 0,05$).

ОБГОВОРЕННЯ

Провідні екологічні фактори. Як свідчать результати статистичного аналізу (TABLE 1, FIGURES 1, 2, 3), ключовими екологічними факторами, що визначають диференціацію кальцієпетрофітних угруповань, є вологість ґрунту та вміст йонів кальцію (кальцій карбонат) у ґрунтовому розчині. Це підтверджується і результатами детрендованого аналізу відповідностей (DCA) (FIGURE 2): чітко простежується відокремлення угруповань, сформованих на травертинах – *Caricion remotae*, *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati*, *Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani*. Вони займають окремий сегмент ординаційного простору, що відображає їх специфічні едафогідрологічні умови, зокрема розвиток на туфогенних ініціальних ґрунтах, які характеризуються постійним промочуванням джерельною водою (Peterka *et al.* 2023).

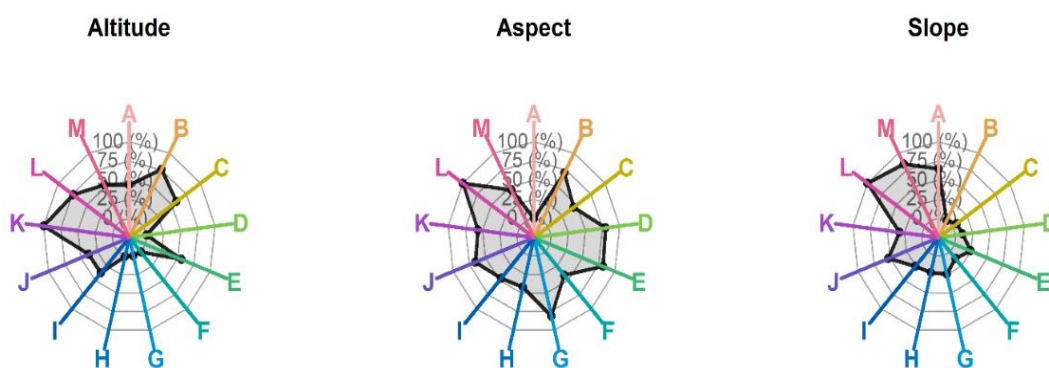


FIGURE 4. Variation of relief parameters (altitude, aspect, slope) across the identified vegetation clusters. Radar charts illustrate the relative values of three geomorphological parameters (altitude, aspect, slope) for 13 vegetation clusters (A–M). Values are expressed as percentages of the maximum value for each parameter.

РИСУНОК 4. Варіація параметрів рельєфу (висота, експозиція, крутість схилу) для виділених кластерів рослинності. Радарні діаграми демонструють відносні значення трьох геоморфологічних параметрів (висота, експозиція, крутість схилу) для 13 кластерів угруповань (A–M). Значення подано у відсотках від максимальної величини для кожного параметра.

Саме цей перманентний водний вплив зумовлює їх максимальні значення за градієнтом вологості та мінімальні – за вмістом йонів кальцію. Інші трав'яні угруповання (*Asplenio trichomanis-Ceterachion officinarum*, *Sempervivo zeleboursi-Schivereckion podolicae*, *Alyso alyssoidis-Sedion*, *Sileno supinae-Artemision hololeuca*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*, *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii*, *Galio campanulati-Poion versicoloris*, *Potentillo arenariae-Linion czerniaievii*, *Bromopsido tauricae-Asphodelinon tauricae*, *Cirsio-Brachypodion pinnati*) розвиваються у ксерофітних умовах, де вирішальним є механічний склад рендзинових та гіпсових лептосолів, кальцисолів. Ці ґрунти демонструють високу мозаїчність характеристик: наприклад, ґрунти на мергелях і силурійських вапняках містять тонкий шар глини (каолініту), який покращує вологоутримувальні властивості й підвищує катіон-обмінну здатність, зокрема утримання Ca^{2+} , Mg^{2+} та K^{+} (Sakin & Hanardag 2024). Водночас на добре освітлених вершинах і еродованих південних схилах такі ґрунти інтенсивно висихають, що сприяє розвитку однорічників або багаторічників із вираженою посухостійкістю (Tyler 1992, 1996, 2003). На діаграмах типу boxplot (FIGURE 3) також добре помітна чітка диференціація всіх кластерів за вмістом кальцію. Найнижчі значення притаманні угрупованням на травертинах (*Caricion remotae*, *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati*, *Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani*), тоді як найвищі – угрупованням крейдових відслонень

(*Sileno supinae-Artemision hololeuca*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*, *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii*). Це відображає різноманітність материнських порід, які варіюють за вмістом кальцію від 20–40% у мергелях та силурійських вапняках до 60–90% у крейді.

Сильні екологічні фактори. За діаграмами типу boxplot (FIGURE 3) угруповання, сформовані на травертинах (*Caricion remotae*, *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati*, *Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani*), мають вищий показник аерованості, ніж решта угруповань. У контексті кальцієпетрофітних біотопів аерованість відображає не стільки високу сухість субстрату, скільки структурні особливості породи – її пористість, наявність дрібних каналів, тріщин і мікропорожнин, які забезпечують циркуляцію води й повітря. У травертинах така мікропористість поєднується з постійним зволоженням, тому підвищений показник аерованості створює стабільний гідрорежим для гідрофільних мохів та судинних рослин (Larson et al. 2000).

Таким чином, показник аерованості в аналізованих угрупованнях є швидше структурним параметром субстрату, що характеризує мікрокапілярність, водопроникність і динаміку вологи, ніж показником сухості. Саме ці властивості додатково впливають на диференціацію кальцієпетрофітних угруповань.

Очевидно, сольовий режим у едафотопях кальцієпетрофітних угруповань відображає вміст гідрокарбонатів в ґрунтовому розчині, які переходять у нерозчинні карбонати за зменшення рівня вологості ґрунту, тому угруповання союзів *Sileno supinae-Artemision hololeuca*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*, *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii* мають найвищі показники. З іншого боку, перехід карбонатів у гідрокарбонати та осадження карбонатів після висихання сприяють утворенню твердої поверхневої кірки із кальцій карбонату, яка впливає на кислотність ґрунту та катіонно-аніонний обмін (Sakin & Hanardag 2024). У класичному розумінні про засолення говорити не зовсім коректно, оскільки цей показник також передбачає наявність інших аніонів у ґрунтовому розчині, як-то: сульфатів, хлоридів, що більш пов'язано з добре розвиненими ґрунтами з повноцінними горизонтами та водним режимом.

За рівнем рН кальцієпетрофітні угруповання чітко диференціюються відповідно до геохімічних властивостей материнської породи, на якій вони формуються (FIGURE 3). Найвищі значення рН притаманні угрупованням крейдових відслонень (*Sileno supinae-Artemision hololeuca*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*), де рН ґрунтового розчину підвищується внаслідок високої концентрації Ca^{2+} та інших основних катіонів і, відповідно, низького вмісту аніонів, зокрема фосфат-іонів, у рендзинових лептосолях чи кальцисолях (Sakin & Hanardag 2024). Поряд із цим частина угруповань розвивається на гіпсових лептосолях, сформованих на гіпсах із вмістом кальцій сульфату ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$). Попри підвищений вміст йонів кальцію, рівень рН таких ґрунтів зазвичай нейтральний або слабколужний, що зумовлено впливом сульфат-іонів, які регулюють хімічні процеси у ґрунтовому розчині. Гіпсові субстрати також відзначаються значно вищою розчинністю солей, що призводить до інтенсивнішої водної витрати та потенційного осмотичного стресу для рослин (Soil Resources 1990).

За аналізом кліматопу угруповання диференціюють загалом за омброрежимом та континентальністю (FIGURE 3) – екологічними факторами, які впливають на осадження кальцій карбонату, зв'язування катіонів кальцію у рендзинових і гіпсових лептосолях та кальцисолях або ж перехід нерозчинних карбонатів у розчинені гідрокарбонатні форми. Найвищі показники омброрежиму характерні для угруповань жорстководних джерел (*Caricion remotae*, *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati*) та затінених хазмофітних угруповань (*Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani*), що відображає вологі та прохолодні умови. Найнижчі значення спостерігаються в угрупованнях крейдових відслонень (*Sileno supinae-Artemision hololeuca*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*, *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii*), які формуються у семіаридних умовах степової

зони. З іншого боку, хазмофітні угруповання (*Sempervivo zelebouri-Schivereckion podolicae*, *Asplenio trichomanis-Ceterachion officinarum*) трапляються у тріщинах і заглибинах, де формується локально вологий мікроклімат, достатній для розвитку мохів і папоротей. Подібні закономірності спостерігаються і за континентальністю (FIGURE 2): найвищі показники характерні для крейдових угруповань східної України, тоді як найнижчі – для *Galio campanulati-Poion versicoloris*. Показник освітленості загалом повторює ці тенденції: максимальні значення мають угруповання відкритих крейдових і вапнякових відслонень, тоді як найнижчі – затінені джерельні та хазмофітні угруповання, де інсоляція обмежена рельєфом та структурою мікроніш.

Екологічні фактори середньої та слабкої дії. Інші екологічні показники, зокрема терморежим, кріорежим, змінність зволоженості, вміст азоту в ґрунті, не демонструють вираженої диференціації між кальцієпетрофітними угрупованнями. На відкритих скельних та напівскельних субстратах температурний режим вирівнюється за рахунок високої амплітуди добових коливань, тоді як показники змінності зволоження та азотного живлення обмежено відображають реальні градієнти через слабку розвиненість ґрунтового профілю та низький вміст органічної речовини. Відповідно, ці фактори не відіграють суттєвої ролі у формуванні просторової структури кальцієпетрофітних угруповань і доповнюють загальну екологічну картину лише частково.

Загалом DCA (FIGURE 2) відображає узгоджений вплив кількох факторів середовища на флористичну композицію угруповань (Legendre & Legendre 2012). Вектори *envfit* підтверджують суттєвий вплив градієнтів вологості, вмісту йонів кальцію та кислотності, які формують головні осі варіації видового складу (Zelený 2018). Разом з тим, варто враховувати, що порядок кластерів на DCA не завжди повторює розподіл за окремими екологічними показниками, отриманими з boxplots. Це пояснюється тим, що DCA ґрунтується на подібності угруповань за видовим складом і відображає комплексний, багатовимірний флористичний градієнт (McCune & Grace 2002). Діаграми boxplots (FIGURE 3), навпаки, показують відмінності між кластерами лише за одним фактором середовища. Через це угруповання можуть займати близькі позиції у флористичному просторі, але водночас істотно відрізнятися за конкретним екологічним показником.

Роль параметрів рельєфу у формуванні кальцієпетрофітних угруповань. Серед рельєфних факторів найважливішими виявилися ухил схилу та висота над рівнем моря (FIGURE 4), які визначають швидкість дренажу, втрату вологи та стабільність ініціальних ґрунтів. Аспект схилу не показав статистично значущого впливу, що пов'язано з переважанням локальних мікроніш у кальцієпетрофітних біотопах над макрорельєфом (Nicklas et al. 2021, Cazzavillan et al. 2024, Stojanović et al. 2025).

ВИСНОВКИ

Кальцієпетрофітні угруповання формуються під впливом гетерогенності кальцієвмісних субстратів, що включають різновікові та різнотипні карбонатні, гіпсові й інші породи з ініціальними ґрунтами, де педогенез відбувається за уповільнених темпів і за участі специфічних фізико-хімічних процесів. Саме така структурна різноманітність субстрату створює широкий спектр екоотопів, які забезпечують диференціацію кальцієпетрофітної рослинності.

Екологічний аналіз показує, що вологість субстрату, аерація, кислотність, вміст кальцію, сольовий режим є провідними факторами, які визначають напрям і силу екологічних градієнтів. Поєднання цих умов формує специфічні мікроекологічні ніші, у яких здатні існувати переважно стенотопні види з вузькою екологічною амплітудою та спеціалізацією.

Загалом кальцієпетрофітні угруповання виявляють азонльний або азонально-зонльний характер, зосереджені у специфічних мікронішах лісостепової та степової

зон, де мікрокліматичні умови частково компенсують екстремальність субстрату. Просторове поєднання субстратної гетерогенності, локального мікроклімату та обмеженої адаптивної пластичності видів визначає високу екологічну контрастність цих угруповань порівняно із сусідньою зональною рослинністю. Макрокліматичні показники, такі як континентальність, омброрежим та інсоляція, додатково впливають на структуру цих угруповань і сприяють подальшій диференціації.

Вразливість кальцієпетрофітних угруповань пов'язана із залежністю від унікальних геологічних та ґрунтових умов, які важко відновити після порушення. Їхня рідкісність і чутливість до антропогенного тиску обґрунтовують включення таких біотопів до Резолюції 4 Бернської конвенції та наголошують на необхідності впровадження спеціалізованих заходів охорони та сталого менеджменту.

Подяки

Ми щиро вдячні академіку НАН України Я.П. Дідуху за науковий супровід, цінні коментарі та зауваження, висловлені в процесі дослідження. Висловлюємо особливу подяку А.А. Куземко за ініціацію досліджень кальцієпетрофітних угруповань і за ідеї, що сприяли розвитку цієї роботи; М. Хитрі за допомогу в підготовці експертних систем та обговоренні екологічної специфіки кальцієпетрофітних біотопів; В.В. Дармостуку за визначення лишайників та С.О. Нипорко за визначення мохів. Окрема подяка О.В. Прилуцькому за допомогу в опануванні середовища R. Ми також висловлюємо подяку двом анонімним рецензентам за важливі і цінні коментарі, які допомогли покращити рукопис статті. Ми також вдячні В.В. Буджаку, Д.Г. Вашеньку, І.І. Дмитраш-Вацебі, Л.О. Вікирчак, Ю.В. Розенбліт та О.Є. Ходосовцеву за організацію та логістичний супровід експедиційних досліджень. Робота виконана за підтримки проекту в межах програмно-цільової та конкурсної тематики наукових досліджень Національної академії наук України (№ 0125U000701).

REFERENCES

- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2018). *Numerical Ecology with R*. Cham: Springer International Publishing. 435 p.
- Borcard, D. & Legendre, P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**: 51–68.
- Cazzavillan, A., Gerdol, R., Marrochino, E., Vaccaro, C. & Brancaloni, L. (2024). Fine-scale lithochemical features influence plant distribution patterns in alpine grasslands in the Western Alps of Italy. *Plants* **13**: 2280. <https://doi.org/10.3390/plants13162280>
- Chytrý, M., Tichý, L., Holt, J. & Botta-Dukát, Z. (2002). Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* **13**: 79–90.
- Chytrý, M. (ed.) (2007). *Vegetation of the Czech Republic 1. Grassland and heathland vegetation*. Praha: Academia. 528 pp. (in Czech)
- Cross, A.T. & Lambers, H. (2021). Calcicole–calcifuge plant strategies limit restoration potential in a regional semi-arid flora. *Ecology and Evolution* **11**: 6941–6961. <https://doi.org/10.1002/ece3.7544>
- Didukh, Y.P. (2011). *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv: Phytosociocentre. 176 p.
- Didukh, Y., Chusova O., & Demina, O. (2018). Syntaxonomy of chalk outcrop vegetation of the order *Thymocretacei-Hyssopetalia cretacei*. *Hacquetia* **17**: 85–109. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0013>
- Didukh, Y., Vasheniak, I., & Chusova, O. (2021). *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis* Pop 1968 of calcareous petrophytic steppes in Ukraine. *Hacquetia* **20**: 303–325. <https://doi.org/10.2478/hacq-2021-0004>
- Hinterlang, D. (2017). *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands*. Heft 12. *Montio-Cardaminetea* (C6) Quell- und Waldsumpfgesellschaften. Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft, Göttingen.
- Hodgetts, N.G., Söderström, L., Blockeel, T.L., Caspari, S., Ignatov, M.S., Konstantinova, N.A., Lockhart, N., Papp, B., Schröck, C., Sim-Sim, M., Bell, D., Bell, N.E., Blom, H.H., Bruggeman-Nannenga, M.A., Brugués, M., Enroth, J., Flatberg, K.I., Garilleti, R., Hedenäs, L., Holyoak, D. T., Hugonnot, V., Kariyawasam, I., Köckinger, H., Kučera, J., Lara, F. & Porley, R.D. (2020). An annotated checklist of

- bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology* **42**: 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* **50**: 346–363.
- Kruskal, W.H. & Wallis, W.A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association* **47**: 583–621.
- Larson, D.W., Kelly, P.E. & Matthes, U. (2000). *Cliff ecology: pattern and process in cliff ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press, 340 p.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. 3rd English edition. Amsterdam: Elsevier. 990 pp.
- Lichter-Marck, I.H. & Baldwin, B.G. (2023). Edaphic specialization onto bare, rocky outcrops as a factor in the evolution of desert angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **120**: e2214729120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2214729120>
- Mann, H.B. & Whitney, D.R. (1947). On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics* **18**: 50–60.
- McCune, B. & Grace, J.B. (2002). *Analysis of Ecological Communities. MjM Software Design*. Oregon: Gleneden Beach (OR), 300 p.
- Mucina, L., Bültmann, H., Dierßen, K., Theurillat, J., Raus, T., Čarni, A., Šumberová, K., Willner, W., Dengler, J., García, R. G., Chytrý, M., Hájek, M., Di Pietro, R., Iakushenko, D., Pallas, J., Daniëls, F.J.A., Bergmeier, E., Santos Guerra, A., Ermakov, N., Valachovič, M., Schaminée, J.H.J., Lysenko, T., Didukh, Y.P., Pignatti, S., Rodwell, J.S., Capelo, J., Weber, H.E., Solomeshch, A., Dimopoulos, P., Aguiar, C., Hennekens, S.M. & Tichý, L. (2016). Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science* **19**: 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Nicklas, L., Walde, J., Wipf, S., Lamprecht, A., Mallaun, M., Rixen, C., Steinbauer, K., Theurillat, J.-P., Unterluggauer, P., Vittoz, P., Moser, D., Gattringer, A., Wessely, J. & Erschbamer, B. (2021). Climate change affects vegetation differently on siliceous and calcareous summits of the European Alps. *Frontiers in Ecology and Evolution* **9**: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.642309>
- Peterka, T., Hájková, P., Jiroušek, M., Hinterlang, D., Chytrý, M., Aunina, L., Deme, J., Lyons, M., Seiler, H., Zechmeister, H., Apostolova, I., Beierkuhnlein, C., Bischof, M., Biță-Nicolae, C., Brancaloni, L., Čuštěrevska, R., Dengler, J., Didukh, Y., Dítě, D., Felbaba-Klushyna, L., Garbolino, E., Gerdol, R., Iemeljanova, S., Jansen, F., Juutinen, R., Kamberović, J., Kapfer, J., Klímová, B., Knollová, I., Kolari, T.H.M., Lazarević, P., Luostarinen, R., Mikulášková, E., Milanović, Đ., Miserere, L., Moeslund, J. E., Molina, J. A., Pérez-Haase, A., Petraglia, A., Puglisi, M., Ruprecht, E., Šmerdová, E., Spitale, D., Tomaselli, M., Vassilev, K. & Hájek, M. (2023). Formalized classification of the class *Montio-Cardaminetea* in Europe: towards a consistent typology of spring vegetation. *Preslia* **95**: 347–383. <https://doi.org/10.23855/preslia.2023.347>
- Piepho, H.-P. (2004). An algorithm for a letter-based representation of all-pairwise comparisons. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **13**: 456–466.
- Rudenko, L. (2007). *National Atlas of Ukraine*. Kyiv: Cartography. 440 pp. (in Ukrainian).
- Sakin, E. & Hanardag, I.H. (2024). The advantages and disadvantages of calcareous soils. *Agricultural Research Updates* **45**: 147–162.
- Soil Resources, Management and Conservation Service & FAO (1990). *Management of gypsiferous soils*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 154 p.
- Stojanović, J., Jenačković Gocić, D., Kuzmanović, N., Zlatković, B., Lakušić, D. & Jušković, M. (2025). The rock-dwelling vegetation of the western Stara Planina mountains in Serbia. *Plant Biosystems: An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* **159**: 387–404. <https://doi.org/10.1080/11263504.2025.2472750>
- Świerkosz, K. (2004). Notes on the syntaxonomy of the *Asplenietea trichomanis* class in Poland. *Polish Botanical Journal* **49** (2): 203–213.
- Tichý, L. & Chytrý, M. (2006). Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. *Journal of Vegetation Science* **17**: 809–818.
- Tichý, L., Chytrý, M., Hájek, M., Talbot, S.S. & Botta-Dukát, Z. (2010). OptimClass: Using species-to-cluster fidelity to determine the optimal partition in classification of ecological communities. *Journal of Vegetation Science* **21**: 287–299.
- Tyler, G. (1992). Inability to solubilize phosphate in limestone soils—key factor controlling calcifuge habit of plants. *Plant Soil* **145**: 65–70.
- Tyler, G. (1996). Soil chemistry and plant distributions in rock habitats of southern Sweden. *Nordic Journal of Botany* **16**: 609–635.
- Tyler, G. (2003). Some ecophysiological and historical approaches to species richness and calcicole/calcifuge behaviour – contribution to a debate. *Folia Geobotanica* **38**: 419–428.

- Vasheniak, I., Willner, W., Didukh, Y., Prylutskyi, O. & Chytrý, M. (2024). Vegetation of annuals and succulents on dry calcareous substrates (*Alyso alyssoidis-Sedion*) in eastern Central Europe, western Ukraine and Moldova. *Tuexenia* **44**: 103–130. <https://doi.org/10.14471/2024.44.006>
- Volik, O.V. (2007). Morphological features and classification of travertine formations in Podillia. *Fizychna heohrafiya. Naukovi zapysky* **1**: 41–44.
- Vynokurov, D. (2021). New and validated names of some syntaxa of the *Festuco-Brometea* class vegetation from Eastern Europe. *Chornomorski Botanical Journal* **17**: 76–80. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2021-17-1-5>
- Zelený, D. (2018). Which results of the standard test for community–environment relationships are trustworthy? *Journal of Vegetation Science* **29**: 1082–1092. <https://doi.org/10.1111/jvs.12688>

РЕЗЮМЕ

Вашеняк, Ю.А. (2025). Екологічна диференціація кальцієпетрофітної рослинності у рівнинних і передгірських ландшафтах України. *Чорноморський ботанічний журнал* **21** (4): 338–353. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-3>

У цьому дослідженні розглядається питання про те, які екологічні чинники визначають диференціацію різних типів кальцієпетрофітної рослинності. Робота охоплює відслонення кальцієвмісних порід рівнинної частини та передгірських районів України у межах координат 48.3–50.5° пн. ш. та 23.8–38.2° сх. д. Було сформовано базу даних із 1704 фітосоціологічних описів, з яких 1512 відібрано та класифіковано за допомогою експертних систем і методу k-means. Проведено екологічну оцінку геоморфологічних параметрів і значень екологічних індикаторів за шкалами Я.Д. Дідуха, а також виконано ДСА-ординацію для виявлення чинників, що найбільш суттєво впливають на екологічну диференціацію кальцієпетрофітних угруповань. Додатково здійснено уніваріантні аналізи з використанням boxplot-діаграм для оцінювання розподілу синтаксонів, визначення груп гомогенності та значущості кожного екологічного фактора. Результати статистичного аналізу засвідчили, що провідними екологічними факторами, які визначають диференціацію кальцієпетрофітних угруповань, є вологість субстрату та вміст у ньому кальцію; їхній вплив реалізується через модулювання інших ключових характеристик середовища – кислотності, загального вмісту солей та аерації. Угруповання, значною мірою залежні від локальних мікрокліматичних умов, водночас демонструють чутливість до макрокліматичних градієнтів: континентальності, омброрежиму та освітленості. Додатково встановлено, що висота над рівнем моря та крутість схилу також помітно впливають на диференціацію кальцієпетрофітних угруповань. Загалом кальцієпетрофітна рослинність формується в умовах високої субстратної гетерогенності та взаємодії локальних і регіональних екологічних чинників, що зумовлює її виразну екологічну диференціацію. Залежність від унікальних карбонатних і гіпсових субстратів та вузьких мікроекологічних ніш підкреслює високу вразливість цих біотопів і обґрунтовує необхідність їх охорони та сталого менеджменту.

Ключові слова: біорізноманіття, диференціація, екологічні фактори, статистичний аналіз, судинні рослини.

ORIGINAL PAPER

Influence of moss cover on the nitrogen mineral compounds content depending on microclimatic and edaphic factors of the environment in forest ecosystems of the Ukrainian Roztochchya

Lyudmyla I. KARPINETS ¹  | Oksana V. LOBACHEVSKA ¹  | Halyna V. YAVORSKA ^{1,2} 

Affiliation

¹Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv, Ukraine

²Ivan Franko National University of Lviv, Ukraine

Correspondence

Lyudmyla Karpinets
lyudmyla.vo@gmail.com

Funding information

no support

Co-ordinating Editor

Nataliya Zagorodnyuk

Data

Received: 28 July 2025

Revised: 17 December 2025

Accepted: 22 December 2025

e-ISSN 2308-9628

<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-4>

**ABSTRACT**

Question: How does the moss *Atrichum undulatum* affect changes in the NH_4^+ and NO_3^- content in the soil under different ecological conditions of the Ukrainian Roztochchya forest ecosystems?

Location: Ukrainian Roztochchya.

Methods: field research in established plots with different ecological indicators.

Nomenclature: Virchenko & Nyporko 2022.

Results: The differences in the N mineral forms content under the moss *Atrichum undulatum* depending on its growth location in forest ecosystems were established. It was found that in summer, in areas of old-growth forest under more favorable soil microconditions, the amount of NH_4^+ and NO_3^- under moss was higher compared to areas of felling and recreation, which is probably caused by more active fixation and exchange of N with the participation of microbiota and by leaching of mineral compounds from the brown part of turf. It was established that in all areas of forest ecosystems, the NH_4^+ content under moss was higher than in soil without turfs. However, the amount of the NO_3^- under turf in the reserve area ($19,5 \pm 0,6$ mg/kg d. s.) and in the recreation area ($17,1 \pm 0,5$ mg/kg d. s.) was lower than that without plants ($20,3 \pm 0,7$ mg/kg d. s. and $18,7 \pm 0,8$ mg/kg d. s., respectively), which probably indicates its more active absorption by the gametophyte under higher moisture supply of soil than in the felling. It was determined that in xeromorphic conditions of felling, extreme indicators of insolation and water-thermal regime of the soil surface layer caused a significant decrease in the NH_4^+ and NO_3^- content in the substrate without turfs. Under the turf in the felling zone, the temperature was lower and the humidity was higher, which contributed to the functional activity of microbiota and increasing in the amount of N mineral compounds. The pH value under moss was more acidic compared to soil without turfs, and probably created optimal conditions for N fixation and mineralization, which led to greater amount of, particularly NH_4^+ . Apparently, the effect of ecological factors on the NH_4^+ and NO_3^- content had comprehensive character: both the pH value and the hydro-thermal regime of the microenvironment were affected.

Conclusion. In various ecological conditions of the reserve and disturbed of forest ecosystems moss cover changing the hydrothermal and chemical characteristics of the soil promotes the activation of redox reactions associated with N transformation (increasing of the NH_4^+ and NO_3^- content) with participation of soil microbiota.

KEYWORDS

moss *Atrichum undulatum*, NH_4^+ , NO_3^- , water-thermal regime, pH value

CITATION

Karpinets, L.I., Lobachevska, O.V., Yavorska, H.V. (2025) Influence of moss cover on the nitrogen mineral compounds content depending on microclimatic and edaphic factors of the environment in forest ecosystems of the Ukrainian Roztochchya. *Chornomorski Botanical Journal* 21 (4): 354–364. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-4>

ВСТУП

Унікальні еколого-фізіологічні особливості бріофітів дають змогу по-іншому, ніж судинні рослини, впливати на колообіг елементів, води та енергії. Вони відіграють вагомий роль у підтримці функціонування наземних екосистем, їхній динаміці, стабільності завдяки секвестрації поживних речовин у дернинці й повільному вивільненню їх у ґрунт (Turetsky 2003, Karpinets et al. 2014, 2017, Siwach et al. 2021) та формуванні органічно-аккумулятивного шару під моховим покривом (Kyvak 2016, Eldridge et al. 2023). Процеси десикації-регідратації мохів, що сприяють вилугуванню лабільних (вуглецевих) субстратів, можуть збільшувати потоки ресурсів й стимулювати колообіг, зокрема нітрогену, у ґрунті (Slate et al. 2019). Показано, що мохи позитивно впливають на кореневу зону лісу завдяки збагаченню мікросередовища ґрунту поживними речовинами (Nakatsubo 1997, Liu et al. 2020, Glime 2024).

Мінералізація нітрогену у ґрунті є ключовою частиною біологічного процесу, який контролює циклічність елемента усередині екологічних систем, коли органічні форми перетворюються на неорганічні – катіони амонію та нітрат-аніони (Glime 2024). Конверсія нітрогену у сполуки з різним ступенем його окиснення є важливим механізмом продуктивності мохоподібних в екосистемах (Hu et al. 2014, Lindo & Griffith 2017, Siwach et al. 2023) та істотно залежить від активності різних фізіологічних груп мікроорганізмів.

Розвиток бріофітного покриву впливає на фізико-хімічні властивості ґрунту, регулює водний баланс й температурний режим (Gornall et al. 2007, Porada 2016, Glime 2019, Xiao & Bowker 2020, Lobachevska et al. 2023) та змінює рН реакцію мікросередовища (Glime 2006, Hawkins et al. 2017, Kyvak et al. 2020). Під дернинкою моху знижуються показники кислотності через вимивання протонів H^+ у ґрунтовий розчин, які вивільняються завдяки високій катіонообмінній здатності клітинних стінок. Реакцію середовища у бік підкиснення визначає і ступінь дисоціації вільних органічних кислот, які мають у складі кислі функціональні групи, що вилуговуються із мохових дернин.

Зміни едафо-кліматичних чинників у поверхневому шарі ґрунту завдяки мохоподібним безпосередньо впливають на чисельність, функціональну здатність мікробіоти та різноманітність її угруповань (Gornall et al. 2007, Kyvak et al. 2020, Koranda & Michelsen 2021, Siwach et al. 2021, 2023, Glime 2024, Xiao et al. 2024), що сприяє мінералізації, зокрема нітрогену, до розчинних форм елементів живлення (NH_4^+ та NO_3^-), доступних для поглинання іншими рослинами (Glime 2017, Karpinets & Lobachevska 2024).

Мета роботи – визначити вплив мохового покриву *Atrichum undulatum* на зміни вмісту катіонів амонію та нітрат-аніонів залежно від мікрокліматичних та едафічних умов середовища у заповідних та порушених лісових екосистемах.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єкт досліджень – лісовий ґрунт, зразки якого відбирали під дернинками епігейного виду моху *Atrichum undulatum* та без рослин, на дослідних ділянках старовікового букового лісу (територія Природного заповідника «Розточчя») та антропогенно змінених лісових екосистем: у зоні стаціонарної рекреації «Верешиця» і вирубки буково-дубового лісу (Яворівський національний природний парк).

Для визначення впливу мохового покриву на вміст мінеральних сполук нітрогену у ґрунті відбір проб здійснювали протягом літа (червень, липень, серпень) в умовах істотних несприятливих змін мікрокліматичних та едафічних умов на досліджуваних територіях (Karpinets & Lobachevska 2024).

На території повного заповідання структура рослинності бучини представлена переважно добре розвинутим різновіковим підростом із високим показником повноти деревостану, що створює значне затінення для приземного ярусу лісу. У зоні стаціонарної рекреації підлісок займає невелику площу, оскільки наявні порушені ділянки, що виникли через витоптування та облаштування відпочинкових місць. На території вирубки зменшення щільності деревостану та проєктивного покриття підліску, зокрема кущів та молодих дерев, зумовлені активною антропогенною діяльністю, внаслідок чого утворилися великі площі відкритих ксероморфних ділянок із значним впливом сонячної радіації та підвищеним вітровим режимом. Ці чинники безпосередньо впливають на водозабезпечення ґрунту та його температурні показники.

Оскільки на території лісових екосистем моховий покрив епігейних видів сформований на ділянках, де лісова підстилка практично відсутня (Lobachevska & Karpinets 2024), вважаємо, що її вплив на вміст мінеральних форм нітрогену під дернинами *A. undulatum* є мінімальним.

На кожній дослідній ділянці площею $\sim 10 \text{ м}^2$ на території заповідної та порушених лісових екосистем визначено по три локалітети розміром 1 м^2 проєктивного покриття епігейного моху *A. undulatum*. Відбір зразків ґрунту проводили влітку 2024 року методом конверта: на кожній ділянці у 5-ти місцях відбирали по 5 індивідуальних проб ризоїдального шару ґрунту під мохом та без дернинок завглибшки до 3 см (до 100 г). Після перемішування проб відбирали середню, яку використовували для подальшого аналізу.

Для визначення вмісту нітратів у ґрунті за методом Грандваль-Ляжу використовували дисульфогенолову кислоту (Nikolaychuk & Bilyk 1997). Попередньо зразки випарювали до цілковитої сухості на водяній бані, а потім приливали реактив. Після нейтралізації лугом кислого розчину, вимірювали оптичну густину дослідних зразків на спектрофотометрі Specord 210 Plus за довжини хвилі 240 нм.

Для визначення вмісту катіонів амонію у поверхневому шарі ґрунту використовували реактив Неслера. Попередньо ґрунт екстрагували 1н розчином КСІ. До екстрактів із отриманих зразків додавали сегнетову сіль (K-Na-виннокислий) для зв'язування Ca^{2+} та Mg^{2+} , оскільки катіони спричиняють опалесценцію розчину. Оптичну густину в отриманих розчинах із реактивом вимірювали за довжини хвилі 415 нм (Nikolaychuk & Bilyk 1997).

Вміст вологи у верхньому шарі ґрунту завглибшки до 3 см на досліджуваних ділянках заповідних та антропогенно порушених лісових екосистем визначали за С.М. Польчиною, зважуючи та обчислюючи її у відсотках від маси абсолютно сухої речовини (Polchina 1991). Температуру повітря вимірювали ртутними термометрами, інтенсивність освітлення на дослідних ділянках – люксометром Ю-116. Актуальну кислотність (pH) визначали у водній витяжці за співвідношення ґрунт : вода (1:5) із використанням іонметра Thermo Orion (model 320) (Nikolaychuk & Bilyk 1997).

Отримані дані опрацьовували за допомогою пакетів прикладних програм: Microsoft Excel та Statistica. Аналіз достовірності різниці між варіантами проводили за t-критерієм Стюдента, яку вважали статистично значущою за $p < 0.05$. Досліди повторювали тричі.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Мінералізація нітрогену у ґрунті супроводжується деполімеризацією високомолекулярних сполук, зокрема білків, до неорганічних форм – катіонів амонію та нітрат-аніонів. Сумарна кількість мінералізованих сполук є діагностичним критерієм наявності у ґрунтовому середовищі доступного N.

Найбільш динамічною ланкою у трансформації нітрогену є амоніфікація, яка є першою стадією мінералізації органічних нітрогенвмісних сполук з кінцевим продуктом ферментативного процесу – аміаком.

Окиснення аміаку (іону амонію) до нітратів є наступним етапом мінералізації. Процес нітрифікації у ґрунті забезпечують аеробні хемотрофні нітрифікатори, які використовують для життєдіяльності енергію окиснення NH_4^+ до NO_3^- , та гетеротрофні організми-нітрифікатори, які безпосередньо окиснюють органічні сполуки N до нітритів та нітратів (van Kessel et al. 2015, Paśmionka et al. 2021). Встановлено, що у лісових екологічних системах з кислою реакцією у ґрунті значну роль у мінералізації нітрогену відіграє гетеротрофна нітрифікація (Zhang et al. 2013, Paśmionka et al. 2021).

На кількість нітрат-аніонів у ґрунті впливають і процеси денітрифікації, які здійснюють як аеробні, так і анаеробні мікроорганізми-денітрифікатори (He et al. 2021, Xuejiao et al. 2021). Мікробіота відновлює іони NO_3^- до молекулярного N, унаслідок чого вміст наявного нітратного нітрогену у ґрунті зменшується.

Окрім інтенсивності трансформації нітрогенвмісних сполук завдяки активності мікробіоти, вміст катіонів амонію та нітрат-аніонів у ґрунті залежить від процесів вилуговування. Негативні нітрат-аніони не поглинаються ґрунтовими колоїдами, а навпаки, відштовхуються від них та можуть вимиватись у глибші шари ґрунту завдяки здатності до мобільності та постійно переміщатись по його профілю як горизонтально, так і вертикально (Olness et al. 2001, Sponseller et al. 2016). Катіони амонію із позитивним зарядом, порівняно з нітратами, добре адсорбуються негативно зарядженими колоїдними частинками, що зумовлює їхню відносну нерухомість у ґрунті та стійкість до вилуговування по ґрунтовому профілю (Wang et al. 2020).

За результатами проведених досліджень встановлено, що влітку на ділянках заповідної території кількість N-NH_4^+ під мохом була вищою ($273,4 \pm 9,7$ мг/кг сухого ґрунту (с. г.)), ніж у ґрунті без дернин ($231,5 \pm 10,0$ мг/кг с. г.), та найбільшою, порівняно з порушеними зонами: вирубкою ($210,2 \pm 13,1$ мг/кг с. г.) та рекреаційним навантаженням ($254,3 \pm 11,3$ мг/кг с. г.). Вочевидь, в умовах старовікового лісу у затінених мезофітних місцевиростаннях *Atrichum undulatum* за інтенсивності освітлення до 40–50 тис. лк найвищі показники вологості ($13,3 \pm 0,3\%$) ґрунту під бріофітним покривом були одними із визначальних факторів, які впливали на функціональну здатність деструкторів-амоніфікаторів (TABLE 1, FIGURE 1).

Визначено, що на ділянках бучини значення рН водного ґрунтового розчину під мохом було нижчим, аніж без нього: різниця становила 0,3 од. та була найбільшою, порівняно із іншими досліджуваними територіями. Це може свідчити про те, що в умовах вищого ($79,0 \pm 5,2\%$) вологозабезпечення дернини, ймовірно, активно вилуговувалися у ґрунтовий розчин іони H^+ як вивільнені з екстрацелюлярного простору клітинних стінок, так і внаслідок дисоціації водорозчинних органічних кислот, які циркулюють у гаметофіті моху із високим вмістом вологи (Glime 2006).

Слід зазначити, що із мохового покриву можуть вимиватись і неорганічні форми нітрогену. Оскільки у бурій старіючій частині гаметофіту, яка інтегрована із ґрунтом, відбуваються процеси мінералізації, при тому із вологого середовища дернини продукти розпаду органічних сполук нітрогену (аміак та нітрати) можуть потрапляти у ризоїдальний шар ґрунту (Karpinets & Lobachevska 2025).

На досліджуваних ділянках лісових екосистем визначена кількість амонію у субтраті, вочевидь, обумовлена і фізіологічною активністю вільноживучих діазотрофів-нітрогенфіксаторів, які, завдяки каталітичним реакціям нітрогенази, беруть участь у відновленні атмосферного N до катіонів амонію. Встановлено, що гетеротрофна швидкість реакцій за участі ензиму, визначена у температурному діапазоні від 5 до 25 °C, показала експоненційне збільшення із підвищенням температури (Diáková et al. 2016) та зменшувалась лінійно зі зниженням водного потенціалу ґрунту (Michelsen 2012).

ТАБЛИЦЯ 1. Мікрокліматичні та едафічні умови місцевиростань *A. undulatum* влітку на досліджуваних територіях заповідної (старовіковий буковий ліс) і антропогенно змінених (зони рекреації та вирубки) лісових екосистем Українського Розточчя

TABLE 1. Microclimatic and edaphic conditions of *A. undulatum* localities in summer in the studied territories of protected (old-growth beech forest) and anthropogenically changed (recreation and felling zones) forest ecosystems in the Ukrainian Roztochchya

Показники		Територія старовікових букових лісів	Зона стаціонарної рекреації	Зона вирубки
Діапазон інтенсивності освітлення, тис. лк		40–50	55–60	100–110
Температура, °C	повітря на поверхні мохової дернинки	25,1±0,8	26,9±2,3	29,3±1,0*
	грунту під мохом	21,2±0,6	21,8±1,4	25,8±1,0*
	грунту без моху	21,6±1,0	22,4±2,1	26,9±1,3*
Вміст води, %	повітря на поверхні мохової дернинки	31,0±2,3	29,5±2,2	22,0±1,2*
	у дернинці моху	79,0±5,2	68,3±5,5	49,5±4,2*
	у ґрунті під мохом	13,3±0,3**	11,7±0,9	9,3±0,4* **
	грунту без моху	11,9±0,3	10,4±1,9	7,8±0,2*
рН значення ґрунтового розчину	грунту під мохом	6,3±0,1	5,9±0,1*	6,2±0,1
	грунту без моху	6,6±0,2	6,1±0,1	6,4±0,1

Примітка: * – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками в умовах старовікового букового лісу, за $p < 0.05$; ** – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками у ґрунті без мохового покриву, за $p < 0.05$.

Comments: * – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the conditions of the old-growth beech forest, at $p < 0.05$; ** – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the soil without moss cover, at $p < 0.05$.

Літературні дані щодо впливу величини рН водного ґрунтового розчину на активність нітрогенази є неоднозначними. Наявна інформація про те, що високі показники кислотності можуть обмежувати чи гальмувати швидкість реакцій за участі ензиму (Chapin & Bledsoe 1992), що призводить до зменшення чисельності та функціональної здатності вільноживучих діазотрофів. Проте відомо, що фіксація молекулярного N відбувалась навіть і за рН 3,2–3,4 (Diáková et al. 2016). Тобто, діапазон активності мікробіоти у ґрунті щодо значень рН є досить широким, втім оптимум для її фізіологічної здатності, ймовірно, був на рівні визначених нами величин рН, оскільки встановлено вищу кількість амонійного нітрогену під дернинами. Зазначимо, що дія на показники вмісту мінеральної форми, мабуть, є комплексною і залежить від водно-термічних характеристик ґрунту.

Встановлено, що на відкритих ділянках вирубки значні показники інсоляції (100–110 тис. лк) зумовили формування екстремального температурного (29,3±1,0 °C) режиму повітря, що спричинило швидке нагрівання (до 26,9±1,3 °C) поверхневого незадернованого шару ґрунту та втрату його води (7,8±0,2 %). За таких умов вміст катіонів амонію у ґрунті без бріюфітного покриву (196,1±9,9 мг/кг с. г.) був меншим, ніж під *A. undulatum* (210,2±13,1 мг/кг с. г.), та, порівняно з іншими територіями, ймовірно, внаслідок його випаровування (TABLE 1, FIGURE 1). Показники кислотності під мохом були вищими, ніж у субстраті без дернинки, та у межах оптимуму для фізіологічної активності мікроорганізмів, що здійснюють трансформацію нітрогену. Втім визначальними факторами, що вплинули на зменшення кількості катіонів амонію, а також і нітрат-аніонів, ймовірно, були високий температурний режим та дефіцит води у ґрунті.

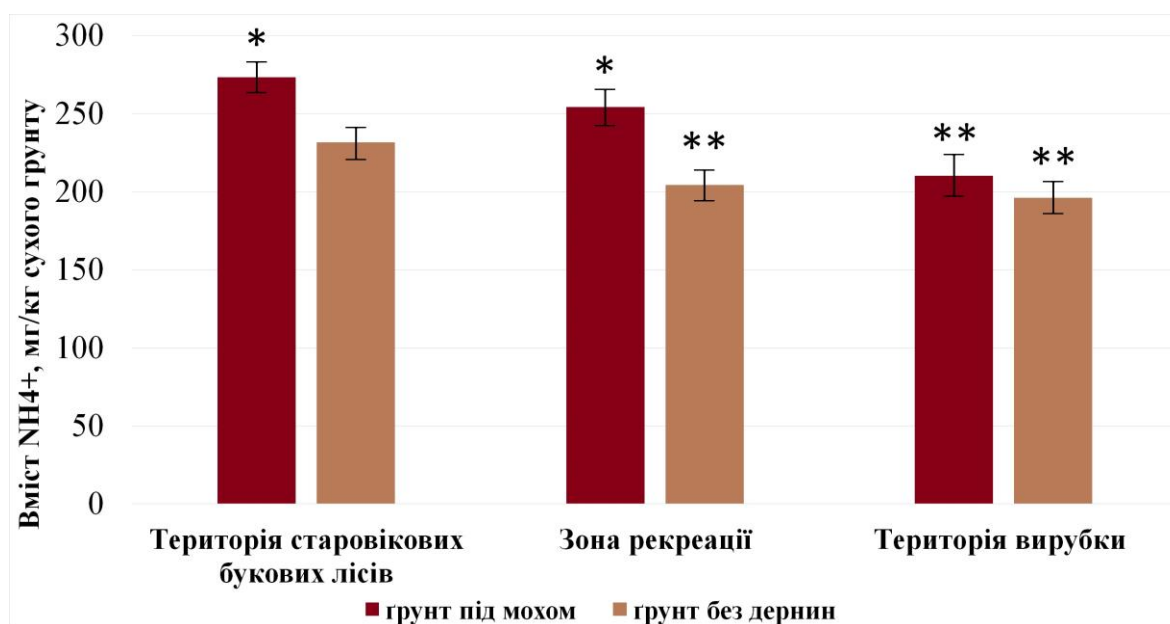


РИСУНОК 1. Вміст катіонів амонію під мохом *A. undulatum* та незадернованому ґрунті залежно від умов лісових екосистем Українського Розточчя: * – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками у ґрунті без мохового покриву, за $p < 0.05$; ** – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками в умовах старовікового букового лісу, за $p < 0.05$.

FIGURE 1. The content of ammonium cations under *A. undulatum* moss and unsodded soil depending on the conditions of the Ukrainian Roztochchya forest ecosystems: * – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the soil without moss cover, at $p < 0.05$; ** – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the conditions of the old-growth beech forest, at $p < 0.05$.

За результатами проведеного аналізу встановлено, що на заповідній та антропогенно змінених територіях кількість нітратного нітрогену у ґрунті на порядок була меншою, ніж амонійного (FIGURE 1, 2). Показано, що зазвичай у лісових екосистемах концентрація катіонів амонію у ґрунтовому розчині значно вища, ніж нітратів (Cui & Song 2007), що можна інтерпретувати особливістю окисненої форми N до мобільності та вилуговування у глибші шари ґрунту (Olness et al. 2001, Sponseller et al. 2016, Wang et al. 2020), а також подальшим відновленням, зокрема до молекулярного N, під час процесу денітрифікації. Окрім того, припускають, що значне переважання NH_4^+ над NO_3^- у ґрунтовому водному розчині може бути зумовлене, зокрема, мікробним поглинання нітратів та меншою доступністю амонійного нітрогену, оскільки автотрофні нітрифікатори не можуть успішно конкурувати за катіони з гетеротрофними мікроорганізмами (Cui & Song 2007). Варто зазначити, що автотрофна нітрифікація є двостадійним процесом, який опосередкований окисненням бактеріями аміаку до нітритів та нітритів до нітратів. Натомість гетеротрофна нітрифікація супроводжується повним окисненням аміаку до нітрат-аніонів у одному організмі з використанням джерел органічного карбону (Van Kessel et al. 2015, Vijayan et al. 2021).

Визначено, що у спекотний літній період на відкритих ділянках вирубки із високою інсоляцією та нестабільним водним режимом кількість нітратів у ґрунті як під моховими дернинками ($10,3 \pm 0,4$ мг/кг с. г.), так і без них ($8,9 \pm 0,2$ мг/кг с. г.) була найменшою, порівняно з іншими досліджуваними територіями, що, можливо, зумовлено сповільненими процесами нітрифікації за високих температурних показників та низького водного режиму ґрунту (TABLE 1, FIGURE 2). Оскільки ця зона характеризується найбільш ксероморфними мікроумовами влітку, то, вочевидь, фізіо-

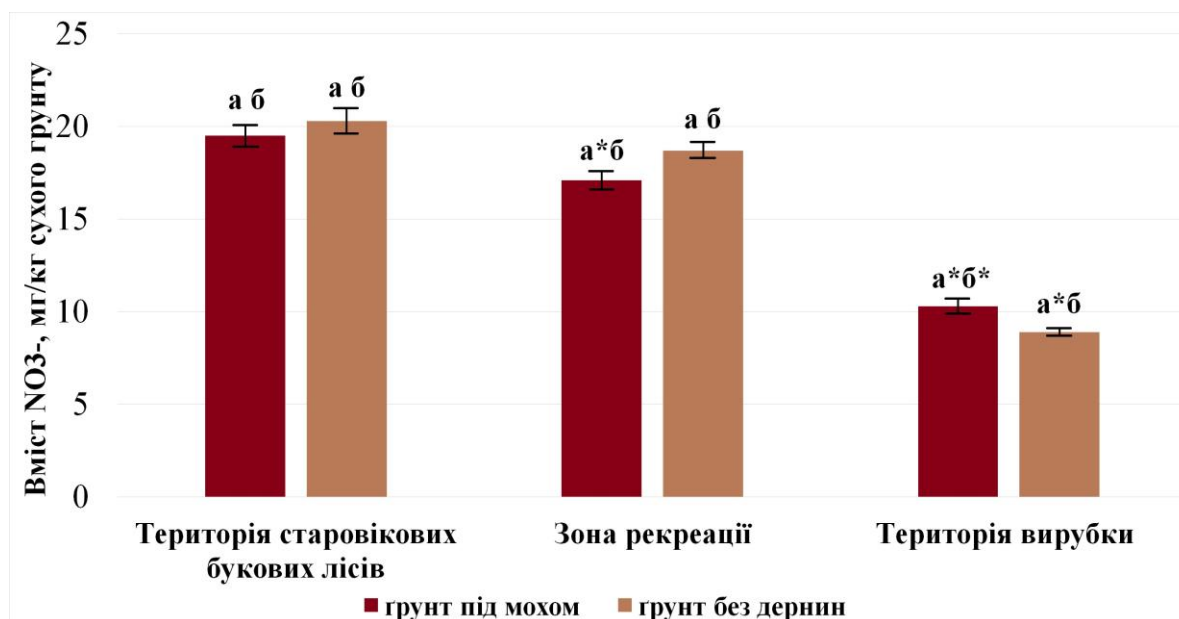


РИСУНОК 2. Вміст нітрат-аніонів під мохом *A. undulatum* та незадернованому ґрунті на дослідних ділянках лісових екосистем Українського Розточчя: а* – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками в умовах старовікового букового лісу, за $p < 0.05$; б* – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками у ґрунті без мохового покриття, за $p < 0.05$.

FIGURE 2. The nitrate anion content under *A. undulatum* moss and unsodden soil on experimental plots of the Ukrainian Roztochchya forest ecosystems: a* – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the conditions of the old-growth beech forest, at $p < 0.05$; б* – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the soil without moss cover, at $p < 0.05$.

логічна активність мікроорганізмів-нітрифікаторів була найнижчою. Водночас під дернинкою *A. undulatum*, ймовірно, окиснення катіонів амонію відбувалось інтенсивніше, ніж у незадернованому ґрунті, про що свідчить вища в 1,2 раза кількість NO_3^- .

Виявлено, що на ділянках бучини та рекреації, порівняно із вирубкою, показники вмісту нітратів у ґрунті без мохового покриття перевищували їхні показники під *A. undulatum*. Вочевидь, вищий вміст вологи під дернинками на цих ділянках сприяв насамперед активнішому поглинанню нітрат-аніонів та їхньому висхідному транспорту по центральному провідному пучку стебла моху до апікальних меристем пагонів, що і зумовило зменшення кількості мінеральної форми (FIGURE 2). Визначено, що, завдяки поглинанню рослинами нітратів, рівень кислотності у ґрунті знижується (Custos et al. 2020), хоча сам процес нітрифікації супроводжується підкисненням субстрату через збільшення кількості вивільнених протонів під час окиснення аміаку (Cytryn et al. 2012). Тобто ці процеси можуть певною мірою нівелювати зміну кислотності, створюючи таким чином буферний ефект.

Встановлено, що рівень нітрифікації ґрунту є відносно низьким у кислих ґрунтах і підвищується зі збільшенням показників рН водного ґрунтового розчину (Neina 2019). Проте є вагомі докази того, що хемолітоавтотрофна мікробіота бере активну участь у процесах нітрифікації й у ґрунтах з низьким значенням рН (Tarre & Green 2004, Zhang et al. 2013). Відомо про філогенетичне положення цих мікроорганізмів у кислому ґрунтовому середовищі та механізми, які забезпечують їхню фізіологічну активність в таких умовах (De Boer & Kowalchuk 2001). Тобто діапазон показників кислотності для функціональної здатності мікробіоти, яка пов'язана з окисними реакціями, є досить широким, що може охоплювати екологічні системи від кислих ґрунтів до озер із значним вмістом карбонатів (Ni et al. 2023).

Таким чином, в умовах заповідної та антропогенно порушених територій зміна екологічних умов ґрунту завдяки фізіологічним особливостям мохів та їхній здат-

ності регулювати водно-термічний режим під дерниною сприяє збільшенню чисельності й функціональній активності мікробіоти, ферментні системи якої каталізують низку послідовних окисно-відновних реакцій, пов'язаних із фіксацією й обміном N, що має першочергове значення, оскільки трансформація елемента у його глобальному циклі (амоніфікація, нітрифікація тощо) впливає на продуктивність лісових екосистем.

ВИСНОВКИ

Отже, у сприятливіших умовах гідротермічного режиму мохових дернин та ґрунту під ними заповідної зони під *A. undulatum* активніше відбувалась мінералізація органічних сполук нітрогену й процеси його фіксації, поглинання окисненої форми, а також вилуговування NH_4^+ та NO_3^- із бурої частини гаметофіту, що підвищувало їхній вміст у ризоїдальному шарі ґрунту.

Вплив нижчих значень рН водного ґрунтового розчину та показників гідротермічного режиму мікросередовища під мохом мав загалом комплексний характер на мікробіологічну активність ґрунту, що зумовлювало мінливість вмісту катіонів амонію та нітрат-аніонів.

Визначено, що у ксероморфних умовах вирубки екстремальна інсоляція, дефіцит вологи та висока температура повітря і поверхневого шару ґрунту спричинили значне зменшення вмісту амонію та нітратів у незадернованому субстраті внаслідок гальмування перебігу біохімічних реакцій метаболізму нітрогену та пришвидшили випаровування NH_3^+ . Під моховою дернинкою на порушеній території температура була нижчою, а вологість вищою, що і сприяло більшій кількості як амонійного, так і нітратного N.

REFERENCES

- Bonan, G.B. & Shugart, H.H. (1989). Environmental-Factors and Ecological Processes in Boreal Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **20**: 1–28. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.000245>
- Chapin, D.M. & Bledsoe, C.S. (1992). Nitrogen fixation in Arctic plant communities. In: Chapin, F.S., Jeffries, R.L., Reynolds, J.F., Shaver, G.R., Svoboda, J. (eds.). *Arctic Ecosystems in a Changing Climate: an Ecophysiological Perspective*. San Diego: Academic Press, 301–319.
- Cui, X. & Song, J. (2007). Soil $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ nitrogen characteristics in primary forests and the adaptability of some coniferous species. *Frontiers of Forestry in China* **2**(1): 1–10. <https://doi.org/10.1007/s11461-007-0001-8>
- Custos, J.-M., Moyne, C. & Sterckeman, T. (2020). How root nutrient uptake affects rhizosphere pH: a modelling study. *Geoderma* **369**: 114314. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114314>
- Cytryn, E., Levkovitch, I., Negreanu, Ya., Dowd, S., Frenk, S. & Silber, A. (2012). Impact of short-term acidification on nitrification and nitrifying bacterial community dynamics in soilless cultivation media. *Applied and Environmental Microbiology* **78** (18): 6576–6582. <https://doi.org/10.1128/AEM.01545-12>
- De Boer, W. & Kowalchuk, G.A. (2001). Nitrification in acid soils: micro-organisms and mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry* **33** (7–8): 853–866. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00247-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00247-9)
- Diáková, K., Biasi, Ch., Čapek, P., Martikainen, P.J., Marushchak, M.E. Patova, E.N. & Šantrůčková, H. (2016). Variation in N_2 fixation in subarctic tundra in relation to landscape position and nitrogen pools and fluxes. *Journal Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **48** (1): 111–125. <https://doi.org/10.1657/AAAR0014-064>
- Eldridge, D.J., Guirado, E., Reich, P.B., Ochoa-Hueso, R., Berdugo, M., Sáez-Sandino, T., Blanco-Pastor, J.L., Tedersoo, L., Plaza, C., Ding, J., Sun, W., Mamet, S., Cui, H., He, J.Z., Hu, H.W., Sokoya, B., Abades, S., Alfaro, F., Bamigboye, A.R., Bastida, F., Durán, J., Gaitan, J.J., Guerra, C.A., Grebenc, T., Illán, J.G., Liu, Y.R., Makhallanyane, T.P., Mallen-Cooper, M., Molina-Montenegro, M.A., Moreno, J.L., Nahberger, T.U., Peñaloza-Bojacá, G.F., Picó, S., Rey, A., Rodríguez, A., Siebe, C., Teixido, A.L., Torres-Díaz, C., Trivedi, P., Wang, J., Wang, L., Wang, J., Yang, T., Zaady, E., Zhou, X., Zhou, X.Q., Zhou, G., Liu, S. & Delgado-Baquerizo, M. (2023). The global contribution of soil mosses to ecosystem services. *Journal Nature Geoscienc* **16** (5): 430–438. <https://doi.org/10.1038/s41561-023-01170-x>
- Glime, J.M. (2006). *Bryophyte Ecology*. Vol. 1. Physiological Ecology. Sponsored by Michigan Technological University (MTU), Botanical Society of America (BSA), International Association of Bryologists (IAB). published online at <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.

- Glime, J.M. (2017). *Nutrient Relations: Nitrogen*. Chapt. 8-3. In: Glime, J.M. Bryophyte Ecology 1. Physiological 8-3-1 Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 17 July 2020 and available at <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
- Glime, J.M. (2019). *Bryophyte ecology. Physiological ecology 1*. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Website: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1>
- Glime, J.M. (2024). Roles of bryophytes in forest sustainability—positive or negative? *Sustainability* **16** (6): 2359. <https://doi.org/10.3390/su16062359>
- Gornall, J.L., Jónsdóttir, I.S., Woodin, S.J. & van Der Wal, R. (2007). Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia* **153**: 931–941. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0785-0>
- Hawkins, B.J., May, E. & Robbins, S. (2017). Nitrate and ammonium uptake in 21 common species of moss from Vancouver Island, British Columbia. *Botany* **96** (3): 201–208. <https://doi.org/10.1139/cjb-2017-0154>
- He, T., Wu, Q., Ding, Ch., Chen, M. & Zhang, M. (2021). Hydroxylamine and nitrite are removed effectively by *Streptomyces mediolani* strain EM-B2. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **224** (22): 112693. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112693>
- Hu, R., Wang, X., Pan, Y., Zhang, Ya. & Zhang, H. (2014). The response mechanisms of soil N mineralization under biological soil crusts to temperature and moisture in temperate desert regions. *European Journal of Soil Biology* **62**: 66–73. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2014.02.008>
- Karpinets, L., Lobachevska, O. & Baranov, V. (2014). The influence of the bryophytes on the content of macroelements and organic carbon in technozems of the dumps of the Chervonohrad mining industrial complex. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology* **3**: 52–58. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnav_biolo_2014_3_9. (in Ukrainian)
- Karpinets, L., Lobachevska, O., Baranov, V., Diakiv, S. & Hnatysh, S. (2017). Total content of nitrogen and heavy metals in the mosses gametophyte and in upper layer of technogenic substrates of the mine dumps. *Studia Biologica* **11** (1): 101–108. <http://dx.doi.org/10.30970/sbi.1101.521> (in Ukrainian)
- Karpinets, L. & Lobachevska, O. (2024). Peculiarity of the changes of nitrogen ammonium and nitrate forms content in moss turfs and in the soil under them depending on the local growth environmental conditions in the forest ecosystems. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology* **93**: 18–28. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2024.93.03> (in Ukrainian)
- Karpinets, L.I. & Lobachevska, O.V. (2025). Seasonal dynamics of the nitrogen mineral forms content in the shoots of the moss *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. depending on conditions of the Ukrainian Roztochchia forest ecosystems. *State Museum of Natural History* **41**: 75–86. <https://doi.org/10.36885/nzdpn.2025.41.75-86> (in Ukrainian)
- Koranda, M. & Michelsen, A. (2021). Mosses reduce soil nitrogen availability in a subarctic birch forest via effects on soil thermal regime and sequestration of deposited nitrogen. *Journal of Ecology* **109** (3): 1424–1438. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13567>
- Kyyak, N.Ya. (2016). Role of the bryophyte cover in accumulation of organic carbon and biogenic elements in technogenic substrate on the territory of sulfur deposit. *Studia Biologica* **10** (3–4): 71–82. http://nbuv.gov.ua/UJRN/bist_2016_10_3-4_8 (in Ukrainian)
- Kyyak, N.Y., Lobachevska, O.V., Rabyk, I.V. & Kyyak, V.H. (2020). Role of the bryophytes in substrate revitalization on a post-technogenic salinized territory. *Biosystems Diversity* **28** (4): 419–425. <https://doi.org/10.15421/012054> (in Ukrainian)
- Lindo, Z. & Griffith, D.A. (2017). Elevated atmospheric CO₂ and warming stimulates growth and nitrogen fixation in a common forest floor cyanobacterium under axenic conditions. *Forests* **8** (3): 73. <https://doi.org/10.3390/f8030073>
- Liu, X., Wang, Z., Li, X., Rousk, K. & Bao, W. (2020). High nitrogen resorption efficiency of forest mosses. *Annals of Botany* **125** (4): 557–563. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz199>
- Lobachevska, O.V., Rabyk, I.V. & Karpinets, L.I. (2023). Epigeic bryophytes of the forest ecosystems, peculiarities of their water exchange and productivity depending on the ecological locality conditions. *Chornomorski Botanical Journal* **19** (2): 187–199. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-2-3> (in Ukrainian)
- Lobachevska, O. & Karpinets, L. (2024). Water exchange of the forest ecosystems epigeic bryophytes depending on changes of the structural and functional organization of their turfs and the influence of the local growth environmental conditions. *Studia Biologica* **18** (2): 139–156. <https://doi.org/10.30970/sbi.1802.766> (in Ukrainian)
- Michelsen, A. (2012). Moss-specific changes in nitrogen fixation following twodecades of warming, shading, and fertilizer addition. *Plant Ecology* **213**: 695–706. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0034-4>
- Nakatsubo, T. (1997). The role of bryophytes in terrestrial ecosystems with special reference to forests and volcanic deserts. *Japanese Journal of Ecology* **47** (1): 43–54. https://doi.org/10.18960/seitai.47.1_43
- Neina, D. (2019). The role of soil pH in plant nutrition and soil remediation. *Applied and Environmental Soil Science* **2019** (1): e5794869. <https://doi.org/10.1155/2019/5794869>

- Ni, G., Leung, P.M., Daebeler, A. & Greening, C. (2023). Nitrification in acidic and alkaline environments. *Essays in Biochemistry* **67** (4): 753–768. <https://doi.org/10.1042/EBC20220194>
- Nikolaychuk, V.I. & Bilyk, P.P. (1997). *Laboratory and practical work on soil science: a textbook*. Uzhhorod: Patent, 112 p. (in Ukrainian)
- Olness, A., Lopez, D., Archer, D., Cordes, J., Sweeney, C., Mattson, N., Rinke J. & Voorhees, W.B. (2001). Factors affecting microbial formation of nitrate-nitrogen in soil and their effects on fertilizer nitrogen use efficiency. *Scientific World Journal* **1**: 122–129. <https://doi.org/10.1100/tsw.2001.308>
- Paśmionka, I.B., Bulski, K. & Boligłowa, E. (2021). The participation of microbiota in the transformation of nitrogen compounds in the soil – a review. *Agronomy* **11** (5): 977. <https://doi.org/10.3390/agronomy11050977>
- Polchyna, S.M. (1991). *Metodychni rekomendatsii do laboratornykh i praktychnykh robot z gruntoznastva*. Chernivtsi: ChDU, 60 p. (in Ukrainian)
- Porada, P., Ekici, A. & Beer, C. (2016). Effects of bryophyte and lichen cover on permafrost soil temperature at large scale. *The Cryosphere* **10**: 2291–2315. <https://doi.org/10.5194/tc-10-2291-2016>
- Siwach, A., Kaushal, S. & Baishya, R. (2021). Effect of mosses on physical and chemical properties of soil in temperate forests of Garhwal Himalayas. *Journal of Tropical Ecology* **37** (3): 126–135. <https://doi.org/10.1017/S0266467421000249>
- Siwach, A., Kaushal, S., Sarma, K. & Baishya, R. (2023). Interplay of moss cover and seasonal variation regulate soil physicochemical properties and net nitrogen mineralization rates in Central Himalayas, India. *Journal of Environmental Management* **345**: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.118839>
- Slate, M.L., Sullivan, B.W. & Callaway R.M. (2019). Desiccation and rehydration of mosses greatly increase resource fluxes that alter soil carbon and nitrogen cycling. *Journal of Ecology* **107** (4): 1767–1778. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13162>
- Sponseller, R.A., Gundale, M.J., Futter, M., Ring, E. Nordin, A., Näsholm T. & Laudon H. (2016). Nitrogen dynamics in managed boreal forests: recent advances and future research directions. *Ambio* **45** (2): 175–187. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0755-4>
- Tarre S. & Green M. (2004). High-rate nitrification at low pH in suspended- and attached-biomass reactors. *Applied and Environmental Microbiology* **70** (11): 6481–6487. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.11.6481-6487.2004>
- Turetsky M.R. (2003). The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *Bryologist* **106** (3): 395–409. <https://doi.org/10.1639/05>
- Van Kessel, M.A.H.J., Speth, D.R., Albertsen, M., Nielsen, P.H., Op den Camp, H.J. M., Kartal, B., Jetten, M.S.M. & Lüscher, S. (2015). Complete nitrification by a single microorganism. *Nature* **528** (7583): 555–559. <https://doi.org/10.1038/nature16459>
- Vijayan, A., Jayadradhan, R.K.V., Pillai, D., Geetha, P.P., Joseph, V. & Sarojini, B.S.I. (2021). *Nitrospira* as versatile nitrifiers: taxonomy, ecophysiology, genome characteristics, growth, and metabolic diversity. *Journal of Basic Microbiology* **61** (2): 88–109. <https://doi.org/10.1002/jobm.202000485>
- Virchenko V.M., & Nyporko S.O. (2022). *Prodromus of spore plants of Ukraine: bryophytes*. Kyiv: Naukova Dumka, 176 p. (in Ukrainian)
- Wang, J., Tu, X., Zhang, H., Cui, J., Ni, K., Chen, J., Cheng, Y., Zhang, J. & Chang, S. (2020). Effects of ammonium-based nitrogen addition on soil nitrification and nitrogen gas emissions depend on fertilizer-induced changes in pH in a tea plantation soil. *Science of the Total Environment* **747**: 141340. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141340>
- Xiao, B. & Bowker, M.A. (2020). Moss-biocrusts strongly decrease soil surface albedo, altering land-surface energy balance in a dryland ecosystem. *Science of the Total Environment* **741**: 140425. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140425>
- Xiao, L., Zhang, W., Hu, P., Zhao, J. & Wang, K. (2024). Effect of moss removal on soil multifunctionality during vegetation restoration in subtropical ecosystems. *Applied Soil Ecology* **194**: 105170. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2023.105170>
- Xuejiao, H., Tie, W., Xie, D., & Li, Z. (2021). Low C/N Ratios Promote Dissimilatory Nitrite Reduction to Ammonium in *Pseudomonas putida* Y-9 under Aerobic Conditions. *Microorganisms* **9** (7): 1524. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9071524>
- Zhang, J.B., Müller, C., Zhu, T.B., Cheng, Y. & Cai, Z.C. (2013). Heterotrophic nitrification is the predominant NO_3^- production mechanism in coniferous but not broad-leaf acid forest soil in subtropical China. *Biology and Fertility of Soils* **49**: 955–957. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0772-4>

РЕЗЮМЕ

Карпинець, Л.І., Лобачевська, О.В., Яворська, Г.В. (2025). Вплив мохового покриву на вміст мінеральних сполук нітрогену залежно від мікрокліматичних та едафічних чинників середовища у лісових екосистемах Українського Розточчя. *Чорноморський ботанічний журнал* **21** (4): 354–364. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-4>

Встановлено відмінності вмісту мінеральних форм N під мохом *Atrichum undulatum* (залежно від його місцевиростань у лісових екосистемах. Виявлено, що влітку на ділянках старовікового лісу у сприятливіших мікроумовах ґрунту кількість NH_4^+ та NO_3^- під мохом була більшою, порівняно із ділянками вирубки та рекреації, що, ймовірно, зумовлено активнішими фіксацією й обміном N за участі мікробіоти та вимиванням мінеральних сполук із бурої частини дернини. Встановлено, що на усіх ділянках лісових екосистем вміст NH_4^+ під мохом був більшим, аніж у незадернованому ґрунті. Втім кількість NO_3^- під дернинами на заповідній території ($19,5 \pm 0,6$ мг/кг с. г.) та у зоні рекреації ($17,1 \pm 0,5$ мг/кг с. г.) була меншою, ніж без рослин ($20,3 \pm 0,7$ мг/кг с. г. та $18,7 \pm 0,8$ мг/кг с. г. відповідно), що, ймовірно, свідчить про активніше його поглинання гаметофітом за вищого, ніж на вирубці, вологозабезпечення ґрунту. Визначено, що у ксероморфних умовах вирубки екстремальні показники інсоляції та водно-термічного режиму поверхневого шару ґрунту спричинили значне зменшення вмісту NH_4^+ та NO_3^- у незадернованому субстраті. Під дерниною у зоні вирубки температура була нижчою, а вологість вищою, що і сприяло функціональній активності мікробіоти та збільшенню кількості мінеральних сполук N. Рівень pH під мохом було кислішим, порівняно із незадернованим ґрунтом, та, ймовірно, створювало оптимальні умови для фіксації та мінералізації N, що зумовлювало більшу кількість, зокрема NH_4^+ . Мабуть, дія екологічних чинників на вміст NH_4^+ та NO_3^- загалом мала комплексний характер: впливали як показники значення pH, так і гідротермічного режиму мікросередовища.

Ключові слова: мох *Atrichum undulatum*, NH_4^+ та NO_3^- , водно-термічний режим, величина pH.

ORIGINAL PAPER

Plants of Zamkova Hora (Castle Hill) in Kyiv

Ihor G. OLSHANSKYI **Affiliation**

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

Correspondence

Ihor Olshanskyi
olshansky1982@ukr.net

Funding information

Project of National Academy of Sciences of Ukraine
№ 0121U113957

Co-ordinating Editor

Ivan Moysiienko

Data

Received: 02 October 2025
Revised: 22 December 2025
Accepted: 22 December 2025

e-ISSN 2308-9628

<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-5>

**ABSTRACT**

Questions: What plant species grow on Zamkova Hora in Kyiv?

Location: Zamkova Hora (Castle Hill, Khoryvytsia, or Kyselivka), 50.46250° N, 30.51150° E, Kyiv, Ukraine.

Methods: field observations. This research was conducted in 2024–2025. Herbarium materials were transferred to the National Herbarium of Ukraine (Kyiv, KW).

Nomenclature: POWO 2025 (with some exceptions).

Results: Zamkova Hora is a historical area of Kyiv. It is a loess-loamy remnant hill with a relatively flat top and steep slopes. According to the decision of the Kyiv City Council No. 254/915 of March 15, 2007, Zamkova Hora is a natural monument. Its area is 5.9 hectares. Various types of economic activities have been carried out on Zamkova Hora for millennia, so the vegetation cover has always been under significant anthropogenic pressure. Since the 2nd century BC, people have lived here almost continuously. Nowadays, approximately 3/4 of Zamkova Hora is covered with forest, less than 1/4 of its area is covered with grass vegetation. Among woody plants (trees and shrubs), the most common are *Acer platanoides*, *Acer negundo*, *Euonymus europaeus*, *Sambucus nigra*, *Lycium barbarum*, among lianas – *Parthenocissus inserta* and *Humulus lupulus*, among herbaceous plants – *Alliaria petiolata*, *Chelidonium majus*, *Cichorium intybus*, *Impatiens parviflora*, *Lepidium draba*, *Thinopyrum intermedium*, etc. This article presents an annotated list of plant species and hybrids currently occurring on Zamkova Hora in Kyiv. As a nature conservation site (natural monument), Zamkova Hora has important aesthetic, recreational, and environmental significance.

Conclusions: On Zamkova Hora in Kyiv, 192 species and hybrids of vascular plants were recorded; the highest number of taxa belongs to the families Asteraceae (26), Poaceae (15), and Rosaceae (15). Of these, 128 species are native and 64 are non-native. The regionally rare species *Convallaria majalis* occurs on Zamkova Hora.

KEYWORDS

biodiversity, flora of Kyiv, Khoryvytsia, Lithuanian Castle, Ukraine

CITATION

Olshanskyi, I. G. (2025). Plants of Zamkova Hora (Castle Hill) in Kyiv. *Chornomorski Botanical Journal* 21 (4): 365–377.
<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-5>

ВСТУП

Замкова гора (Хоривиця, Киселівка, або Флорівська гора) – історична місцевість Києва, лесово-суглинистий останцевий пагорб з відносно пласкою верхівкою та крутими схилами, знаходиться між Старокиївською горою, Щекавицею, Гончарами і Кожум'яками з одного боку та Подолом з іншого. В історичному минулому Замкова гора відокремлювалася від Старокиївської гори притокою струмка Киянка, який впадав до річки Глибочиця. На південно-східному краю Замкової гори незначним зниженням відділяється невелика вершина, яку називають горою Клинець.

За даними археологічних досліджень, Замкова гора була заселена ще наприкінці III тисячоліття до нашої ери. Тут було виявлено рештки поселень часів зарубинецької та черняхівської культур. На Замковій горі виявили фрагменти античної амфори, датовані початком нашої ери, візантійські монети імператорів Анастасія (498–518 роки) та Юстиніана (527–565 роки) тощо. За легендами, на цій горі жив один із засновників Києва – Хорив. У X–XIII століттях на Замковій горі існував один з великих ювелірних центрів Русі. У давньоруський період на цій території був ремісничий посад. У 1370–1380-ті роки на Замковій горі споруджений дерев'яний Литовський замок. У 1482 році цей замок захопили і зруйнували кримські татари під проводом хана Менглі-Гірея. В 1532–1545 роках замок відбудували. На той час він мав 15 оборонних веж, а над двома ворітьми були механічні годинники, головна Воєводська брама знаходилася на північному краю Замкової гори (де нині Житній ринок). До цієї брами йшла дорога, яка, ймовірно, існувала з давньоруських часів. У першій половині XVII століття на горі була резиденція воєводи Адама Киселя, від імені якого місцевість почали називати Киселівкою. Цю резиденцію можна побачити на рисунку нідерландського художника Абрагама ван Вестерфеля (Abraham van Westerveld) (FIGURE 1a). Відомості про цього художника, зокрема про його перебування в Києві, містяться в роботі Batowski (1932). Відомо, що на Замковій горі двічі зупинявся Богдан Хмельницький для нарад із старшиною. 1651 року козаки спалили замок, який на той час належав вже польській владі. Після того замок на цій горі вже не відновлювали, а місцеве населення зробило там городи. З початку XIX сторіччя на Замковій горі почали ховати померлих. У середині XIX сторіччя Киселівка перейшла до Флорівського жіночого монастиря, з того часу почали використовувати ще й назву Флорівська (або Флорівська) гора. Близько 1835 року на Замковій горі збудували муровану стіну, а в 1855–1859 роках – Троїцьку церкву, яку зруйнували за часів совєцької (радянської) влади у 1939 році. У XX сторіччі на Замковій горі розміщувався невеликий військовий об'єкт, завданням якого було «глушіння» західних радіостанцій (Braichevskyi 1959, Sagaydak 2001, Klimovskiy 2005, Dmytrienko & Ishchenko 2006, Popelnytska 2006).



РИСУНОК 1. Замкова Гора: а – на фрагменті панорами «Київ з північного сходу», рисунок Абрагама ван Вестерфеля, 1651 рік; б – південно-східний край, фото І. Ольшанського, 21.05.2025.

FIGURE 1. Zamkova Hora: a – in a fragment of the panorama “Kyiv from the northeast” picture of Abraham van Westerveld, 1651; b – Southeastern edge of Zamkova Hora, photo by I. Olshanskyi, 21.05.2025.

На сьогодні на Замковій горі (FIGURE 1b) можна побачити руїни церковної мурованої стіни, військового об'єкта, могили, хрест на місці поховання козаків 1-го Українського козацького полку імені гетьмана Богдана Хмельницького, розстріляних російськими підрозділами (Khomenko 2020), сучасне капище та культові споруди рідновірів. За рішенням Київської міської ради № 254/915 від 15.03.2007 Замкова гора є комплексною пам'яткою природи місцевого значення; згідно цього документа, площа пам'ятки природи «Замкова гора» – 5,9 га.

Оскільки флора Замкової гори досі не була предметом детального вивчення, актуальним є дослідження рослинного світу цього заповідного об'єкта, що є унікальною історичною місцевістю Києва.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження проведено у 2024–2025 роках в межах Замкової гори (координати умовного центру 50.46250° N, 30.51150° E) (FIGURE 2). Картографічні матеріали створено за допомогою <https://www.google.com.ua/maps> (accessed 2025-10-01). Номенклатура видів судинних рослин подана за <https://powo.science.kew.org/> за деякими виключенням. Гербарні матеріали передано до Національного гербарію України (KW) – гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. При віднесенні рослин до аборигенних чи адвентивних, я передусім орієнтувався на <https://powo.science.kew.org/> та Kalusová *et al.* (2024).



РИСУНОК 2. Географічне положення Замкової гори.
FIGURE 2. Geographical location of Zamkova Hora.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ОБГОВОРЕННЯ

На Замковій горі росте 192 види і гібриди судинних рослин (APPENDIX 1, FIGURE 3, 4, 5). Найбільша їх кількість у родинях Asteraceae (26 таксони), Poaceae (15), Rosaceae (15), Apiaceae (8), Brassicaceae (8), Sapindaceae (7), Fabaceae (7), Lamiaceae (7), Amaranthaceae (6), Boraginaceae (5), Oleaceae (5), Plantaginaceae (5). Несподіванкою стало те, що на Замковій горі на час досліджень не було виявлено ні хвощів (навіть такого розповсюдженого виду як *Equisetum arvense*), ні папоротей.

З таксонів, що трапляються на Замковій горі, 128 є аборигенними, 64 види – адвентивні. Зазначу, що в деяких випадках (*Bromus sterilis*, *Euphorbia saratoi*, *Veronica sublobata* (FIGURE 3a), *Vinca minor*) було складно чітко сказати чи цей вид аборигенний, чи він тут чужорідний. Віднесення цих видів до аборигенних або чужорідних зроблено досить умовно. Із аборигенних чотири види (*Pinus sylvestris*, *Prunus cerasifera*, *Vinca minor*, *Convallaria majalis*) – культивовані, з них останні два – стали «втікачами з культури». Із адвентивних видів, 46 належать до кенофітів, 2 – до археофітів, 16 видів – лише в культурі. Проте, розмежування аборигенних видів і археофітів виявилось проблематичним. На мою думку, погляди на археофіти, які існують у вітчизняній флористиці, потребують перегляду і підтвердження, а кількість археофітів дещо завищена за рахунок аборигенних видів. Для прикладу, *Capsella bursa-pastoris* навряд чи може бути археофітом, бо від нього на нашій території утворився споріднений вид *Capsella orientalis*. *Centaurea diffusa* та *Xanthium strumarium*, які зазвичай відносять до адвентивних видів середземноморсько-ірано-туранського походження, у самому Ірані вважаються адвентивними видами (Sohrabi et al. 2022), що вказує на потребу уточнення походження чужорідних видів. Зазначу, що на аналогічні проблеми вказували й інші дослідники (Verloove 2006).

У наш час приблизно 3/4 Замкової гори вкрито лісом, менше 1/4 – трав'яною рослинністю. З деревних рослин (дерев та кущів) найчастіше трапляються *Acer platanoides*, *A. negundo*, *Euonymus europaeus* (FIGURE 5d), *Sambucus nigra*, *Lycium barbarum* (FIGURE 5f), з ліан – *Parthenocissus inserta* та *Humulus lupulus*, з трав'яних рослин – *Thinopyrum intermedium*, *Alliaria petiolata*, *Chelidonium majus*, *Lepidium draba*, *Impatiens parviflora*, *Cichorium intybus* (FIGURE 5c) тощо. За нашими спостереженнями, деякі види рослин були посаджені в улоговині між горою Клинець та власне Замковою горою біля стежки (*Berberis thunbergii*, *Deutzia scabra*, *Spiraea salicifolia*, *Tilia platyphyllos*, *Quercus rubra* тощо), біля культових місць на самій Замковій горі (*Allium rosenorum*, *Hemerocallis fulva*, *Mirabilis jalapa*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Tulipa gesneriana* тощо) і на кладовищі, залишки якого ще існують на Замковій горі (*Convallaria majalis*, *Hemerocallis fulva*, *Vinca minor* тощо).

На Замковій горі тисячоліттями здійснювалися різні види господарської діяльності, тому рослинний покрив завжди перебував під значним антропогенним тиском. Починаючи з II сторіччя до нашої ери тут майже безперервно проживали люди. Зокрема, за результатами археологічних розкопок показано, що «найпотужнішим культурним шаром виявився шар XI–XII сторіччя. Завтовшки він доходив до 2,5 м. Безпосередньо на цьому був негустий рослинний покрив, що не утворив ніяких гумусових відкладів на поверхні ґрунту» (Kozlovskaya 1947). З кінця XIV століття всю площу гори займав замок, а схили регулярно викошувалися. Тому тут періодично траплялися зсуви. Зазначу, що вони трапляються і в наш час. У 2025 році на південному краю Замкової гори, де переважає трав'яна рослинність, я відмічав порівняно невеликий зсув ґрунту. Як видно з рисунка Абрагама ван Вестерфельда (Abraham van Westerveld) (FIGURE 1a), у середині XVII століття на схилах Замкової гори переважала трав'яна рослинність, місцями були чагарники та поодинокі дерева. З кінця XVII століття загрози нападів на Київ майже зникли і викошування припинилися. Схили задернувалися, тут почали рости чагарники й дерева (Klimovskiy 2005).



РИСУНОК 3. Весняні рослини на Замковій горі: а – *Veronica sublobata*, 26.03.2025, б – *Viola odorata*, 03.04.2025, с – *Buglossoides rocheii*, 03.04.2025, д – *Scilla siberica*, 03.04.2025, е – *Corydalis solida*, 03.04.2025, ф – *Poa bulbosa*, 21.05.2025. Фото І. Ольшанського.

FIGURE 3. Spring plants on Zamkova Hora: a – *Veronica sublobata*, 26.03.2025, b – *Viola odorata*, 03.04.2025, c – *Buglossoides rocheii*, 03.04.2025, d – *Scilla siberica*, 03.04.2025, e – *Corydalis solida*, 03.04.2025, f – *Poa bulbosa*, 21.05.2025. Photo I. Olshanskyi.

Як видно з історичних свідчень, рослинний покрив на Замковій горі кілька останніх тисячоліть перебував і перебуває нині під значним антропогенним тиском. Як вже зазначалося, деякі види (*Allium rosenorum*, *Calendula officinalis*, *Hylotelephium* × *mottramianum*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Psephellus dealbatus*, *Tagetes patula*, *Vinca major* тощо) були посаджені на імпровізовані «клумби», з яких вони можуть поширитися або вже спонтанно ростуть на Замковій горі. До таких належать *Convallaria majalis*, *Hemerocallis fulva*, *Symphytum caucasicum* тощо. На мою думку, у наш час рослинний покрив на Замковій горі динамічно змінюється, що загалом характерно для флори Києва (Shynder et al. 2024). Можна очікувати на появу одних видів (наприклад, *Amaranthus retroflexus*, *Asclepias syriaca*, *Carpinus betulus*, *Grindelia squarrosa*, *Juncus tenuis*, *Linaria vulgaris*) або більше поширення інших (як *Quercus robur*). А деякі види з часом зникнуть, як-от *Sambucus racemosa* (FIGURE 4b), я бачив лише один кущ, який ріс у невластивих для цього виду умовах – серед чагарників з *Acer negundo*.



РИСУНОК 4. Літні рослини на Замковій горі: а – *Allium rotundum*, 10.06.2025, б – *Sambucus racemosa*, 03.07.2025, с – *Rhamnus cathartica*, 04.08.2025, д – *Salvia nemorosa*, 10.06.2025, е – *Echinocystis lobata*, 04.08.2025, ф – *Arctium* × *mixtum*, 04.08.2025. Фото І. Ольшанського.

FIGURE 4. Summer plants on Zamkova Hora: A – *Allium rotundum*, 10.06.2025, b – *Sambucus racemosa*, 03.07.2025, c – *Rhamnus cathartica*, 04.08.2025, d – *Salvia nemorosa*, 10.06.2025, e – *Echinocystis lobata*, 04.08.2025, f – *Arctium* × *mixtum*, 04.08.2025. Photo I. Olshanskyi.

Наразі Замкова гора є прихистком для видів живої природи у центрі мегаполіса. Із раритетних видів, тут виявлено регіонально рідкісний вид *Convallaria majalis*. Ймовіріше, він з'явився тут внаслідок вирощування на могилах, але потроху поширюється лісом навколо. Крім того, як комплексна пам'ятка природи, Замкова гора має важливе естетичне, рекреаційне значення, здійснює вплив на подолання ефекту «міського теплового острова» (Taran et al. 2018), що важливо в умовах сучасних кліматичних змін.

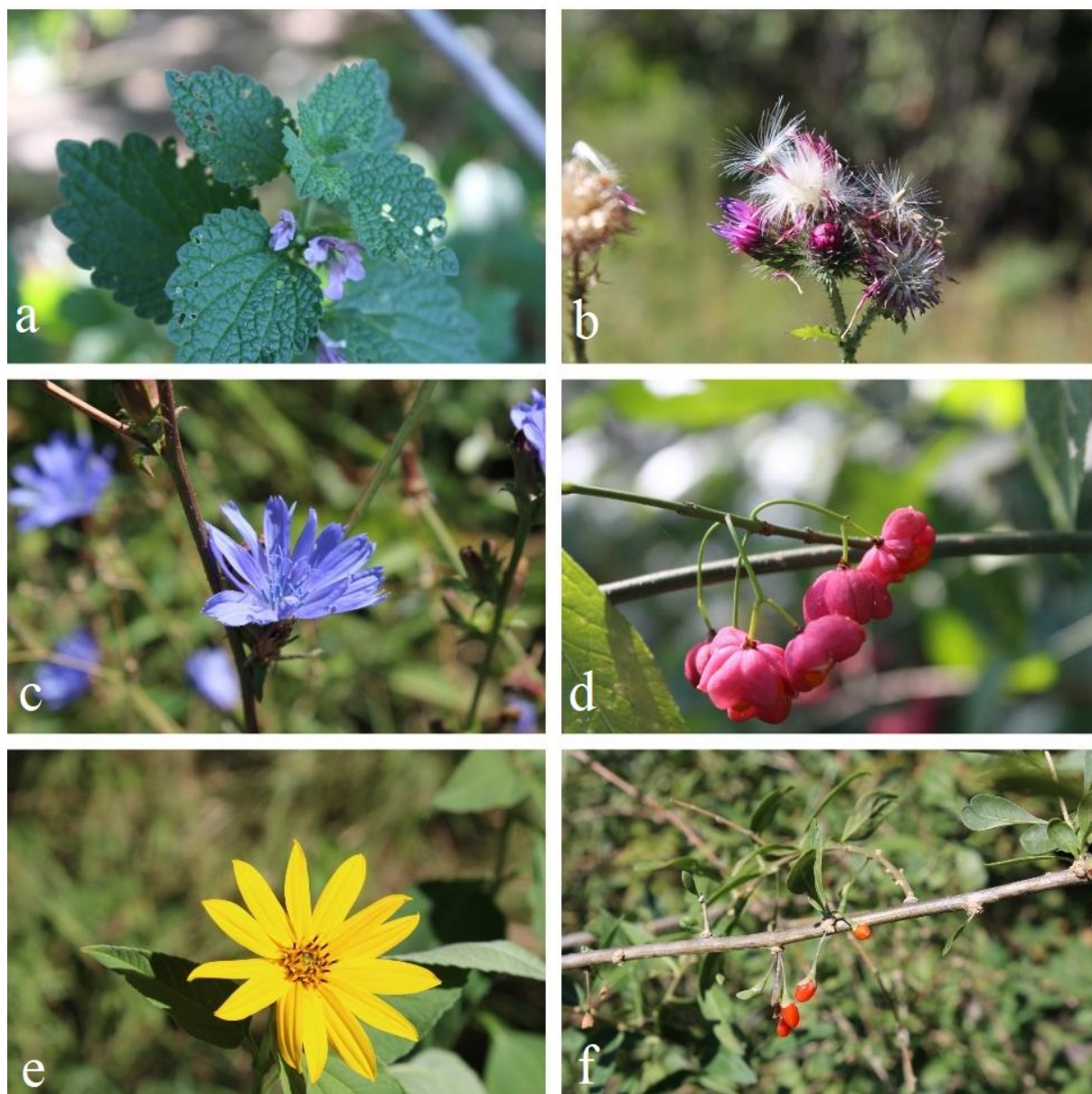


РИСУНОК 5. Осінні рослини на Замковій горі: а – *Ballota nigra*, b – *Carduus crispus*, c – *Cichorium intybus*, d – *Euonymus europaeus*, e – *Helianthus tuberosus*, f – *Lycium barbarum*. Фото І. Ольшанського, 26.09.2025.

FIGURE 5. Autumn plants on Zamkova Hora: a – *Ballota nigra*, b – *Carduus crispus*, c – *Cichorium intybus*, d – *Euonymus europaeus*, e – *Helianthus tuberosus*, f – *Lycium barbarum*. Photo by I. Olshanskyi, 26.09.2025.

ВИСНОВКИ

На Замковій горі в Києві виявлено 192 види і гібриди судинних рослин, найбільша кількість таксонів – у родинях Asteraceae (26), Poaceae (15) та Rosaceae (15). 128 таксонів аборигенні, 64 – адвентивні. Із останніх 46 належать до кенофітів, 2 – до археофітів, 16 – лише в культурі. Із раритетних, на Замковій горі росте регіонально рідкісний вид *Convallaria majalis*.

Подяки

Це дослідження було виконане в межах науково-дослідної роботи № 0121U113957 «Виявлення закономірностей просторового розподілу та тенденцій змін ареалів модельних видів і впорядкування таксономічної системи судинних рослин України з використанням інформаційних технологій».

REFERENCES

- Batowski, Z. (1932). *Abraham van Westervelt malarz holenderski XVII wieku i jego prace w Polsce*. Kraków: Polska Akademia Umiejętności, 17 p. (in Polish)
- Braichevskiy, M.Y. (1959). On the question of the origin of the Kyiv. *Ukrainian Historical Journal* 5: 53–67. (in Ukrainian)
- Dmytrienko, M. & Ishchenko, Y. (2006). The secrets of the Castle Hill in Kyiv: on the problem of preserving the monuments of the capital. *Historical and Geographical Studies in Ukraine* 9: 21–47.
- Kalusová, V., Čeplová, N., Danihelka, J., Večeřa, M., Pyšek, P., Albert, A., Anastasiu, P., Biurrún, I., Boch, S., Cottaz, C., Essl, F., Kuzemko, A., Maslo, S., Mifsud, S., Protopopova, V.V., Shevera, M., Sírbu, C., Svenning, J.-C., Welk, E., & Axmanová, I. (2024). Alien plants of Europe: an overview of national and regional inventories. *Preslia* 96 (2): 149–182. <https://doi.org/10.23855/preslia.2024.149>
- Khomenko, O. (2020). History, poetry, memory: the grave of Bohdan Khmelnytsky regiment soldiers on Zamkova Hill. *Ukrainian Studies* 4 (77): 44–65. [https://doi.org/10.30840/2413-7065.4\(77\).2020.217985](https://doi.org/10.30840/2413-7065.4(77).2020.217985) (in Ukrainian)
- Klimovskiy, S.I. (2005). *Castle Hill in Kyiv: Five Thousand Years of History*. Kyiv: Stylos, 148 p. (in Russian)
- Kozlovskaya, V.Y. (1947). Excavations in Kyiv on Kyselivka Mount in 1940 (From the materials of the scientific archive of the Institute of Archaeology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR). *Arkheologia* 1: 141–152. (in Ukrainian)
- Popelnytska, O. (2006). The Kyiv Castle of the 14th–17th Centuries in the light of written and archaeological sources. *Historical and Geographical Studies in Ukraine* 9: 48–80. (In Ukrainian)
- Sagaydak, M.A. (2001). Some actual questions about the origin and forming of early Kyiv. *Magisterium* 6: 6–18. (in Ukrainian)
- Shynder, O.I., Davydov, D.A., Olshanskyi, I.G., Levon, A.F. & Nesyn, Y.D. (2024). New floristic records in Kyiv City and its environs. *Ukrainian Botanical Journal* 81 (2): 100–144. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.02.100> (in Ukrainian)
- Sohrabi, S., Vilà, M., Zand, E., Gharekhloo, J. & Hassanpour-bourkheili, S. (2023). Alien plants of Iran: impacts, distribution and managements. *Biological Invasions* 25: 97–114. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02884-6>
- Taran, N.Y., Futorna, O.A., Olshanskyi, I.G., Tyshchenko, O.V., Boychenko, S.G., Badanina, V.A. & Svetlova, N.B. (2018). Perspectives of overcoming of climatic changes negative impact in the urbollandscape of Kyiv megapolis (based on selection of assortment of stress-resistant plant species). *Ecological Sciences* 21 (2): 114–118. (in Ukrainian)
- Verloove, F. (2006). Catalogue of neophytes in Belgium (1800–2005). *Scripta Botanica Belgica* 39: 1–89. Meise: National Botanic Garden of Belgium, 89 p.

РЕЗЮМЕ

Ольшанський, І.Г. (2025). Рослини Замкової гори в Києві. *Чорноморський ботанічний журнал* 21 (4): 365–377. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-5>

Замкова гора (Хоривиця, Киселівка, або Флорівська гора) – історична місцевість Києва, лесово-суглинистий останцевий пагорб з відносно пласкою верхівкою та крутими схилами. Згідно з рішенням Київради №254/915 від 15.03.2007, Замкова гора є комплексною пам'яткою природи місцевого значення. Її площа – 5,9 га. На Замковій горі тисячоліттями здійснювалися різні види господарської діяльності, тому рослинний покрив завжди перебував під значним антропогенним тиском. Починаючи з II сторіччя до нашої ери тут майже безперервно проживали люди. У наш час приблизно 3/4 Замкової гори вкрито лісом, менше 1/4 – трав'яною рослинністю. Це дослідження проведено у 2024–2025 роках. Основним був метод польових спостережень. Гербарні матеріали передано до Національного гербарію України (KW) – гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. З деревних рослин (дерев та кущів) на Замковій горі найчастіше трапляються *Acer platanoides*, *A. negundo*, *Euonymus europaeus*, *Sambucus nigra*, *Lycium barbarum*, з ліан – *Parthenocissus inserta* та *Humulus lupulus*, з трав'яних рослин – *Alliaria petiolata*, *Chelidonium majus*, *Cichorium intybus*, *Impatiens parviflora*, *Lepidium draba*, *Thinopyrum intermedium* тощо. Ряд видів (*Allium rosenorum*, *Calendula officinalis*, *Hylotelephium* × *mottramianum*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Psephellus dealbatus*, *Tagetes patula*, *Vinca major* тощо) культивуються, деякі з них (*Convallaria majalis*, *Heimerocallis fulva*, *Symphytum caucasicum* та ін.) можуть спонтанно поширюватися. У цій статті наведено перелік видів та гібридів рослин, які у наш час ростуть на Замковій горі в Києві. Загалом, виявлено 192 види і гібриди судинних рослин, найбільша кількість таксонів – у родині Asteraceae (26), Poaceae (15) та Rosaceae (15). 128 таксонів – аборигенні, 64 – адвентивні. Із останніх 46 належать до кенофітів, 2 – до археофітів, 16 – лише в культурі. Із раритетних, на Замковій горі росте регіонально рідкісний вид *Convallaria majalis*. Як комплексна пам'ятка природи, Замкова гора має важливе естетичне, рекреаційне та природоохоронне значення.

Ключові слова: біорізноманіття, флора Києва, Україна, Литовський замок.

ДОДАТОК 1.

Перелік видів та гібридів рослин Замкової гори в Києві

APPENDIX 1.

The list of the plant species and hybrids of the Zamkova Hora in Kyiv

У переліку використано позначення:

Native – аборигенний вид.

Non-native – адвентивний вид.

Cultivated – культивована рослина.

Fugitive plants – "втікач з культури".

Neophyte – кенофіт.

Archaeophyte – археофіт.

Ephemerophyte – ефемерофіт.

GYMNOSPERMS – ГОЛОНАСІННИ

Pinaceae

1. *Pinus sylvestris* L. – native, cultivated.

ANGIOSPERMS – ПОКРИТОНАСІННИ

Amaranthaceae

2. *Atriplex oblongifolia* Waldst. & Kit. – native.
3. *Atriplex sagittata* Borkh. – native.
4. *Atriplex tatarica* L. – native.
5. *Chenopodium hybridum* (L.) S.Fuentes, Uotila & Borsch – native.
6. *Chenopodium album* L. – native.
7. *Chenopodium betaceum* Andr. – native.

Amaryllidaceae

8. *Allium oleraceum* L. – native.
9. *Allium rosenorum* R.M.Fritsch – non-native, cultivated and fugitive plants, neophyte.
10. *Allium rotundum* L. – native (FIGURE 4a).
11. *Narcissus pseudonarcissus* L. – non-native, cultivated.

Apiaceae

12. *Aegopodium podagraria* L. – native.
13. *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. – native.
14. *Chaerophyllum bulbosum* L. – native.
15. *Chaerophyllum temulum* L. – native.
16. *Conium maculatum* L. – native.
17. *Daucus carota* L. – native.
18. *Eryngium campestre* L. – native.
19. *Torilis japonica* (Houtt.) DC. – native.

Apocynaceae

20. *Vinca major* L. – non-native, cultivated.
21. *Vinca minor* L. – native, cultivated and fugitive plants.

Asparagaceae

22. *Convallaria majalis* L. – native, cultivated and fugitive plants.
23. *Scilla siberica* Andrews – native (FIGURE 3d).

Asphodelaceae

24. *Hemerocallis fulva* (L.) L. – non-native, cultivated and fugitive plants, neophyte.

Asteraceae

25. *Achillea millefolium* L. s.l. – native.
26. *Achillea setacea* Waldst. & Kit. – native.
27. *Ambrosia artemisiifolia* L. – non-native, neophyte.
28. *Arctium* × *mixtum* (Simonk.) Nyman – native (FIGURE 4f).
29. *Arctium tomentosum* Mill. – native.
30. *Artemisia absinthium* L. – native.
31. *Artemisia vulgaris* L. – native.
32. *Calendula officinalis* L. – non-native, cultivated.
33. *Carduus crispus* L. – native (FIGURE 5b).

34. *Centaurea cyanus* L. – non-native, archaeophyte.
35. *Chrysanthemum* sp. (cultural varieties) – non-native, cultivated and fugitive plants.
36. *Cichorium intybus* L. – native (FIGURE 5c).
37. *Cirsium arvense* (L.) Scop. – native.
38. *Erigeron annuus* (L.) Desf. (*Phalacroloma annuum* (L.) Dumort. ex F.Mull., *Stenactis annua* (L.) Cass. ex Less.) – non-native, neophyte.
39. *Erigeron canadensis* L. (*Conyza canadensis* (L.) Cronquist) – non-native, neophyte.
40. *Erigeron strigosus* Muhl. ex Willd. (*Phalacroloma strigosum* (Muhl. ex Willd.) Tzvelev, *Stenactis strigosa* (Muhl. ex Willd.) DC.) – non-native, neophyte.
41. *Helianthus annuus* L. – non-native, neophyte, ephemerophyte.
42. *Helianthus tuberosus* L. – non-native, neophyte (FIGURE 5e).
43. *Lactuca serriola* L. – native.
44. *Lapsana communis* L. – native.
45. *Onopordum acanthium* L. – native.
46. *Psephellus dealbatus* (Willd.) K.Koch – non-native, cultivated and fugitive plants, neophyte.
47. *Solidago canadensis* L. – non-native, neophyte.
48. *Sonchus oleraceus* L. – native.
49. *Tagetes patula* L. – non-native, cultivated.
50. *Taraxacum officinale* F.H.Wigg. s.l. – native.
- Balsaminaceae**
51. *Impatiens parviflora* DC. – non-native, neophyte.
- Berberidaceae**
52. *Berberis thunbergii* DC. – non-native, cultivated.
- Betulaceae**
53. *Betula pendula* Roth – native.
54. *Corylus avellana* L. – native.
- Boraginaceae**
55. *Buglossoides rochelii* (Friv.) Stoyanov, Mátis & Sennikov (*Buglossoides czernjajevii* (Klokov & Des.-Shost.) Czerep., *Buglossoides arvense* subsp. *czernjajevii* (Klokov & Des.-Shost.) Moysiienko, *Lithospermum czernjajevii* Klokov & Des.-Shost.) – native (FIGURE 3c).
56. *Cynoglossum officinale* L. – native.
57. *Echium vulgare* L. subsp. *vulgare* – native.
58. *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort. – native.
59. *Symphytum caucasicum* M.Bieb. – non-native, cultivated and fugitive plants, neophyte.
- Brassicaceae**
60. *Alliaria petiolata* (M.Bieb.) Cavara & Grande – native.
61. *Berteroa incana* (L.) DC. – native.
62. *Bunias orientalis* L. – non-native, neophyte.
63. *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. – native.
64. *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl – native.
65. *Lepidium draba* L. – native.
66. *Sisymbrium loeselii* L. – native.
67. *Thlaspi arvense* L. – native.
- Campanulaceae**
68. *Campanula rapunculoides* L. – native.
- Cannabaceae**
69. *Cannabis sativa* L. (*Cannabis ruderalis* Janisch.) – non-native, neophyte.
70. *Humulus lupulus* L. – native.
- Caryophyllaceae**
71. *Silene latifolia* Poir. – native.
72. *Stellaria media* (L.) Vill. – native.
- Celastraceae**
73. *Euonymus europaeus* L. – native (FIGURE 5d).
- Convolvulaceae**
74. *Convolvulus arvensis* L. – native.

Crassulaceae

75. *Hylotelephium* × *mottramianum* J.M.H.Shaw & R.Stephenson – non-native, cultivated.

Cucurbitaceae

76. *Bryonia alba* L. – native.
77. *Cucurbita pepo* L. – non-native, neophyte, ephemerophyte.
78. *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A.Gray – non-native, neophyte (FIGURE 4e).

Cyperaceae

79. *Carex praecox* Schreb. – native.

Euphorbiaceae

80. *Euphorbia saratoi* Ardoino – native.
81. *Euphorbia virgata* Waldst. & Kit. – native.

Fabaceae

82. *Amorpha fruticosa* L. – non-native, neophyte.
83. *Gleditsia triacanthos* L. – non-native, cultivated and fugitive plants, neophyte.
84. *Medicago falcata* L. – native.
85. *Melilotus officinalis* (L.) Lam. – native.
86. *Robinia pseudoacacia* L. – non-native, neophyte.
87. *Trifolium pratense* L. – native.
88. *Trifolium repens* L. – native.

Fagaceae

89. *Quercus robur* L. – native.
90. *Quercus rubra* L. – non-native, cultivated and fugitive plants, neophyte.

Geraniaceae

91. *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér. – native.
92. *Geranium divaricatum* Ehrh. (Т. Кучма 2021) – native.
93. *Geranium pusillum* L. – native.

Hydrangeaceae

94. *Deutzia scabra* Thunb. – non-native, cultivated.
95. *Philadelphus coronarius* L. – non-native, cultivated.

Hypericaceae

96. *Hypericum perforatum* L. – native.

Iridaceae

97. *Crocus* sp. (cultural varieties) – non-native, cultivated.
98. *Iris* × *hybrida* hort. – non-native, cultivated.

Juglandaceae

99. *Juglans regia* L. – non-native, neophyte.

Lamiaceae

100. *Ballota nigra* L. subsp. *nigra* – native (FIGURE 5a).
101. *Glechoma hederacea* L. – native.
102. *Lamium amplexicaule* L. – native.
103. *Lamium maculatum* (L.) L. – native.
104. *Leonurus quinquelobatus* Gilib. – native.
105. *Salvia nemorosa* L. – native (FIGURE 4d).
106. *Salvia splendens* Sellow ex Nees – non-native, cultivated.

Liliaceae

107. *Gagea minima* (L.) Ker Gawl. – native.
108. *Gagea transversalis* Steven – native.
109. *Tulipa gesneriana* L. – non-native, cultivated.

Malvaceae

110. *Malva thuringiaca* (L.) Vis. (*Althaea thuringiaca* (L.) Kuntze, *Lavatera thuringiaca* L.) – native.
111. *Tilia platyphyllos* Scop. – non-native, cultivated, neophyte.

Moraceae

112. *Morus alba* L. – non-native, neophyte.

Nyctaginaceae

113. *Mirabilis jalapa* L. – non-native, cultivated.

Oleaceae

114. *Forsythia ×intermedia* Zabel – non-native, cultivated.
115. *Fraxinus excelsior* L. – native.
116. *Fraxinus pennsylvanica* Marshall – non-native, neophyte.
117. *Ligustrum vulgare* L. – non-native, neophyte.
118. *Syringa vulgaris* L. – non-native, cultivated and fugitive plants, neophyte.

Papaveraceae

119. *Chelidonium majus* L. subsp. *majus* – native.
120. *Corydalis solida* (L.) Clairv. – native (FIGURE 3e).
121. *Papaver somniferum* L. – non-native, neophyte.

Phytolaccaceae

122. *Phytolacca acinosa* Roxb. – non-native, neophyte.

Plantaginaceae

123. *Plantago major* L. subsp. *major* – native.
124. *Veronica chamaedrys* L. – native.
125. *Veronica polita* Fr. – native.
126. *Veronica sublobata* M.A.Fisch. – native (FIGURE 3a).
127. *Veronica teucrium* L. – native.

Poaceae

128. *Bromus inermis* Leyss. – native.
129. *Bromus sterilis* L. – native.
130. *Bromus tectorum* L. (*Anisantha tectorum* (L.) Nevski) – non-native, archaeophyte.
131. *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth – native.
132. *Dactylis glomerata* L. – native.
133. *Elymus repens* (L.) Gould (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) – native.
134. *Hordeum murinum* L. – native.
135. *Lolium perenne* L. – native.
136. *Phalaris arundinacea* L. – native.
137. *Poa annua* L. – native.
138. *Poa bulbosa* L. – native (FIGURE 3f).
139. *Poa nemoralis* L. – native.
140. *Poa pratensis* L. – native.
141. *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R.Dewey (*Elytrigia intermedia* (Host) Nevski) – native.
142. *Zea mays* L. – non-native, neophyte, ephemerohyte.

Polygonaceae

143. *Polygonum aviculare* L. – native.
144. *Reynoutria ×bohemica* Chrtek & Chrtková – non-native, neophyte.
145. *Rumex obtusifolius* L. – native.
146. *Rumex patientia* L. – native.

Primulaceae

147. *Lysimachia nummularia* L. – native.
148. *Lysimachia punctata* L. – non-native, cultivated and fugitive plants, neophyte.

Ranunculaceae

149. *Delphinium consolida* L. (*Consolida regalis* Gray) – native.
150. *Ranunculus ficaria* L. subsp. *ficaria* (*Ficaria verna* Huds.) – native.
151. *Ranunculus illyricus* L. – native.

Rhamnaceae

152. *Rhamnus cathartica* L. – native (FIGURE 4c).

Rosaceae

153. *Agrimonia eupatoria* L. – native.
154. *Crataegus monogyna* Jacq. – native.
155. *Geum urbanum* L. – native.
156. *Malus domestica* (Suckow) Borkh. – non-native, neophyte.
157. *Potentilla recta* L. – native.

158. *Prunus armeniaca* L. – non-native, neophyte.
159. *Prunus cerasifera* Ehrh. – native and cultivated. Note: This plant species grows naturally, and people have also planted its decorative forms (for example, with red leaves).
160. *Prunus cerasus* L. – non-native, neophyte.
161. *Prunus domestica* L. – non-native, neophyte.
162. *Prunus insititia* L. – non-native, neophyte.
163. *Prunus serotina* Ehrh. – non-native, neophyte.
164. *Pyrus communis* L. – native.
165. *Rosa canina* L. s.l. – native.
166. *Spiraea salicifolia* L. – non-native, cultivated.
167. *Spiraea ×vanhouttei* (Briot) Carrière – non-native, neophyte.

Rubiaceae

168. *Galium aparine* L. – native.
169. *Galium humifusum* M.Bieb. – native.

Rutaceae

170. *Ptelea trifoliata* L. – non-native, neophyte.

Salicaceae

171. *Populus alba* L. – native.

Sapindaceae

172. *Aesculus hippocastanum* L. – non-native, neophyte.
173. *Acer campestre* L. – native.
174. *Acer negundo* L. – non-native, neophyte.
175. *Acer platanoides* L. – native.
176. *Acer pseudoplatanus* L. – native.
177. *Acer saccharinum* L. – non-native, neophyte.
178. *Acer tataricum* L. – native.

Santalaceae

179. *Viscum album* L. subsp. *album* – native.

Scrophulariaceae

180. *Verbascum phlomoides* L. – native.

Solanaceae

181. *Hyoscyamus niger* L. – non-native, neophyte.
182. *Lycium barbarum* L. – non-native, neophyte (FIGURE 5f).
183. *Solanum nigrum* L. – native.

Ulmaceae

184. *Ulmus laevis* Pall. – native.
185. *Ulmus glabra* Huds. – native.

Urticaceae

186. *Urtica dioica* L. subsp. *dioica* – native.

Viburnaceae

187. *Sambucus ebulus* L. – native.
188. *Sambucus nigra* L. – native.
189. *Sambucus racemosa* L. – native (FIGURE 4b).

Violaceae

190. *Viola odorata* L. – native (FIGURE 3b).

Vitaceae

191. *Parthenocissus inserta* (A.Kern.) Fritsch – non-native, neophyte.
192. *Vitis* sp. (cultural varieties) – non-native, cultivated and fugitive plants, neophyte.

ORIGINAL PAPER

The Saxicolous Lichens of Bilyi Kamin Track (Zacharovanyi Krai National Nature Park, Ukrainian Carpathians)

Evelina O. KHYMYCH^{1,2}  | Oleksandr Ye. KHODOSOVITSEV^{1,3} 

Affiliation

¹Kherson State University, Ivano-Frankivsk, Ukraine

²Zacharovanyi Krai National Nature Park, Ukraine

³M.G. Kholodny Institute of Botany National Academy of Science of Ukraine, Kyiv, Ukraine

Correspondence:

Evelina Khymych
andreikoevelina@gmail.com

Funding information

no support

Co-ordinating Editor

Valerii Darmostuk

Data

Received: 1 October 2025

Revised: 18 December 2025

Accepted: 22 December 2025

e-ISSN 2308-9628

<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-6>

**ABSTRACT**

Question: Which lichens grow on silicate rocks in the Bilyi Kamin tract in the Zacharovanyi Krai National Nature Park?

Location: Zakarpattia region, Ukraine

Materials and methods: field research, microscope technique

Nomenclature: Index Fungorum <https://www.indexfungorum.org/>

Results: The article presents the results of lichenological studies of volcanic rocks in the Bilyi Kamin tract, located within the Zacharovanyi Krai National Nature Park. In total, 33 lichen species belonging to 26 genera were found on volcanic rocks. Eight of these species (*Arthrorhaphis citrinella*, *Brianaria sylvicola*, *Immersaria athroocarpa*, *Lepraria* cfr. *borealis*, *L. rigidula*, *Micarea lithinella*, *Porpidia hydrophila*, and *Trapelia placodioides*) are reported for the first time from the Volcanic Carpathians. The sorediate variety *Glaucomaria rupicola* var. *efflorens* is also reported for the first time from Ukraine. *Brianaria sylvicola* was known from only one locality on Mount Yavirnyk in Transcarpathia, based on a collection that was almost a century old. However, the report of *Immersaria athroocarpa* is the first confirmation of its presence in over 60 years. Previously, only two locations in Ukraine were known to host the lichen *Porpidia hydrophila*, while only three locations were recorded for the species *Trapelia placodioides*. The paper demonstrates the distribution of lichens on volcanic rocks under the influence of exposure and water regime within the tract. A hypothesis is put forward that the name of the rock, Bilyi Kamin (White Stone), is associated with its white colour, caused by the dominance of the lichen *Varicellaria lactea*.

KEYWORDS

biodiversity, fungi, species, volcanic rocks, Zakarpattia region, Ukraine

CITATION

Khymych, E.O., Khodosovtsev, O.Ye. (2025). The saxicolous lichens of Bilyi Kamin Track (Zacharovanyi Krai National Nature Park, Ukrainian Carpathians). *Chornomorski Botanical Journal* 21 (4): 378–384. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-6>

ВСТУП

Дослідження лишайників Національного природного парку «Зачарований Край» (далі НПП «Зачарований Край») розпочалися нещодавно і головним чином стосувалися букових старовікових лісів (Khymych *et al.* 2023, Khodosovtsev *et al.* 2024a, b, Khymych & Khodosovtsev 2025, Khodosovtsev *et al.* 2025). Під час досліджень було детально описано моніторингові ділянки сайту всесвітньої природної спадщини ЮНЕСКО «Іршавка-Великий Діл» (Khodosovtsev *et al.* 2024a). Дослідження флористичного різноманіття масиву «Іршавка-Великий Діл» дозволили суттєво доповнити дані про поширення рідкісних лишайників, зокрема підтвердити місцезнаходження *Brianaria sylvicola* та *Immersaria athroocarpa*, що не фіксувалися в регіоні протягом останніх 60–100 років. Окрім оновлення відомостей про рідкісні види, як-от *Porpidia hydrophila* та *Trapelia placodioides*, що раніше були відомі лише з поодиноких локалітетів в Україні, було описано нові для науки синтаксони лишайникових угруповань, приурочених до стовбурів та оголених коренів старовікових буків (Khymych *et al.* 2023, Khodosovtsev *et al.* 2025). Проте дослідження лишайників на вулканічних скелях цієї природоохоронної території потребують спеціальної уваги. Нами не було виявлено жодної інформації в літературних джерелах щодо вивчення епілітних лишайників на території, що нині належать до НПП «Зачарований Край».

Вулканічні скелі, що відслонюються на денну поверхню ландшафту, належать до Вигорлат-Гутинського Вулканічного пасма (Mykyta 2009). У межиріччі Латориці і Боржави, значна частина якого включена до НПП «Зачарований Край», знаходиться пасмо Великий Діл із найвищою вершиною вулканічних гір Закарпаття – горою Бужора (1086 м н.р.м.). Урочища з масивними відслоненнями вулканічних скель, які складені андезитобазальтами, мають свої власні історичні назви і завжди є підґрунтям туристичної атракції. Одним із таких урочищ є Білий Камінь, яке отримало назву завдяки білому кольору найбільшої вулканічної скелі. Під час попередніх досліджень у цьому урочищі ми вже виявили рідкісні для України такі види лишайників: *Arthonia granitophila*, *Dendrographa latebrarum*, *Enterographa zonata*, *Gyrographa gyrocarpa*, *Haematomma ochroleucum*, *Halecania viridescens*, *Ionaspis lacustris*, *Stereocaulon dactyllophyllum* та *Stereocaulon pileatum* (Khymych & Khodosovtsev 2025). Метою цієї роботи є інвентаризація видового складу лишайників вулканічних гірських порід урочища Білий Камінь.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Головною геологічною спорудою урочища Білий Камінь (НПП «Зачарований Край»), розташованого на висоті близько 800 м н.р.м., є вулканічна скеля (координати центру: 48.44433° N, 23.09111° E) з прямовисними стінками 3–5 м заввишки, що частково затінені молодим буковим лісом (FIGURE 1a). Окремі великі валуни трапляються вздовж дороги, що пролягає паралельно потоку, а також на луках, які мозаїчно вкраплені в урочище (FIGURE 1b). Поруч протікає неглибокий потік Багонський (0,5–1,0 м завглибшки) (FIGURE 2a). У руслі потоку та на його берегах розкидане каміння різного розміру, деякі зразки сягають 0,5–1,0 м завширшки (FIGURE 2b).

Збір матеріалу проводили під час експедиційних досліджень на території урочища протягом 2023–2025 років. Зразки лишайників та ліхенофільних грибів попередньо досліджували в природних умовах за допомогою лупи (х 10). Лишайники, відібрані за допомогою молотка та зубила, вивчали в лабораторних умовах стандартними мікроскопічними методами з використанням мікроскопів Optica-1, MICROMED-2 та Zeiss Axioscope. Мікроскопічні дослідження проводили у водному середовищі. Для хімічних тестів використовували 10% розчин гідроксиду калію (K), водний насичений розчин гіпохлориду кальцію (C) та спиртовий розчин парафенілендіаміну (Pd). Визначення лишайників здійснювали головним чином згідно з Nimis (2025). Усі досліджені зразки зберігаються в ліхенологічному гербарії KW. Номенклатура таксонів наведена відповідно до Index Fungorum (www.indexfungorum.org).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ОБГОВОРЕННЯ

За результатами досліджень встановлено, що на вулканічних скелях у межах урочища Білий Камінь виявлено 33 види лишайників, які належать до 26 родів (TABLE 1). Вперше для Вулканічних Карпат наводимо *Arthrorhaphis citrinella*, *Brianaria sylvicola*, *Endococcus fusiger*, *Immersaria athroocarpa*, *Lepraria* cfr. *borealis*, *L. rigidula*, *Micarea lithinella*, *Porpidia hydrophila* та *Trapelia placodioides*. Серед виявлених лишайників також є низка рідкісних для України видів та малодосліджених таксонів.



РИСУНОК 1. Зовнішній вигляд урочища Білий Камінь: а – скеля Білий Камінь, б – силікатні валуни на луках. Фото О. Ходосовцева.

FIGURE 1. General view of the Bilyi Kamin tract: a – Bilyi Kamin rock, b – silicate boulders in the meadows. Photo by O. Khodosovtsev.

Лишайник *Ephebe lanata* був відомий в Україні лише з одного місцезнаходження на горі Синаторія Закарпатської області (Servit & Nadvornik 1932). Цей циркумполярний лишайник зустрічається поодинокими екземплярами в прохолодній помірній зоні на круто нахилених, періодично зволжених або затоплених силікатних скелях у місцях просочування води. Знайдений нами локалітет у НПП «Зачарований Край» є першим підтвердженням присутності виду в регіоні за останні 90 років, що свідчить про збереженість унікальних гідрофільних екосистем на вулканічних скелях масиву.



РИСУНОК 2. Потік Багонський з вулканічними валунами: а – потік Багонський, б – силікатні валуни в потоці. Фото О. Ходосовцева.

FIGURE 2. Bahonskyi Stream with volcanic boulders: a – Bahonskyi Stream, b – silicate boulders in the stream. Photo by O. Khodosovtsev.

ТАБЛИЦЯ 1. Розподіл лишайників на вулканічних скелях під впливом експозиції та водного режиму

TABLE 1. Distribution of lichens on volcanic rocks as affected by exposure and water regime

N	Назва	Поверхні силікатних скель, які періодично затоплю- ються водою	Верти- кальні поверхні силікатних скель	Захищені від дощу негативні поверхні силікатних сель	Горизонталь- ні та злегка нахилені поверхні експонованих силікатних валунів	На мохах поверх експонован- их скель
1.	<i>Acarospora veronensis</i>	+				
2.	* <i>Arthrorhaphis citrinella</i>					+
3.	<i>Agonimia</i> cfr. <i>repleta</i>				+	+
4.	* <i>Brianaria sylvicola</i>			+		
5.	<i>Candelariella vitellina</i>		+		+	
6.	<i>Cladonia macilenta</i>					+
7.	<i>Dendrographa latebrarum</i>			+		
8.	<i>Enterographa zonata</i>		+	+		
9.	<i>Ephebe lanata</i>	+				
10.	* <i>Glaucumaria rupicola</i> var. <i>efflorens</i>		+	+		
11.	<i>Gyroglypha gyrocarpa</i>		+			
12.	<i>Haematomma ochroleucum</i>		+	+		
13.	* <i>Immersaria athroocarpa</i>				+	
14.	<i>Ionaspis lacustris</i>	+				
15.	* <i>Lepraria</i> cfr. <i>borealis</i>				+	+
16.	* <i>Lepraria rigidula</i>		+			
17.	<i>Melaspilea granitophila</i>		+			
18.	* <i>Micarea lithinella</i>		+	+		
19.	<i>Porina chlorotica</i>			+		
20.	* <i>Porpidia hydrophila</i>	+				
21.	<i>Porpidia cinereoatra</i>				+	
22.	<i>Porpidia crustulata</i>				+	
23.	<i>Porpidia rugosa</i>	+			+	
24.	<i>Rhizocarpon distinctum</i>				+	
25.	<i>Rehmia lavata</i> s. lat.	+			+	
26.	<i>Psilolechia lucida</i>		+	+		
27.	<i>Stereocaulon dactylophyllum</i>				+	
28.	<i>Stereocaulon pileatum</i>	+	+		+	
29.	* <i>Trapelia placodioides</i>	+				
30.	<i>Trapelia coarctata</i>	+				
31.	<i>Varicellaria lactea</i>		+			
32.	<i>Verrucaria aethiobola</i>	+				
33.	<i>Verrucaria elaeomelaena</i>					
	Всього:	10	11	8	11	4

Примітка: * – нові для Вулканічних Карпат види лишайників.

На мохах поверхні експонованих вулканічних скель було виявлено *Arthrorhaphis citrinella*. У літературі (Oxner 1968, Kondratyuk et al. 2021) наведено відомості лише про декілька місцезнаходжень цього виду в Українських Карпатах. Лишайник *Glaucumaria rupicola* часто трапляється на силікатних скелях в Україні (Kondratyuk et al. 2021), проте його соредіозна варіація *Glaucumaria rupicola* var. *efflorens* наводиться нами вперше. *Immersaria athroocarpa* часто згадувався у працях, присвячених лишайникам Карпат, у першій половині XX століття (Sulma 1933, Oxner 1968). Одне з останніх повідомлень про цей лишайник було з гори Говерли (Oxner 1968). Виявлене нами місцезнаходження є першим за останні більш ніж 60 років. Лишайник *Brianaria sylvicola* донедавна вважався критично рідкісним для України: тривалий час він був відомий лише з одного місцезнаходження на горі Явірник на Закарпатті (Servít & Nadvorník 1932). Згодом вид (під назвою *Micarea sylvicola*) було наведено для території природного заповідника «Розточчя» (Pirogov et al. 2015). Наша знахідка в НПП «Зачарований Край» є першим сучасним підтвердженням присутності цього таксона в Українських Карпатах після більш ніж 90-річної перерви. Загалом лише два місцезнаходження в Україні були відомі для *Porpidia hydrophila* (Sulma 1933, Pirogov 2014). *Trapeliopsis placodioides* був відомий лише з трьох місцезнаходжень в Україні (Coppins et al. 1998, Khodosovtsev 1999, 2003). Вперше для Карпат наводимо *Lepraria* cfr. *borealis*, проте для точного визначення необхідно провести подальші дослідження вмісту вторинних метаболітів. Лишайник був відомий з півдня України (Khodosovtsev 2010, Khodosovtsev et al. 2022).

Найбільшу кількість лишайників зафіксовано на вертикальних поверхнях вулканічних скель (TABLE 1), де домінують такі види, як *Enterographa zonata*, *Glaucumaria rupicola* var. *efflorens*, *Psilolechia lucida* та *Varicellaria lactea*. Останній вид подекуди має значне проєктивне покриття, камуфлюючи темну породу білим кольором своїх сланей; ці таксони є поширеними в Центральній Європі на силікатних субстратах і навіть виступають діагностичними видами відповідних асоціацій епілітних лишайників (Wirth 1972). У тріщинах скель, захищених від прямого потрапляння опадів, виявлені рідкісні для Центральної Європи види *Brianaria sylvicola* та *Dendrographa latebrarum* (e.g. Nimis 2025). Водночас на експонованих поверхнях вулканічних валунів часто трапляються типові для європейського регіону *Immersaria athroocarpa*, *Porpidia crustulata*, *Rehmlia lavata* та *Stereocaulon pileatum*. На камінні вздовж водних потоків домінують *Ionaspis lacustris*, *Verrucaria elaeomelaena* та *V. aethiobola* – види, що рідко згадуються в ліхенологічних працях (e.g. Wirth 1972, 1995, Nimis 2025). Це зумовлено радше недостатньою вивченістю ліхенобіоти гірських струмків Центральної Європи, ніж їхньою реальною рідкісністю.

ВИСНОВКИ

За результатами досліджень на вулканічних скелях у межах урочища Білий Камінь виявлено 33 види лишайників, які належать до 26 родів. З них вісім видів (*Arthrorhaphis citrinella*, *Brianaria sylvicola*, *Immersaria athroocarpa*, *Lepraria* cfr. *borealis*, *L. rigidula*, *Micarea lithinella*, *Porpidia hydrophila* та *Trapelia placodioides*) вперше наводяться для Вулканічних Карпат. Вважаємо, що сама назва скелі Білий Камінь пов'язана з її білим кольором, який зумовлений домінуванням лишайника *Varicellaria lactea* на темній поверхні вулканічної породи.

ПОДЯКИ

Автори висловлюють подяку Jan Vondrák, Stanislav Svoboda, Pavel Říha (Прухоніце, Республіка Чехія) за допомогу під час польових досліджень, а також Анні Куземко (Київ, Україна) і Роману Кішу (Ужгород, Україна) за консультативну допомогу. Окрему щирю подяку висловлюємо Василю Мочану (Відділення Франкфуртського зоологічного товариства в Україні), Євгену Гіга (Ільниця, Україна) та Дмитру Шандрі (Ільниця, Україна) за допомогу в організації та проведенні експедиційних досліджень.

REFERENCES

- Coppins, B.J., Kondratyuk, S.Ya., Khodosovtsev, A.Ye., Zelenko S.D., Coppins, A.M., Wolseley P.A. & Virchenko, V.M. (1998). Diversity of lichens and mosses of Regional Landscape Park “Stuzhytzia” (Ukrainian Part of the International Biosphere Reserve “Eastern Carpathians”). In: *Lobarion lichens as indicators of primeval forests of the Eastern Carpathians (Darwin International Workshop, Kostrino, Ukraine, 25–30 May 1998)*: 139–161. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/05.12/1>
- Khodosovtsev, A.Ye. (1999). *Lichens of the Black Sea steppes of Ukraine*. Kyiv: Phytosociocenter, 236 p. (in Ukrainian)
- Khodosovtsev, A.Ye. (2003). Annotated list of lichens of the Karadag Nature Reserve. *Visti Biosphere reserve “Askania-Nova”* 5: 31–43. (in Ukrainian)
- Khodosovtsev, O.Ye. (2010). *Genus 187. Lepraria Ach. nom. cons.* In: *Flora lyshainykyv of Ukraine*. Volume 2, part 3. K.: Naukova dumka, 411–426. (in Ukrainian)
- Khodosovtsev, A., Darmostuk, V., Prylutskyi, O. & Kuzemko, A. (2022) Silicicolous lichen communities of the Ukrainian Crystalline Shield. *Applied Vegetation Science*, 25: e12699. Available from: <https://doi.org/10.1111/avsc.12699>
- Khodosovtsev, O.Ye., Khymych, E.O., Mochan, V.I., Svoboda, S. & Vondrák, J. (2024a). Corticolous lichens of beech habitats from the Zacharovanyi Krai National Nature Park: primeval forests versus derivative stands. *Chornomorski Botanical Journal* 20 (2): 154–167. (in Ukrainian) <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-2-3>
- Khodosovtsev, O.Ye., Palice, Z., Malíček, J., Svoboda, S., Darmostuk, V. V., Peksa, O., Bouda, F. & Vondrák, J. (2024b). First Ukrainian records of lichens and lichenicolous fungi from Carpathian primeval forests. *Czech Mycology* 76 (2): 191–213. <https://doi.org/10.33585/cmy.76206>
- Khodosovtsev, O.Ye., Vondrák, J. & Kuzemko, A. (2025). Epiphytic lichen communities in old-growth beech forests of western Ukraine. *Vegetation Classification and Survey* 6: 221–246. <https://doi.org/10.3897/VCS.149158>
- Kondratyuk, S.Ya., Popova, L.P., Fedorenko, N.M. & Khodosovtsev, A.Ye. (2021). *Prodromus of sporen plants of Ukraine: lichen-forming fungi*. K.: Naukova Dumka, 730 p. (in Ukrainian)
- Khymych, E.O., Khodosovtsev, O.Ye. & Popova, L.P. (2023). *Nephroma bellum* (Spreng.) Tuck. and *N. laevigatum* Ach. (Nephromataceae, Peltigerales) in Ukraine and their protected status. *Biosphere Reserve «Askania Nova» Reports* 25: 16–21. (in Ukrainian) <https://doi.org/10.53904/1682-2374/2023-25/2>
- Khymych, E.O. & Khodosovtsev, O.Ye. (2025). Rare lichens and lichenicolous fungi from the Zacharovanyi Kray National Nature Park. *Chornomorski Botanical Journal* 21 (2): 144–152. (in Ukrainian) <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-2-4>
- Mykyta, M. (2009). Geological and geomorphological description of volcanic mountains of Zakarpatya. *Visnyk of the Lviv University. Series Geography* 36: 235–240. (in Ukrainian)
- Nimis, P.L. (2025). ITALIC – The Information System on Italian Lichens. Version 7.0. University of Trieste, Dept. of Biology (<https://dryades.units.it/italic>), accessed on 2025. 10, 10.
- Oxner, A.M. (1968). *Lichen flora of Ukraine*. Kyiv: Naukova Dumka, 498 p. (in Ukrainian)
- Pirogov, M., Kvakovs'ka, I. & Myzyuk, T. (2014). Epilithic lichen biota of the polonyna Bukovs'ka Mts (Uzhansky National Nature Park). *Visnyk of the Lviv University. Series Biology* 67: 73–82. (in Ukrainian)
- Pirogov, M.V., Vondrák, J. & Kondratyuk, S.Y. (2015). New for Ukraine and rare species of lichens and lichenicolous fungi from the Nature Reserve “Roztochya”. *Studia Biologica*, 9(1). 141–152
- Servít, M. & Nádvorník, J. (1932). Flechten aus der Čechoslovakei. 2: Karpatorussland und Sudostslovakei. *Věstník Královské České Společnosti Náuk. Třída Mathem. Přírod*: 1–41.
- Sulma, T. (1933). Materialy do flory porostów Czarnohory. *Kosmos. Ser. Botanika* 1 (1–4): 19–38.
- Wirth, V. (1972). Die Silikatflechten–Gemeinschaften im außeralpinen Zentraleuropa. *Dissertationes Botanicae*, Vol. 17. Lehre: Verlag von J. Cramer: 1–306.
- Wirth, V. (1995) *Die Flechten Baden-Württembergs*, Vol. 2. Stuttgart: Ulmer.

РЕЗЮМЕ

Химич, Е.О., Ходосовцев, О.Є. (2025). Епілітні лишайники урочища Білий Камінь (Національний природний парк «Зачарований Край», Українські Карпати). *Чорноморський ботанічний журнал* **21** (4): 378–384. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-6>

У статті представлено результати досліджень лишайників на вулканічних скелях урочища Білий Камінь, яке розташоване в межах Національного природного парку «Зачарований Край». На вулканічних скелях виявлено 33 види лишайників, які належать до 26 родів. З них вісім видів (*Arthrorhaphis citrinella*, *Brianaria sylvicola*, *Immersaria athroocarpa*, *Lepraria* cfr. *borealis*, *L. rigidula*, *Micarea lithinella*, *Porpidia hydrophila* і *Trapelia placodioides*) вперше наводяться для Вулканічних Карпат. Також вперше для України наводиться соредіозна варіація *Glaucomaria rupicola* var. *efflorens*. Лишайник *Brianaria sylvicola* був відомий лише з одного місцезнаходження на горі Явірник на Закарпатті за колекціями майже сторічної давнини, а повідомлення про *Immersaria athroocarpa* є першим за останні понад 60 років. Лише два місцезнаходження в Україні були відомі для *Porpidia hydrophila*, а *Trapelia placodioides* був відомий лише з трьох місцезнаходжень в Україні. У роботі показано розподіл лишайників на вулканічних скелях під впливом експозиції та водного режиму. Висунуто гіпотезу про те, що назва скелі Білий Камінь пов'язана з її білим кольором, який зумовлений домінуванням лишайника *Varicellaria lactea*.

Ключові слова: біорізноманіття, гриби, види, вулканічні скелі, Закарпатська область, Україна.

НОТАТКИ

ISSN 1990-553X
e-ISSN 2308-9628

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХЕРСОНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

ЧОРНОМОРСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

Науковий журнал

Том 21

№ 4

2025

Автори несуть відповідальність за зміст статей, достовірність отриманих результатів та їх відповідність до норм чинного законодавства, моралі та етики.

Позиція редколегії може не збігатися з думками авторів статей.

Authors are responsible for the articles' content, the reliability of the results and their compliance with the current legislation, morality and ethics.

The position of the Editorial Board may not coincide with the authors' views.

Технічний редактор

Корцигіна Н.С.

Підписано до друку 22.12.2025.

Формат 60×84/8. Папір офсетний. Друк цифровий. Гарнітура Times New Roman.

Умовн. друк. арк. 10,70. Наклад 110.

Видавництво і друкарня – Видавничий дім «Гельветика»

65101, Україна, м. Одеса, вул. Інглезі, 6/1

Телефон +38 (095) 934 48 28, +38 (097) 723 06 08

Е-mail: mailbox@helvetica.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи

ДК No 7623 від 22.06.2022 р.