

Міністерство освіти і науки України

ВІСНИК

*Харківського національного
університету імені В. Н. Каразіна*

Серія "Біологія"

Випуск 44

Започаткований у 1970 р.

THE JOURNAL

of V. N. Karazin Kharkiv

National University

Series Biology

Issue 44

Founded in 1970

Kharkiv-2025

УДК: 57

Засновник: Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Рік заснування: 1970

Періодичність: двічі на рік

Вісник, серія «Біологія» є збірником наукових праць, який містить результати досліджень та оглядові статті з біології, зокрема з біохімії та генетики, зоології та ботаніки, фізіології тварин і рослин, мікології, мікробіології, ґрунтознавства, кріобіології та ін., а також матеріали про події наукового життя та описання оригінальних методів і приладів у галузі біології.

Для викладачів, наукових співробітників, аспірантів і студентів, які спеціалізуються у відповідних або суміжних галузях науки.

Вісник включений до Переліку фахових видань України, категорія «Б», за спеціальністю 091 Біологія (Наказ МОН України №1643 від 28.12.2019 р.), індексується у Google Scholar, Ulrich's Periodicals Directory, WorldCat, BASE, DOAJ, Web of Science (Zoological Record) та включений до Clarivate Analytics Master Journal List.

Затверджено до друку рішенням

Вченої ради Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна
(протокол №17 від 30.06.2025).

Д. А. Шабанов – головний редактор, д.б.н., професор кафедри зоології та екології тварин, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Ю. Г. Гамуля – заступник головного редактора, к.б.н., доцент кафедри ботаніки та екології рослин, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Е. С. Пустовалова – відповідальний секретар, PhD в галузі знань Біологія, старший викладач кафедри генетики і цитології, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Члени редакційної колегії:

Л. О. Атраментова – д.б.н., професор кафедри генетики і цитології, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

С. Ю. Утєвський – д.б.н., професор кафедри зоології та екології тварин, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

О. М. Утєвська – д.б.н., професор кафедри генетики і цитології, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Є. Е. Перський – д.б.н., професор кафедри біохімії, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

В. Ю. Страшнюк – д.б.н., професор кафедри генетики і цитології, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

О. Ю. Акулов – к.б.н., доцент кафедри мікології та фітоімунології, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Н. Ю. Полчанінова – к.б.н., доцент кафедри зоології та екології тварин, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

О. О. Авксентьєва – к.б.н., доцент кафедри фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

В. П. Комариста – к.б.н., доцент кафедри ботаніки та екології рослин, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

С. О. Костерін – д.б.н., академік НАНУ, завідувач відділу біохімії м'язів, Інститут біохімії імені О. В. Палладіна НАНУ

Н. О. Сибірня – д.б.н., професор кафедри біохімії, Львівський національний університет імені Івана Франка

Л. О. Білявська – д.б.н., старший науковий співробітник відділу загальної і ґрунтової мікробіології, Інститут мікробіології і вірусології імені Д. К. Заболотного НАНУ

О. О. Стасик – д.б.н., член-кореспондент НАНУ, завідувач відділу фізіології та екології фотосинтезу, Інститут фізіології рослин і генетики НАНУ

Gederts Ievinsh – Doctor of Science in Biology, Full Professor, University of Latvia (Латвія)

Gregory F. Oxenkrug – PhD, MD, Professor, Tufts University School of Medicine, Tufts Medical Center (США)

N. I. Ronkina – PhD in Biology, Scientific Researcher, Hannover Medical School (Німеччина)

Адреса редакції:

біологічний факультет,

Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, майдан

Свободи, 4, Харків, Україна, 61022

тел. +38 /057/ 707-55-71

<http://seriesbiology.univer.kharkov.ua>

e-mail: seriesbiology@karazin.ua

Статті пройшли рецензування.

Ідентифікатор медіа у Реєстрі суб'єктів у сфері медіа: R30-04474 (Рішення № 1538 від 09.05.2024 р. Національної ради України з питань телебачення і радіомовлення. Протокол № 15)

© Харківський національний університет
імені В. Н. Каразіна, оформлення, 2025

UDC: 57

Founder: V. N. Karazin Kharkiv National University

Year of foundation: 1970

Frequency: twice a year

The Journal of V.N.Karazin Kharkiv National University. Series Biology is a collection of scientific works featuring research results and review articles in biology. It covers topics such as biochemistry and genetics, zoology and botany, animal and plant physiology, mycology, microbiology, soil science, cryobiology, and others. Additionally, it includes materials on scientific events and descriptions of original methods and instruments in the field of biology.

It is intended for educators, researchers, postgraduate students, and undergraduate students specializing in relevant or related scientific fields.

The Journal is included in the List of Professional Publications of Ukraine, Category «B», under specialty 091 Biology (Order of the Ministry of Education and Science of Ukraine No. 1643, dated December 28, 2019). It is indexed in Google Scholar, Ulrich's Periodicals Directory, WorldCat, BASE, DOAJ, Web of Science (Zoological Record) and is part of the Clarivate Analytics Master Journal List.

Approved for publication by the decision of the Academic Council of V. N. Karazin Kharkiv National University (Protocol No. 17 dated June 30, 2025).

D. A. Shabanov – Editor-in-Chief, Dr, Professor of the Department of Zoology and Animal Ecology, V. N. Karazin Kharkiv National University

Yu. H. Hamulya – Deputy Editor-in-Chief, PhD in Biology, Associate Professor of the Department of Botany and Plant Ecology, V. N. Karazin Kharkiv National University

E. S. Pustovalova – Executive Secretary, PhD in Biology, Senior Lecturer of the Department of Genetics and Cytology, V. N. Karazin Kharkiv National University

Editorial Board Members:

L. O. Atramentova – Dr, Professor of the Department of Genetics and Cytology, V. N. Karazin Kharkiv National University

S. Yu. Utevsky – Dr, Professor of the Department of Zoology and Animal Ecology, V. N. Karazin Kharkiv National University

O. M. Utevska – Dr, Professor of the Department of Genetics and Cytology, V. N. Karazin Kharkiv National University

Ye. E. Perskyi – Dr, Professor of the Department of Biochemistry, V. N. Karazin Kharkiv National University

V. Yu. Strashnyuk – Dr, Professor of the Department of Genetics and Cytology, V. N. Karazin Kharkiv National University

O. Yu. Akulov – PhD in Biology, Associate Professor of the Department of Mycology and Phytoimmunology, V. N. Karazin Kharkiv National University

N. Yu. Polchaninova – PhD in Biology, Associate Professor of the Department of Zoology and Animal Ecology, V. N. Karazin Kharkiv National University

O. O. Avksentieva – PhD in Biology, Associate Professor of the Department of Plant and Microorganism Physiology and Biochemistry, V. N. Karazin Kharkiv National University

V. P. Komarysta – PhD in Biology, Associate Professor of the Department of Botany and Plant Ecology, V. N. Karazin Kharkiv National University

S. O. Kosterin – Dr, Academician of NASU, Head of the Muscle Biochemistry Department, O. V. Palladin Institute of Biochemistry, NASU

N. O. Sybirna – Dr, Professor of the Department of Biochemistry, Ivan Franko National University of Lviv

L. O. Bilyavska – Dr, Senior Researcher of the Department of General and Soil Microbiology, D. K. Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, NASU

O. O. Stasik – Dr, Corresponding Member of NASU, Head of the Department of Physiology and Ecology of Photosynthesis, Institute of Plant Physiology and Genetics, NASU)

Gederts Ievinsh – Doctor of Science in Biology, Full Professor, University of Latvia (Lithuania)

Gregory F. Oxenkrug – PhD, MD, Professor, Tufts University School of Medicine, Tufts Medical Center (USA)

N. I. Ronkina – PhD in Biology, Scientific Researcher, Hannover Medical School (Germany)

Editorial Address:

School of Biology,

V. N. Karazin Kharkiv National University,

Svobody Maidan, 4, Kharkiv, Ukraine, 61022

phone: +38 /057/ 707-55-71

<http://seriesbiology.univer.kharkov.ua>

e-mail: seriesbiology@karazin.ua

The articles are peer reviewed.

Media identifier in the Media Entities Register: R30-04474 (Decision No. 1538 dated 09.05.2024 of the National Council of Ukraine for Television and Radio Broadcasting. Protocol No. 15)

© V.N. Karazin Kharkiv National University,
design, 2025

... БІОТЕХНОЛОГІЯ ...

- Кисляк С.В., Дуган О.М., Мороз М.О., Яловенко О.І.** Система ідентифікації структурних маркерів мутагенності Еймса на основі подібності відбитків структури ксенобіотиків / 6

... БІОХІМІЯ ...

- Бараннік Т., Карабцова Н.** *In silico* аналіз дії вільного гему на димеризацію та активність редокс-сенсора PARK7 людини / 15
- Москальов В.Б., Каденко І.В., Мухін А.М.** Еволюція метало-бета-лактамаз у фокусі проблеми антибіотикорезистентності / 23
- Охріменко С.М., Сєдова К.В., Кіяшко О.Б., Сергєєва А.М., Береза О.В.** Вплив індуктора транскрипційного фактору Nrf2 на показники метаболізмів тканинах щурів при введенні геміну / 32

... БОТАНІКА ТА ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН...

- Кузнєцов Р.І.** Динаміка стану популяцій рідкісних видів-ефемероїдів у природному заповіднику «Горгани» / 40

... ЗООЛОГІЯ ...

- Атемасова Т., Девятко Т., Атемасов А.** Варіації розміру яєць у білошиїї мухоловки (*Ficedula albicollis* Temminck, 1815) / 56
- Загороднюк І.** Мишак *Sylvaemus tauricus* (Mammalia) на півдні України: межі та особливості поширення з огляду на історичну біогеографію / 78
- Сидоренко А.І.** Типологія гніздових поселень баклана великого (*Phalacrocorax carbo*) в Азово-Чорноморському регіоні України / 95
- Терехова В.В.** Особливості біології жуків родини Ptinidae – ксилобїонтів листяних дерев у лісостеповій зоні Лівобережної України / 113
- Шакаралієва Є.В.** Порівняльний екологічний аналіз фауни трематод риб каскаду водосховищ на р. Кура в Азербайджані / 118

... ПРИКЛАДНІ АСПЕКТИ РЕГУЛЯЦІЇ РОСТУ, РОЗВИТКУ ТА ПРОДУКТИВНОСТІ РОСЛИН ...

- Раєвська І.М., Щоголев А.С.** Вплив тривалості фотоперіоду на вміст загального азоту та розчинного білку у листках сої / 131

... ПРИРОДООХОРОННІ ТЕРИТОРІЇ ...

- Бондаренко Г.М.** Флора проєктованого Національного природного парку “Мжанський” (Харківська область). Частина 1: борові комплекси / 140

... ІНФОРМАЦІЯ ...

- Правила для авторів / 181**

*** BIOTECHNOLOGY ***

- Kislyak S.V., Dugan O.M., Moroz M.O., Yalovenko O.I.** A system for identification of structural markers of Ames mutagenicity based on similarity of xenobiotic structure fingerprints / 6

*** BIOCHEMISTRY ***

- Barannik T., Karabtsova N.** *In silico* analysis of free heme action on the dimerization and activity of the human redox sensor PARK7 / 15
- Moskalov V.B., Kadenko I.V., Mukhin A.M.** Evolution of metallo-beta-lactamases in focus of the antibiotic resistance problem / 23
- Okhrimenko S.M., Sedova K.V., Kiyashko O.B., Sergeeva A.M., Bereza O.V.** The influence of the inducer of the transcription factor Nrf2 on metabolic parameters in rat tissues upon injection of hemin / . 32

*** BOTANY AND PLANT ECOLOGY ***

- Kuznetsov R.I.** Population changes dynamics of rare ephemeroïd species in the Gorgany nature reserve / . 40

*** ZOOLOGY ***

- Atemasova T., Devyatko T., Atemasov A.** Egg size Variation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis* Temminck, 1815) / 56
- Zagorodniuk I.** The wood mouse *Sylviaemus tauricus* (Mammalia) in the south of Ukraine: limits and features of distribution in a historical biogeographical context / 78
- Sydorenko A.I.** Typology of Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) Nesting Colonies in the Azov-Black Sea Region of Ukraine / 95
- Terekhova V.V.** Biological peculiarities of ptinid beetles (Coleoptera, Ptinidae) – xylobionts of deciduous trees in the forest-steppe of Left-Bank Ukraine / 113
- Shakaraliyeva Y.V.** Comparative ecological analysis of the trematode fauna of fishes of the reservoirs' cascade on the Kura River within Azerbaijan / 118

*** PRACTICAL ASPECTS OF PLANTS GROWTH REGULATION, DEVELOPMENT AND PRODUCTIVITY ***

- Raievska I.M., Schogolev A.S.** Photoperiod-induced changes in total nitrogen and soluble protein content in soybean leaves / 131

*** NATURE CONSERVATION AREAS ***

- Bondarenko H.M.** Flora of the projected Mzhasnkyi National Nature Park (Kharkiv Region). Part 1: Pinewood complex / 140

*** INFORMATION ***

- Author guidelines** / 181

... БІОТЕХНОЛОГІЯ ... BIOTECHNOLOGY ...

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-1
УДК: 504:57.04

Система ідентифікації структурних маркерів мутагенності Еймса на основі подібності відбитків структури ксенобіотиків С.В. Кисляк, О.М. Дуган, М.О. Мороз, О.І. Яловенко

В статті приділено увагу питанням оцінки генотоксичного потенціалу хімічних сполук, що можуть потрапляти у навколишнє середовище. Доведена необхідність зміни базового вектору розвитку сучасної токсикології з урахуванням досягнень в області комп'ютерних наук та інформаційних технологій. В рамках проведення дослідження було акцентовано увагу на *in silico* підході, що дозволяє зробити висновки про генотоксичність хімічної сполуки відповідно до ідентифікованих функціональних груп, що можуть лежати в основі проявів мутагенності. Система визначення структурних маркерів мутагенності Еймса була реалізована відповідно до загальнодоступних баз даних хімічних сполук (EFSA, Kazius/Bursi та Hansen). Початкова кількість об'єднаного набору даних була збільшена за рахунок мікотоксинів, дублікати видалені. Для кожного ксенобіотику, який представлений в наборі даних був визначений мутагенний потенціал за допомогою *in vitro* тесту Еймса. З метою ефективної ідентифікації функціональних груп, що можуть бути сигналами мутагенності, було прийнято рішення щодо розподілу ксенобіотиків об'єднаного набору даних на п'ять структурних класів. Такий підхід відносно формування однорідних груп ксенобіотиків, що можуть проявляти потенційні генотоксичні властивості, дозволяє визначити структурні маркери мутагенності Еймса в рамках кожного класу мутагенів. В основі отримання достовірної інформації про наявність певної функціональної групи – сигнала мутагенності з урахуванням досліджуваного структурного класу ксенобіотиків, було запропоновано використовувати матриці відстаней, що були розраховані для кожної пари мутаген/не мутаген об'єднаного набору даних. При цьому схожість між сполуками оцінювалась за допомогою класичних метрик оцінки подібності (Танімото та Хемінга) відповідно до розрахованих трьох типів відбитків структури (molecular fingerprint) для кожного ксенобіотику. Останній етап реалізації системи виявлення структурних маркерів мутагенності Еймса був пов'язаний з пошуком та застосуванням ефективного алгоритму для візуалізації багатовимірних даних. Аналіз літератури дозволив нам обрати оптимальний алгоритм для вирішення цієї задачі. Обраний алгоритм (t-SNE) дозволяє багатовимірні дані (матриці відстаней для всіх мутагенів та не мутагенів) представити у двовимірному просторі. Така візуалізація дає змогу знайти всі пари (мутаген/не мутаген), що мають достатньо великий індекс подібності та зробити висновки про наявність певних функціональних груп, що можуть лежати в основі проявів мутагенності для кожного з п'яти структурних класів потенційних мутагенів. Досить цікавим в науковому відношенні є аналіз ефективності застосування різних типів відбитків структури для ідентифікації структурних попереджень мутагенності Еймса, що і було проведено в рамках даного дослідження. Результатом роботи є створене програмне забезпечення, що дозволяє визначати структурні маркери мутагенності Еймса на основі подібності відбитків структури хімічних сполук, що представлені у об'єднаному наборі даних. Показна можливість використання запропонованого підходу для вирішення задачі щодо пошуку причинно-наслідкових зв'язків між мутагенністю та наявністю певних функціональних груп в структурі досліджуваних ксенобіотиків.

Ключові слова: мутаген, мутація, генотоксичність, ксенобіотик, тест Еймса, індекс подібності, модель QSAR

Цитування: Кисляк С.В., Дуган О.М., Мороз М.О., Яловенко О.І. Система ідентифікації структурних маркерів мутагенності Еймса на основі подібності відбитків структури ксенобіотиків. Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44, с. 6-14. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-1>

Про авторів:

Кисляк С.В. – Національний технічний університет України Київський політехнічний інститут імені Ігоря Сікорського, Берестейський проспект, 37, Київ, Україна, kisluak@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0003-2097-3793>.
Дуган О.М. – Національний технічний університет України Київський політехнічний інститут імені Ігоря Сікорського, Берестейський проспект, 37, Київ, Україна, dugan51@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-5646-917X>
Мороз О.І. – Національний технічний університет України Київський політехнічний інститут імені Ігоря Сікорського, Берестейський проспект, 37, Київ, Україна, moroz.maksym@ill.kpi.ua, <https://orcid.org/0009-0007-8573-0166>
Яловенко О.І. – Національний технічний університет України Київський політехнічний інститут імені Ігоря Сікорського, Берестейський проспект, 37, Київ, Україна, yalov89@i.ua, <https://orcid.org/0000-0002-5022-143X>

Подано до редакції: 09.03.2025 / Прорецензовано: 07.05.2025 / Прийнято до друку: 12.05.2025

Вступ

Продовж останніх кількох десятиліть завдяки науково-технічному прогресу спостерігається значне зростання кількості ксенобіотиків, що потрапляють у навколишнє середовище та здатні впливати на генетичний апарат людини. У серпні 2024 року кількість зареєстрованих ксенобіотиків, інформація про які зберігалась на серверах Американського хімічного товариства, склала більше ніж 280 млн. речовин (Kislyak, Dugan et al., 2025). Кількість хімічних сполук, що генерує людство зростає приблизно на 4000 за один день (Honma et al., 2018). При цьому кількість ксенобіотиків, що виробляються промисловістю, потрапляють у довкілля та можуть негативно впливати на спадковий апарат людини, складає більше ніж 100 000 (Honma, 2020). Наприкінці 2022 року Європейськими та Американськими агентствами хімічних речовин були оприлюднені відомості про більш ніж 800 тисяч ксенобіотиків, щодо яких немає повної інформації про прямий чи опосередкований вплив на генетичний апарат людини (Samanipour et al., 2023). На сьогоднішній день очевидно є проблема ефективного обліку та генетичної оцінки впливу всіх генотоксичних сполук, що можуть потрапляти у довкілля. Крім того, велика кількість хімічних сполук реєструється без врахування їх впливу на навколишнє середовище та здоров'я людини (Honma, 2020). При такій динаміці збільшення кількості ксенобіотиків, що можуть проявляти потенційні генотоксичні властивості та потрапляють у навколишнє середовище, наукова спільнота потребує максимальної активізації з метою підтримання генетичної та екологічної безпеки людської популяції. Необхідність у вирішенні даної проблеми особливо відчувається з урахуванням генетичних наслідків впливу хімічних мутагенів на спадковий апарат людини. Взаємодія ксенобіотиків-мутагенів з геномом людини може призводити до збільшення частоти народжених дітей зі спадковими захворюваннями (у випадку індукованих мутацій на рівні статевих клітин) або стати основою для розвитку онкологічних захворювань (індуковані мутації на рівні соматичних клітин). Молекула ДНК, що є носієм спадкової інформації, для забезпечення життєздатності організму на різних етапах онтогенезу та для збереження функції розмноження, повинна проявляти геномну стабільність, що може бути забезпечена за рахунок виключення впливу на спадкову інформацію генетично активних речовин (Tubbs, Nussenzweig, 2017; Valles et al., 2020).

Для отримання об'єктивної оцінки генетичної активності хімічних речовин, що представлені у навколишньому середовищі, необхідно врахувати три можливі кінцеві результати індукованого генотоксичними сполуками пошкодження ДНК, які пов'язані з виникненням генних мутацій, хромосомних аберацій та анеуплоїдії (Turkez et al., 2017). Оцінка потенційної генетичної небезпеки впливу факторів навколишнього середовища може бути отримана за допомогою класичної батареї короткострокових *in vitro* та *in vivo* тест-систем, що була прийнята науковою спільнотою та затверджена відповідними настановами міжнародних організацій (наприклад OECD, ECHA, UK-EMS, US-FDA, EFSA та ін.) (Mišík et al., 2022; Kislyak, Dugan et al., 2024). Серед різноманітних *in vitro* та *in vivo* експериментальних методів оцінки генотоксичності факторів навколишнього середовища *in vitro* тест Еймса заслуговує на особливу увагу. Тест на бактеріальну зворотну мутацію є швидким та простим у виконанні методом (Ren et al., 2017). Не зважаючи на те, що розроблена Брюсом Еймсом методика, яка була опублікована та апробована ще у 70-х роках 20 сторіччя, на сьогоднішній день тест Еймса все одно залишається одним з основних *in vitro* методів, що масово використовують для оцінки генетичної активності впливу факторів навколишнього середовища (Барил'як, 2002; Дуган, 2006).

Цікавим є той факт, що фундаментом розвитку та становлення сучасної комп'ютерної токсикології, як науки, стала зміна стандартної парадигми проведення тестування на генотоксичність з використанням батареї тест-систем. Розроблені у минулі десятиріччя класичні *in vitro* та *in vivo* методи оцінки генетичних ефектів факторів навколишнього середовища є складними з точки зору їх проведення, є дорогавартісними, тривалі в часі, мають проблему відтворюваності результатів експерименту в різних лабораторіях (Chu et al., 2021; Kislyak, Dugan et al., 2025). Крім того, при проведенні тестувань необхідно враховувати концепцію «3R» що керується принципами, які направлені на зменшення, вдосконалення та заміну моделей тварин при проведенні тестування на генотоксичність (Mellor et al., 2019; Yang et al., 2021). В таких умовах, з урахуванням розвитку інформаційних технологій та систем штучного інтелекту, спостерігається активізація наукової спільноти щодо розробки та впровадження сучасних *in silico* моделей QSAR (Quantitative Structure-Activity Relationship) оцінки генотоксичності, які дозволяють відмовитись від застосування в експериментах теплокровних тварин, є менш дорогавартісними, а також є ефективними з точки зору часових витрат. У наукових працях (Honma et al., 2018; Mao et al., 2021; Tolosa et al., 2023; Kislyak, Dugan et al., 2025) висвітлена методологія побудови кількісної залежності «структура-властивість», що лежить в основі *in silico* прогнозування мутагенності. Описані в науковій літературі сучасні моделі

Ames/QSAR, що використовуються для оцінки мутагенності Еймса базуються на двох підходах, що відповідає двом типам прогностичних моделей: на основі статистики та на основі правил (Honma et al., 2018). *Ames/QSAR* моделі на основі статистики побудовані відповідно до фізико-хімічних, просторових, електронних властивостей досліджуваних ксенобіотиків, що задаються різноманітними наборами молекулярних дескрипторів (наприклад PaDel, Mordred, RDkit та інші). Другий підхід, на основі правил, дозволяє спрогнозувати мутагенність Еймса відповідно до ідентифікованих підструктур або функціональних груп, що лежать в основі індукованих ксенобіотиками кінцевих генетичних ефектів. Серед сучасних QSAR моделей, які розроблені відповідно до даного підходу, виділяють методи: на основі фрагментів; на основі графів та на основі відбитків структури (Yang et al., 2018). При проведенні дослідження була приділена увага ідентифікації маркерів мутагенності, що відповідає другому типу прогностичних *Ames/QSAR* моделей, в основі яких були представлені відбитки молекулярної структури ксенобіотиків.

Об'єкти та методи дослідження

При проведенні дослідження використовувалась база даних (Helma et al., 2021), що була отримана шляхом об'єднання трьох загальнодоступних наборів даних: Kazius-Bursi (Kazius et al., 2005), Hansen (Hansen et al., 2009) та EFSA (EFSA Journal 2016). Крім того, об'єднаний набір даних був розширений мікотоксинами, які в науковій праці (Tolosa et al., 2023) використовувались для побудови прогностичних *Ames/QSAR* моделей для оцінки мутагенних ефектів впливу даної групи генотоксичних сполук на навколишнє середовище. Загальна кількість ксенобіотиків у наборі даних склала 8454 хімічних сполук. Розширений датасет був збережений у csv. форматі, в якому для кожного ксенобіотика зберігалась наступна інформація: 1. Ідентифікатор (ID), що відповідає порядковому номеру ксенобіотика в базі даних; 2. SMILES (Simplified Molecular Input Line Entry System) лінійна нотація – це загальноприйнятий текстовий формат даних, який використовується для збереження інформації про структуру хімічних сполук (Кисляк, 2023); 3. Структурний клас, до якого відноситься ксенобіотик, що визначається відповідно до особливостей молекулярного каркасу ксенобіотика (табл 1); 4. Інформація про наявний або відсутній мутагенний потенціал, що була отримана експериментально за допомогою *in vitro* теста Еймса. З метою ефективного пошуку маркерів мутагенності було запропоновано розподілити хімічні сполуки розширеної бази даних на 5 однорідних структурних класів (табл.1). Для вирішення цієї задачі був обраний веб-сервіс ClassyFire (Djoumbou Feunang et al., 2016), який на вхід приймає SMILES нотацію певного ксенобіотика, на виході отримуємо повну класифікацію хімічної сполуки включно з інформацією про особливості її молекулярного каркасу (Molecular Framework).

Таблиця 1. Розподіл ксенобіотиків за структурними класами

Table 1. Distribution of xenobiotics by structural classes

Назва класу / Class name	№ класу / # of the class	Кількість мутагенів / Number of mutagens	Кількість не мутагенів / Number of non-mutagens	Загальна кількість / Overall
Аліфатичні ациклічні	1	548	774	1322
Аліфатичні гетеромоноциклічні	2	189	178	367
Аліфатичні гетерополіциклічні		79	141	220
Аліфатичні гомомоноциклічні	3	28	101	129
Аліфатичні гомополіциклічні		29	128	157
Ароматичні гетеромоноциклічні	4	355	675	1030
Ароматичні гетерополіциклічні		1248	881	2129
Ароматичні гомомоноциклічні	5	871	1176	2047
Ароматичні гомополіциклічні		780	273	1053
ЗАГАЛОМ / OVERALL	1-5	4127	4327	8454

На наступному етапі, з метою отримання оцінки ступеня подібності між всіма парами мутаген/не мутаген, в рамках кожного з п'яти структурних класів, були проведені розрахунки відбитків структур (molecular fingerprint), що є двовимірними дескрипторами. Відбитки структур дозволяють записати інформацію про структуру ксенобіотика за допомогою двійкового рядку. Відповідно до наукової праці (Willett, 2014) в сучасній класифікації дескрипторів виділяють три групи: 1D, 2D та 3D. Вирішення задачі отримання оцінки подібності між двома хімічними сполуками базується на використанні двовимірних 2D дескрипторів. При проведенні дослідження цікавим з наукової точки зору може бути зроблений

висновок відносно оцінки ефективності застосування трьох типів відбитків структури (MACCS, RDkit та FCFP), що відносяться до трьох класів: субструктурні ключі, топологічні та циркулярні відбитки структури (Willett et al., 2005), для вирішення задачі оцінки хімічної подібності та ідентифікації маркерів мутагенності. Після проведення розрахунків трьох типів відбитків структур для кожного ксенобіотика, оцінка подібності між парами – мутаген/не мутаген здійснювалась відповідно до метрик Танімото та Хемінга (Swamidass et al., 2005; Helma et al., 2021). Розглянутий в роботі підхід щодо оцінки подібності між хімічними сполуками найчастіше використовуються для вирішення подібних задач обчислювальної медичної хімії та хемоінформатики (Maggiore et al., 2014; Кисляк, 2023). Результати оцінки попарних відстаней між всіма мутагенами та не мутагенам зберігались у вигляді матриці. Останній етап реалізації системи виявлення структурних маркерів мутагенності Еймса був пов'язаний з пошуком та застосуванням ефективного алгоритму для візуалізації багатовимірних даних. Аналіз літературних джерел відповідно до даного напрямку досліджень дозволив обрати оптимальний алгоритм – t-SNE (Т-розподіленого вкладення стохастичної близькості), що дозволяє візуалізувати багатовимірні дані (хімічні сполуки в просторі молекулярних відбитків) на площині, при цьому він має найкращу точність збереження простору сусідів у порівнянні з іншими методами (Orlov et al., 2025). У науковій праці (Challa et al., 2020) дослідники також використовують t-SNE в якості основного алгоритму для візуалізації даних з метою прогнозування тератогенності хімічних сполук з малою молекулярною масою, вплив яких може порушувати розвиток плода на ранніх етапах онтогенезу. Подібна методологія щодо зменшення розмірності даних з наступною візуалізацією у двовимірному просторі дескрипторів MolPrint2D та CDK була запропонована авторами статті (Helma et al., 2021) при дослідженні мутагенності пірилізидинових алкалоїдів.

Результати та обговорення

Результатом проведеного дослідження є розроблене програмне забезпечення, що дозволяє через візуалізацію у двовимірному просторі відбитків структури MACCS, RDkit та FCFP з урахуванням розрахованих індексів подібності для ксенобіотиків – потенційних мутагенів, що належать до п'яти структурних класів, визначати функціональні групи або підструктури, які можуть лежати в основі проявів їх мутагенності. Після завантаження програмного застосунку користувач має можливість обрати не тільки клас ксенобіотиків відповідно до особливостей будови їх молекулярного каркасу, але й тип відбитка структури (MACCS, RDkit та FCFP) та метрику оцінки подібності (Танімото та Хемінга). Відповідно до отриманих відбитків структури FCFP та розрахованих матриць відстаней на основі індекса Танімото, на рисунку 1 показані всі ксенобіотики, що належать до класу ароматичних гетерополіциклічних та ароматичних гетеромоноциклічних хімічних сполук (табл.1, 4 клас). Зеленим кольором (рис.1) виділені хімічні сполуки, які відповідно до *in vitro* тесту Еймса не вважаються мутагенами. Червоний колір використовується для позначення ксенобіотиків, мутагенність яких була підтверджена експериментально на штаммах *Salmonella typhimurium*.

Досить важливим з наукової точки зору та для досягнення основної мети проведеного дослідження, є порівняння структурних формул ксенобіотиків з метою виявлення таких розбіжностей (або ідентифікації подібних функціональних груп), які можуть розглядатись в якості визначальних, з точки зору проявів їх мутагенності. Запропонована в роботі методологія ідентифікації маркерів мутагенності може бути реалізована відповідно до двох підходів. Перший – базується на порівнянні двох сполук - мутаген/не мутаген. При цьому функціональна група, яка зустрічається на рівні мутагена та відсутня у не мутагена може бути цікавою з точки зору формулювання гіпотези щодо проявів мутагенності певного ксенобіотика. Другий підхід дозволяє отримати інформацію про певні маркери мутагенності відповідно до порівняння структурних формул подібних між собою мутагенів. В такому випадку необхідно звертати увагу на функціональні групи або підструктури, що наявні на рівні кожної досліджуваної хімічної сполуки – мутагена. Для проведення зручного відбору ксенобіотиків за допомогою системи ідентифікації структурних маркерів мутагенності Еймса реалізована можливість масштабування зображень результатів візуалізації. При цьому користувач має можливість сконцентрувати увагу на ксенобіотиках, між якими буде мінімальна відстань (рис 2.)

На рис. 2, в якості демонстрації ефективності запропонованого підходу, показані результати порівнянь пари (мутаген/не мутаген), що дають змогу сформулювати гіпотезу щодо мутагенності хімічної сполуки з ID2011. Заміна ОН групи на NO₂ призвела до того, що ксенобіотик з ID6212 – не мутаген, перетворився на хімічну сполуку з ID 2011, що відповідно до *in vitro* тесту Еймса, є мутагеном.

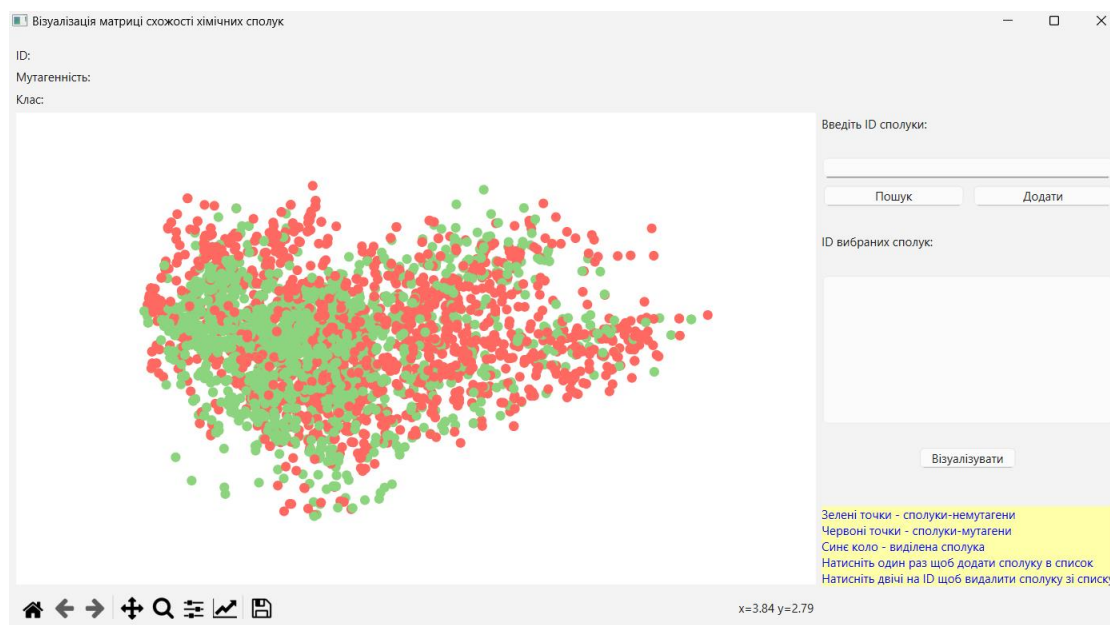


Рис. 1. Візуалізація t-SNE даних ароматичних гетерополіциклічних та ароматичних гетеромоноциклічних хімічних сполук у просторі FCFP на основі розрахованих відстаней Танімото
Fig. 1. Visualization of t-SNE data of aromatic heteropolycyclic and aromatic heteromonocyclic chemical compounds in FCFP space based on calculated Tanimoto distances

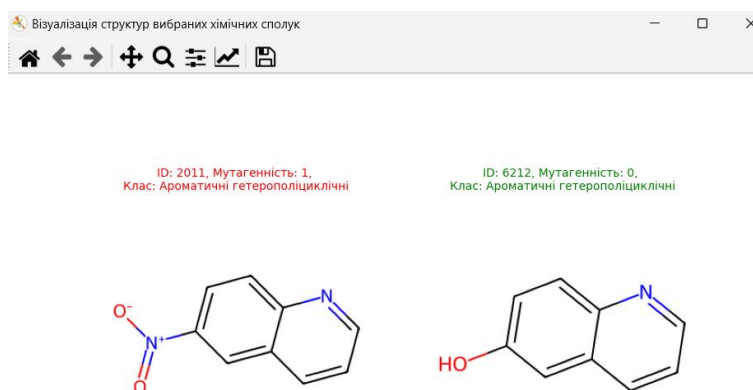


Рис. 2. Структурні формули пари мутаген/не мутаген, що відносяться до класу гетеромоноциклічних та гетерополіциклічних сполук
Fig. 2. Structural formulas of mutagen/non-mutagen pairs belonging to the class of heteromonocyclic and heteropolycyclic compounds

Функціональна група NO_2 може виступати в ролі такої, що визначає мутагенність хімічних сполук, що відносяться до класу гетеромоноциклічних та гетерополіциклічних сполук. Додатковим підтвердженням цієї гіпотези можуть бути результати порівняння подібних ксенобіотиків – мутагенів з ID2607,5706,5831,3871 (рис.3.). Можемо побачити, що кожний з чотирьох мутагенів містить функціональну групу NO_2 . Відповідно до результатів дослідження, що були опубліковані у науковій праці (Müller et al.,2006), має підтвердження сформульована нами гіпотеза щодо причинно-наслідкових зв'язків між проявами мутагенності та наявністю групи NO_2 .

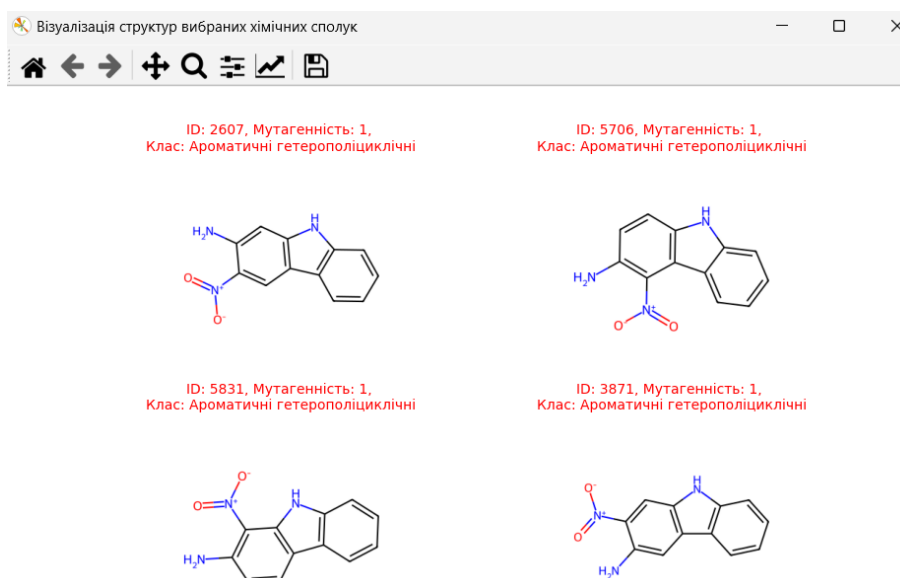


Рис. 3. Структурні формули ксенобіотиків – мутагенів, що відносяться до класу гетеромоноциклічних та гетерополіциклічних сполук

Fig. 3. Structural formulas of xenobiotics – mutagens belonging to the class of heteromonocyclic and heteropolycyclic compounds

Необхідно відмітити, що в рамках проведеного дослідження, нами не була поставлена задача щодо визначення всіх можливих функціональних груп та підструктур для кожного класу ксенобіотиків, що можуть бути пов'язані з мутагенністю. В нашій роботі була показана лише можливість застосування запропонованого в роботі підходу для отримання генетичної оцінки впливу факторів навколишнього середовища.

Досить важливим результатом проведеного нами дослідження є сформульовані висновки щодо ефективності застосування різних типів молекулярних відбитків структур ксенобіотиків, відповідно до розробленої в роботі методики. Було показано, що використання різних відбитків структури, що відносяться до трьох класів, можуть мати суттєвий вплив на кінцевий результат моделювання. В цьому контексті відбитки структури MACCS мають певні недоліки, що пов'язані з особливостями збереження інформації про наявність функціональних груп, що можуть повторюватись. MACCS не враховує кількість однакових підструктур, що представлені на рівні молекули. В такій ситуації, при візуалізації матриць подібності для ксенобіотиків, що можуть бути близькими сусідами, з урахуванням розрахованих відстаней (Танімото, Хемінга), вони не будуть схожими з точки зору порівняння їх структурних формул. Така проблема не може сприяти ефективному пошуку маркерів проявів мутагенності. У науковій праці (Cortes-Ciriano, 2016) автор також акцентує увагу на недоліках застосування іншого відбитка структури – Моргана, що відноситься до класу циркулярних та використовується у дослідженні для вирішення задачі оцінки токсичності хімічних сполук, що можуть бути кандидатами на роль лікарських препаратів. Для дескрипторів FCFP та RDKit, що належать до двох інших класів відбитків структури, відсутні недоліки, що характерні для MACCS. Для них була отримана однакова оцінка ефективності для вирішення задачі пошуку маркерів мутагенності.

Проблему щодо ефективного ідентифікації структурних маркерів мутагенності намагалися вирішити Ешбі і Теннат ще у далекому 1988 році (Ashby, Tennant, 1988). Аналіз сучасних наукових праць, відповідно до даного напрямку досліджень, дозволяють зробити висновки про те, що незважаючи на велику кількість розроблених *in silico* методів та підходів (Kazius al., 2006; Shen al., 2010; Lepailleur et al., 2013; Floris et al., 2017), проблема ефективного пошуку структурних попереджень мутагенності, у повній мірі, залишається ще не вирішеною. Необхідним є створення нових сучасних *in silico* методів та вдосконалення існуючих підходів для генетичної оцінки впливу факторів навколишнього середовища. В цьому контексті, вирішення нагальних питань токсикології, може бути здійснено з урахуванням досягнень в області сучасних інформаційних технологій, систем штучного інтелекту та хемоінформатики.

Список літератури / References

- Ashby, J., Tennant, R.W. (1988). Chemical structure, Salmonella mutagenicity and extent of carcinogenicity as indicators of genotoxic carcinogenesis among 222 chemicals tested in rodents by the U.S. NCI/NTP. *Mutation Research*, 204, 17–115. [https://doi.org/10.1016/0165-1218\(88\)90114-0](https://doi.org/10.1016/0165-1218(88)90114-0)
- Challa, A.P., Beam, A.L., Shen, M., Peryea, T., Lavieri, R.R., Lippmann, E.S., Aronoff, D.M. (2020). Machine learning on drug-specific data to predict small molecule teratogenicity. *Reproductive toxicology (Elmsford, N.Y.)*, 95, 148–158. <https://doi.org/10.1016/j.reprotox.2020.05.004>
- Chu, C.S.M., Simpson, J.D., O'Neill, P.M., Berry, N.G. (2021). Machine learning - Predicting Ames mutagenicity of small molecules. *Journal of molecular graphics & modelling*, 109, 108011. <https://doi.org/10.1016/j.jmgm.2021.108011>
- Cortes-Ciriano, I. (2016). Bioalerts: a python library for the derivation of structural alerts from bioactivity and toxicity data sets. *Journal of cheminformatics*, 8, 13. doi: 10.1186/s13321-016-0125-7
- Djombou Feunang, Y., Eisner, R., Knox, C., Chepelev, L., Hastings, J., Owen, G., Fahy, E., Steinbeck, C., Subramanian, S., Bolton, E., Greiner, R., Wishart, D.S. (2016). ClassyFire: automated chemical classification with a comprehensive, computable taxonomy. *Journal of cheminformatics*, 8, 61. <https://doi.org/10.1186/s13321-016-0174-y>
- EFSA Journal (2016). EFSA (European Food Safety Authority), 2016. Dietary exposure assessment to pyrrolizidine alkaloids in the European population. European Food Safety Authority. *the EFSA Journal*, 14(8), 4572. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2016.4572>
- Floris, M., Raitano, G., Medda, R., Benfenati, E. (2017). Fragment prioritization on a large mutagenicity dataset. *Molecular Informatics*, 36, 1600133. <https://doi.org/10.1002/minf.201600133>
- Hansen, K., Mika, S., Schroeter, T., Sutter, A., ter Laak, A., Steger-Hartmann, T., Heinrich, N., Müller, K.R. (2009). Benchmark data set for *in silico* prediction of Ames mutagenicity. *Journal of chemical information and modeling*, 49(9), 2077–2081. <https://doi.org/10.1021/ci900161g>
- Helma, C., Schöning, V., Drewe, J., Boss, P. (2021). A Comparison of Nine Machine Learning Mutagenicity Models and Their Application for Predicting Pyrrolizidine Alkaloids. *Frontiers in pharmacology*, 12, 708050. <https://doi.org/10.3389/fphar.2021.708050>
- Honma, M. (2020). An assessment of mutagenicity of chemical substances by (quantitative) structure-activity relationship. *Genes and environment : the official journal of the Japanese Environmental Mutagen Society*, 42, 23. <https://doi.org/10.1186/s41021-020-00163-1>
- Honma, M., Kitazawa, A., Cayley, A., Williams, R.V., Barber, C., Hanser, T., Saiakhov, R., Chakravarti, S., Myatt, G.J., Cross, K.P., Benfenati, E., Raitano, G., Mekenyan, O., Petkov, P., Bossa, C., Benigni, R., Battistelli, C.L., Giuliani, A., Tcheremenskaia, O., DeMeo, C., Norinder, U., Koga, H., Jose, C., Jeliaskova, N., Kochev, N., Paskaleva, V., Yang, Ch., Daga, P.R., Clark, R.D., Rathman, J. (2019). Improvement of quantitative structure-activity relationship (QSAR) tools for predicting Ames mutagenicity: outcomes of the Ames/QSAR International Challenge Project. *Mutagenesis*, 34(1), 3–16. <https://doi.org/10.1093/mutage/gey031>
- Kazius, J., McGuire, R., Bursi, R. (2005). Derivation and validation of toxicophores for mutagenicity prediction. *Journal of medicinal chemistry*, 48(1), 312–320. <https://doi.org/10.1021/jm040835a>
- Kazius, J., Nijssen, S., Kok, J., Bäck, T., Ijzerman, A.P. (2006). Substructure mining using elaborate chemical representation. *J. Chem. Inf. Model.* 46, 597–605. <https://doi.org/10.1021/ci0503715>
- Kislyak, S., Dugan, O., Yalovenko, O. (2024). Systems for Genetic Assessment of the Impact of Environmental Factors. *Innovative Biosystems and Bioengineering*, 8(2), 3–27. <https://doi.org/10.20535/ibb.2024.8.2.288127>
- Kislyak, S., Dugan, O., Yesypenko, R., Starosyla, D., Yalovenko, O. (2025). *In silico* the Ames Mutagenicity Predictive Model of Environment. *Innovative Biosystems and Bioengineering*, 9(2), 42–52. <https://doi.org/10.20535/ibb.2025.9.2.316239>
- Lepailleur, A., Poezevara, G., Bureau, R. (2013). Automated detection of structural alerts (chemical fragments) in (eco)toxicology. *Comput. Struct. Biotechnol. J.* 5, e201302013. <https://doi.org/10.5936/csbj.201302013>
- Maggiore, G., Vogt, M., Stumpfe, D., Bajorath, J. (2014). Molecular similarity in medicinal chemistry. *Journal of medicinal chemistry*, 57(8), 3186–3204. <https://doi.org/10.1021/jm401411z>
- Mao, J., Akhtar, J., Zhang, X., Sun, L., Guan, S., Li X., Chen, G., Liu, J., Jeon, H.N., Kim, M.S., No, K.T., Wang, G. (2021). Comprehensive strategies of machine-learning-based quantitative structure-activity relationship models. *iScience*, 24(9), 103052. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.103052>
- Mellor, C.L., Marchese Robinson, R.L., Benigni, R., Ebbrell, D., Enoch, S.J., Firman, J.W., Madden, J.C., Pawar, G., Yang, C., Cronin, M.T.D. (2019). Molecular fingerprint-derived similarity measures for

- toxicological read-across: Recommendations for optimal use. *Regulatory toxicology and pharmacology: RTP*, 101, 121–134. <https://doi.org/10.1016/j.yrtph.2018.11.002>
- Mišík, M., Nersesyan, A., Ferk, F., Holzmann, K., Krupitza, G., Herrera Morales, D., Staudinger, M., Wultsch, G., Knasmueller, S. (2022). Search for the optimal genotoxicity assay for routine testing of chemicals: Sensitivity and specificity of conventional and new test systems. *Mutation research. Genetic toxicology and environmental mutagenesis*, 881, 503524. <https://doi.org/10.1016/j.mrgentox.2022.503524>
- Müller, L., Mauthe, R.J., Riley, C.M., Andino, M.M., Antonis, D.D., Beels, C., DeGeorge, J., De Knaep, A.G., Ellison, D., Fagerland, J.A., Frank, R., Fritschel, B., Galloway, S., Harpur, E., Humfrey, C.D., Jacks, A.S., Jagota, N., Mackinnon, J., Mohan, G., Ness, D.K., O'Donovan, M.R., Smith, M.D., Vudathala, G., Yotti, L. (2006). A rationale for determining, testing, and controlling specific impurities in pharmaceuticals that possess potential for genotoxicity. *Regulatory toxicology and pharmacology: RTP*, 44(3), 198–211. <https://doi.org/10.1016/j.yrtph.2005.12.001>
- Orlov, A.A., Akhmetshin, T.N., Horvath, D., Marcou, G., Varnek, A. (2025). From High Dimensions to Human Insight: Exploring Dimensionality Reduction for Chemical Space Visualization. *Molecular informatics*, 44(1), e202400265. <https://doi.org/10.1002/minf.202400265>
- Ren, N., Atyah, M., Chen, W.Y., Zhou, C.H. (2017). The various aspects of genetic and epigenetic toxicology: testing methods and clinical applications. *Journal of translational medicine*, 15(1), 110. <https://doi.org/10.1186/s12967-017-1218-4>
- Samanipour, S., O'Brien, J.W., Reid, M.J., Thomas, K.V., Praetorius, A. (2023). From Molecular Descriptors to Intrinsic Fish Toxicity of Chemicals: An Alternative Approach to Chemical Prioritization. *Environmental science & technology*, 57(46), 17950–17958. <https://doi.org/10.1021/acs.est.2c07353>
- Shen, J., Cheng, F., Xu, Y., Li, W., Tang, Y. (2010). Estimation of ADME properties with substructure pattern recognition. *Journal of Chemical Information and Modeling*, 50, 1034–1041. <https://doi.org/10.1021/ci100104j>
- Swamidass, S.J., Chen, J., Bruand, J., Phung, P., Ralaivola, L., Baldi, P. (2005). Kernels for small molecules and the prediction of mutagenicity, toxicity and anti-cancer activity. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 21 Suppl 1, i359–i368. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bti1055>
- Tolosa, J., Serrano Candelas, E., Vallés Pardo, J.L., Goya, A., Moncho, S., Gozalbes, R., Palomino Schätzlein, M. (2023). MicotoXilico: An Interactive Database to Predict Mutagenicity, Genotoxicity, and Carcinogenicity of Mycotoxins. *Toxins*, 15(6), 355. <https://doi.org/10.3390/toxins15060355>
- Tubbs, A., Nussenzweig, A. (2017). Endogenous DNA Damage as a Source of Genomic Instability in Cancer. *Cell*, 168(4), 644–656. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.01.002>
- Turkez, H., Arslan, M.E., Ozdemir, O. (2017). Genotoxicity testing: progress and prospects for the next decade. *Expert opinion on drug metabolism & toxicology*, 13(10), 1089–1098. <https://doi.org/10.1080/17425255.2017.1375097>
- Valles, G.J., Bezsonova, I., Woodgate, R., Ashton, N.W. (2020). USP7 Is a Master Regulator of Genome Stability. *Frontiers in cell and developmental biology*, 8, 717. <https://doi.org/10.3389/fcell.2020.00717>
- Willett, P. (2014). The Calculation of Molecular Structural Similarity: Principles and Practice. *Molecular informatics*, 33(6-7), 403–413. <https://doi.org/10.1002/minf.201400024>
- Yang, H., Sun, L., Li, W., Liu, G., Tang, Y. (2018). In Silico Prediction of Chemical Toxicity for Drug Design Using Machine Learning Methods and Structural Alerts. *Frontiers in chemistry*, 6, 30. <https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00030>
- Yang, X., Zhang, Z., Li, Q., Cai, Y. (2021). Quantitative structure-activity relationship models for genotoxicity prediction based on combination evaluation strategies for toxicological alternative experiments. *Scientific reports*, 11(1), 8030. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87035-y>
- Бариляк, І.Р., Дуган, О.М. (2002). Еколого-генетичні дослідження в Україні. *Цитологія і генетика*, 5, с. 3-10. [Baryliak, I.R., Duhan, O.M. (2002). Ecological and genetic research in Ukraine. *Cytology and Genetics*, 5, 3–10 (in Ukrainian)]
- Дуган, О.М., Яловенко, О.І. (2006). Потенційна мутагенна дія інгредієнтів фарб для волосся в альтернативних тест-системах. *Проблеми екол. та мед. генетики і клін. імунології: Зб. наук. пр. К.; Льв.; Х.*, 1(64). [Duhan, O.M., Yalovenko, O.I. (2006). Potential mutagenic effect of hair dye ingredients in alternative test systems. *Problems of Ecological and Medical Genetics and Clinical Immunology: Collection of Scientific Papers. Kyiv–Luhansk–Kharkiv*, 1(64) (in Ukrainian)]
- Кисляк, С.В., Голуб, Н.Б., Дуган, О.М., Аверьянова, О.А. (2023). Моделювання молекулярної взаємодії [Електронний ресурс]: Підручник для здобувачів ступеня магістра за спеціальністю 162 «Біотехнології та біоінженерія» (Електронні текстові дані, 1 файл, 26 Мбайт). Київ: КПІ ім. Ігоря Сікорського. [Kysliak, S.V., Holub, N.B., Duhan, O.M., Averyanova, O.A. (2023). Molecular Interaction

Modeling [Electronic resource]: Textbook for Master's Degree Students, Specialty 162 "Biotechnology and Bioengineering" (Electronic text data, 1 file, 26 MB). Kyiv: Igor Sikorsky Kyiv Polytechnic Institute (in Ukrainian)]

A system for identification of structural markers of Ames mutagenicity based on similarity of xenobiotic structure fingerprints **S.V. Kislyak, O.M. Dugan, M.O. Moroz, O.I. Yalovenko**

The article focuses on the assessment of the genotoxic potential of chemical compounds that may be released into the environment. The necessity of changing the basic vector of development of modern toxicology in view of the achievements in the field of computer science and information technology is proved. In the framework of the study, attention was focused on the *in silico* approach, which allows to draw conclusions about the genotoxicity of a chemical compound in accordance with the identified functional groups that may underlie the manifestations of mutagenicity. The Ames system for determining structural markers of mutagenicity was implemented in accordance with publicly available databases of chemical compounds (EFSA, Kazius/Bursi and Hansen). The initial number of the merged dataset was increased by mycotoxins, and duplicates were removed. For each xenobiotic presented in the dataset, the mutagenic potential was determined using the *in vitro* Ames test. In order to effectively identify functional groups that may be signals of mutagenicity, it was decided to divide the xenobiotics of the combined data set into five structural classes. Such an approach to the formation of homogeneous groups of xenobiotics that may exhibit potential genotoxic properties allows us to identify structural markers of Ames mutagenicity within each class of mutagens. To obtain reliable information on the presence of a certain functional group - mutagenicity signal, taking into account the studied structural class of xenobiotics, it was proposed to use distance matrices calculated for each mutagen/non-mutagen pair of the combined data set. The similarity between the compounds was evaluated using classical similarity evaluation metrics (Tanimoto and Heming) according to the calculated three types of molecular fingerprints for each xenobiotic. The last stage of the implementation of the Ames system for detecting structural markers of mutagenicity was associated with the search for and application of an effective algorithm for visualizing multidimensional data. The literature analysis allowed us to choose the optimal algorithm for solving this problem. The chosen algorithm (t-SNE) allows multidimensional data (distance matrices for all mutagens and non-mutagens) to be represented in two-dimensional space. This visualization allows us to find all pairs (mutagen/non-mutagen) that have a sufficiently high similarity index and draw conclusions about the presence of certain functional groups that may underlie the manifestations of mutagenicity for each of the five structural classes of potential mutagens. It is quite interesting from the scientific point of view to analyze the effectiveness of using different types of structure fingerprints to identify structural warnings of Ames mutagenicity, which was carried out in the framework of this study. The result of the work is the developed software that allows determining structural markers of Ames mutagenicity based on the similarity of the structure fingerprints of chemical compounds represented in the combined data set. The possibility of using the proposed approach to solve the problem of finding cause-and-effect relationships between mutagenicity and the presence of certain functional groups in the structure of the studied xenobiotics is demonstrated.

Key words: *mutagen, mutation, genotoxicity, xenobiotic, Ames test, similarity index, QSAR model*

Cite this article: Kislyak S.V., Dugan O.M., Moroz M.O., Yalovenko O.I. (2025). A system for identification of structural markers of Ames mutagenicity based on similarity of xenobiotic structure fingerprints. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 44, p. 6-14. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-1> (in Ukrainian)

About the authors:

Kislyak S.V. - National Technical University of Ukraine "Igor Sikorsky Kyiv Polytechnic Institute", 37 Beresteysky Avenue, Kyiv, Ukraine, kisluak@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0003-2097-3793>

Dugan O.M. - National Technical University of Ukraine "Igor Sikorsky Kyiv Polytechnic Institute", 37 Beresteysky avenue, Kyiv, Ukraine, dugan51@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-5646-917X>

Moroz O.I. - National Technical University of Ukraine "Igor Sikorsky Kyiv Polytechnic Institute", 37 Beresteysky avenue, Kyiv, Ukraine, moroz.maksym@i.kpi.ua, <https://orcid.org/0009-0007-8573-0166>

Yalovenko O.I. - National Technical University of Ukraine "Igor Sikorsky Kyiv Polytechnic Institute", 37 Beresteysky avenue, Kyiv, Ukraine, yalov89@i.ua, <https://orcid.org/0000-0002-5022-143X>

Внесок авторів: Усі автори зробили рівнозначний внесок у підготовку цієї роботи. / **Authors Contribution:** All authors have contributed equally to this work.

Конфлікт інтересів: Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів. / **Conflict of Interest:** The authors declare no conflict of interest.

Received: 09.03.2025 / Revised: 07.05.2025 / Accepted: 12.05.2025

... BIOXIMIA ... BIOCHEMISTRY ...

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-2
UDC: [577.112.7+57.052]:547.75

***In silico* analysis of free heme action on the dimerization and activity of the human redox sensor PARK7**
T. Barannik, N. Karabtsova

Protein PARK7 (Parkinson disease protein 7) has several enzymatic activities and also functions as a redox sensor, copper chaperone and transcription regulator. Under oxidative stress PARK7 promotes cell survival by activating the ERK1/2 and the PIK3 signaling. PARK7 inactivation causes the reactive oxygen species accumulation and oxidative stress progression. PARK7 disorders has been revealed under neurodegenerative diseases, diabetes and other pathologies. PARK7 functioning is based on the redox changes of conserved Cys106 in the active center. In some neurodegenerative diseases, such as Parkinson's disease, the superoxidation of redox-active Cys106 is the basis of the disorder. The removal of 15 amino acid residues from C-end is an obligatory step for the proteolytic active center formation. Modifications observed under oxidative stress affect dimerization of PARK7 necessary for protein maximum activation.

Erythrocyte lysis is known to result in a significant heme accumulation but heme effect on the activity of PARK7 has not yet been investigated. Therefore, the potential heme-binding sites in PARK7 and heme binding effect on the amino acid residues were analyzed.

Structural alignment of PARK7 mutant forms with Cys53 and Cys106 substitutions and wild type has not revealed significant differences (RMSD < 0.2 Å). Two areas have been found as probable targets for heme binding in PARK7: near the C-terminal region (175-189) that is cleaved for protein activation and in the redox-center with Cys106 and His126. Heme binding to the PARK7 protein could potentially affect its activity by several mechanisms. C-end heme binding can prevent peptide removal necessary for catalytic activity. Cys106 oxidative modification to sulfinic acid could occur under low free heme level and activate PARK7 as a cytoprotector. Significant heme accumulation can result in cysteine superoxidation to sulfonic acid and disrupt PARK7 functionality. Free iron ions as products of heme degradation can compete with copper ions for Cys106 and Glu18 residues therefore inhibit PARK7 activity as SOD1 chaperon. Heme attachment to the sites of oxidation (Cys46, 53 and 106) or sumoylation (Lys130) could disrupt the regulation of PARK7 under stress. Some of the potential heme binding sites of PARK7 protein are involved in protein dimerization, so heme can block the formation of functional PARK7 dimers.

Therefore free heme accumulation could have multiple negative effect on PARK7 functioning and be one of the mechanisms of PARK7-dependent neurological disorders.

Keywords: PARK7, heme, redox regulation, dimerization, molecular docking, neurodegeneration

Cite this article: Barannik T., Karabtsova N. (2025). *In silico* analysis of free heme action on the dimerization and activity of the human redox sensor PARK7. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 44, p. 15-22. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-2>

About the authors

Barannik T.V. – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, tbarannik@karazin.ua, <http://orcid.org/0000-0002-8123-3871>

Karabtsova N.M. – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, karabtsovanadia@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0006-5196-4936>

Received: 10.03.2025 / Revised: 22.04.2025 / Accepted: 26.05.2025

Introduction

Protein PARK7 (Parkinson disease protein 7) has multiple regulatory functions as a redox sensor, metal chaperone, antioxidant or transcription co-activator (Sun, Zheng, 2023) and also reveals various enzymatic activities (EC 3.5.1.124, EC 4.2.1.130). The protective role of PARK7 under oxidative stress is associated with its effect on signaling pathways. It promotes cell survival and proliferation by activating the ERK1/2 pathway and the phosphatidylinositol 3-kinase pathway. It attenuates cell death signaling by inhibiting the activation of apoptosis-signaling kinase 1 (Liao et al., 2022). PARK7 inactivation decreases the level of Nrf2-dependent antioxidants and causes the reactive oxygen species accumulation (Neves et al, 2022). The disorders of PARK7 functioning has been revealed under neurodegenerative and oncological diseases, diabetes, heart disorders and other pathologies (Skou et al., 2024; Wilson, 2011).

PARK7 belongs to the DJ-1/ThiJ/PfpI protein family, contains β -sheets arranged in a flavodoxin-like Rossmann fold but has a C-terminal helix (α_9) required for dimerization (Smith, Wilson, 2017) PARK7

functioning is based on the redox changes of conserved Cys106 in the active center. Cys106 could be in three states - reduced (-S-), oxidized (-SO₂H) and superoxidized (-SO₃H), that affects the whole protein isoelectric point and activity (Wilson, 2011). The highest activity of PARK7 is reached under the intermediate degree of Cys106 reversible oxidation till Cys-SO₂H (sulfinic acid). The further oxidation tillsulfonic acid (Cys-SO₃H) results in the conformation changes, the increase of contact area with solvent, destabilization of the dimer and loss of defense functions (Percio et al., 2024). It has been suggested that overoxidation may cause additional loss of function through structural destabilization of the dimeric state and the active conformation of PARK7. In some neurodegenerative diseases, such as Parkinson's disease, the severe oxidation of cysteine makes a crucial contribution to the disease progression. Cys106 can undergo persulfidation forming CysS-SH, which prevents uncontrolled S-oxygenation under stress conditions (Galardon et al, 2022).

The removal of 15 amino acid residues from C-end (175-189 positions) is an obligatory step for the protease activity and active center formation with Cys106 and His126 (Chen et al., 2010). Two other cysteines (Cys46 and Cys53) could undergo S-nitrosylation and Lys130 is the site for sumoylation. Oxidative modifications and excessive sumoylation are observed under oxidative stress and affect dimerization of PARK7 with further loss of protein activity (Skou et al., 2024).

PARK7 is capable to bind heavy metals (Björkblom et al., 2013), particularly copper, using Cys106 and Glu18 as sites for coordination. PARK7 is considered to act as a copper chaperone, activating SOD1 (Giroto et al., 2014). Positions 149-150 of PARK7 are the cleavage site for CASP6 associated with neurodegeneration (Cao et al., 2012).

Oxidative stress in mammals is usually accompanied by erythrocyte lysis and hemoproteins degradation known to result in the significant accumulation of free heme in tissues (Belcher et al., 2010). But heme effect on the activity of PARK7 has not yet been investigated. Therefore, in this study, we analyzed the potential heme-binding sites in PARK7 and heme binding effect on the amino acid residues important for PARK7 dimerization and functioning.

Materials and methods

Protein annotations and sequence in *fasta format were downloaded from UniProt knowledgebase (<http://www.uniprot.org/Q99497/>). Sequence analysis for cysteine accessibility and modifications was carried out by pCysMod server (Li et al, 2021, <http://pcysmod.omicsbio.info/>).

Structures of PARK7 monomers and dimers (Table 1) in pdb format were downloaded from Protein Data Bank (PDB, <http://www.rcsb.org/>). Currently, 64 structures are known for the PARK7 protein. Three monomeric and four homodimeric structures with high resolution with or without cysteine mutations were selected for further analysis (Table 1).

Table 1. Characteristics of selected structures of human PARK7 monomers and dimers (by PDB and UniProt data, method – X-rays)

PDB ID	Resolution	Positions	Mutations	Ligands and modifications
Monomers (chain A)				
1P5F	1.10 Å	1-189	No	-
4N0M	1.95 Å	1-189	53Cys→Ala	Ligands: copper (II) ion, pentaethylene glycol
6AF7	1.30 Å	1-189	106Cys→Ser	Ligands: pentaethylene glycol, chloride ion
Dimers (chains A/B)				
1UCF	1.95 Å	1-189	No	
2R1U	1.50 Å	2-188	No	
3SF8	1.56 Å	1-189	No	Cys106 modified in chain A
2R1T	1.70 Å	2-188	Chains A, B 106Cys→Ala	Cys53 modified in chain B

Protein inter-chain contacts, hydrogen bonds and salt bridges between interacting amino acid residues in PARK7 dimers were analyzed by PDBsum server (<https://www.ebi.ac.uk/thornton-srv/databases/pdbsum/>). TM-Align tool was used for structural alignment of the selected protein models (<http://zhanglab.ccmb.med.umich.edu/TM-align/>). Structural similarity was estimated by RMSD and TM-score.

Molecular docking of heme as a ligand to the protein pdb structures was performed by two online tools. CB-Dock2 (Cavity-detection guided Blind Docking) reveals cavities and predicts docking poses by AutoDock Vina scoring (Liu et al., 2022; <https://cadd.labshare.cn/cb-dock2>). COACH-D predicts protein-ligand binding sites using templates (Wu et al., 2018; <https://yanglab.nankai.edu.cn/COACH-D/>).

Heme b structural file was downloaded from PubChem (<https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/>). Visualization of known and modeled structures in pdb-format was performed by UCSF CHIMERA (Pettersen et al., 2004).

Results and Discussion

Contact interface analysis in PARK7 dimers. According to PDBsum data, minimum 13 (in 2R1T) and maximum 15 (in 1UCF) hydrogen bonds are formed between protein chains in PARK7 dimers. There are two salt bridges in 3SF8 structure that has Cys106 mutation, three - in 1UCF and four - in 2R1T and 2R1U structures. In all selected dimers Cys53 and His126 as well as C-end residues were involved in the hydrogen inter-chain bonds formation.

Structural alignment of selected PARK7 structures. Since cysteine residues are important for the functioning of PARK7, the protein structures with cysteine mutations and modifications were compared with wild type variants. For all selected structures very high similarity was shown. RMSD for monomers was in the range from 0.11 Å for 1P5F and 6AF7 till 0.22 Å for 4N0M and 6AF7. Dimers comparison has also revealed very high similarity with minimal RMSD (0.12 Å) between 1UCF and 2R1T and maximum (0.24 Å) for pair 2R1U and 3SF8. Therefore the replacement of cysteine by small amino acids serine and alanine had no effect on PARK7 structure independently on the polarity of amino acid.

Analysis of the amino acids accessibility. PARK7 amino acid sequence analysis by pCysMod has revealed all cysteines to be poorly accessible from the surface (Fig. 1). The lowest coefficient of accessibility has been shown for Cys106 and Cys53. His126 which is also the part of the active center is much more accessible. Taking into account the involvement of these amino acids not only in redox and enzymatic activity but also in the inter-chain hydrogen bonds, they could become less accessible for binding of ligands after the formation of PARK7 dimers.

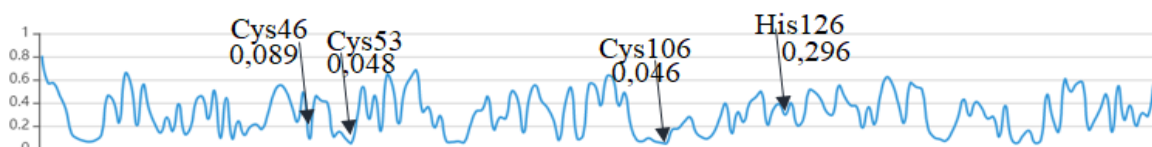


Fig. 1. The coefficients of the amino acid residues accessibility to the solvent by the analysis of PARK7 sequence (pCysMod). Cysteine residues and histidine of active site are marked

Molecular docking of heme to PARK7 monomers. Two main variants of heme binding sites have been predicted for all analyzed monomeric PARK7 structures (Table 2).

First docking area modeled by CB-Dock2 is located near cleavage site for CASP6 (positions 149-150) and carboxy-end peptide 175-189 need to be removed for activation. Leu166 mutated under neurodegeneration has also been revealed in this contact area. Second docking variant predicted by both algorithms contains two residues able to coordinate heavy metals (Glu18 and redox-active Cys106), His126 involved in enzymatic activity and Lys130 that is the site of sumoylation. Cysteines 46 and 53 have not been predicted to bind heme. No significant differences have been revealed between models with mutations (4N0M, 6AF7) and wild type protein (1P5F). The amino acids necessary for inter-chain bonds formation in PARK7 dimers (Glu15, Arg48, His126 and Arg145) have been found in both heme binding variants. According to docking results free heme accumulation could inhibit PARK7 functioning by direct blocking the enzymatic center as well as by preventing PARK7 dimerization or C-end peptide removal.

Molecular docking of heme to PARK7 dimers. PARK7 has maximum activity as a homodimer (Lv et al., 2025). Heme docking to the dimeric PARK7 structures (Table 3) has not revealed principally new docking areas comparing with monomers.

Prevalently heme binding has been asymmetrical with more contact sites in one of the chains. Some of solutions have heme bound to only one chain (data not shown). But the highest scores and the biggest contact area have been calculated for heme docking to both chains.

The mostly represented docking variant is heme binding to the active site with Cys106 and His126. Arg48 which forms hydrogen inter-chain bonds is also in heme proximity. The docking pose near C-end is possible only before the removal of the C-end peptide and could negatively affect PARK7 activation.

It's worth mentioning that cysteine, histidine and tyrosine are known to have the most ability for heme stable coordination. Cys-Pro motives are considered as heme regulatory sites and are found in various heme-sensitive proteins (Rathod et al., 2023; Zhang, 1995). In PARK7 protein 53Cys-Pro motif has not been predicted to bind heme as well as His137 and any of three tyrosine residues. His115 and Cys46 have been found in docking results, in 2R1U and 3SF8 respectively. His126 is the most close to heme residues in the majority of docking variants. Taking into account a very high affinity of histidine to heme b molecule, this type of interaction could provide the prolonged inhibition of PARK7 enzymatic activity.

One more site for potential heme binding together with Cys106 is involved in copper chaperon activity: Glu18. These copper ligands in PARK7 are necessary for SOD1 activation therefore superoxide

elimination under oxidative stress. Competition of heme and copper for regulatory sites could enhance prooxidant reactions in tissues. PARK7 is known to be abundant in nervous tissue, kidneys and heart.

The alternative way for PARK7 inactivation under excess heme prooxidant action is over-oxidation of Cys106 till sulfonic acid with full inactivation of protein antioxidant properties.

Table 2. Putative sites of heme binding to PARK7 monomers (chain A). The variants with the highest scores of binding energy and size of the contact area predicted by two algorithms. Amino acid residues involved in the covalent modifications or inter-chain binding are marked in bold, residues of the C-end peptide are underlined

PDB ID, docking site	Residues predicted to contact with heme	Online tool and docking solution
1P5F	1 Lys122 Glu143 Asn144 Arg145 Val146 Glu147 Lys148 Asp149 Leu153 Phe162 Glu163 Phe164 Leu166 Ala167 Ile168 Glu170 Ala171 <u>Lys175 Ala178 Ala179 Lys182 Leu187</u>	CB-Dock2: Vina score – 8,0; Cavity volume 147 Å ³
	2 Gly13 Glu15 Glu18 Ser47 Arg48 Gly75 Asn76 Leu77 Ala79 Gln80 Asn81 Ser83 Glu84 Cys106 Ala107 Thr110 Ala111 His126 Pro127 Leu128 Ala129 Lys130 Asp131 Lys132 Met133 Gly157 Pro158	CB-Dock2: Vina score – 5,2; Cavity volume 786 Å ³
	Glu18 Gly74 Gly75 Asn76 Cys106 Ala107 His126 Leu128 Ala129 Lys132 Pro158	COACH-D: C-Score 0.65, Cluster size 41
4N0M	1 Glu143 Asn144 Arg145 Val146 Glu147 Lys148 Leu153 Gly159 Phe162 Glu163 Leu166 Ala167 Glu170 Ala171 <u>Lys175 Ala178 Ala179 Lys182 Leu187 Lys188</u>	CB-Dock2: Vina score – 7,1; Cavity volume 124 Å ³
	2 Gly13 Glu15 Glu18 Ser47 Arg48 Gly74 Gly75 Asn76 Leu77 Gln80 Cys106 Ala107 Thr110 His126 Pro127 Leu128 Ala129 Lys130 Asp131 Lys132	CB-Dock2: Vina score – 6,4; Cavity volume 319 Å ³
	Glu18 Gly74 Gly75 Asn76 Cys106 Ala107 His126 Leu128 Ala129 Lys132 Pro158	COACH-D: C-Score 0.67; Cluster size 40
6AF7	1 Asn144 Arg145 Val146 Glu147 Lys148 Asp149 Gly150 Leu153 Phe162 Glu163 Leu166 Ala167 Ile168 Glu170 Ala171 Leu172 <u>Lys175 Ala178 Ala179 Lys182 Leu187 Lys188</u>	CB-Dock2: Vina score – 7,6; Cavity volume 85 Å ³
	2 Lys12 Gly13 Ala14 Glu15 Met17 Glu18 Ser47 Arg48 Gly74 Gly75 Asn76 Leu77 Gly78 Ala79 Gln80 Asn81 Ser83 Ser106 Ala107 Thr110 His126 Leu128 Ala129 Lys132 Arg156 Gly157 Pro158 Gly159	CB-Dock2: Vina score – 6,0; Cavity volume 799 Å ³
	Glu18 Gly74 Gly75 Asn76 Ser106 Ala107 His126 Leu128 Ala129 Lys132 Pro158	COACH-D: C-Score 0.42; Cluster size 39

Cys106 modification (3SF8) or substitution (2R1T) have not significantly affect location of the heme binding sites but could weaken heme coordination. There are two main binding area for heme: docking site near Arg145 with C-end peptide in proximity. And the combination of N-end amino acid residues including Glu18 able to bind heavy metals as well Cys106 and His126 important for formation of active site together with Arg28 and Arg48 necessary for the interchain hydrogen bonds. N-end amino acids have been found in heme contact area much often in monomers but not in dimers.

Therefore, two main variants of heme docking have been predicted for PARK7 both monomers and dimers – near active center and near C-end peptide (Fig.2). But the binding energy as well as contact surface area are much more favorable for heme binding by PARK7 dimers.

Heme has a plane rigid tetrapyrrol ring with Fe-ion able to electron transfer. Four coordination places are occupied by the nitrogen and two more are available for coordination with proteins or small ligands. Free heme acts as a detergent and prooxidant and can bind hydrophobic structures and oxidize cell components under hemeprotein degradation. Proteins coordinate heme iron through histidine, tyrosine or cysteine (Wißbrock et al., 2019).

Docking areas have revealed mostly hydrophobic and positively charged amino acids such as lysine, arginine, and histidine, able to attract carboxyl groups of heme. However, in the absence of residues that bind heme strongly (cysteine, histidine, tyrosine), the interaction through hydrophobic residues is unstable. When heme is attached to the PARK7 dimer, it binds to the chains not symmetrically: with one chain more than with another. By attaching to residues that interact between monomers during dimerization, heme can probably prevent the formation of dimers. This can lead to structural instability, which will negatively affect the activity of the protein.

Table 3. Putative sites of heme binding to PARK7 dimers (chains A/B). The variants with the high binding energy and the biggest size of the contact area predicted by CB-Dock2 and COACH-D

PDB ID, docking site		Residues predicted to contact with heme (chain A / B)	Online tool and docking scores
1UCF	1	A: Ile21 Glu143 Asn144 Arg145 Val146 Pro158 Gly159 Thr160 Ser161 Phe162 Glu163 Leu166 Ala167 Glu170 <u>Lys182 Leu187 Lys188</u> B: Ile21 Arg145 Pro158 Gly159 Thr160 Ser161 Phe162 Glu163 Leu166 <u>Lys182 Leu187 Lys188</u>	CB-Dock2: Vina score -7,1; Cavity volume 287 Å ³
	2	A: Arg28 <u>Gln180 Pro184 Leu185</u> B: Gly13 Glu15 Glu18 Ser47 Arg48 Gly74-75 Asn76 Leu77 Gly78 Ala79 Gln80 Asn81 Ser83 Glu84 Cys106 Ala107 His126 Pro127 Leu128 Ala129 Lys130 Asp131 Lys132 Pro158	CB-Dock2: Vina score -5,6; Cavity volume 1029 Å ³
		A: Arg28 Pro184 B: Glu15 Glu18 Gly74 Asn76 Cys106 Ala107 His126 Leu128 Pro158	COACH-D: C-Score 0.74; Cluster size 81
2R1U	1	A: <u>Lys188</u> B: Asn144 Arg145 Val146 Glu147 Lys148 Leu153 Gly159 Phe162 Glu163 Phe164 Leu166 Ala167 Glu170 <u>Lys175 Ala178 Ala179 Lys182 Leu187 Lys188</u>	CB-Dock2: Vina score -6,8; Cavity volume 324 Å ³
	2	A: Arg28 Gln180 Pro184 Leu185 B: Gly13 Glu15 Glu18 Ser47 Arg48 Gly74-75 Asn76 Leu77 Gly78 Ala79 Gln80 Ser83 Glu84 Cys106 Ala107 Thr110 Leu113 Ala114 His115 Glu116 His126 Leu128 Ala129 Asp131 Lys132 Asn135 Pro158	CB-Dock2: Vina score -5,; Cavity volume 1190 Å ³
		A: Glu15 Glu18 Gly74-75 Asn76 Cys106His126 Leu128 Ala129 Pro158 B: Arg28 Pro184	COACH-D: C-Score 0.74; Cluster size 75
3SF8	1	A: Arg28 Val181 Pro184 Leu185 B: Gly13 Ala14 Glu15 Glu18 Ser47 Arg48 Gly74-75 Asn76 Leu77 Gly78 Ala79 Gln80 Cys106 Ala107 Thr110 His126 Pro127Leu128 Ala129 Lys130 Asp131 Lys132 Met133 Pro158	CB-Dock2: Vina score -7,9; Cavity volume 877 Å ³
		A: Arg28 Pro184 B: Glu15 Glu18 Gly74-75 Asn76 Cys106 Ala107 His126 Leu128 Pro158	COACH-D: C-Score 0.74, Cluster size 75
	2	A: Glu143 Asn144 Arg145 Val146 Glu147 Gly159 Phe162 Glu163 Phe164 Leu166 Ala167 Glu170 <u>Lys175 Ala178-179 Lys182 Leu187 Lys188 Asp189</u> B: Glu143 Asn144 Arg145 Val146 Phe162 Glu163 Phe164 Leu166 Ala167 Lys182 Leu187 Lys188	CB-Dock2: Vina score -6,6; Cavity volume 378 Å ³
2R1T (106 C→A)	1	A: Ile21 Arg145 Gly157 Pro158 Gly159 Thr160 Ser161 Phe162 Glu163 Leu166 <u>Lys182 Val186 Leu187 Lys188</u> B: Arg145 Gly159 Thr160 Phe162 Glu163 Phe164 Leu166 Ala167 <u>Lys182 Val186 Leu187 Lys188</u>	CB-Dock2: Vina score -7,6; Cavity volume 85 Å ³
	2	A: Gly13 Glu15 Glu18 Ser47 Arg48 Gly74-75 Asn76 Leu77 Gly78 Ala79 Gln80 Asn81 Ser83 Glu84 Ala106 Ala107 Thr110 His126 Leu128 Ala129 Lys130 Asp131 Lys132 Met133 Asn135 Arg156 Gly157 Pro158 B: Arg28 <u>Pro184 Leu185</u>	CB-Dock2: Vina score -6,0; Cavity volume 799 Å ³
		A: Glu15 Glu18 Gly75 Asn76 Ala106His126 Leu128 Ala129 Pro158 B: Arg28 <u>Pro184</u>	COACH-D: C-Score 0.74, Cluster size 75

Summarizing the results of molecular docking studies, it could be assumed that heme binding to the PARK7 protein could potentially affect its activity by several mechanisms. First, the C-terminus in the full sequence of the PARK7 protein that is a putative heme binding site according to docking results, may prevent protein activation through proteolysis. Second target is Cys106. Under conditions of insignificant hemolysis and low oxidative stress heme can perform a signaling role and activate PARK7 through moderate modification of redox-active cysteine to sulfinic acid, that contributes to its cytoprotective activity. However, increased intravascular hemolysis and significant accumulation of free heme in tissues together with high level of reactive oxygen species, results in cysteines oxidation to sulfonic acid. Cys106 peroxidation will lead to a disruption of PARK7 functionality as a redox sensor and block the activation of Akt- and Nrf2-dependent signaling pathways, critically important for antioxidant functions. A similar inhibition can be caused by free iron as products of heme degradation. The iron ions could bind to the Cys106 and Glu18 residues competing with copper ions therefore inhibiting PARK7 chaperon activity towards antioxidant enzyme SOD1. An additional mechanism of heme effect is the inhibition of post-

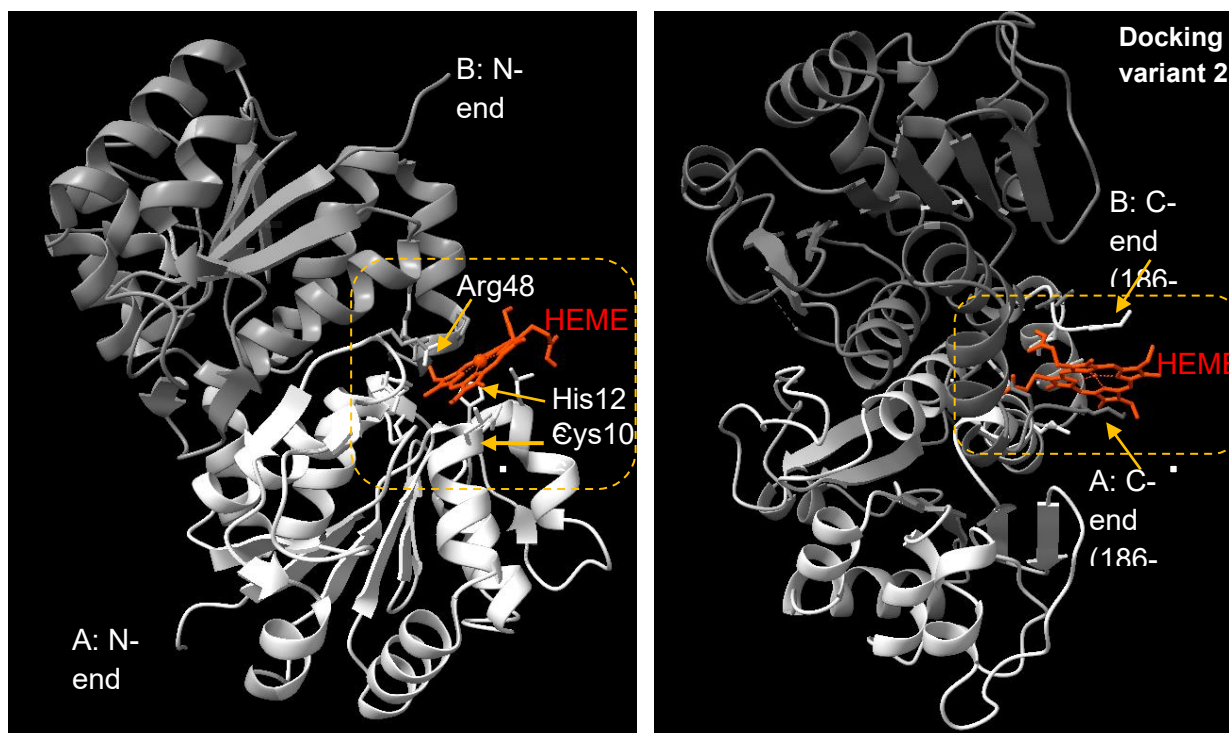


Fig. 2. Two main variants of the heme binding sites predicted for PARK7 dimers. 1UCF structure used as an example translational modifications of the PARK7 protein. Heme attachment to the sites of phosphorylation or sumoylation could interfere normal maturation and regulation of PARK7 under stress.

Conclusions

Structural alignment of PARK7 protein mutant forms with Cys53 and Cys106 substitutions with PARK7 wild type without modifications has not revealed significant differences (RMSD<0.2Å).

Two areas are the most probable targets for heme binding in PARK7. First one is near the C-terminal region so heme may prevent the cleavage of this region necessary for protein activation. Second binding site is in the redox-center with Cys106 and His126. Partial oxidation of redox-active Cys106 till sulfinic acid could take place under low heme level and provide PARK7 activation. Under intense hemolysis and high concentrations of reactive oxygen species, Cys106 could be further oxidized till sulfonic acid that makes PARK7 totally inactivated.

Some of the potential heme binding sites of PARK7 protein are involved in protein dimerization, so heme accumulation could prevent the formation of functional PARK7 dimers.

Heme attachment at the sites of PARK7 post-translational modifications or in proximity to them could destabilize the regulation of protein activity.

Therefore, in general PARK7 activity could be dependent on free heme concentration. A long-term heme accumulation could have multiple negative effects on PARK7 functioning and be one of the mechanisms of PARK7-dependent neurological disorders.

References

- Belcher, J. D., Beckman, J. D., Balla, G., Balla, J., Vercellotti, G. (2010). Heme degradation and vascular injury. *Antioxidants & Redox Signaling*, 12(2), 233–248. <https://doi.org/10.1089/ars.2009.2822>
- Björkblom, B., Adilbayeva, A., Maple-Grødem, J., Piston, D., Ökvist, M., Xu, X. M., Brede, C., Larsen, J.P., Møller, S.G. (2013). Parkinson disease protein DJ-1 binds metals and protects against metal-induced cytotoxicity. *Journal of Biological Chemistry*, 288(31), 22809–22820. <https://doi.org/10.1074/jbc.M113.482091>
- Cao, Q., Wang, X. J., Liu, C. W., Liu, D. F., Li, L. F., Gao, Y. Q., Su, X. D. (2012). Inhibitory mechanism of caspase-6 phosphorylation revealed by crystal structures, molecular dynamics simulations, and biochemical assays. *Journal of Biological Chemistry*, 287(19), 15371–15379. <https://doi.org/10.1074/jbc.M112.351213>

- Chen, J., Li, L., Chin, L.S. (2010). Parkinson disease protein DJ-1 converts from a zymogen to a protease by carboxyl-terminal cleavage. *Human Molecular Genetics*, 19(12), 2395–2408. <https://doi.org/10.1093/hmg/ddq113>
- Galardon, E., Mathas, N., Padovani, D., Le Corre, L., Poncet, G., Dairou, J. (2022). Persulfidation of DJ-1: Mechanism and consequences. *Biomolecules*, 13(1), 27. <https://doi.org/10.3390/biom13010027>
- Giroto, S., Cendron, L., Bisaglia, M., Tessari, I., Mammi, S., Zanotti, G., Bubacco, L. (2014). DJ-1 is a copper chaperone acting on SOD1 activation. *Journal of Biological Chemistry*, 289(15), 10887–10899. <https://doi.org/10.1074/jbc.M113.535112>
- Li, S., Yu, K., Wu, G., Zhang, Q., Wang, P., Zheng, J., Liu, Z.X., Wang, J., Gao, X., Cheng, H. (2021). pCysMod: Prediction of Multiple Cysteine Modifications Based on Deep Learning Framework. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 9, 617366. <https://doi.org/10.3389/fcell.2021.617366>
- Liao, T., Xu, X., Ye, X., Yan, J. (2022). DJ-1 upregulates the Nrf2/GPX4 signal pathway to inhibit trophoblast ferroptosis in the pathogenesis of preeclampsia. *Scientific Reports*, 12(1), 2934. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07065-y>
- Liu, Y., Yang, X., Gan, J., Chen, S., Xiao, Z. X., Cao, Y. (2022). CB-Dock2: improved protein-ligand blind docking by integrating cavity detection, docking and homologous template fitting. *Nucleic Acids Research*, 50(1), 159–164. <https://doi.org/10.1093/nar/gkac394>
- Lv, L., Zhang, H., Tan, J., Wang, C. (2025). Neuroprotective role and mechanistic insights of DJ-1 dimerization in Parkinson's disease. *Cell Communication and Signaling*, 23(1), 129. <https://doi.org/10.1186/s12964-025-02136-9>
- Neves, M., Grãos, M., Anjo, S.I., Manadas, B. (2022). Modulation of signaling pathways by DJ-1: An updated overview. *Redox Biology*, 51, 102283. <https://doi.org/10.1016/j.redox.2022.102283>
- Percio, A., Cicchinelli, M., Masci, D., Summo, M., Urbani, A., Greco, V. (2024). Oxidative Cysteine Post Translational Modifications Drive the Redox Code Underlying Neurodegeneration and Amyotrophic Lateral Sclerosis. *Antioxidants (Basel)*, 13(8), 883. <https://doi.org/10.3390/antiox13080883>
- Pettersen, E.F., Goddard, T.D., Huang, C.C., Couch, G.S., Greenblatt, D.M., Meng, E.C., Ferrin, T.E. (2004). UCSF Chimera – a visualization system for exploratory research and analysis. *Journal of Computational Chemistry*, 25(13), 1605–1612. <https://doi.org/10.1002/jcc.20084>
- Wu, Q., Peng, Z., Zhang, Y., Yang, J. (2018). COACH-D: improved protein-ligand binding site prediction with refined ligand-binding poses through molecular docking. *Nucleic Acids Research*, 46, 438–442. <https://doi.org/10.1093/nar/gky439>
- Rathod, D.C., Vaidya, S.M., Hopp, M.T., Kühl, T., Imhof, D. (2023). Shapes and patterns of heme-binding motifs in mammalian heme-binding proteins. *Biomolecules*, 13(7), 1031. <https://doi.org/10.3390/biom13071031>
- Skou, L.D., Johansen, S.K., Okarmus, J., Meyer, M. (2024). Pathogenesis of DJ-1/PARK7-Mediated Parkinson's Disease. *Cells*, 13(4), 296. <https://doi.org/10.3390/cells13040296>
- Smith, N., Wilson, M.A. (2017). Structural Biology of the DJ-1 Superfamily. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 1037, 5–24. https://doi.org/10.1007/978-981-10-6583-5_2
- Sun, M.E., Zheng, Q. (2023). The Tale of DJ-1 (PARK7): A Swiss army knife in biomedical and psychological research. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(8), 7409. <https://doi.org/10.3390/ijms24087409>
- Wilson, M.A. (2011). The role of cysteine oxidation in DJ-1 function and dysfunction. *Antioxidants & Redox Signaling*, 15(1), 111–122. <https://doi.org/10.1089/ars.2010.3481>
- Wißbrock, A., Paul George, A. A., Brewitz, H. H., Kühl, T., Imhof, D. (2019). The molecular basis of transient heme-protein interactions: analysis, concept and implementation. *Bioscience Reports*, 39(1), BSR20181940. <https://doi.org/10.1042/BSR20181940>
- Zhang, L., Guarente, L. (1995). Heme binds to a short sequence that serves a regulatory function in diverse proteins. *The EMBO Journal*, 14, 313–320. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1995.tb07005.x>

In silico аналіз дії вільного гему на димеризацію та активність редокс-сенсора PARK7 людини
Т. Бараннік, Н. Карабцова

Білок PARK7 (білок хвороби Паркінсона 7) має кілька ферментативних активностей, а також функціонує як редокс-сенсор, мідний шаперон і регулятор транскрипції. В умовах оксидативного стресу PARK7 сприяє виживанню клітин шляхом активації ERK1/2 і PIK3 сигналінга. Інактивація PARK7 викликає накопичення активних форм кисню та прогресування оксидативного стресу. Порушення пов'язані з PARK7 виявлені при нейродегенеративних захворюваннях, діабеті та інших патологіях. Функціонування PARK7 базується на окисно-відновних змінах консервативного Cys106 в активному центрі. При деяких нейродегенеративних захворюваннях, таких як хвороба Паркінсона, суперокислення редокс-активного Cys106 є основою розладу. Видалення 15 амінокислотних залишків

з С-кінця є обов'язковим етапом формування протеолітичного активного центру. Модифікації, що відбуваються під час оксидативного стресу, впливають на димеризацію PARK7, необхідну для максимальної активації білка.

Відомо, що лізис еритроцитів призводить до значного накопичення гему, але вплив гему на активність PARK7 на цей момент не досліджено. Отже, у роботі були проаналізовані потенційні сайти зв'язування гема в PARK7 і ефект зв'язування гема з амінокислотними залишками.

Структурне вирівнювання мутантних форм PARK7 із замінами Cys53 і Cys106 з білком дикого типу не показало значущих відмінностей (RMSD < 0,2 Å). За результатами молекулярного докінгу дві області є ймовірними мішенями для зв'язування гему у PARK7: поблизу С-кінцевої ділянки (175-189), яка видаляється для активації білка, і в редокс-центрі з Cys106 і His126. Зв'язування гему з білком PARK7 потенційно може впливати на його активність за допомогою кількох механізмів. Зв'язування гема на С-кінці може запобігти видаленню пептида, що необхідно для каталітичної активності. Окислювальна модифікація Cys106 до сульфінової кислоти може відбуватися за низького рівня вільного гему та активувати PARK7, який буде діяти як цитопротектор. Значне накопичення гему може призвести до суперокислення цистеїну до сульфонових кислот та порушити функціональність PARK7. Вільні іони заліза як продукти деградації гему можуть конкурувати з іонами міді за залишки Cys106 і Glu18, і таким чином інгібувати активність PARK7 як шаперона SOD1. Приєднання гему до сайтів окислення (Cys46, 53 і 106) або сумоїлювання (Lys130) може порушити регуляцію PARK7 під час стресу. Деякі з потенційних сайтів зв'язування гема білком PARK7 беруть участь у димеризації, тому гем може блокувати утворення функціональних димерів PARK7.

Отже накопичення вільного гему може мати множинний негативний вплив на функціонування PARK7 і бути одним із механізмів PARK7-залежних неврологічних розладів.

Ключові слова: PARK7, гем, редокс-регуляція, димеризація, молекулярний докінг, нейродегенерація

Цитування: Barannik T., Karabtsova N. *In silico analysis of free heme action on the dimerization and activity of the human redox sensor PARK7*. Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44, с. 15-22. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-2>

Про авторів:

Бараннік Т.В. – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, пл. Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, tbarannik@karazin.ua, <http://orcid.org/0000-0002-8123-3871>

Карабцова Н.М. – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, пл. Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, karabtsovanadia@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0006-5196-4936>

Authors contribution: All authors have contributed equally to this work. / **Внесок авторів:** Усі автори зробили рівнозначний внесок у підготовку цієї роботи.

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest. / **Конфлікт інтересів:** Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів

Подано до редакції: 10.10.2025 / **Прорецензовано:** 22.04.2025 / **Прийнято до друку:** 26.05.2025

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-3
UDC: 619:614.31:631.57+ 579.253.4

Evolution of metallo-beta-lactamases in focus of the antibiotic resistance problem V.B. Moskalov, I.V. Kadenko, A.M. Mukhin

The article considers the place of metallo-beta-lactamases among the mechanisms of antibiotic resistance. These enzymes have important differences from serine beta-lactamases, which affect the mechanism of their catalytic activity, inhibition, rate of spread and evolution. The history of the study and the social significance of antibiotic resistance in general and beta-lactamases in particular are described. The classifications of enzymes that hydrolyze the beta-lactam ring are presented, the structure of the reaction center of metallo-beta-lactamases and a hypothetical model of its functioning are described. Two fundamentally different mechanisms of inhibition of metallo-beta-lactamases (zinc-dependent and zinc-independent) and their consequences for the development of therapeutic strategies are also considered. Metallo-beta-lactamases were distributed among non-pathogenic natural populations of bacteria, and then began to spread to pathogenic ones (initially gram-negative), which determines the importance of their study from the point of view of public health. The high rate of spread of these enzymes is due to their localization in structures such as integrons, insertion sequences and conjugation plasmids and can be illustrated by the example of the NDM enzyme, first isolated in New Delhi in 2009, which spread throughout the world in ten years and formed three dozen mutant variants. The fact that metallo-beta-lactamases arose in evolution twice is almost proven. Today, the phylogenetic relationships between different representatives of this enzyme family have been more precisely clarified and the presence of ten monophyletic groups has been established. The data presented in the article can serve as a starting point for planning comprehensive work on predicting the evolution of metallo-beta-lactamases, which carry serious risks for the treatment of infectious diseases.

Keywords: mechanisms of antibiotic resistance, molecular evolution of bacteria, molecular adaptations

Cite this article: Moskalov V.B., Kadenko I.V., Mukhin A.M. (2025). Evolution of metallo-beta-lactamases in focus of the antibiotic resistance problem. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 44, p. 23-31. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-3>

About the authors

Moskalov V.B. – Municipal Establishment "Kharkiv Humanitarian-Pedagogical Academy" of Kharkiv Regional Council, 7 Rustaveli lane, Kharkiv, Ukraine, 61001, vitmoskalov93@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-9831-3173>
Kadenko I.V. – Municipal Establishment "Kharkiv Humanitarian-Pedagogical Academy" of Kharkiv Regional Council, 7 Rustaveli lane, Kharkiv, Ukraine, 61001, kadenko19@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0002-6525-3485>
Mukhin A.M. – Municipal Establishment "Kharkiv Humanitarian-Pedagogical Academy" of Kharkiv Regional Council, 7 Rustaveli lane, Kharkiv, Ukraine, 61001, andrey380959316511@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0006-1694-6492>

Received: 10.03.2025 / Revised: 22.04.2025 / Accepted: 26.05.2025

Introduction

Antibiotics have played a major role in reducing human mortality from bacterial infections and have continued to save countless lives every day for more than 75 years since the start of their commercial use. Today, antibiotics are widely used to treat a wide range of infectious diseases, including urinary tract infections, skin and soft tissue infections, pneumonia, endocarditis, meningitis, and sepsis, as well as they are necessary for routine and complex medical procedures, including surgery (Banin, 2017). It is obvious that the success of medicine and the maintenance of public health depend on the effectiveness of antibiotics. However, almost immediately after the advent of antibiotics, the phenomenon of antibiotic resistance arose, calling into question the success of antibiotic therapy. The development of new drugs has been a key strategy for breaking through antibiotic resistance. However, as the mechanisms of antibiotic resistance development accelerate and the entry of new antibiotics into the market slows, this strategy is becoming less effective (Banin, 2017). A recent UK government-funded O'Neill report estimated that by 2050, around 10 million people a year will die from antibiotic-resistant infections (O'Neill, 2014). This requires a detailed analysis of the resistance molecular aspects and the issues of their evolution and spread to develop new strategies for anti-infective medicine.

The molecular mechanisms of antibiotic resistance in bacteria are quite diverse, but they can be divided into three main groups: (I) preventing contact of the cell contents with the antibiotic; (II) modification of targets; and (III) inactivation or destruction of the antibiotic molecule (Church, 2021; Urban-Chmiel, 2021; Lin, 2015). The first group of mechanisms includes in particular the biofilm formation as well as the efflux pumps work. The biofilm is a surface-attached community of bacterial cells that forms a protective

extracellular polymer matrix around themselves, which reduces the diffusion of antimicrobial molecules. The efflux pumps remove antibiotic molecules from the periplasm of gram-negative bacteria or the cytoplasm of gram-positive bacteria, preventing the achievement of an effective concentration of this substance in the cell (Banin, 2017; Church, 2021; Urban-Chmiel, 2021; Frieri, 2017). Among the mechanisms of the second group, it is worth noting the protection of the target by additional molecules, non-genetically induced modification of the target site, mutations of the target site, enzymatic changes in target sites, and complete replacement or bypass of the target in metabolic pathways (Banin, 2017; MacGowan, 2017; Church, 2021; Urban-Chmiel, 2021; Frieri, 2017). In this article, we will focus on one of the mechanisms of the third group, which involves the inactivation or destruction of the antibiotic molecule, on beta-lactamases, namely, metallo-beta-lactamases (MacGowan, 2017; Church, 2021; Urban-Chmiel, 2021).

The study of the spread of antibiotic resistance among bacteria potentially pathogenic to humans began with the discovery of the role of uncontrolled use of antibiotics in animal husbandry (Frieri, 2017; Podolsky, 2018; Church, 2021). Then, an increasing prevalence of "gram-negative" infections was established in hospitalized patients. This is probably due to the more efficient operation of their efflux pumps. The discovery in the 1960s of a plasmid-mediated resistance to multiple antibacterial agents led to the concept of "superbug". The term "superbug" was coined by John Osmundsen in 1966 while analyzing Anderson's work on plasmid-mediated bacterial resistance to several antibacterial agents, who was concerned about the risk of the release into the environment of resistant bacteria created by artificial selection in the laboratory (Osmundsen, 1966; Podolsky, 2018). At the same time, the question about the risk of an epidemic of drug resistance among microbes was raised around the world, i.e. multiple drug resistance was a global problem for humanity. In the 1980s, Stuart Levy and his colleagues summarized the factors contributing to the spread of antibiotic resistance known at that time, highlighting: the use of antibiotics without a prescription, as growth promoters in agribusiness, in cases where they are ineffective or not needed (e.g., infectious diseases caused by viruses, before the bacterial component is involved), and marketing strategies for antibiotics as "miracle drugs" (Levy, 1981; Podolsky, 2018). This made it possible to propose measures to reduce the intensity of the antibiotic resistance spread, including: training of medical personnel, veterinarians and agricultural workers in the rational use of antimicrobials, monitoring the use of antimicrobials and traces of their use in agricultural products, and surveillance of new resistant organisms. At the same time, the slowdown in the rate at which new antimicrobial drugs are brought to market is leading to a lag in the race between new superbugs and effective antibiotics. Today, an important aspect of studying the evolution of antibiotic resistance is the context of global climate change (Podolsky, 2018).

The high rate of antibiotic resistance spread in bacterial populations is associated with both the intense pressure of antibiotics as a selection factor and the significant rate of horizontal gene transfer by conjugation of plasmids (*Enterococcus spp.*, *Staphylococcus spp.*, *Streptococcus spp.*) and transposons (*Listeria*), transduction and transformation in these populations (Urban-Chmiel, 2021; Sabtu, 2015). The efficiency and speed of the resistant phenotype spread to populations of previously susceptible species are difficult to predict today. Thus, the beta-lactamase gene from staphylococci (e.g. *blaZ*) spreads very successfully in populations of *Staphylococcus aureus*, *Haemophilus influenzae* and many bacteria of the Enterobacteriaceae family, but is not found among enterococci (Charpentier, 1999; Olsen, 2006). At the same time, enterococci's genes of resistance to vancomycin (such as *vanA*) are not found in populations of *Staphylococcus aureus*. (Charpentier, 1999). The facts described indicate the importance of a comprehensive assessment of the change and spread of individual antibiotic resistance mechanisms.

Among the wide range of molecular mechanisms of antibiotic resistance, metallo-beta-lactamases are perhaps the most alarming. This is due to a number of reasons: a unique mechanism of catalytic activity, multiple drug resistance, and a high rate of spread (Boyd, 2020). In view of the above circumstances, a generalization of the available information on the evolution of metallo-beta-lactamases seems relevant.

The article analyzes the variability of metallo-beta-lactamases, their consequences for catalytic activity and the outcome of interactions with inhibitors, as well as the spread of new gene variants among bacterial populations and possible directions of further evolution.

Molecular variability, catalysis and inhibition of metallo-beta-lactamases

Beta-lactamases belong to group III of antibiotic resistance mechanisms, since they catalyze the destruction of the beta-lactam ring and, as a result, the inactivation of beta-lactam antibiotics. These enzymes have become known shortly after the first use of antibiotics with the discovery of penicillinase (beta-lactamase) in 1940 (Munita, 2016; Blair, 2015). To date, extended-spectrum beta-lactamases (ESBLs) that exhibit activity against the new generation of antibiotics such as oxyminocephalosporins have been identified. The spread

of diverse ESBLs and carbapenemases, oxacillinases (OXA) and NDM enzymes in Gram-negative bacteria such as *Klebsiella pneumoniae*, *Escherichia coli*, *Pseudomonas aeruginosa* and *Acinetobacter baumannii* leads to the emergence of isolates resistant to all beta-lactam antibiotics, which has serious implications for the treatment of severe infections and poses a threat to public health. Genes encoding ESBLs have been disseminated by gene escape from the chromosome of soil bacteria *Kluyvera spp.* of Enterobacteriaceae family, related to *Escherichia coli* (Munita, 2016; Blair, 2015). This escape has been facilitated by insertional sequences, particularly ISEcp1, with subsequent transfer by conjugative plasmids to many bacterial species. For example, the *bla^{CTX-M14}* gene is frequently associated with the IncK pCT plasmid in human, animal, and environmental isolates of bacteria (Blair, 2015).

Today, there are many classifications of beta-lactamases, but the main one is revised Ambler classification, according to which metallo-beta-lactamases belong to class B (last column in Fig. 1) in contrast to classes A, C and D, which include serine beta-lactamases (Ambler, 1980; Hall, 2005). Metallo-beta-lactamases are inhibited by chelating agents such as ethylenediaminetetraacetic acid, but not serine lactamase inhibitors such as clavulanic acid, sulbactam, or tazobactam. They are also not inhibited by NXL104, which inhibits class A and C enzymes (Munita, 2016; Palzkill, 2013).

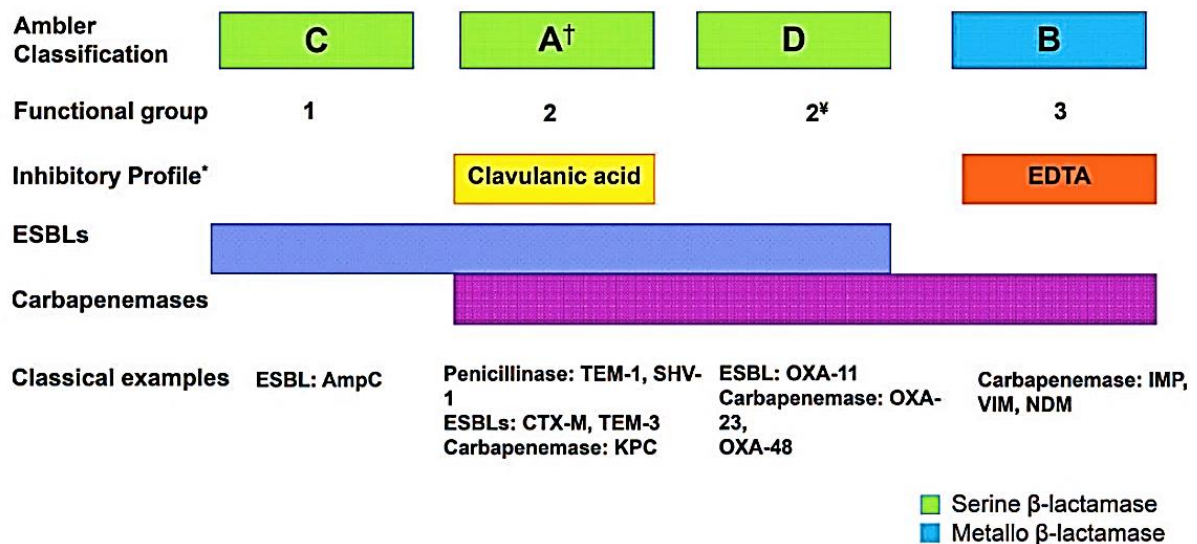


Fig. 1. Common classifications of beta-lactamases (Munita, 2016)

Class B beta-lactamases, or metallo-beta-lactamases, require zinc ions to catalyze the hydrolysis of beta-lactams and have no structural homology to serine beta-lactamases of other classes. Class B enzymes can be divided into three subclasses B₁, B₂, and B₃ based on their amino acid sequences, substrate profile, and metal ion-binding amino acids (Page, 2008). Table 1 shows the amino acid residues that are part of the reaction centers of various subclasses of these enzymes and ensure the work of zinc ions.

Table 1. Amino acid surpluses that participate in the coordination of zinc (Page, 2008)

Subclass	First ion Zn ²⁺			Second ion Zn ²⁺		
B ₁	His116	His118	His196	Asp120	Cys221	His263
B ₂	Asn116	His118	His196	Asp120	Cys221	His263
B ₃	His/Gln116	His118	His196	Asp120	His121	His263

Note. His – Histidine, Asn – Asparagine, Gln – Glutamine, Asp – Aspartic acid, Cys – Cysteine

The role of zinc ions in the mechanism of catalysis has not been fully established. It is likely similar to zinc peptidases such as carboxypeptidase A and thermolysin: after substrate binding, a zinc-bound water molecule, deprotonated by the Asp120 residue, attacks the carbonyl center with the formation of a negatively charged tetrahedral intermediate, which is stabilized by its interaction with the metal ion. Then the Asp120 residue donates a proton to the nitrogen, which ensures the cleavage of the C–N bond with subsequent cleavage of the product from the active site of the enzyme. The main drawback of this model is the stage of

removing the proton from the water bound to the zinc, since it is already ionized (Palzkill, 2013; Walsh, 2005; Page, 2008; Bebrone, 2007). The active sites of zinc-ion enzymes (marked by dark blue spheres) of the three class B subclasses are shown in Fig. 2. As we can see in the figure, enzymes of subclasses B₁ and B₃ usually contain two zinc ions in their composition, and subclass B₂ contains only one. Amino acids 120, 263 are obligatory, and amino acids 221 and 121 are optional, in coordinating the zinc ion, which is common to all forms of the enzyme. The second zinc atom in both forms of the enzyme for which it is characteristic is coordinated by amino acids at positions 118, 116 and 196. Hence, the amino acids in the described positions participate in the formation of the reaction center of metallo-beta-lactamases.

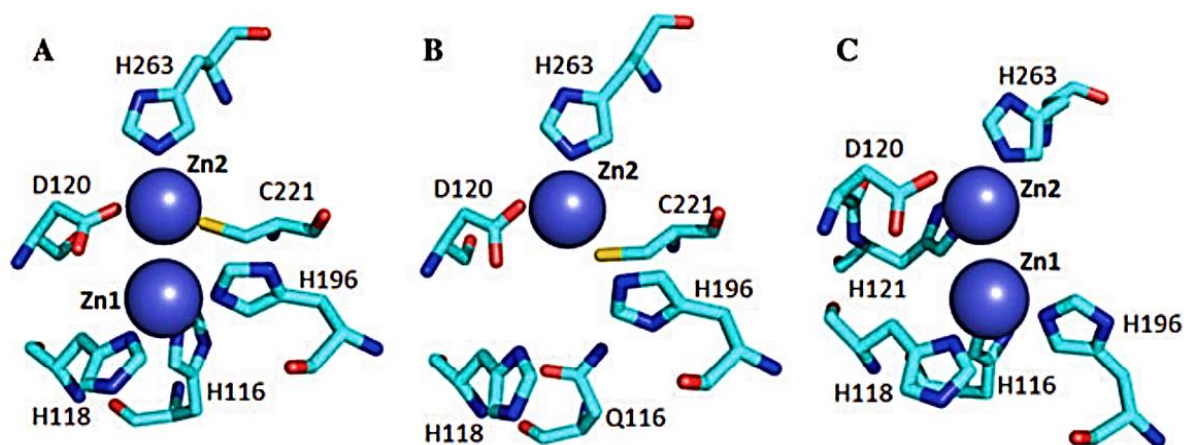


Fig. 2. Active sites of metallo-beta-lactamases (Palzkill, 2013): a – active site residues of the subclass B₁ enzyme CcrA with a zinc chelation site (*Bacteroides fragilis*); b – active site residues of the subclass B₂ monozinc enzyme with a zinc chelation site (*Aeromonas hydrophila*); c – active site residues of the subclass B₃ enzyme L1 with a zinc chelation site (*Stenotrophomonas maltophilia*)

Metallo-beta-lactamases are apparently inhibited by chelating agents such as ethylenediaminetetraacetic acid (EDTA), which absorb metal ions. However, it has now been established that there are two strategies for achieving inhibition: Zn²⁺-independent and Zn²⁺-dependent (Fig. 3). The diversity of amino acids and the lack of a deep active site pocket are obstacles to the Zn²⁺-independent approach. On the other hand, Zn²⁺-dependent inhibitors may bind non-target proteins, since metal-dependent enzymes are very common in the human body, and divalent cations such as Ca²⁺ and Mg²⁺ circulating in plasma and tissues can compete with Zn²⁺ for inhibitor molecules (Ju, 2018; Rotondo, 2017; Mojica, 2022).

The Zn²⁺-dependent inhibition mechanism (Ju, 2018) involves the binding of metal ions and the formation of ternary complexes [enzyme–Zn²⁺–inhibitor] such as 1,2,4-triazole-3-thiones, captopril and analogues, cyclic boronates, bisthiazolidines, mercaptoacetate, mercaptocarboxylate, mercaptophosphonates, aminophthalic acid derivatives, disubstituted succinic acids, etc. (Fig. 3 A1), or the removal of the metal and the formation of a metal–inhibitor complex with EDTA, 1,10-phenanthroline, picolinic acid and enzyme with a reduced amount of bound Zn²⁺ (Fig. 3 A2).

Zn²⁺-independent inactivation of metallo-beta-lactamases (Ju, 2018) can be carried out through covalent modification of the enzyme molecule (mercaptophenylacetic acid, moxalactam, cephamycin, etc., Fig. 3 B), allosteric regulation, i.e. binding to the allosteric center (arginine peptides, graphene oxide and nanotubes, nanochains and single-stranded DNA, Fig. 3 C) and through unknown mechanisms (azolythioacetamides, several different classes of thionyl peptides, hydroxamates and “reverse” hydroxamates, maleic acids, mitoxantrone, triazoles, mercaptotriazoles, etc.).

As we can see, the mechanisms of inhibition of metallo-beta-lactamases are quite unique and require a balanced approach in drug development, since they can affect proteins of the human body containing divalent metals.

Distribution and evolution of metallo-beta-lactamases

Metallo-beta-lactamases were initially not considered a serious problem for antibiotic therapy because they were found in the chromosomes of only non-pathogenic bacteria. However, in the 1990s,

metallo-beta-lactamases of the IMP and VIM types were discovered (Palzkill, 2013; Walsh, 2005). They were encoded as gene cassettes in integron structures and were associated with transposons, so they can be integrated into the bacterial chromosome or plasmid, which may ensure their rapid horizontal transfer between different bacterial species (Palzkill, 2013; Walsh, 2005, Page, 2008; Bebrone, 2007). This

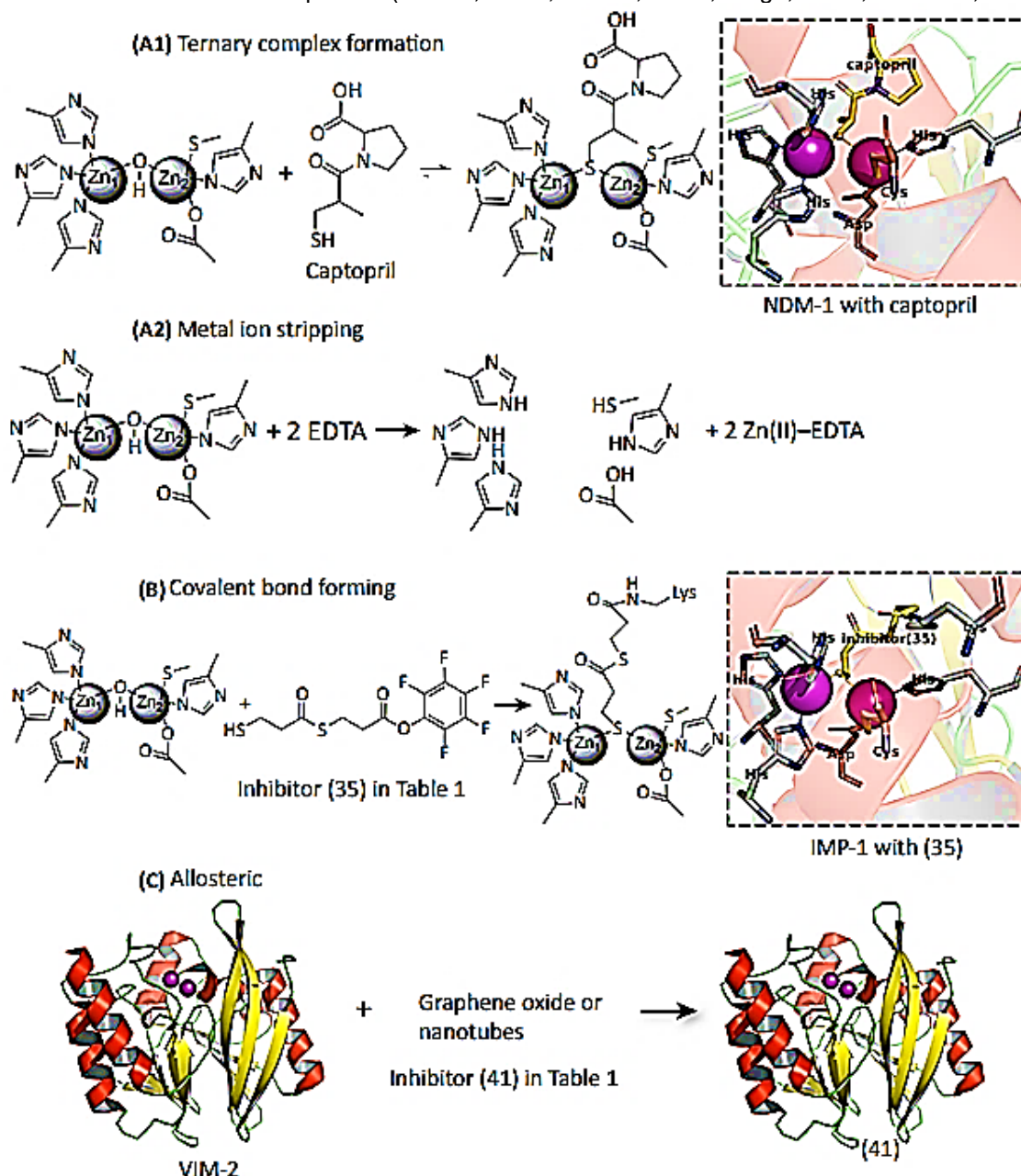


Fig. 3. Mechanisms of metallo-beta-lactamases inhibition (Ju, 2018). A1 – inhibiting by formation of ternary complexes [enzyme–Zn²⁺–inhibitor]; A2 – inhibiting by zinc ion(s) removing; B – inhibiting through covalent modification of the enzyme molecule; C – inhibiting through allosteric regulation

assumption was later confirmed in practice: a widespread distribution of enzymes of this class was observed among the family of gram-negative bacteria Enterobacteriaceae, which includes such well-known pathogens as *Pseudomonas aeruginosa* and *Acinetobacter baumannii* (Palzkill, 2013; Walsh, 2005; Bebrone, 2007; Page, 2008). Thus, NDM-1-lactamase was first identified in 2008 in *Klebsiella pneumoniae* and *Escherichia coli* in a patient returning to Sweden from India, where this enzyme was found with significant frequency among Enterobacteriaceae (Mojica, 2022). The *bla*^{NDM-1} gene has been found in several types of

plasmids, including IncA/C, IncF, IncL/M, and was capable of being transferred among gram-negative bacteria by conjugation. However, unlike the situation with the genes encoding the metallo-beta-lactamases IMP and VIM, the *bla*^{NDM-1} gene was not found in integron structures, and its rapid spread may be explained by association with insertion sequences (Palzkill, 2013). The presence of metallo-beta-lactamase genes in insertion sequences and integrons, their integration into conjugation plasmids provide opportunities for their rapid spread. This distribution is observed primarily among related gram-negative bacteria, but gradually this mechanism will most likely begin to be transmitted to distant groups of bacteria, including pathogenic ones.

The origin of metallo-beta-lactamases is not entirely clear, but there is some information that partially sheds light on this problem. The presence of homologues of metallo-beta-lactamase genes in all domains of Eubacteria, Archaeobacteria and Eukaryota indicates a very ancient origin of this family. In particular, the homology of these enzymes with the human Gox gene (hydroxyacylglutathione hydrolase, glyoxalase II) may be evidence of this (Garau, 2005). An important aspect of elucidating the origin of metallo-beta-lactamases is the function of the parent protein from which they are derived. Among the family of these proteins (Diene, 2023) there are enzymes with beta-lactamase, nuclease, ribonuclease, lactonase, glyoxalase, phytase and potentially other unidentified hydrolase activities. Also noteworthy are groups of proteins with non-enzymatic activity, namely, molecules involved in the regulation of osmosis, quorum sensing, and transport of substances across the membrane.

The evolution of metallo-beta-lactamases begins with the accumulation of mutations in different positions of their structure and undergoes different evolutionary trajectories with the appearance of different signs. These signs can always be described on the basis of tracking the purified proteins. The development of the evolution of these enzymes in a manner that is as close as possible to the native one implies: (1) the development of the resistance phenotype in model systems of various bacteria; (2) expression of the enzyme in the body; (3) a comprehensive assessment of the level of expression of the active protein in the periplasm, either in a separate form or in a membrane-bound form; (4) investigation of the effect of Zn²⁺ deprivation on the resistance phenotype and kinetic stability of the apoenzyme; (5) the relationship of these data with *in vitro* studies of catalytic efficiency and affinity for zinc binding; and (6) the importance of kinetic parameters in periplasmic extracts or spheroplasts to bridge the gap between *in vitro* and cell experiments. In addition, the understanding of the folding of metallo-beta-lactamases associated with metal-binding in the periplasm highlights the need for new experimental and computational tools, especially quiet ones that measure different time scales (López, 2022). As we can see, not all the tools for determining the origin and evolution of metallo-beta-lactamases have been developed yet, but we can evaluate some evolutionary processes, since they have been taking place in recent decades literally before our eyes.

Some metallo-beta-lactamases have become widespread quite recently, and we can observe the localization of their emergence and waves of spread. For example, NDM-1 was discovered in 2007 in a clinical isolate of *Klebsiella pneumoniae* from a urine culture of a 59-year-old male patient who was hospitalized in Ludhiana and New Delhi, and the name of the enzyme is based on the capital of India (Wei, 2015). Soon, NDM-1 began to be detected throughout the Indian subcontinent, as well as in people who had contact with its inhabitants – Great Britain (Wei, 2015; Mojica, 2022). The evolution and spread of the NDM-1 enzyme with carbapenemase activity is shown in Fig. 4. As we can see in the figure, over the ten years of observation since the first detection of this enzyme in a bacterial isolate from a patient, three dozen of its variants have emerged, containing from one to five non-synonymous mutations. There is also a worldwide distribution of NDM.

As we noted above, metallo-beta-lactamases can be divided into three subgroups by their structure – B₁, B₂ and B₃. At present, it is considered an established fact that the first two of them are homologous to each other, and the third forms a separate group in the phylogenetic sense. This fact indicates that these enzymes arose in evolution twice. Some models assume a single origin of metallo-beta-lactamases (about 5% of existing models), which are intriguing but unconvincing (Garau, 2005; Alderson, 2014).

The latest phylogenetic tree, constructed from 2290 unique metallo-beta-lactamase sequences identified using genomic and metagenomic screening data, provides a more complete picture of the evolution of this important class of antibiotic resistance genes (Berglund, 2021). Genes from subclades B₁ and B₃ are structured into five and four monophyletic groups, respectively, largely reflecting their host taxonomy, biochemical characteristics, and evolutionary history.

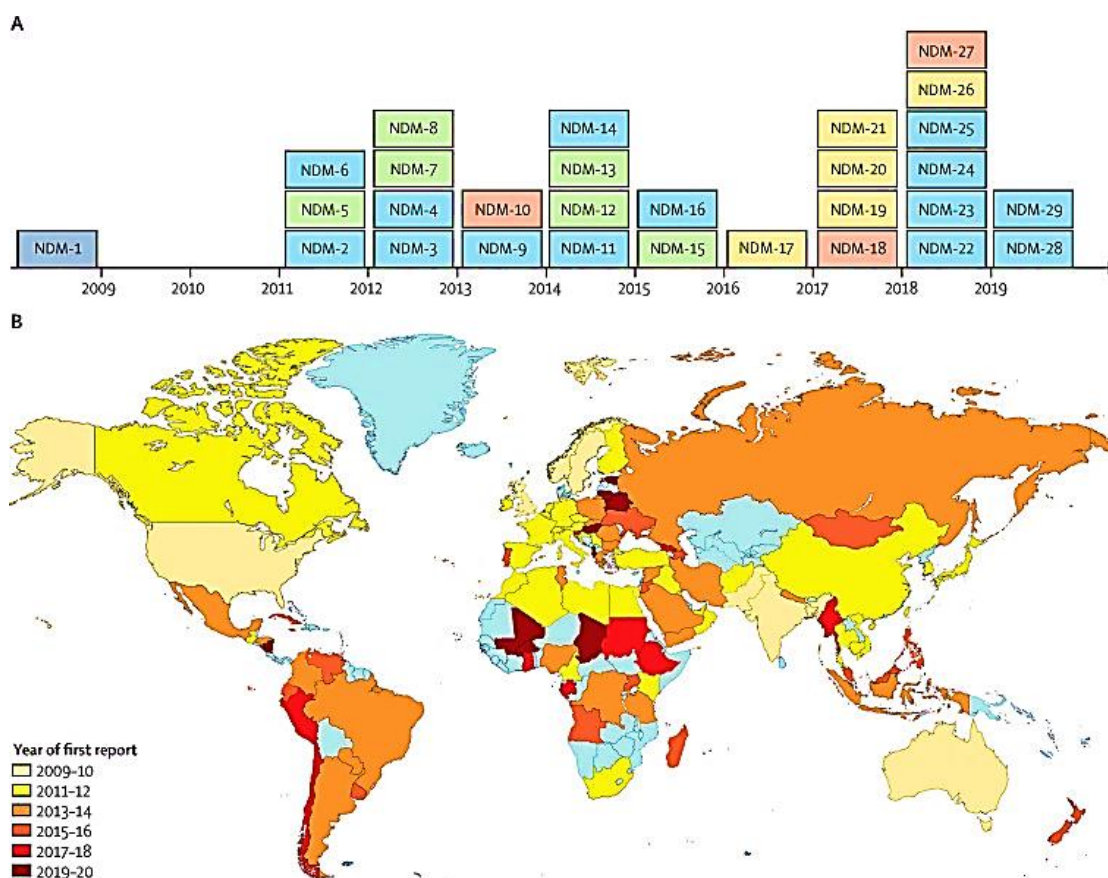


Fig. 4. Evolution and spread of NDM (Mojica, 2022): A – timeline of new NDM variants emergence. Number of amino acid substitutions compared to NDM-1: one (blue), two (green), three (yellow) and five (red). B – global dissemination of NDM beta-lactamases. The year of the first message is marked with color; explanations of the colors are given in the legend to the figure. Grey sections indicate areas with no reports. NDM = New Delhi metallo-beta-lactamase.

The work by Berglund and colleagues confirmed a clear separation between subclasses B_1 and B_2 , but only less than 1% of the genes were classified as B_2 . Subclass B_1 was further divided into five monophyletic groups, $B_{1.1}$ – $B_{1.5}$, which largely reflected the taxonomy of metallo-beta-lactamase-hosting bacterial species ($B_{1.1}$ and $B_{1.2}$ belong to Proteobacteria (97%), $B_{1.3}$ belong to Bacteroidetes (98%), $B_{1.4}$ belong to Bacteroidetes (74%) and Firmicutes (24%), and $B_{1.5}$ belong equally to three groups: Firmicutes, Proteobacteria and Spirochaetes). Groups $B_{1.1}$ and $B_{1.2}$ have the highly mobile members located in VIM and IMP, whereas groups $B_{1.3}$ and $B_{1.4}$ do not contain highly mobile genes with rare exceptions (MYO-1 and CAM-1.28). Cluster $B_{1.5}$ included genes integrated in the plasmid-mediated SPM-1 structure (Berglund, 2021).

Subclass B_3 contains enzymes with atypical zinc binding sites and is divided into four monophyletic groups, $B_{3.1}$ – $B_{3.4}$. Unlike B_1 , the groups for B_3 do not correlate as well with taxonomy. The fourth group, $B_{3.4}$, is large but could be further divided into six clades (a–f) and all identified species were from the phylum Proteobacteria except for $B_{3.4e}$, where the species belong exclusively to Gemmatimonadetes. Cluster $B_{3.4}$ contained three new plasmid-borne gene families (Berglund, 2021).

Discussion

Antibiotic resistance is becoming an increasingly important public health problem, so both the general properties of this function and the individual mechanisms of its development are within the field of view of modern biologists. One of the strategies for bacterial resistance to antibiotics is the destruction of their molecules by hydrolytic enzymes, in particular the beta-lactam ring by beta-lactamases. Metallo-beta-lactamases differ significantly from beta-lactamases of other classes in the structure of the reaction center and the mechanism of their catalysis, which is based on the activity of zinc ions. The unique structure and high speed of distribution attract the interest of researchers to this group of bacterial enzymes.

Today, the fact of the appearance of metallo-beta-lactamases twice has been practically proven, and the number of subclasses of these enzymes has been expanded to ten (due to the division of subclasses 1 and 3 into new groups). The high rate of horizontal transfer of these genes is associated with their incorporation into insertional sequences and integrons, and entry into conjugation plasmids.

Predicting the rate and direction of evolution of these enzymes requires the development of new tools that link molecular biology, biochemistry, epidemiology, computer technology, and probably artificial intelligence, and is of not only scientific interest, but also of great practical value for medicine.

References

- Alderson, R.G., Barker, D., Mitchell, J.B. (2014). One origin for metallo- β -lactamase activity, or two? An investigation assessing a diverse set of reconstructed ancestral sequences based on a sample of phylogenetic trees. *Journal of molecular evolution*, 79, 117-129. <https://doi.org/10.1007/s00239-014-9639-7>
- Ambler, R.P. (1980). The structure of β -lactamases. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 289(1036), 321-331. <https://doi.org/10.1098/rstb.1980.0049>
- Banin, E., Hughes, D., Kuipers, O.P. (2017). Bacterial pathogens, antibiotics and antibiotic resistance. *FEMS microbiology reviews*, 41(3), 450-452. <https://doi.org/10.1093/femsre/fux016>
- Bebrone, C. (2007). Metallo- β -lactamases (classification, activity, genetic organization, structure, zinc coordination) and their superfamily. *Biochemical pharmacology*, 74(12), 1686-1701. <https://doi.org/10.1016/j.bcp.2007.05.021>
- Berglund, F., Johnning, A., Larsson, D.J., Kristiansson, E. (2021). An updated phylogeny of the metallo- β -lactamases. *Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, 76(1), 117-123. <https://doi.org/10.1093/jac/dkaa392>
- Blair, J.M., Webber, M.A., Baylay, A.J., Ogbolu, D.O., Piddock, L.J. (2015). Molecular mechanisms of antibiotic resistance. *Nature reviews microbiology*, 13(1), 42-51. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3380>
- Boyd, S.E., Livermore, D.M., Hooper, D.C., Hope, W.W. (2020). Metallo- β -lactamases: structure, function, epidemiology, treatment options, and the development pipeline. *Antimicrobial agents and chemotherapy*, 64(10), 10-1128. <https://doi.org/10.1128/aac.00397-20>
- Charpentier, E., Courvalin, P. (1999). Antibiotic resistance in *Listeria spp.* *Antimicrobial agents and chemotherapy*, 43(9), 2103-2108. <https://doi.org/10.1128/aac.43.9.2103>
- Church, N.A., McKillip, J.L. (2021). Antibiotic resistance crisis: challenges and imperatives. *Biologia*, 76(5), 1535-1550. <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00697-x>
- Diene, S.M., Pontarotti, P., Azza, S., Armstrong, N., Pinault, L., Chabrière, E., Raoult, D. (2023). Origin, diversity, and multiple roles of enzymes with metallo- β -lactamase fold from different organisms. *Cells*, 12(13), 1752. <https://doi.org/10.3390/cells12131752>
- Frieri, M., Kumar, K., Boutin, A. (2017). Antibiotic resistance. *Journal of infection and public health*, 10(4), 369-378. <https://doi.org/10.1016/j.jiph.2016.08.007>
- Garau, G., Di Guilmi, A.M., Hall, B.G. (2005). Structure-based phylogeny of the metallo- β -lactamases. *Antimicrobial agents and chemotherapy*, 49(7), 2778-2784. <https://doi.org/10.1128/aac.49.7.2778-2784.2005>
- Hall, B.G., Barlow, M. (2005). Revised Ambler classification of β -lactamases. *Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, 55(6), 1050-1051. <https://doi.org/10.1093/jac/dki130>
- Ju, L.C., Cheng, Z., Fast, W., Bonomo, R.A., Crowder, M.W. (2018). The continuing challenge of metallo- β -lactamase inhibition: mechanism matters. *Trends in pharmacological sciences*, 39(7), 635-647.
- Levy, S.B., Clowes, R.C., Koenig, E.L. (1981). Statement regarding worldwide antibiotic misuse. *Molecular Biology, Pathogenicity, and Ecology of Bacterial Plasmids; Plenum: New York, NY, USA*, 679-681.
- Lin, J., Nishino, K., Roberts, M.C., Tolmasky, M., Aminov, R.I., Zhang, L. (2015). Mechanisms of antibiotic resistance. *Frontiers in microbiology*, 6, 34. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00034>
- López, C., Delmonti, J., Bonomo, R.A., Vila, A.J. (2022). Deciphering the evolution of metallo- β -lactamases: a journey from the test tube to the bacterial periplasm. *Journal of Biological Chemistry*, 298(3), 101665. <https://doi.org/10.1016/j.jbc.2022.101665>
- MacGowan, A., Macnaughton, E. (2017). Antibiotic resistance. *Medicine*, 45(10), 622-628. <https://doi.org/10.1016/j.mpmed.2017.07.006>
- Mojica, M.F., Rossi, M.A., Vila, A.J., Bonomo, R.A. (2022). The urgent need for metallo- β -lactamase inhibitors: an unattended global threat. *The Lancet Infectious Diseases*, 22(1), e28-e34.
- Munita, J.M., Arias, C.A. (2016). Mechanisms of antibiotic resistance. *Virulence mechanisms of bacterial pathogens*, 481-511. <https://doi.org/10.1128/9781555819286.ch17>
- Olsen, J.E., Christensen, H., Aarestrup, F.M. (2006). Diversity and evolution of bla_Z from *Staphylococcus aureus* and coagulase-negative staphylococci. *Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, 57(3), 450-460. <https://doi.org/10.1093/jac/dki492>

- O'Neill, J. (2014). Antimicrobial resistance: tackling a crisis for the health and wealth of nations. *Rev. Antimicrob. Resist.* 20 p.
- Osmundsen, J.A. (1966). Are germs winning the war against people. *Look*, 18, 140-1.
- Page, M.I., Badarau, A. (2008). The mechanisms of catalysis by metallo β -lactamases. *Bioinorganic chemistry and applications*, 2008(1), 576297. <https://doi.org/10.1155/2008/576297>
- Palzkill, T. (2013). Metallo- β -lactamase structure and function. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1277(1), 91-104. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2012.06796.x>
- Podolsky, S.H. (2018). The evolving response to antibiotic resistance (1945–2018). *Palgrave Communications*, 4(1). <https://doi.org/10.1057/s41599-018-0181-x>
- Rotondo, C.M., Wright, G.D. (2017). Inhibitors of metallo- β -lactamases. *Current opinion in microbiology*, 39, 96-105. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2017.10.026>
- Sabtu, N., Enoch, D.A., Brown, N.M. (2015). Antibiotic resistance: what, why, where, when and how? *British medical bulletin*, 116(1). <https://doi.org/10.1093/bmb/ldv041>
- Tr, W. (2005). Metallo- β -lactamases: the quiet before the storm? *Clin Microbiol Rev*, 18, 306-325.
- Urban-Chmiel, R., Marek, A., Stepień-Pyśniak, D., Wiecek, K., Dec, M., Nowaczek, A., Osek, J. (2022). Antibiotic resistance in bacteria — A review. *Antibiotics*, 11(8), 1079. <https://doi.org/10.3390/antibiotics11081079>
- Walsh, T.R., Toleman, M.A., Poirel, L., Nordmann, P. (2005). Metallo- β -lactamases: the quiet before the storm? *Clinical microbiology reviews*, 18(2), 306-325. <https://doi.org/10.1128/cmr.18.2.306-325.2005>
- Wie, W.J., Yang, H.F., Ye, Y., Li, J.B. (2015). New Delhi metallo- β -lactamase-mediated carbapenem resistance: origin, diagnosis, treatment and public health concern. *Chinese medical journal*, 128(14), 1969-1976. <https://doi.org/10.4103/0366-6999.160566>

Еволюція метало-бета-лактамаз у фокусі проблеми антибіотикорезистентності В.Б. Москальов, І.В. Каденко, А.М. Мухін

У статті розглянуто місце метало-бета-лактамаз серед механізмів антибіотикорезистентності. Ці ферменти мають важливі відмінності від серинових бета-лактамаз, які впливають на механізм їх каталітичної активності, інгібування, швидкість поширення та еволюції. Описано історію вивчення та суспільну значущість антибіотикорезистентності в цілому та бета-лактамаз зокрема. Наведено класифікації ферментів, що гідролізують бета-лактаміне кільце, описано структуру реакційного центру метало-бета-лактамаз та гіпотетичну модель його функціонування. Також розглянуто два принципово відмінних механізми інгібування метало-бета-лактамаз (цинк-залежний та цинк-незалежний) та їх наслідки для розробки терапевтичних стратегій. Метало-бета-лактамази поширювались серед непатогенних природних популяцій бактерій, а потім почали поширюватися на патогенних (спочатку грам-негативні), що обумовлює важливість їх вивчення з точки зору суспільного здоров'я. Висока швидкість поширення цих ферментів обумовлена їх локалізацією в структурах типу інтегронів, інсерційних послідовностей та кон'югаційних плазмід та може бути проілюстрована на прикладі ферменту NDM, вперше виділеному в Н'ю-Делі в 2009 р., який за десять років поширився по всьому світу та сформував три десятки мутантних варіантів. Майже доведеним є факт, що метало-бета-лактамази виникали в еволюції двічі. На сьогодні більш точно з'ясовані філогенетичні зв'язки між різними представниками цієї родини ферментів та встановлено наявність десяти монофілетичних груп. Наведені у статті дані можуть слугувати вихідною точкою для планування комплексних робіт з прогнозування еволюції метало-бета-лактамаз, які несуть серйозні ризики для лікування інфекційних захворювань.

Ключові слова: механізми антибіотикорезистентності, молекулярна еволюція бактерій, молекулярні адаптації

Цитування: Moskalov V.B., Kadenko I.V., Mukhin A.M.. *Evolution of metallo-beta-lactamases in focus of the antibiotic resistance problem. Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44, с. 23-31.* <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-3>

Про авторів:

Москальов В. Б. – Комунальний заклад «Харківська гуманітарно-педагогічна академія» Харківської обласної ради, пров. Руставелі, 7, Харків, Україна, 61001, vitmoskalov93@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-9831-3173>
Каденко І. В. – Комунальний заклад «Харківська гуманітарно-педагогічна академія» Харківської обласної ради, пров. Руставелі, 7, Харків, Україна, 61001, kadenko19@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0002-6525-3485>
Мухін А. М. – Комунальний заклад «Харківська гуманітарно-педагогічна академія» Харківської обласної ради, пров. Руставелі, 7, Харків, Україна, 61001, andrey380959316511@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0006-1694-6492>

Authors contribution: All authors have contributed equally to this work. / **Внесок авторів:** Усі автори зробили рівнозначний внесок у підготовку цієї роботи.

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest. / **Конфлікт інтересів:** Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів

Подано до редакції: 10.03.2025 / **Прорецензовано:** 22.04.2025 / **Прийнято до друку:** 26.05.2025

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-4
УДК: 577.112:577.12:577.217

Вплив індуктора транскрипційного фактору Nrf2 на показники метаболізму в тканинах щурів при введенні геміну С.М. Охріменко, К.В. Сєдова, О.Б. Кіяшко, А.М. Сергєєва, О.В. Береза

Гем є важливим кофактором, що бере участь у багатьох біологічних процесах: перенесення і зберігання кисню, перенесення електронів, метаболізм ліків і стероїдів, трансдукції сигналу тощо. Однак, надлишок вільного гема є високотоксичним через його здатність стимулювати оксидативний стрес. Однією з основних реакцій організму на оксидативний стрес є утворення транскрипційного фактору Nrf2, що надходить в ядро і стимулює індукцію генів ключових білків – компонентів системи антиоксидантного захисту. Nrf2 – редокс-чутливий фактор транскрипції, що регулює експресію генів, які містять у своїх промоторах респонсивний елемент ARE. Зараз Nrf2 вважається головним регулятором окисно-відновного гомеостазу, який контролює експресію понад 100 генів, що беруть участь у захисті від активних форм кисню та електрофілів. Одним з індукторів транскрипційного фактору Nrf2 є диметилфумарат (ДМФ), який індукує ендогенний антиоксидантний захист через шлях Nrf2. Недостатньо вивченим є вплив Nrf2 на азотний метаболізм і систему тіолів при оксидативному стресі. У зв'язку з цим мета цієї роботи – вивчення показників азотного обміну та вмісту небілкових тіолів при введенні геміну, індуктора фактору транскрипції Nrf2 диметилфумарату, а також при їх сумісному введенні. Об'єкт дослідження – безпородні білі самці-щери масою 180-260 г, які отримували ін'єкції розчину геміну в дозі 50 мкг на кг маси тіла внутрішньочеревинно та диметилфумарат перорально. Через 24 години після введення речовин тварин брали в експеримент, дотримуючись вимог Конвенції поводження з тваринами. З крові отримували плазму. Печінку перфузували охолодженим фізіологічним розчином. З печінки, нирок та серця готували гомогенати, які використовували для визначення активності каталази, амінотрансфераз і аргінази, а також вмісту ТБК-реагуючих продуктів і відновлених SH-груп. В плазмі крові визначали вміст сечовини. Результати дослідження свідчать про наступне: введення геміну спричинює підвищення вмісту ТБК-реагуючих продуктів в серці, зниження вмісту відновлених тіолів в органах щурів і активацію каталази в нирках; введення диметилфумарату призводило до зниження вмісту ТБК-реагуючих продуктів у серці, збільшення кількості загальних тіолових груп у нирках, підвищення активності аргінази у печінці; комбіноване застосування геміну і ДМФ через 24 години призводило до збільшення вмісту ТБК-реагуючих продуктів у нирках та серці, небілкових SH-груп у печінці, вмісту сечовини у плазмі крові, підвищення активності амінотрансфераз і аргінази в досліджуваних органах. Встановлені зміни можуть відображувати активацію Nrf2 у присутності прооксидантного чинника і його вплив на експресію низки генів, продукти яких беруть участь в адаптаційних процесах при оксидативному стресі.

Ключові слова: гемін, Nrf2, диметилфумарат, ТБК-реагуючі продукти, каталаза, SH-групи, амінотрансферази, аргіназа, печінка, нирки, серце

Цитування: Охріменко С.М., Сєдова К.В., Кіяшко О.Б., Сергєєва А.М., Береза О.В. Вплив індуктора транскрипційного фактору Nrf2 на показники метаболізму в тканинах щурів при введенні геміну. Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44, с. 32-39. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-4>

Про авторів:

Охріменко С.М. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, s.okhrimenko@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-7844-618X>

Сєдова К.В. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, Kristina.sedova@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0001-6053-1100>

Кіяшко О.Б. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, olgakiriver@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0009-9964-3615>

Сергєєва А.М. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, anna.lionova.27@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0004-3783-2473>

Береза О.В. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, lekaantonenko2000@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0006-2058-0817>

Подано до редакції: 01.04.2025 / Прорецензовано: 07.05.2025 / Прийнято до друку: 21.05.2025

Вступ

Гем (залізо-протопорфірин IX) є важливим кофактором, що бере участь у багатьох біологічних процесах: перенесення і зберігання кисню, перенесення електронів, метаболізм ліків і стероїдів, трансдукція сигналу тощо. Однак, надлишок вільного гема є високотоксичним через його здатність стимулювати оксидативний стрес (Chiabrando et al., 2014). При цьому активні форми кисню (АФК)

пошкоджують ліпідні мембрани, білки і нуклеїнові кислоти, активують клітинні сигнальні шляхи і чутливі до окислювача фактори транскрипції, змінюють експресію білків і порушують мембранні канали (Jeney. et al., 2002; Kumar, Bandyopadhyay, 2005; Gozzelino et al., 2010).

Однією з основних реакцій організму на окисдаивний стрес є утворення транскрипційного фактору Nrf2, що надходить в ядро і стимулює індукцію генів ключових білків - компонентів антиоксидантної системи (АОС) (Motohashi, Yamamoto, 2004). Nrf2 – редокс-чутливий фактор транскрипції, що регулює експресію генів, які містять у своїх промоторах респонсивний елемент ARE (antioxidant responsive element). Виявилося, що Nrf2 здатний зв'язуватися тільки з окисленою формою ARE (Tonelli et al., 2018). У нормі Nrf2 міститься в цитоплазмі клітини в комплексі з репресорним білком Keap1, який є своєрідним молекулярним «сенсором» зміни внутрішньоклітинного гомеостазу.(Mitsis et al., 2020). Нерозривний зв'язок цих молекулярних структур дозволяє об'єднати їх в єдину редокс-чутливу сигнальну систему Keap1 / Nrf2 / ARE, головним призначенням якої є підтримка внутрішнього гомеостазу при апоптоз-індукуючих, канцерогенних і стресових впливах. ARE контролює експресію понад 100 генів, серед яких можна виділити дві великі групи антиоксидантних ферментів (гемоксигеназа-1, глутатіонпероксидаза 2, глутаматцистеїнліаза, глутатіонредуктаза, тіоредоксинредуктаза та ін.) і ферментів II фази детоксикації ксенобіотиків (глутатіон-S-трансферази, УДФ-глюкуронілтрансферази та ін.). Зараз Nrf2 вважається головним регулятором окисно-відновного гомеостазу, який контролює експресію понад 100 генів, що беруть участь у захисті від активних форм кисню та електрофілів (Tonelli et al., 2018). Нокаут Nrf2 у мишей істотно збільшує сприйнятливості мишей до широкого спектру хімічних токсичних пошкоджувачів і хворобливих станів, пов'язаних з окислювальним патологіями, а з іншого боку, фармакологічне посилення активності Nrf2 захищало тварин від окисного ушкодження (Sayin et al., 2017). Nrf2 є найбільш важливим фактором транскрипції, що забезпечує швидку адаптивну реакцію за допомогою стимуляції експресії генів ранньої стресової відповіді. При цьому в якості сигнальних молекул в процесі активації Nrf2 виступають ендogenous і екogenous речовини, асоційовані з окисдаивним стресом: H₂O₂, ROOH, ONOO-, оксоальдегіди, кетони, ізотіоціанати, дімеркаптани, деякі статини і важкі метали (Dalle-Donne et al., 2007). Ще однією важливою функцією Nrf2 у опосередкуванні антиоксидантних реакцій є сприяння утворенню NADPH. Nrf2 сприяє експресії ферментів, що генерують NADPH, включаючи фермент глюкозо-6-фосфатдегідрогеназу в пентозофосфатному шляху; ізоцитратдегідрогеназу, яка перетворює ізоцитрат на α-кетоглутарат; і Nrf2 бере участь в контролі метаболізму ліпідів в печінці та інших органах і тканинах. Активація Nrf2 в клітинах печінки при дії 1,2-дитіол-3-тіона супроводжується зниженням експресії генів, що кодують ферменти біосинтезу і метаболізму ліпідів і холестерину, за допомогою регуляції експресії скевінджер-рецептора CD36 Nrf2 бере участь у формуванні пінистих клітин при атеросклерозі. Цим визначається біологічна важливість системи Keap1 / Nrf2 / ARE, що регулює внутрішньоклітинний редокс-баланс і активність цілої низки редокс чутливих факторів транскрипції, а також сигнальне фосфорилування / дефосфорилування (Лушак та ін., 2004).

Одним з індукторів транскрипційного фактору NRF2 є диметилфумарат (ДМФ), який індукує ендogenous антиоксидантний захист через шлях Nrf2. ДМФ і його основний метаболіт, монометилфумарат (ММФ), алкілюють критично активний тіол Cys151 на Keap1, спричинюючи вивільнення Nrf2, його ядерну локалізацію і активацію клітинних протизапальних реакцій (Linker et al., 2011). Диметилфумарат - препарат, що поєднує в собі виражену клінічну активність і сприятливий профіль безпеки. ДМФ грає важливу роль в окислювально-відновних процесах тканинного дихання. Диметилфумарат має виражену протизапальну, імуносупресивну, кардіопротекторну дію (Ishii et al., 2000; Milenkovic et al., 2008). Дослідження показали, що основну кардіопротекторну дію фумарат реалізує через активацію системи Keap1 / Nrf2 / ARE (Ashrafian et al., 2012).

Разом з тим, вплив Nrf2 на азотний метаболізм в умовах окисдаивного стресу не є достатньо вивченим. Азотний обмін є важливим для збереження гомеостазу при окисдаивному стресі, оскільки він пов'язаний з синтетичними процесами, процесами детоксикації та енергозабезпечення. Також відома важлива роль низькомолекулярних тіолових сполук у процесах антиоксидантного захисту (Zinellu et al., 2007). У зв'язку з цим метою роботи було вивчення показників азотного обміну та вмісту небілкових тіолів при введенні геміну, індуктора фактору транскрипції Nrf2 диметилфумарату, а також їх сумісного введення.

Матеріали та методи

Об'єктом дослідження були безпородні білі самці-щури масою 180-260 г, які утримувались у стандартних умовах віварію Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Тварини були поділені на чотири групи: 1 - контрольна група – щури, яким за 24 год до дослідження вводили перорально 0,5% суспензію карбоксиметилцелюлози; 2 - дослідна група №1 – щури, яким за 24 години вводили внутрішньочеревинно розчин геміну у дозі 50 мкг на кг маси тіла (Song et al., 2014); 3 - дослідна група №2 – щури, яким за 24 години вводили розчин геміну та перорально вводили диметилфумарат; 4 - дослідна група №3 - щури, яким за 24 години перорально вводили диметилфумарат у вигляді суспензії у 0,5% карбоксиметилцелюлозі (Nour et al., 2017). Усі розчини вводили з розрахунку 0,5 мл на 100 г маси тіла. Через 24 години після введення речовин тварин брали в експеримент, дотримуючись вимог Конвенції поводження з тваринами, збирали кров, з неї отримували плазму для визначення показника сечовини. Печінку перфузували охолодженим фізіологічним розчином, з печінки, нирок та серця готували гомогенати на 0,1 М калій-фосфатному буфері (pH=7,6) та Na-гліциновому буфері (pH=9,36). Отримані гомогенати використовували для визначення активності каталази, амінотрансфераз і аргінази, а також вмісту ТБК-реагуючих продуктів і відновлених SH-груп. У плазмі крові визначали вміст сечовини. Вміст ТБК-реагуючих продуктів визначали за утворенням триметинового комплексу з максимумом поглинання 530-532 нм при реагуванні малонового діальдегіду з 2-тіобарбітуровою кислотою при температурі 100° С у кислому середовищі (Janero, 1990) і виражали в нМ МДА/мг білка. Активність каталази визначали за утворенням стійкого забарвленого комплексу перекису водню з молібдатом аммонію та виражали в мМ H₂O₂/мг білка (Koroliuk et al., 1988). Активність аланін- та аспартатамінотрансфераз визначали за допомогою стандартних тест-наборів. та виражали в мкмоль ПВК/хв на мг білка. Активність аргінази визначали за методом Брауна і Коена (Brown., Cohen, 1959) і виражали в мкмоль сечовини/хв на мг білка, вміст сечовини визначали за допомогою стандартних тест-наборів і виражали в ммоль/л. Визначення кількості білка проводилось за методом Лоурі в модифікації Міллера (Miller, 2003). Вміст загальних і небілкових SH-груп визначали за допомогою реактиву Еллмана і виражали в мкмоль/г тканини (Ellman, 1959). Статистичну обробку отриманих результатів у рядях з нормальним розподілом проводили за допомогою t-критерію Стюдента у відповідності до загальноприйнятої методики.

Результати та обговорення

Таблиця 1. Вплив геміну та ДМФ на показники про-антиоксидантного балансу в тканинах щурів (M±s, n=5-7)
Table 1. Effect of hemin and DMF on pro-antioxidant balance in rat tissues (M±s, n=5-7)

Показники \ Indicators	контроль \ control	гемін \ hemin	ДМФ \ DMF	ДМФ + гемін \ DMF + hemin
вміст ТБК-реагуючих продуктів, нМ МДА/мг білка \ content of TBA-reactive products, nm MDA/mg protein	нирки \ kidneys			
	0,82 ± 0,15	0,77 ± 0,14	0,72 ± 0,13	1,07 ± 0,09**
	серце \ heart			
	0,77 ± 0,05	0,91 ± 0,06*	0,59 ± 0,05*	0,82 ± 0,09#
активність каталази, мМ H ₂ O ₂ /мг білка \ catalase activity, mM H ₂ O ₂ /mg protein	нирки \ kidneys			
	128,6 ± 28,8	181,6 ± 6,0**	154,9 ± 17,0	143,7 ± 13,4
	серце \ heart			
	36,4 ± 14,3	37,0 ± 18,5	41,3 ± 12,8	29,7 ± 5,0

*- p<0,05 відносно контролю

- p<0,05 відносно ДМФ

*- p<0.05 relative to control

#- p<0.05 relative to DMF

У таблиці 1 представлені результати впливу введення геміну та ДМФ на показники про-антиоксидантного балансу в нирках та серці щурів. При введенні геміну зростала концентрація ТБК-реагуючих продуктів у серці, але залишалася на рівні з контролем у нирках. Такі результати можна пояснити значним підвищенням каталазної активності в нирках за умов введення геміну (Табл.1) Каталаза є одним з ферментів антиоксидантного захисту, а її активність у людини більшою мірою

проявляється у нирках, печінці, еритроцитах та легенях (Луцак та ін., 2004). Введення ДМФ призводило до зниження вмісту ТБК-реагуючих продуктів в серці, що може свідчити про активацію цілої низки редоксчутливих факторів транскрипції та посилення *індукції генів ключових ферментів антиоксидантного захисту*. Комбіноване введення геміну та ДМФ призводило до підвищення вмісту ТБК-реагуючих продуктів у нирках через 24 години після введення, що може свідчити про повільніший розвиток стрес-реакції, бо Nrf2 є короткоживучим фактором транскрипції і впливає на рівень експресії відповідних генів у перші години впливу стрес-чинників (Ткачов та ін., 2011).

Таблиця 2. Вплив геміну та ДМФ на вміст відновлених SH-груп у тканинах щурів (M±s, n=5-7)
Table 2. Effect of hemin and DMF on the content of reduced SH-groups in rat tissues

показники \ indicators	контроль \ control	гемін \ hemin	ДМФ \ DMF	ДМФ + гемін \ DMF + hemin
загальні SH-групи, мкмоль/г тканини \ total SH-groups, μmol/g tissue	печінка \ liver			
	34,4 ± 3,7	38,3 ± 3,6	36,2 ± 6,6	38,7 ± 8,9
	нирки \ kidneys			
	15,5 ± 1,2	12,5 ± 1,3*	18,4 ± 1,4*	14,6 ± 1,6 [#]
небілкові SH-групи, мкмоль/г тканини \ non-protein SH-groups, μmol/g tissue	печінка \ liver			
	11,4 ± 1,1	8,0 ± 1,3*	10,1 ± 2,6	20,2 ± 2,9* ^{##}
	нирки \ kidneys			
	7,7 ± 1,6	7,3 ± 1,6	6,5 ± 1,7	7,2 ± 1,1

*- p<0,05 відносно контролю

- p<0,05 відносно ДМФ

- p<0,05 відносно геміну

*- p<0.05 relative to control

- p<0.05 relative to DMF

- p<0.05 relative to hemin

У таблиці 2 відображено вміст загальних та небілкових SH-груп у печінці та нирках щурів за введення геміну та ДМФ. У печінці не виявлено достовірних змін вмісту загальних SH-груп за усіх впливів. У наших попередніх дослідженнях було встановлено зниження рівня загальних і небілкових SH-груп у печінці щурів через 2 години після введення геміну (Охріменко, Гришкова, 2020). Вочевидь, пізніше, через 24 години після введення геміну, вже відбувається нормалізація вмісту загальних SH-груп у печінці, ймовірно, за рахунок адаптивного синтезу тіолових білків і небілкових тіолів. В цей же період (через 24 години) вміст небілкових SH-груп в печінці залишається зниженим після введення геміну, що може відображувати значне залучання небілкових тіолів у реакції антиоксидантного захисту в цьому органі. Введення ДМФ не впливало на вміст як загальних, так і небілкових SH-груп у печінці, а його комбіноване застосування з геміном призводило до значного підвищення вмісту небілкових SH-груп, що може свідчити про активацію *Nrf2* і посилення синтезу небілкових тіолів, зокрема *глутатіону*.

В нирках введення геміну спричинювало зниження вмісту загальних SH-груп, а введення ДМФ - підвищення їх вмісту. Раніше було встановлено, що через 2 години після введенні геміну в нирках не було виявлено змін цього показника (Охріменко, Гришкова, 2020), а його зниження через добу в теперішньому дослідженні може свідчити про виснаження тіолової ланки системи антиоксидантного захисту в цьому органі. Оскільки показники вмісту загальних SH-груп у печінці щурів при введенні геміну не відрізнялись від групи контролю, на відміну від нирок, це може відображувати різну динаміку окисних процесів в печінці та нирках за цих умов. Збільшення вмісту загальних SH-груп у нирках при введенні ДМФ може бути пов'язаним з антиоксидантними ефектами *Nrf2*, а комбіноване застосування ДМФ і геміну свідчить про коригуючу дію індуктора при оксидативному стресі стосовно тіолових сполук.

Результати впливу геміну, ДМФ і сумісного введення геміну та ДМФ на активність АлАТ та АсАТ у печінці та нирках представлені в таблиці 3. Роль аміотрансфераз полягає як у постачанні амінокислот для синтезу білків, так і метаболітів для роботи ЦТК, а у печінці та нирках – ще й субстратів для глюконеогенезу. Підвищення активності аміотрансфераз у печінці та нирках щурів

Таблиця 3. Вплив геміну та ДМФ на активність амінотрансфераз у тканинах щурів (M±s, n=5-7)
Table 3. Effect of hemin and DMF on aminotransferase activity in rat tissues (M±s, n=5-7)

показники \ Indicators	контроль \ control	гемін \ hemin	ДМФ \ DMF	ДМФ + гемін \ DMF + hemin
Активність АлАТ, мкмоль ПВК/хв на мг білка \ ALT activity, μmol of PVA /min mg of protein	печінка \ liver			
	22,2 ± 5,7	13,0 ± 5,0	31,5 ± 6,4	19,6 ± 3,2
	нирки \ kidneys			
	1,9 ± 1,0	3,1 ± 1,1	2,4 ± 0,7	4,9 ± 1,1*#
Активність АсАТ, мкмоль ПВК/хв на мг білка \ AST activity, μmol of PVA /min mg of protein	печінка \ liver			
	6,8 ± 0,4	6,4 ± 2,9	8,3 ± 1,5	8,5 ± 0,8*
	нирки \ kidneys			
	3,6 ± 0,6	6,6 ± 3,6	4,8 ± 2,2	1,9 ± 0,02

* - $p \leq 0,05$ відносно контролю

- $p \leq 0,05$ відносно ДМФ

* - $p \leq 0,05$ relative to control

- $p \leq 0,05$ relative to DMF

при оксидативному стресі було показано нами раніше (Каліман, Охріменко, 2012), що відображає активацію азотного і енергетичного метаболізму в організмі. В теперішній роботі встановлено, що введення тваринам тільки геміну та тільки ДМФ не впливало на активність цих ферментів через 24 години, а у випадку їх сумісного застосування спостерігався ефект підсилення. У печінці було виявлено підвищення активності АсАТ, а у нирках - АлАТ при комбінованому введенні ДМФ і геміну, що може свідчити про індукцію синтезу ферментів за цих умов.

Таблиця 4. Вплив геміну та ДМФ на вміст сечовини в плазмі крові та активність аргінази в тканинах щурів (M±s, n=5-7)
Table 4. Effect of hemin and DMF on blood plasma urea content and arginase activity in rat tissues (M±s, n=5-7)

показники \ indicators	контроль \ control	гемін \ hemin	ДМФ \ DMF	ДМФ + гемін \ DMF + hemin
уміст сечовини, ммоль/л \ urea content, mmol/l	плазма крові \ blood plasma			
	4,2 ± 1,0	3,9 ± 0,4	6,2 ± 1,5	10,2 ± 2,0*#
активність аргінази, мкмоль/хв на мг білка \ arginase activity, $\mu\text{mol}/\text{min}$ mg of protein	печінка \ liver			
	0,13 ± 0,03	0,13 ± 0,04	0,24 ± 0,03*	0,31 ± 0,05*#
	нирки \ kidneys			
	0,010 ± 0,003	0,010 ± 0,003	0,013 ± 0,008	0,021 ± 0,006*#
	серце \ heart			
	0,005 ± 0,002	0,005 ± 0,003	0,011 ± 0,006	0,012 ± 0,003*#

* $p \leq 0,05$ відносно контролю

$p \leq 0,05$ відносно геміну

* - $p < 0,05$ relative to control

- $p < 0,05$ relative to hemin

Уміст сечовини в плазмі є важливим показником інтенсивності азотного метаболізму в організмі. Введення геміну не спричинювало змін вмісту сечовини через 24 години (табл. 4). Результати попередніх досліджень свідчать про підвищення вмісту сечовини в сироватці крові щурів у перші години розвитку оксидативного стресу, що є показником розвитку стрес-реакції (Каліман, Охріменко, 2012). Результати, наведені в таблиці 4, можуть свідчити про те, що початковий етап розвитку стрес – реакції, спричиненої введенням геміну, пройшов (фаза збудження) і настав період адаптації. Сумісне введення ДМФ та геміну підвищувало вміст сечовини у плазмі крові щурів, що може відображувати посилення в організмі реакцій азотного обміну.

Дослідження активності аргінази показало, що найвищий її рівень виявлений у печінці, де фермент бере участь у циклі сечовиноутворення, в той час як в інших органах регулює рівень аргініну. Введення геміну не спричинювало змін активності аргінази в усіх досліджуваних органах. Введення ДМФ призводило до підвищення активності аргінази в печінці, що може свідчити про участь

Nrf2 в контролі експресії цього ферменту (табл. 4). При сумісному введенні геміну та ДМФ було виявлено підвищення активності аргінази в усіх досліджуваних органах – печінці, нирках і серці щурів. Ці результати можуть свідчити про підвищення чутливості цього ферменту до прооксидантної дії геміну в присутності Nrf2 і відображувати посилення азотного метаболізму за цих умов.

В цілому, результати дослідження відображують стратегію адаптації метаболізму при оксидативному стресі, а застосування індуктора транскрипційного фактору Nrf2 за цих умов впливало на низку показників, що вивчались.

Висновки

1. Введення щурам геміну з експозицією 24 години спричинювало розвиток оксидативного стресу і активацію системи антиоксидантного захисту, про що свідчать підвищення вмісту ТБК-реагуючих продуктів, зниження вмісту відновлених тіолів і активація каталази в органах щурів.

2. Введення тваринам індуктора транскрипційного фактору. Nrf2 диметилфумарату (ДМФ) через 24 години спричинювало зниження вмісту ТБК-реагуючих продуктів у серці, збільшення кількості загальних тіолових груп у нирках, підвищення активності аргінази у печінці, що відображує вплив Nrf2 на показники про-антиоксидантного балансу і на азотний метаболізм.

3. Комбіноване застосування геміну та ДМФ через 24 години спричинювало комплексний ефект щодо низки показників і призводило до збільшення вмісту ТБК-реагуючих продуктів у нирках, небілкових SH-груп у печінці, вмісту сечовини у плазмі крові, підвищення активності амінотрансфераз і аргінази в досліджуваних органах.

4. Збільшення кількісних показників метаболізму при комбінованому застосуванні геміну і ДМФ може свідчити про значну активацію Nrf2 у присутності прооксидантного чинника геміну і експресію низки генів, продукти яких беруть участь в адаптації метаболізму при оксидативному стресі.

Список літератури / References

- Каліман, П.А., Охріменко, С.М. (2012). Стан вуглеводного та азотистого метаболізму в тканинах щурів за експериментального рабдоміолізу. *Український біохімічний журнал*, 84, 1, 79-84. [Kaliman, P.A., Okhrimenko, S.M. (2012) Carbohydrate and nitrogen metabolism in rat tissues under experimental rhabdomyolysis. *Ukrainian Biochemical Journal*, 84(1), 79–84 (in Ukrainian)]
- Лушчак, В.І., Багнюкова, Т.В., Лушчак, О.В. (2004). Показники оксидативного стресу. 1. Тіобарбітуративні продукти і карбонільні групи білків. *Український біохімічний журнал*, 76, 3, 136-141. [Lushchak V.I., Bahniukova T.V., Lushchak O.V. (2004) Indicators of oxidative stress. 1. Thiobarbituric acid reactive substances and protein carbonyl groups. *Ukrainian Biochemical Journal*, 76 (3), 136–141 (in Ukrainian)]
- Охріменко, С.М., Гришкова, А.Ю. (2020). Вплив геміну та глутатіону на деякі показники азотного та вуглеводного метаболізму в щурів. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна Серія «Біологія»*, 34, 28-34. [Okhrimenko, S.M., Hryshkova, A.Yu. (2020). Effects of hemin and glutathione on some indices of nitrogen and carbohydrate metabolism in rats. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 34, 28–34 (in Ukrainian)]
- Ткачов, В.О., Менщикова, О.Б., Зенков, М.К. (2011). Механізм роботи сигнальної системи Keap1 / Nrf2 / ARE. *Біохімія*, 76, 4, 502-519. [Tkachov, V.O., Menshchikova, O.B., Zenkov, M.K. (2011) Mechanism of the Keap1 / Nrf2 / ARE signaling pathway. *Biochemistry*, 76 (4), 502–519 (in Ukrainian)]
- Ashrafiyan, H., Czibik, G., Bellahcene, M., Aksentijević, D., Smith, A.C., Mitchell, S.J., Dodd, M.S., Kirwan, J., Byrne, J.J., Ludwig, C., Isackson, H., Yavari, A., Støttrup, N.B., Contractor, H., Cahill, T.J., Sahgal, N., Ball, D.R., Birkler, R.I.D., Hargreaves, I., Tennant, D.A., Land, J., Lygate, C.A., Johannsen, M., Kharbanda, R.K., Neubauer, S., Redwood, C., de Cabo, R., Ahmet, I., Talan, M., Günther, U. L., Robinson, A.J., Viant, M.R., Pollard, P.J., Tyler, D.J., Watkins, H. (2012). Fumarate is cardioprotective via activation of the Nrf2 antioxidant pathway. *Cell Metabolism*, 15(3), 361–371. <https://doi.org/10.1016/j.cmet.2012.01.017>
- Brown, G., Cohen, P.P. (1959). Comparative biochemistry of urea synthesis. I. Methods for the quantitative assay of urea cycle enzymes in liver. *Journal of Biological Chemistry*, 234(7), 1769–1774.
- Chiabrando, D., Vinchi, F., Fiorito, V., Mercurio, S., Tolosano, E., Silengo, L. (2014). Heme in pathophysiology: A matter of scavenging, metabolism and trafficking across cell membranes. *Frontiers in Pharmacology*, 5, 61. <https://doi.org/10.3389/fphar.2014.00061>
- Dalle-Donne, I., Rossi, R., Giustarini, D., Milzani, A., Colombo, R. (2007). S-glutathionylation in protein redox regulation. *Free Radical Biology and Medicine*, 43(6), 883–898. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2007.06.014>

- Ellman, G.L. (1959). Tissue sulfhydryl groups. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 82(1), 70–77. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(59\)90090-6](https://doi.org/10.1016/0003-9861(59)90090-6)
- Ema, M., Hirota, K., Mimura, J., Abe, M., Yodoi, J., Sogawa, K., Fujii-Kuriyama, Y. (1999). Molecular mechanisms of transcription activation by HLF and HIF-1 α in response to hypoxia: Their stabilization and redox signal-induced interaction with CBP/p300. *The EMBO Journal*, 18(7), 1905–1914. <https://doi.org/10.1093/emboj/18.7.1905>
- Gozzelino, R., Jeney, V., Soares, M.P. (2010). Mechanisms of cell protection by heme oxygenase-1. *Annual Review of Pharmacology and Toxicology*, 50, 323–354. <https://doi.org/10.1146/annurev.pharmtox.010909.105600>
- Ishii, T., Itoh, K., Takahashi, S., Sato, H., Yanagawa, T., Katoh, Y., Bannai, S., Yamamoto, M. (2000). Transcription factor Nrf2 coordinately regulates a group of oxidative stress-inducible genes in macrophages. *The Journal of Biological Chemistry*, 275(21), 16023–16029. <https://doi.org/10.1074/jbc.275.21.16023>
- Janero, D.R. (1990). Malondialdehyde and thiobarbituric acid-reactivity as diagnostic indices of lipid peroxidation and peroxidative tissue injury. *Free Radical Biology and Medicine*, 9(6), 515–540. [https://doi.org/10.1016/0891-5849\(90\)90131-2](https://doi.org/10.1016/0891-5849(90)90131-2)
- Jeney, V., Balla, J., Yachie, A., Varga, Z., Vercellotti, G.M., Eaton, J.W., Balla, G. (2002). Pro-oxidant and cytotoxic effects of circulating heme. *Blood*, 100(3), 879–887. <https://doi.org/10.1182/blood.v100.3.879>
- Koroliuk, M.A., Ivanov, L.I., Maiorova, I.G., Tokarev, V.E. (1988). A method for determining catalase activity. *Laboratory Work*, 1, 16–19. PMID: 2451064
- Kumar, S., Bandyopadhyay, U. (2005). Free heme toxicity and its detoxification systems in human. *Toxicology Letters*, 157(3), 175–188. <https://doi.org/10.1016/j.toxlet.2005.03.004>
- Linker, R.A., Lee, D.-H., Ryan, S., van Dam, A. M., Conrad, R., Bista, P., Zeng, W., Hronowsky, X., Buko, A., Chollate, S., Ellrichmann, G., Brück, W., Dawson, K., Goelz, S., Wiese, S., Scannevin, R.H., Lukashev, M., Gold, R. (2011). Fumaric acid esters exert neuroprotective effects in neuroinflammation via activation of the Nrf2 antioxidant pathway. *Brain*, 134(3), 678–692. <https://doi.org/10.1093/brain/awq386>
- Milenkovic, M., Arsenovic-Ranin, N., Vucicevic, D., Piperski, V., Jevtovic-Stoimenov, T., Petrovic, D. (2008). Beneficial effects of dimethyl fumarate on experimental autoimmune myocarditis. *Archives of Medical Research*, 39(7), 639–646. <https://doi.org/10.1016/j.arcmed.2008.07.003>
- Miller, G.L. (2003). Protein determination for large numbers of samples. *Analytical Chemistry*, 31(5), 964–966. <https://doi.org/10.1021/ac60149a611>
- Mitsis, A., Papageorgiou, I., Bacopoulou, F., Chrousos, G.P., Doulgeri, M. (2020). Transcription factors and evolution: An integral part of heme expression. *World Academy of Sciences Journal*, 2, 3–8. <https://doi.org/10.3892/wasj.2020.32>
- Motohashi, H., Yamamoto, M. (2004). Nrf2–Keap1 defines a physiologically important stress response mechanism. *Trends in Molecular Medicine*, 10(11), 549–557. <https://doi.org/10.1016/j.molmed.2004.09.003>
- Nour, O.A., Shehatou, G.S.G., Raxim, M.A., Said, E. (2017). Antioxidant and anti-inflammatory effects of dimethyl fumarate in hypercholesterolemic rabbits. *Egyptian Journal of Basic and Applied Sciences*, 4(3), 153–159. <https://doi.org/10.1016/j.ejbas.2017.07.003>
- Sayin, V.I., LeBoeuf, S.E., Singh, S.X., Davidson, S.M., Biancur, D., Guzelhan, B.S., Alvarez, S.W., Wu W.L., Karakousi, T.R., Zavitsanou, A.M., Ubriaco, J., Muir, A., Karagiannis, D., Morris, P.J., Thomas, C.J., Possemato, R., Vander Heiden, M.G., Papagiannakopoulos, T. (2017). Activation of the NRF2 antioxidant program generates an imbalance in central carbon metabolism in cancer. *eLife*, 6, e28083. <https://doi.org/10.7554/eLife.28083>
- Song, X., Xu, R., Xie, F., Liu, J., Liu, L. (2014). Hemin offers neuroprotection through inducing exogenous neuroglobin in focal cerebral hypoxic-ischemia in rats. *International Journal of Clinical and Experimental Pathology*, 7(5), 2163–2171. PMID: 24966924
- Tonelli, C., Chio, I. I.C., Tuveson, D.A. (2018). Transcriptional regulation by Nrf2. *Antioxidants & Redox Signaling*, 29(17), 1727–1745. <https://doi.org/10.1089/ars.2017.7342>
- Zinellu, A., Sotgia, S., Carru, C. (2007). Effect of acute exercise on low molecular weight thiols in plasma. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 17(4), 452–456.

The influence of the inducer of the transcription factor Nrf2 on metabolic parameters in rat tissues upon injection of hemin

S.M. Okhrimenko, K.V. Sedova, O.B. Kiyashko, A.M. Sergeeva, O.V. Bereza

Heme is an essential cofactor involved in many biological processes: oxygen transport and storage, electron transfer, drug and steroid metabolism, signal transduction, etc. However, excess free heme is highly toxic due to its ability to stimulate oxidative stress. One of the main responses of the body to oxidative stress is the formation of the transcription factor Nrf2, which enters the nucleus and stimulates the induction of genes encoding key proteins of the antioxidant defense system. Nrf2 is a redox-sensitive transcription factor that regulates the expression of genes containing the responsive element ARE in their promoters. Nrf2 is currently considered the main regulator of redox homeostasis, controlling the expression of over 100 genes involved in protection against reactive oxygen species and electrophiles. One of the inducers of the Nrf2 transcription factor is dimethyl fumarate (DMF), which induces endogenous antioxidant defense via the Nrf2 pathway. The effect of Nrf2 on nitrogen metabolism and the thiol system under oxidative stress remains insufficiently studied. In this regard, the aim of this study was to investigate nitrogen metabolism parameters and the content of non-protein thiols under conditions of hemin administration, the introduction of the Nrf2 transcription factor inducer dimethyl fumarate, as well as their combined administration. The study subjects were outbred white male rats weighing 180–260 g, which received intraperitoneal injections of hemin solution at a dose of 50 µg per kg of body weight and oral administration of dimethyl fumarate. After 24 hours, the animals were used in the experiment in accordance with the Convention on the Treatment of Animals. Blood plasma was obtained from collected blood samples. The liver was perfused with cooled physiological saline. Homogenates were prepared from the liver, kidneys, and heart, which were used to determine catalase, aminotransferase, and arginase activity, as well as the content of TBARS (thiobarbituric acid-reactive substances) and reduced SH-groups. Urea levels were determined in blood plasma. The study results indicate the following: hemin administration caused an increase in TBARS content in the heart, a decrease in reduced thiol levels in the rat organs, and catalase activation in the kidneys; dimethyl fumarate administration led to a decrease in TBARS levels in the heart, an increase in total thiol groups in the kidneys, and an increase in arginase activity in the liver; combined administration of hemin and DMF after 24 hours resulted in an increase in TBARS content in the kidneys and heart, non-protein SH-groups in the liver, plasma urea levels, as well as an increase in aminotransferase and arginase activity in the studied organs. These observed changes may reflect the activation of Nrf2 in the presence of a pro-oxidant factor and its effect on the expression of a number of genes whose products participate in adaptive processes under oxidative stress.

Key words: hemin, Nrf2, dimethylfumarate, TBA-reacting products, catalase, SH-groups, aminotransferases, arginase, liver, kidneys, heart

Cite this article: Okhrimenko S.M., Sedova K.V., Kiyashko O.B., Sergeeva A.M., Bereza O.V. (2025). The influence of the inducer of the transcription factor Nrf2 on metabolic parameters in rat tissues upon injection of hemin. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 44, p. 32-39. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-4> (in Ukrainian)

About the authors:

Okhrimenko S.M. – V. N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Maidan, 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, s.okhrimenko@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-7844-618X>
Sedova K.V. – V. N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Maidan, 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, Kristina.sedova@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0001-6053-1100>
Kiyashko O.B. – V. N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Maidan, 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, olgakiriver@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0009-9964-3615>
Sergeeva A.M. – V. N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Maidan, 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, anna.lionova.27@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0004-3783-2473>
Bereza O.V. – V. N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Maidan, 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, lekaantonenko2000@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0006-2058-0817>

Внесок авторів: Усі автори зробили рівнозначний внесок у підготовку цієї роботи. / **Authors contribution:** All authors have contributed equally to this work.

Конфлікт інтересів: Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів. / **Conflict of interest:** The authors declare no conflict of interest.

Received: 01.04.2025 / Revised: 07.05.2025 / Accepted: 21.05.2025

... БОТАНІКА ТА ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН BOTANY AND PLANT ECOLOGY ...

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-5
УДК: 582.74.32:507.5:581.5

Динаміка стану популяцій рідкісних видів-ефемероїдів у природному заповіднику «Горгани» Р.І. Кузнєцов

Об'єктами дослідження є популяції трьох видів: *Crocus heuffelianus* Herb., *Galanthus nivalis* L., *Leucojum vernum* L. – ранньоквітучих рослин природного заповідника «Горгани». Дослідження передбачало аналіз результатів довготривалого моніторингу популяцій цих видів, виявлення особливостей динаміки вікової структури та зміни їхньої чисельності під впливом абіотичних і біотичних факторів. Вивчення популяцій здійснювалося на ботанічних постійних пробних площах № 4–6 на території Горганського природоохоронного науково-дослідного відділення природного заповідника «Горгани» з 2004 року впродовж 20 років. Для визначення щільності популяцій використовували методику Т.О. Работнова з доповненнями та А.А. Уранова, які апробовані цілим рядом дослідників. Виділення вікових груп *L. vernum* проводилося відповідно до класифікації наведеної Н.В. Шумською, *C. heuffelianus* – відповідно до класифікації В.І. Мельника, а *G. nivalis* – відповідно до класифікації Г.Б. Буднікова. Результати дослідження показали, що значний вплив на популяції ефемероїдів мають абіотичні фактори. Абіотичними факторами, які призвели до змін кількості особин у межах різних вікових груп популяції *C. heuffelianus* є значна висота снігового покриву та його різке танення, низькі середньодобові температури, ясні дощі, затоплення рослин водою на низинних ділянках ботанічної пробної площі. Серед біотичних факторів можна відзначити дуже високу щільність популяції. На генеративний розвиток *L. vernum* значно впливають низькі середньодобові температури. На початку вегетації на чисельність і яскравість рослин *G. nivalis* впливає значний сніговий покрив, повторне випадання снігу та низькі середньодобові температури. Встановлено, що весняне зниження температури та повторне випадання снігу після початку вегетації істотно впливають на тривалість фенологічних фаз ефемероїдів. Початок фенофаз зсувається на пізніші терміни. Натомість плюсові значення показників температури повітря та ґрунту призводять до раннього початку вегетації, а також більш ранніх строків настання подальших фенофаз.

Ключові слова: Карпати, види рослин, *Crocus heuffelianus*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum*, оцінка стану, структура популяцій, вікові групи, фенофази, погодні умови

Цитування: Кузнєцов Р.І. Динаміка стану популяцій рідкісних видів-ефемероїдів у природному заповіднику «Горгани». Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44, с. 40–55. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-5>

Про автора:

Кузнєцов Р.І. – Природний заповідник «Горгани», вул. Добровольців 7 д, м. Надвірна, Івано-Франківська обл., Україна, 78405, kuznecoviroman@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0008-3464-7319>

Подано до редакції: 22.02.2025 / Прорецензовано: 26.04.2025 / Прийнято до друку: 27.05.2025

Вступ

Однією зі складових частин концепції сталого розвитку є захист довкілля спрямований на збереження біологічного та ландшафтного різноманіття. Шляхи реалізації концепції задекларовані у пунктах 1, 4–6 статті 4 Рамкової конвенції про охорону та сталий розвиток Карпат (ратифікованої Законом № 1672-IV (1672-15) від 07.04.2004) (Рамкова конвенція..., 2004). У Рамковій конвенції важливим є те, що Сторони (уряди України, Румунії, Республік Сербія і Чорногорія, Чехія, Словаччина, Польща, Угорщина) зобов'язуються: співпрацювати щодо розвитку екологічної мережі у Карпатах, як складової частини пан'європейської екологічної мережі; вживати відповідних заходів для включення цілей збереження і сталого використання біологічного та ландшафтного різноманіття до окремих напрямків державної політики; вживати відповідні заходи для забезпечення високого рівня охорони та сталого використання природних середовищ існування, видів флори і фауни, характерних для Карпат, в тому числі, зникаючих та ендемічних; розвивати сумісні системи

моніторингу (Рамкова конвенція..., 2004). Тому розробка та впровадження оптимальних заходів щодо охорони та збереження біорізноманіття займає вагоме місце у державній політиці України. На нашу думку, найкращим науковим полігоном для реалізації цього є території та об'єкти природно-заповідного фонду України, особливо природні заповідники. Вивчення стану популяції видів рослин, які занесені до Червоної книги України (насамперед з категорій «рідкісний», «зникаючий», «неоцінений» вид), Європейського Червоного списку тварин і рослин, що знаходяться під загрозою зникнення у світовому масштабі – одне з найважливіших завдань наукової діяльності природоохоронної установи. Воно тісно пов'язане із концепціями збереження біорізноманіття та сталого розвитку. Виконання даного завдання передбачене Літописом природи – основною формою узагальнення результатів наукових досліджень.

Весняні ефемероїди є важливою частиною лісових угруповань, що формуються на багатих ґрунтах при належній освітленості, достатньому зволоженні ґрунтів, добре прогрійтій підстилці, яка забезпечує їх ріст і розвиток. Будова квіток ефемероїдів демонструє їх пристосування до умов раннього весняного цвітіння, а також адаптацію до ентомогамії. Прикладом є листочки оцвітини *G. nivalis* L., які утворюють кольорові плями та пахучі речовини (Weryszko-Chmielewska, 2016 a, b). У вітчизняних наукових публікаціях за останнє десятиліття наявні відомості про динамічні зміни стану популяції видів ефемероїдів на територіях Розточчя, центрального та північного Поділля, південного Опілля (Дорошенко, 2016; Козира та ін., 2019; Любинець, 2013; Мельник, 2010; Музиченко, 2018, Дмитраш-Вацеба, 2015). У закордонних публікаціях останнім часом не стільки висвітлюються результати досліджень вікової структури популяцій, скільки увага націлена на вивчення особливостей розмноження ефемероїдів (Padureanu, 2020; Weryszko-Chmielewska, 2016 b), виявленню їх хімічного складу (László, 2024; Sidjimova, 2024) тощо.

Аналіз літературних джерел показав наявність декількох публікацій, які доволі фрагментарно висвітлюють стан популяцій рідкісних видів-ефемероїдів на території Горган (Клімук, Міскевич, 2004; Клімук та ін., 2006, Кузнецов, 2024). Метою нашої роботи було узагальнити результати довготривалого моніторингу популяцій трьох видів-ефемероїдів (*C. heuffelianus*, *G. nivalis*, *L. vernum*) на території природного заповідника «Горгани», а також проаналізувати динаміку вікової структури та зміни чисельності цих видів під впливом абіотичних і біотичних факторів.

Матеріали і методи

При підготовці публікації використано дані особистих польових досліджень 2021 р., а також матеріали Літописів природи природного заповідника «Горгани», том 8–11, 13–18, 25–26 (Міскевич, 2005, 2006, 2007, 2010, 2011; Міскевич, Клімук 2008; Юсип 2012, Клімук, 2013, 2014, 2015, Кузнецов, 2022; Міскевич, Полатайко, Безроднова, 2023). Номенклатура таксонів наведена з використанням бази даних Plants of the World Online (POWO) (<https://powo.science.kew.org/>). Для встановлення назв біотопів, у яких виявлено популяції досліджуваних видів, використано Національний каталог біотопів України (Національний каталог..., 2018) та базу даних European Nature Information System (EUNIS) (<https://eunis.eea.europa.eu/index.jsp>).

Стан популяції видів *C. heuffelianus*, *G. nivalis* та *L. vernum* досліджувався на ботанічних постійних пробних площах (далі – бппп) № 4–6 на території Горганського природоохоронного науково-дослідного відділення природного заповідника «Горгани» (урочище Глодище) у період з 2004 по 2021 роки. Під час досліджень фіксувалися щільність популяції (відношення кількості особин популяції до площі, яку вона займає) та абсолютна чисельність – кількість особин на всій площі. Щільність популяції визначалася за методикою Т. О. Работнова (Работнов, 1950) з доповненнями та А. А. Уранова (Уранов, 1975), які було апробовано багатьма дослідниками (Любинець, 2013; Дмитраш-Вацеба, 2015; Дорошенко, 2016; Музиченко, 2018; Козира та ін., 2019).

Виділення вікових груп *L. vernum* проводилося відповідно до класифікації, наведеної Н. В. Шумською (Шумська, 1992), *C. heuffelianus* – класифікації В. І. Мельника (Мельник, 2000), а *G. nivalis* – класифікації Г. Б. Буднікова (Будніков, 1996; Budnikov 2017) з урахуванням методики Л. А. Животовського (Животовський, 2001).

У *C. heuffelianus* вирізняли три вікові групи за наступними морфологічними ознаками, що відповідають певному онтогенетичному стану:

ювенільні рослини (j) – на першому році життя наявний один асимілюючий листок, бульбоцибулина з декількома додатковими коренями; на другому році життя сформовано 2 листки;

- віргінільні рослини (v) – мають від 2 до 4 асимілюючих листків, бульбоцибулина добре розвинена, коренева система з великою кількістю додаткових коренів;

- генеративні рослини (g) – мають по 2–3 низових і по 2–3 асимілюючих листків, квітконосний пагін, як правило, з однією квіткою.

Для *L. vernum* фіксували розподіл особин за чотирма віковими групами, яким відповідають наступні особливості:

- ювенільні рослини (j) – на перших етапах наявний один зелений листок, у якого відсутня центральна жилка; пізніше з'являється піхвовий листок; на третьому році життя з'являється ще не чітко виражена центральна жилка зеленого листка; тривалість стадії від 3 до 6 років;

- іматурні рослини (im) – з'являється другий зелений листок; тривалість стадії 2–4 роки;

- віргінільні рослини (v) – кількість зелених листків до п'яти; у кореневій системі два види коренів – контрактильні – тонкі, вертикальні, та всмоктувальні – тонкі, з горизонтальним напрямком росту; тривалість стадії 4–6 років;

- генеративні рослини (g) – вегетативні органи відрізняються від рослин у віргінільному віковому стані лише за морфометричними показниками; цибулини генеративних рослин мають квітконоси або їх залишки у вигляді плівчастих пластинок, а також незімкнені луски, що утворилися піхвою зеленого листка, в пазусі якого перебував квітконіс.

Під час вивчення вікової структури популяції *G. nivalis* також виділяли чотири вікові групи:

- ювенільні рослини (j) – наприкінці надземної вегетації замкнута піхва зеленого листка утворює єдину запасаючу луску моноподіальної цибулини; наступного року з'являються два листки, низовий та асимілюючий;

- іматурні рослини (im) – листова пластинка ширша, ніж у ювенільних рослин і має центральну жилку; кількість м'ясистих лусок 3–4, сухих плівчастих – 1–2;

- віргінільні рослини (v) – наявні три листки: один низовий і два асимілюючі; в кореневій системі є два типи коренів – всмоктуючі та контрактильні.

- генеративні рослини (g) – на 4–5-му році життя з'являються квітконоси; на відміну від попередніх груп, піхва верхнього асимілюючого листка завжди незамкнена, з його пазушної бруньки утворюється квіткова стрілка, цибулина зберігає моноподільне наростання.

Результати та Обговорення

C. heuffelianus – карпатсько-балканський монтанноальпійський вид, що поширений по всьому Балканському півострову (південна межа поширення проходить по кордону з Албанією), трапляється від північно-східної Італії (західна межа) до Польщі (північна межа), Румунії та України (східна та північно-східна межа) (Raycheva, 2023). В Україні цей вид наявний у Карпатах (усі висотні пояси), Передкарпатті, Прут-Дністровському межиріччі (Хотинська височина), Західному Поділлі. Це багаторічна трав'яна рослина 10–19 см заввишки, яка зростає на освітлених ділянках із достатньою зволоженістю ґрунту, утворює багаточисельні, великі за площею, здебільше повночленні популяції. Переважна більшість популяцій характеризується лівостороннім віковим спектром. На рівнинних, передгірських і середньогірських місцевостях вид приурочений до лісових фітоценозів, у високогірських – до лучних. *C. heuffelianus* квітне у березні–квітні, а плодоносить у травні–липні. Розмножується насінням, рідше бульбоцибулинами. Розповсюдження насіння відбувається шляхом автохорії та мірмекохорії (Червона книга..., 2009).

На території природного заповідника «Горгани» моніторинг популяції *C. heuffelianus* здійснювався на бппп № 4, що була закладена у 2004 році. Ділянка розташована в урочищі Глодище неподалік садиби Горганського природоохоронного науково-дослідного відділення на висоті 710 м н.р.м. Ця рівнинна зволожена (іноді перезволожена) ділянка презентує тип біотопу T2.3.1 Рівнинні і низькогірні сінокісні луки, за EUNIS та Резолюцією 4 Бернської конвенції – E2.2 Low and medium altitude hay meadows / Рівнинні та низькогірні сінокісні луки; за Додатком I Оселищної Директиви – 6510 Lowland hay meadows (*Alopecurus pratensis*, *Sanguisorba officinalis*) / Низинні сінокісні луки (*Alopecurus pratensis*, *Sanguisorba officinalis*) (Національний каталог..., 2018).

Загальне проективне покриття трав'яного ярусу становить 70–75%. У його структурі можна виділити три під'яруси: I – 50–70 см, II – 20–50 см, III – 10–20 см. Перший під'ярус сформований з двох видів – *Deschampsia caespitosa* (L.) P.Beauv. та *Festuca rubra* L. Другий під'ярус утворений з одного домінантного виду – *Holcus lanatus* L., проективне покриття, якого становить 10–15% (у залежності від розташування на ділянці). У складі цього під'ярусу присутня низка лучних видів:

Anthoxanthum odoratum L., *Briza media* L., *Carex leporinella* Mack, *Coronaria flus-cuculi* (L.) A.Braun, *Juncus effusus* L., *Trifolium pratense* L. тощо. Також тут можна зустріти ще один вид, що охороняється на державному рівні – *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Наказ, 2021). У третьому під'ярусі домінують *Prunella vulgaris* L. та *Agrostis tenuis* Sibth. (проективне покриття – 5%), у меншій кількості наявні *Centaurea carpatica* Porcius, *Cruciata glabra* (L.) Opiz, *Myosotis laxa subsp. cespitosa* (Schultz) Hyl. ex Nordh., *Plantago lanceolata* L., *Ranunculus acris* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Thymus pulegioides* L. Також трапляються *Cerastium holosteoides* Fr., *Hieracium pilosella* L., *Leontodon danubialis* (Jacq.) Simonk., *Polygalla vulgaris* L., *Rhinanthus minor* L., *Rumex acetosella* L., *Stellaria graminea* L., *Trifolium hybridum* L., *Trifolium repens* L. (Кузнецов, 2024). Ступінь покриття мохами коливається у межах 5–60%, при цьому, найвищий відсоток спостерігається у верхній частині бппп.

Оскільки для *C. heuffelianus* характерним є як насіннєве, так і вегетативне розмноження, при фактичній наявності відносно незначної чисельності генеративних особин формується достатня кількість життєздатного насіння, яке забезпечує поповнення популяції ювенільними особинами (Юсип, 2012). Сформований на моніторинговій ділянці онтогенетичний спектр свідчить про її відносну повночленність та потенційну здатність до сталого збереження чисельності. У віковій структурі досліджуваної популяції виявлено як особини ювенільної (j_1 – перший рік життя, j_2 – наступні роки життя), іматурної, віргінільної груп, так і особини з генеративної групи (рис. 1). Взагалі, віковий спектр популяції за період спостережень, як правило, мав ознаки лівостороннього типу, лише іноді змінювався на центрований тип, наприклад, як це відбувалося у 2009 р. (рис. 2).



Рис. 1. Генеративні особини *C. heuffelianus* Herb. Фото: Роман Кузнецов

Fig. 1. Generative individuals of *C. heuffelianus* Herb. Photo: Roman Kuznetsov

Аналіз динаміки щільності особин і їх чисельності у вікових групах показав різке зменшення цих показників після 2005 р., коли спостерігалася найбільша кількість особин *C. heuffelianus* всіх вікових груп (Міскевич, 2006). Так у 2005 р. ювенільних особин зафіксовано – 1568, іматурно-віргінільних – 800, а генеративних – 304. Натомість у 2007 р. кількість ювенільних особин зменшилося з 1568 до 272 (рис. 2), тобто 5,8 разів, іматурно-віргінільних – у 7,1, генеративних – у 4,8 рази (Міскевич, 2008). За нашими даними популяції *C. heuffelianus* на моніторинговій ділянці й надалі притаманні низькі показники кількості особин різних вікових груп (Кузнецов, 2024).

На думку У.Д. Місевич, причинами таких змін були важкі погодні умови, які були зафіксовані у 2005–2007 рр. і мали значний вплив на сезонний розвиток особин *C. heuffelianus* (особливо коли рослини перебували у фазі зав'язування плодів, а окремі – у фазі завершення цвітіння). Наприклад, у 2005 р. спостерігалися три негативні метеорологічних явища. Першим явищем було значне випадання снігу, товщина снігового покриву досягала 65 см (показник зафіксований 14 березня). Друге явище – повільне танення снігу через низькі середньодобові температури повітря зафіксовані у другій половині березня. Третє – випадання у I декаді травня значної кількості дощів. Танення снігу, а потім і випадання дощів спричинило перенасичення ґрунту водою і подальше затоплення рослин. Цьому сприяли особливості мікрорельєфу моніторингової ділянки – заглибина між невеликими пагорбами (Місевич, 2006). Надалі, на розвиток особин *C. heuffelianus* вплинув великий сніговий покрив товщиною 84 см, який утворився на ділянці після інтенсивного снігопаду (4–6 березня 2006 р.). Інтенсивне танення снігів протягом березня – початку квітня призвело до чергового затоплення рослин на бппп № 4 (9 квітня 2006 р.). Рослини були вкриті шаром води товщиною 15–18 см. Затоплення вплинуло на генеративний розвиток рослин, оскільки вони тоді перебували у фазі масового цвітіння. В подальшому, процес формування насіння проходив слабо, значно знизилася насіннева продуктивність (Місевич, 2007).

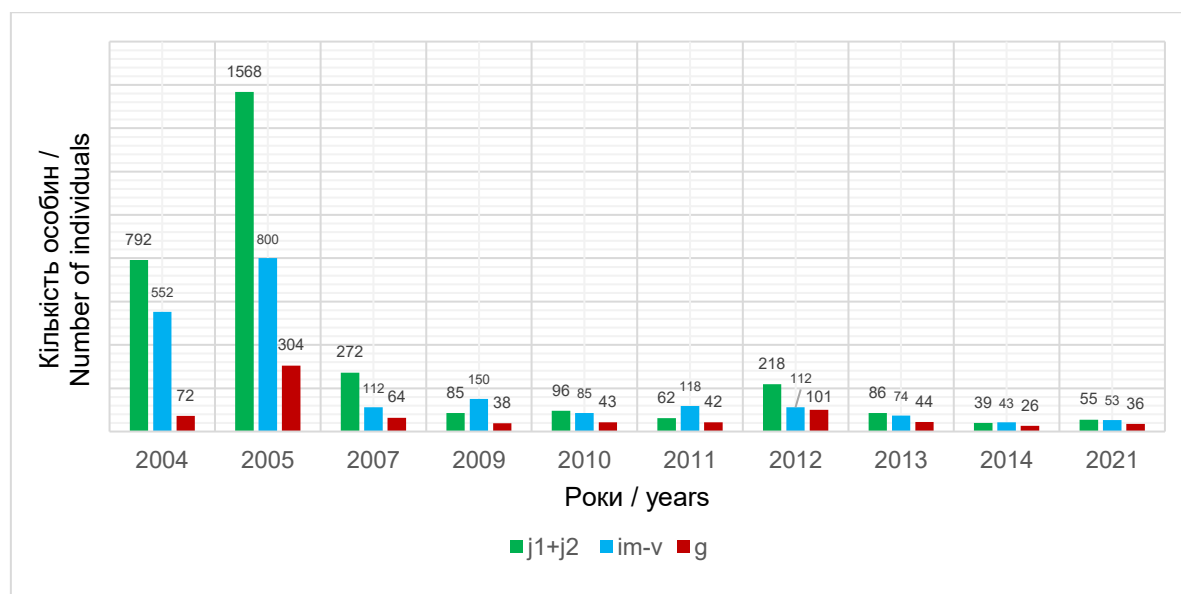


Рис. 2. Вікова структура популяції *C. heuffelianus* на ботанічній постійній пробній площі № 4
 Fig. 2. Age structure of the population of *C. heuffelianus* on the botanical permanent trial area № 4

У 2005 р. відзначено дуже високу щільність особин у популяції – 2672 особин/м² (рис. 3), а у наступний рік відбулося її різке зменшення. Висловлювалося припущення, що така густина могла бути ще одним, природним фактором, який призвів до природного вимирання частини рослин (Місевич, 2006). Як відомо, висока щільність особин у популяціях рослин дійсно може мати як позитивні, так і негативні наслідки для їхнього розвитку та загальної чисельності. З одного боку, високі показники щільності можуть сприяти запиленню та розмноженню, але з іншого боку вони ж можуть призводити до конкуренції за ресурси і, як наслідок, викликати зниження життєздатності рослин (пригнічення росту, зменшення розмірів особин, їх репродуктивної здатності та навіть до зменшення їх чисельності). В умовах високої щільності може змінюватися віковий склад популяції, зокрема, зменшуватися частка молодих особин через обмеження умов для проростання та розвитку, що відбувалося впродовж 2007–2009 рр. Надалі час від часу спостерігалось зростання чисельності особин *C. heuffelianus* у різних вікових групах (Місевич, Клімук, 2008; Місевич 2010; Клімук, 2013). Після 2005 р. найбільша чисельність ювенільних особин зафіксована у 2007 р., імагурно-віргінільних – у 2009 р., а генеративних – у 2012 році (рис. 2). Другий невеликий пік загальної чисельності було зареєстровано у 2012 р., після чого знову відбувся спад. У найкритичнішому стані досліджувана популяція була у 2014 р. (рис. 3).

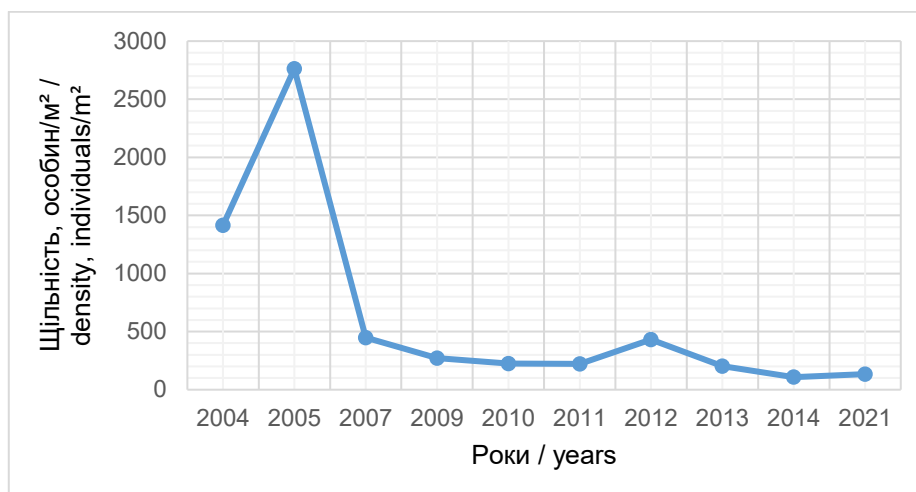


Рис. 3. Зміна щільності особин популяції *C. heuffelianus* на ботанічній постійній пробній площі № 4
Fig. 3. Change in the density of individuals of the *C. heuffelianus* population in the botanical permanent trial area № 4

Сезонний розвиток *C. heuffelianus* також залежить від значень температур повітря та ґрунту. Значні позитивні значення середньодобових температур впливають на швидкість сходження снігового покриву. Збільшення тривалості дня та показників інсоляції сприяють інтенсивному підвищенню температурних показників ґрунту. Підвищення температури ґрунту близько +4°C сприяє активному проходженню етапів генеративного розвитку.

Також варто зазначити, що дати настання і тривалість фенологічних фаз ефемероїдів можуть суттєво варіювати рік від року (табл. 1). Впливає на це весняне зниження температури та випадання великої кількості опадів у вигляді снігу, які трапляються вже після початку вегетації рослин. Так, у 2009 та 2013 роках, незважаючи на ранній початок вегетації, який припадав на першу – початок другої декади березня, цвітіння розпочиналося у першій декаді квітня (Міскевич, 2010; Клімук, 2014).

Таблиця 1. Сезонний цикл розвитку *C. heuffelianus* в умовах природного заповідника «Горгани» (2004–2024 рр.)

Table 1. Seasonal development cycle of *C. heuffelianus* in the conditions of the nature reserve "Gorgany" (2004–2024)

Фенофази	Дата настання фенофаз		
	найбільш рання	найбільш пізня	середня
Початок вегетації і бутонізації	18.02	30.03	13.03
Початок цвітіння	01.03	09.04	25.03
Масове цвітіння	12.03	15.04	30.03
Кінець цвітіння	31.03	25.04	11.04
Зав'язування плодів	23.03	27.04	11.04
Дозрівання і розтріскування плодів	28.05	16.06	28.05
Завершення вегетації	05.06	25.06	15.06

L. vernum – середньоєвропейський вид на східній межі ареалу, неморальний елемент флори (Дорошенко, 2016). Він поширений у Атлантичній і Середній Європі, Середземномор'ї (північ Апеннінського півострова). В Україні трапляється у Карпатах, на Закарпатті та Передкарпатті, Малому Поліссі, Північному Поділлі та Розточчі. Поширений від рівнини до верхнього лісового поясу (від 100 до 1400 м н.р.м) на заболочених, щільних, щебенистих, з ознаками оглеювання ґрунтах (Червона книга..., 2009). Належить до рослин вологих лісо-лучних екоотопів з тимчасовим надмірним зволоженням кореневмісного шару ґрунту ґрунтовими водами (Дідух та ін., 2000). *L. vernum* є рідкісним видом для флори всієї Європи, входить до Червоних книг та списків видів, які перебувають

під охороною у Чехії та Словаччині, Німеччині, Австрії, Сербії, Хорватії, Швейцарії, Валлонії (Бельгія) та входить у регіональні червоні списки рослин Італії та Франції (Мельник, 2010; Гнатюк, 2023). В Україні має статус – неоцінений (Наказ, 2021). Карпатський підвид цього виду *L. vernum subsp. carpaticum* (Spring.) O. Schwarz внесений до списків видів, що потребують охорони Міжнародного союзу охорони природи (Walters, 1998).

Моніторинг популяції *L. vernum* проводиться на бппп № 6, яка закладена на заболоченій присхилі луці на висоті 685 м н.р.м. Ця ділянка презентує тип біотопу Д1.6.3 Карпатські незаболочені ліси вільхи сірої і вільхи чорної, за EUNIS – G1.121 Montane *Alnus incana* galleries / Гірські сіровільхові ліси – галереї; за Резолюцією 4 Бернської конвенції – G1.12 Boreo-alpine riparian galleries / Борео-альпійські прирічкові галереї; за Додатком I Оселищної Директиви – 91E0 Alluvial forests with *Alnus glutinosa* and *Fraxinus excelsior* (Alno-Padion, Alnion incanae, Salicion albae) / Заплавні ліси з *Alnus glutinosa* та *Fraxinus excelsior* (Alno-Padion, Alnion incanae, Salicion albae) (Національний каталог..., 2018).

Загальне проективне покриття трав'яного ярусу становить 40% (весняна синюзія). У видовому складі наявні такі види рослин: *L. vernum* (30%), *Chrysosplenium alternifolium* L. (1%), *Caltha palustris* L. (6%), *Dentaria glandulosa* Waldst. & Kit. (3%). Моховий покрив наявний тільки на корі опалих гілок дерев, проективне покриття – 1%. Досліджувана популяція *L. vernum* характеризується наявністю особин з таких вікових груп особин: ювенільної (j1 – першого року життя, j2 – наступних років життя), іматурної, віргінійської, генеративної (рис.4).



Рис. 4. Генеративні особини *L. vernum*. Фото: Роман Кузнецов

Fig. 4. Generative individuals of *L. vernum*. Photo: Roman Kuznetsov

Аналіз вікової структури *L. vernum* (Міскевич, 2011; Клімук, 2013; Клімук, 2014) показав стабільну кількість ювенільних особин (коливання у незначних межах 74–79 особин). При цьому відбулося зростання кількості іматурно-віргінійських особин у 1,8 рази (з 62 на початку спостережень у 2010 р. до 109 у 2013 р.) і зниження чисельності генеративних особин у 2,7 рази (з 80 у 2010 р. до 30 у 2013 р.). Віковий спектр популяції за період спостережень переважно був одномодальним і тільки на у 2010 р. мав два піки у розподілі особин. Також необхідно зауважити, що спектри за 2011 і 2013 рр. належать до центрованого типу (рис. 5). Домінування іматурних і віргінійських особин у досліджуваній популяції також вказує на достатню стійкість популяції до дії кліматичних факторів, що узгоджується з даними інших дослідників (Малиновський та ін., 1998). Натомість у популяціях, які зростають у межах Розточчя (територія Яворівського національного природного парку)

спостерігається незначна чисельність іматурних особин, що вказує на їх низьку стійкість до дії зовнішніх факторів (Любинець, 2013).

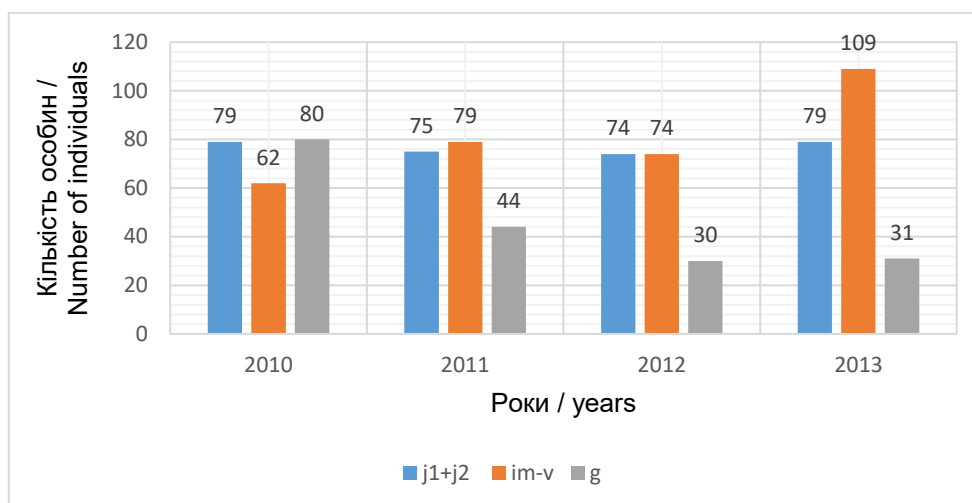


Рис. 5. Вікова структура популяції *L. vernum* на ботанічній постійній пробній площі № 6

Fig. 5. Age structure of the *L. vernum* coenopopulation at the botanical permanent trial area № 6

Було зафіксовано зниження показників щільності особин з 221 особин/м² (2010 рік) до 178 (2012 рік), але у 2013 році знову відбулося зростання до 219. Зміна щільності свідчить про циклічні зміни у структурі популяції, які пов'язані зі зменшенням кількості генеративних особин і відчутним збільшенням вегетативних іматурно-віргінільних особин (рис. 6).

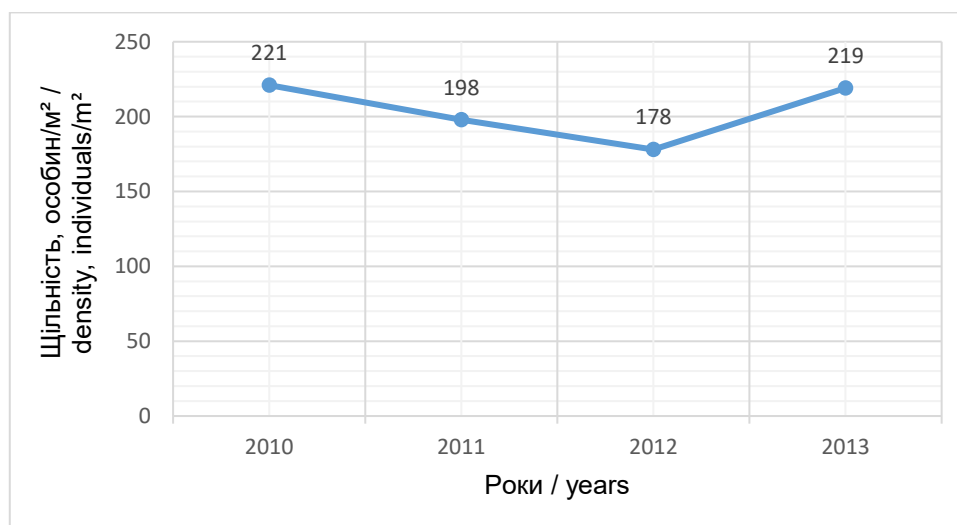


Рис. 6. Зміна щільності особин популяції *L. vernum* на ботанічній постійній пробній площі № 6

Fig. 6. Change in the density of individuals of the *L. vernum* population at the botanical permanent trial area № 6

Аналіз спостережень проведених протягом 2004–2024 рр. щодо дати настання і тривалості фенологічних фаз (табл. 2) показав, що відсутність снігового покриву та плюсові значення температури повітря сприяють ранньому початку вегетації *L. vernum*. Так, при таких умовах початок вегетації припав на I декаду лютого 2011 р. (Юсип, 2012). Натомість, при значному сніговому покриві, який довго тримається, зафіксовано найбільш пізні дати початку вегетації, наприклад, у 2006 р. (Міскевич, 2007). У 2011 р. період між початком цвітіння *L. vernum* (26.02) і його масовим цвітінням (08.04) склав 42 дні (Юсип, 2012). Це відбулося внаслідок зниження температури повітря до -8°C,

при цьому від'ємні значення температури протрималися всю III декаду лютого. Температура повітря у березні коливалася від -7°C до -9°C , що не сприяло початку масового цвітіння. Лише в кінці I декади квітня середньоденні показники температури перейшли відмітку $+10^{\circ}\text{C}$, що сприяло переходу до фази масового цвітіння. Наслідком таких погодних умов, можливо, стало те, що у 2011 р. відбулося зменшення на третину кількості генеративних особин у порівнянні з попереднім роком (рис. 5). В інші роки середня тривалість між початком цвітіння та масовим цвітінням становила лише 8 діб.

Таблиця 2. Сезонний цикл розвитку *L. vernum* в умовах природного заповідника «Горгани» (2004–2024 рр.)
 Table 2. Seasonal development cycle of *L. vernum* in the conditions of the nature reserve "Gorgany" (2004–2024)

Фенофази / Phenophases	Дата настання фенофаз / Date of phenophases start		
	найбільш рання / the earliest	найбільш пізня / the latest	Середня / average
Початок вегетації	09.02	20.03	05.03
Бутонізація	20.02	08.04	22.03
Початок цвітіння	26.02	28.04	01.04
Масове цвітіння	18.03	30.04	08.04
Кінець цвітіння	09.04	10.05	23.04
Зав'язування плодів	25.03	05.05	16.04
Дозрівання і розтріскування плодів	13.05	13.06	02.06
Завершення вегетації	08.06	10.07	20.06

G. nivalis – європейсько-середземноморський вид на східній межі ареалу. Поширений у Центральній Європі, Середземномор'ї, Передкавказзі. В Україні – переважно в Карпатах, Передкарпатті, Правобережному Лісостепу, Західному Поділлі, Розточчі, рідше на Правобережному Поліссі, рідко – в Лівобережному Лісостепу. Популяції здебільшого численні, вид у багатьох місцях наведні аспекти. Основними місцезростаннями *G. nivalis* є листяні ліси, галявини, узлісся, чагарники на багатих, достатньо зволжених ґрунтах і світлих місцях (Червона книга..., 2009).

Спостереження за станом популяції *G. nivalis* (рис. 7) здійснюються на бпп № 5, яка знаходиться у буковому деревостані на південно-західному схилі на висоті 920 м н.р.м. Ділянка закладена в угрупованні *Acereto (pseudoplatani)-Fageto (sylvaticae)*, що презентує тип біотопу Д1.1.3 ацидофільні букові ліси, за EUNIS та Резолюцією 4 Бернської конвенції – G1.6 *Fagus woodland* / Букові ліси; за Додатком I Оселищної Директиви – 9110 *Luzulo-Fagetum beech forests* / Букові ліси *Luzulo-Fagetum* (Національний каталог..., 2018).

Загальне проективне покриття трав'яного ярусу на бпп № 5 становить 60% (весняна синюзія). Наявні два під'яруси: перший – 20–30 см висотою, другий – 5–20 см. У верхній частині схилу загальне проективне покриття трав'яного ярусу збільшується до 75%. Видовий склад є малочисельним і складається із *Mercurialis perennis* L., *Symphytum cordatum* Waldst. & Kit. ex Willd., *Dentaria glandulosa* Waldst. & Kit., *G. nivalis* L., *Anemona nemorosa* (L.) Holub, *Oxalis acetosella* L. На камінні розміщені декілька видів мохів, їх загальне проективне покриття становить 3%.

Віковий спектр популяції за період спостережень (рис. 8), як правило, був лівостороннім (лише у 2011 р. спостерігався центрований тип). Перевершення кількості молодих особин над генеративними демонструє наявність процесів відтворення та поновлення. При цьому, індекс генеративності залишається низьким. Популяція визначена, як молода. Така ж тенденція простежується в дослідженнях проведених на території Південного Опілля (Дмитраш-Вацеба, 2015).

Аналіз даних моніторингових спостережень за популяцією *G. nivalis* показав, що найбільша кількість особин усіх вікових груп (ювенільної, іматурної, віргінійної, генеративної) зафіксовано на бпп № 5 у 2010 р., а з 2011 р. простежується значне (втричі та навіть більше) зниження чисельності ювенільних, іматурних і віргінійних особин. Це призвело до зменшення у складі популяції також кількості генеративних особин. Разом із тим, коливання чисельності особин цієї вікової групи у період 2009–2013 рр. було дещо меншим, (показники зменшувалися по відношенню до попереднього року, як правило, не більше ніж у два рази).

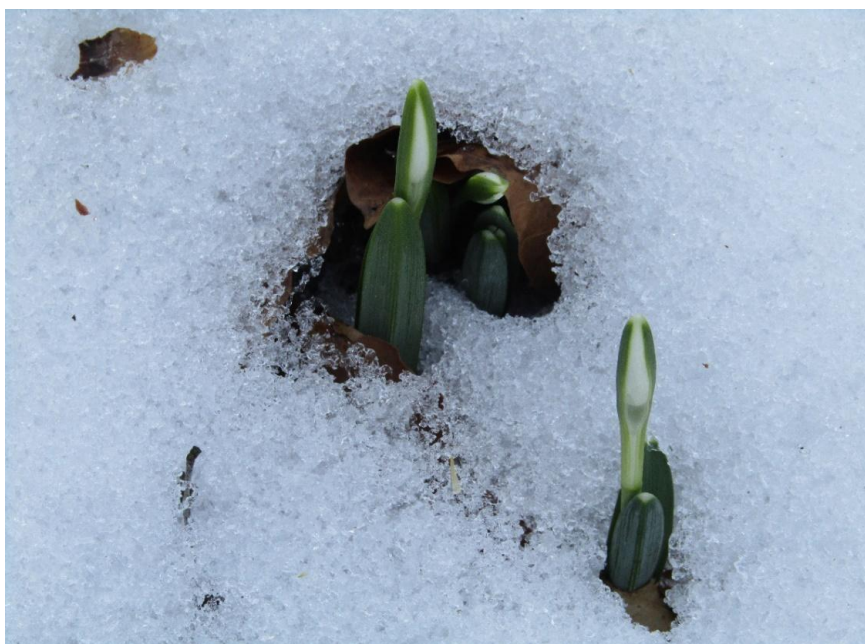


Рис. 7. Генеративні особини *G. nivalis* Фото: Роман Кузнецов
Fig. 7. Generative individuals of *G. nivalis* Photo: Roman Kuznetsov

Як видно з графіка (рис. 9), максимальні показники щільності особин у популяції *G. nivalis* спостерігалися у 2009 і 2010 рр. Після впливу негативних кліматичних чинників щільність знизилася у 3 рази з 309 до 102 особини/м². Надалі вона коливалася у межах 68–86 особин/м². За літературними даними щільність особин у популяціях *G. nivalis* в Українських Карпатах може коливатися у значних межах від 57 до 244 особин/м² (Будніков, 1996, Дмитраш-Вацеба, 2015). Така ж тенденція спостерігалась і для території природного заповідника «Горгани» (68–309 особин/м²). Натомість, популяції поширені в Південному Опіллі та Розточчі характеризуються значно меншою щільністю – від 20,2–48,8 особин/м² (Дорошенко, 2006, Дмитраш-Вацеба, 2015) до 30–50 особин/м² (Дмитраш-Вацеба, 2015).

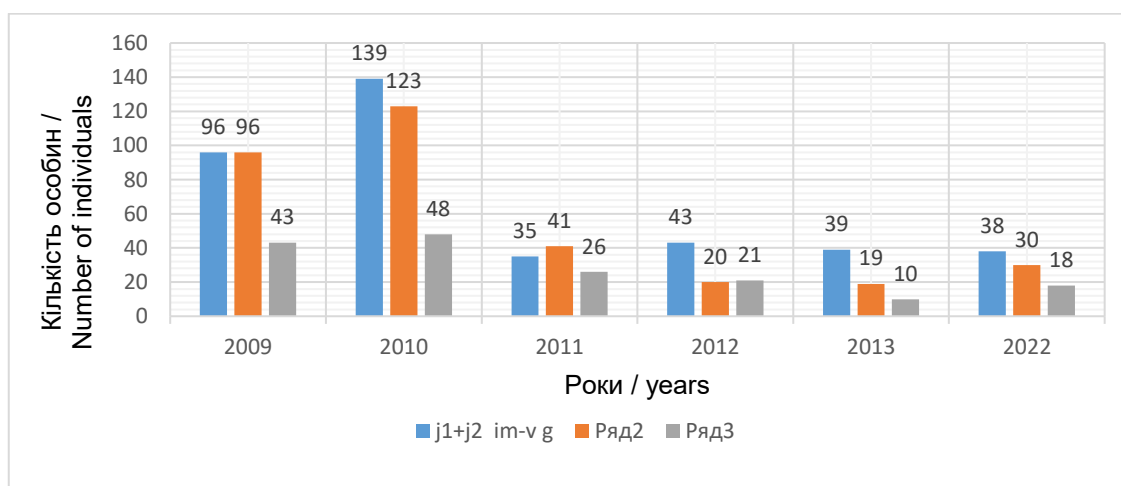


Рис. 8. Вікова структура популяції *G. nivalis* L. на ботанічній постійній пробній площі № 5
Fig. 8. Age structure of the population of *G. nivalis* L. at the botanical permanent trial area № 5

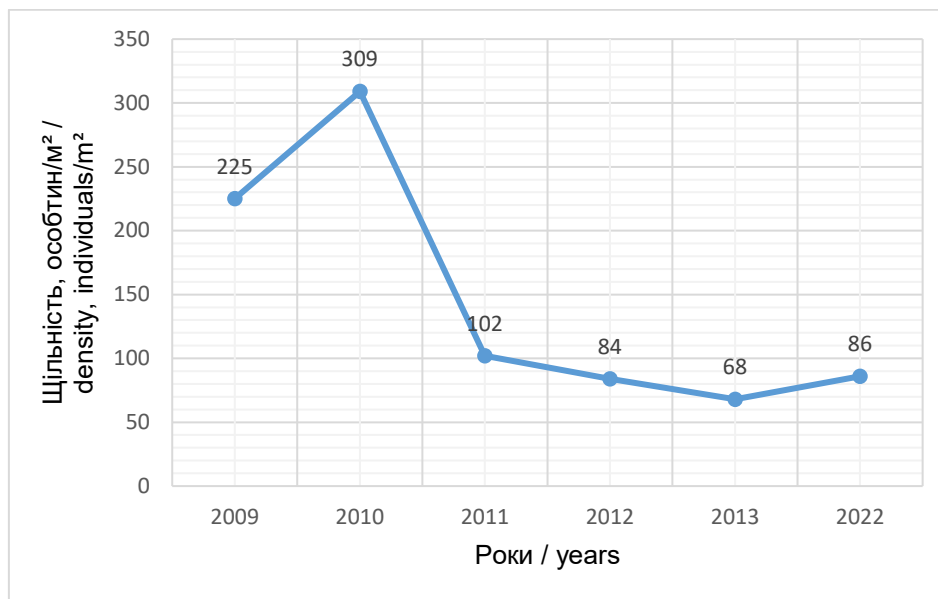


Рис. 9. Зміна щільності особин популяції *G. nivalis* L. на ботанічній постійній пробній площі № 6
Fig. 9. Change in the density of individuals of the population of *G. nivalis* L. on the botanical permanent trial area № 6

За даними спостережень С. В. Юсип вагоме зниження кількості особин у складі усіх вікових груп і загальної щільності з 2010 р. по 2011 р. було викликано несприятливими кліматичними умовами, зокрема, наявністю значного снігового покриву в III декаді лютого, наявністю значних від'ємних значень температури повітря та повторним випаданням снігу (товщина покриву до 20 см), які призупинили початок вегетації (Юсип, 2012). Особливо кліматичні умови вплинули на фазу цвітіння, оскільки період між початком цвітіння (23.02) і масовим цвітінням особин *G. nivalis* (09.04) становив 46 днів (табл. 3). Проведення замірів температури ґрунту показали зв'язок цього показника з часом настання певної фенофази. Відповідно, при -4°C відбувається проростання особин, подальше прогрівання до 0°C і вище сприяє початку та масовій бутонізації. Активний генеративний розвиток відбувається при температурі понад $+2^{\circ}\text{C}$.

Таблиця 3. Сезонний цикл розвитку *G. nivalis* в умовах природного заповідника «Горгани» (2004–2024 рр.)
Table 3. Seasonal development cycle of *G. nivalis* in the conditions of the nature reserve "Gorgany" (2004–2024)

Фенофази / Phenophases	Дата настання фенофаз / Date of phenophases start		
	найбільш рання / the earliest	найбільш пізня / the latest	Середня / average
Початок вегетації і бутонізації	11.02	26.03	10.03
Початок цвітіння	23.02	22.04	30.03
Масове цвітіння	10.03	28.04	09.04
Кінець цвітіння	03.04	10.05	19.04
Зав'язування плодів	27.03	05.05	14.04
Дозрівання і розтріскування плодів	07.05	23.06	08.06
Завершення вегетації	15.06	09.07	17.06

Для узагальнення інформації щодо фенологічних особливостей досліджуваних популяцій ефемероїдів і специфіки їх реагування на кліматичні чинники нами проведено ранжування означених факторів і побудовано діаграму, що показує рівень чутливості популяцій (рис. 10).

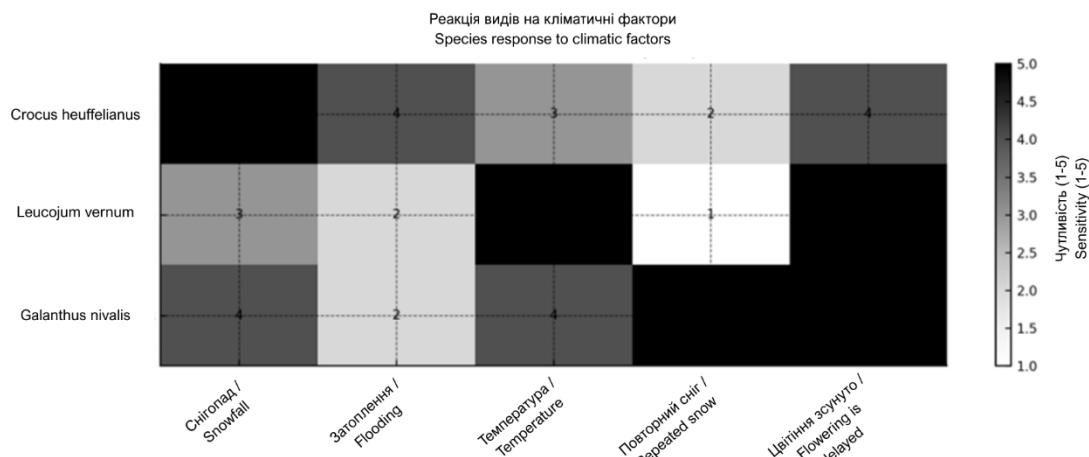


Рис. 10. Реакція популяцій ефемероїдів на кліматичні чинники (оцінка чутливості у балах від 1 до 5)
Fig. 10. Response of ephemeral plant populations to climatic factors (sensitivity score from 1 to 5)

Встановлено, що на *C. heuffelianus* найбільший вплив мають значні снігопади на початку вегетаційного періоду, дещо менший – затоплення ділянки зростання після рясних і довготривалих дощів. Порівняно слабка реакція на затоплення (2 бали), що свідчить про толерантність до вологих ґрунтів. Вид має здатність до фенологічної пластичності, але надмірне зволоження призводить до гниття цибулин у слабо дренажованих ґрунтах (Дорошенко, 2016). Максимально чутливим до температури (5 балів) є *L. vernum*, що збігається з його фенологічною особливістю – більш пізня бутонізація та цвітіння, лімітуючими факторами виступають низькі середньодобові температури. Останні затримують настання та нормальне проходження фази цвітіння у ефемероїдів, і в подальшому, можуть впливати на генеративний розвиток загалом. Взагалі *L. vernum* демонструє високу змінність термінів початку цвітіння залежно від температур у лютому–березні, зокрема, при середньодобових температурах $< +3^{\circ}\text{C}$ вид може затримувати фенофази аж до середини квітня (Любинець, 2013). *G. nivalis* має найвищу чутливість до повторного снігу, що узгоджується з даними спостережень у Карпатах та Поділлі, де вид страждає від морозобоїн при повторному похолоданні у фазі цвітіння (Козира та ін., 2019). Повторне випадання снігу навесні зсуває цвітіння особин *G. nivalis*, а високий сніговий покрив зменшує кількість генеративних особин у популяції. Водночас чутливість до затоплення та снігопаду є помірною.

Висновки

Моніторинг за станом популяцій трьох видів-ефемероїдів (*C. heuffelianus*, *G. nivalis*, *L. vernum*) у природному заповіднику «Горгани» проводився на ботанічних постійних пробних площах впродовж тривалого часу (2004–2024 рр.).

Найвища щільність і чисельність особин *C. heuffelianus* була у 2005 р., у подальшому в період 2006–2007 рр. відбулося їх різке зниження (кількість ювенільних особин зменшилася у 5,8 рази, імагурно-віргінільних – у 7,1, генеративних – у 4,8). Причини: несприятливі абіотичні умови (значна висота снігового покриву (до 65 см) та його різке танення, затоплення, рясні дощі, низькі середньодобові температури), висока щільність популяції (2672 особин/м²), що викликала конкуренцію і могло призвести до природного вимирання частини рослин. Фенологічні фази (вегетація, цвітіння, плодоношення) сильно варіюють за роками і залежать від температур повітря та стану ґрунту. У 2011–2012 рр. період між початком цвітіння і масовим цвітінням тривав 42 днів замість 8, а у 2012 р. спостерігалось зниження кількості генеративних особин майже у 1,5 рази. Популяція *L. vernum* характеризується стабільною часткою ювенільних особин і зменшенням генеративних у несприятливі роки. Попри зменшення генеративних особин у 2013 р., популяція виявилася стійкою через високу частку імагурних і віргінільних особин. Популяція є особливо чутливою до температурних коливань (низькі температури весною значно зменшують генеративний розвиток). У популяції *G. nivalis* переважають молоді особини. Найвища щільність зафіксована у 2009–2010 рр., після чого відбулося трикратне зниження через повторне похолодання і сніг. У подальшому впродовж тривалого часу (2011–2022 рр.) суттєвих змін у віковій структурі не

відбувалося. Спостерігається особлива чутливість цього виду до повторного снігопаду навесні, що відтерміновує цвітіння та знижує генеративність.

Отримані дані є важливою основою для оцінки стійкості популяцій і планування заходів з охорони рідкісних видів у природних умовах. Наявність у складі досліджуваних популяцій особин різних вікових груп (від сходів до генеративних) свідчить про відсутність перешкод для сталого існування та поновлення за рахунок насінневого та вегетативного розмноження.

Список літератури / References

- Будніков, Г.Б. (1996). *Еколого-біологічна характеристика та заходи по охороні Galanthus nivalis L. у західних областях України: автореф. дис. ... канд. біол. наук (03.00.01)*. Ужгород. [Budnikov, H.B. (1996). *Ecological and biological characteristics and protection measures of Galanthus nivalis L. in the western regions of Ukraine: Author's abstract of the Candidate of Biological Sciences dissertation (03.00.01)*. Uzhhorod (in Ukrainian)]
- Гнатюк, А., Гапоненко, М. (2023). *Leucojum vernum L. (Amaryllidaceae) у колекції Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України. У Об'єкти природно-заповідного фонду України: сучасний стан та шляхи забезпечення ефективної їх діяльності (с. 270–275)*. <https://doi.org/10.61584/3-4-08-2023-61> [Hnatyuk, A., Gaponenko, M. (2023). *Leucojum vernum L. (Amaryllidaceae) in the collection of the M. M. Hryshko National Botanical Garden of the NAS of Ukraine. In Objects of the Nature Reserve Fund of Ukraine: Current State and Ways to Ensure Their Effective Activity (pp. 270–275)*. <https://doi.org/10.61584/3-4-08-2023-61> (in Ukrainian)]
- Дідух, Я.П., Плюта, П.Г., Протопопова, В.В., Ермоленко, В.М., Коротченко, І.А., Каркуцієв, Г.М., Бурда, Р. І. (2000). *Екофлора України (Т. 1)*. Київ: Фітосоціоцентр. [Didukh, Ya. P., Plyuta, P. H., Protoporova, V. V., Ermolenko, V. M., Korotchenko, I. A., Karkutsiev, H. M., Burda, R. I. (Eds.). (2000). *Ecoflora of Ukraine (Vol. 1)*. Kyiv: Phytosociotsentr (in Ukrainian)]
- Дмитраш-Вацеба, І.І. (2015). Поширення та стан популяцій *Galanthus nivalis L. (Amaryllidaceae)* на Південному Опіллі. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*, 6(13), 87–105. [Dmytrash-Vatseba, I. I. (2015). Distribution and status of *Galanthus nivalis L. (Amaryllidaceae)* populations in Southern Opillya. *Scientific Foundations of Biodiversity Conservation*, 6(13), 87–105 (in Ukrainian)]
- Дорошенко, К. (2016). Структурно-функціональні параметри ценопопуляції *Leucojum vernum L. (Amaryllidaceae)* в різних типах оселищ на східній межі ареалу (західні регіони України). *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 71, 85–95. [Doroshenko, K. (2016). Structural and functional parameters of *Leucojum vernum L. (Amaryllidaceae)* cenopopulations in various habitat types on the eastern boundary of the species range (Western Ukraine). *Bulletin of the Lviv University. Series Biology*, 71, 85–95 (in Ukrainian)]
- Дорошенко, К.В. (2006). Деякі демографічні параметри *Galanthus nivalis L.* у Львівській області. У *Наукові основи збереження біотичної різноманітності* (Вип. 6, с. 54–62). Львів: Ліра-Прес. [Doroshenko, K.V. (2006). Some demographic parameters of *Galanthus nivalis L.* in Lviv region. In *Scientific Foundations of Biodiversity Conservation* (Issue 6, pp. 54–62). Lviv: Liga-Press (in Ukrainian)]
- Животовський, Л.А. (2001). Онтогенетичні стани, ефективна щільність та класифікація популяцій рослин. *Екологія*, (1), 3–7. [Zhivotovsky, L.A. (2001). Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations. *Ecology*, (1), 3–7 (in Ukrainian)]
- Клімук, Ю.В. (2013). *Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани»*. Том 16. Надвірна: рукопис. [Klimuk, Yu.V. (2013). *Rare plants. Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve*. Volume 16. Nadvirna: Manuscript (in Ukrainian)]
- Клімук, Ю.В. (2014). *Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани»*. Том 17. Надвірна: рукопис. [Klimuk, Yu.V. (2014). *Rare plants. Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve*. Volume 17. Nadvirna: Manuscript (in Ukrainian)]
- Клімук, Ю.В. (2015). *Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани»*. Том 18. Надвірна: рукопис. [Klimuk, Yu.V. (2015). *Rare plants. Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve*. Volume 18. Nadvirna: Manuscript (in Ukrainian)]
- Клімук, Ю.В., Місевич, У.Д. (2004). Рослини Червоної книги України на території природного заповідника «Горгани». *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*, Вип. 6, 91–95. [Klimuk, Yu. V., Miskevych, U. D. (2004). Plants from the Red Data Book of Ukraine in the Gorgany Nature Reserve. *Scientific Foundations of Biodiversity Conservation*, Issue 6, 91–95 (in Ukrainian)]

- Клімук Ю.В. (2006). *Природний заповідник «Горгани». Рослинний світ*. К.: Вид-во «Фітосоціоцентр», 6. 400 с. [Klimuk, Yu.V. (2006). *Pryrodnyi zapovidnyk «Gorgany». Roslynnnyi svit*, 6, Kyiv: Phytosociocentre, 400 (in Ukrainian)]
- Кози́ра, Л.Я., Семенович, Н.Й. (2019). Динаміка вікової структури популяції *Crocus heuffelianus* Herb. у природному заповіднику «Медобори» за останнє десятиріччя. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія Біологія*, 1(75), 8–12. <https://doi.org/10.25128/2078-2357.19.1.1> [Kozyra, L.Ya., Semenovych, N.Y. (2019). Age structure dynamics of *Crocus heuffelianus* Herb. population in the Medobory Nature Reserve over the last decade. *Scientific Notes of Ternopil National Pedagogical University. Series Biology*, 1(75), 8–12. <https://doi.org/10.25128/2078-2357.19.1.1> (in Ukrainian)]
- Куземко, А.А., Дідух, Я.П., Онищенко, В.А., Шеффер, Я. (2018). *Національний каталог біотопів України*. Київ: ФОП Клименко Ю.Я. [Kuzemko, A.A., Didukh, Y.P., Onyshchenko, V.A., Sheffer, Y. (Eds.). (2018). *National catalog of biotopes of Ukraine*. Kyiv: FOP Klymenko Yu.Ya. (in Ukrainian)]
- Любинець, І. (2013). Стан і динамічні тенденції ценопопуляції *Leucojum vernum* L. на території Яворівського національного природного парку. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 63, 51–61. [Lyubynets, I. (2013). The state and dynamic tendencies of *Leucojum vernum* L. cenopopulations in the Yavorivskiy National Nature Park. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 63, 51–61. <https://doi.org/10.61584/3-4-08-2023-61> (in Ukrainian)]
- Малиновський К.А., Царик Й.В., Жилієв Г.Г. (1998). *Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат*. К.: Наук. думка, 1998. 175 с. [Malinovsky K.A., Tsaryk Y.V., Zhilyaev G.G. (1998). *Structure of populations of rare species of the Carpathian flora*. K.: Nauk. Dumka, 175 p. (in Ukrainian)]
- Мельник, В.І. (2000). *Рідкісні види флори рівнинних лісів України*. Київ: Фітосоціоцентр. [Melnyk, V.I. (2000). *Rare species of flora of lowland forests of Ukraine*. Kyiv: Phytosociocentre (in Ukrainian)]
- Мельник, В.І., Баточенко, В.М., Діденко, С.Я. (2010). Популяції *Leucojum vernum* L. (Amaryllidaceae) на східній межі ареалу. *Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія*, 106, 45–51. [Melnyk, V.I., Batochenko, V.M., Didenko, S.Ya. (2010). Populations of *Leucojum vernum* L. (Amaryllidaceae) at the eastern border of the range. *Scientific Notes of NaUKMA. Biology and Ecology*, 106, 45–51. <https://doi.org/10.61584/3-4-08-2023-61> (in Ukrainian)]
- Міскевич, У.Д. (2005). *Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани». Том 8, 2004*. Надвірна: рукопис. [Miskevych, U.D. (2005). *Rare plants. Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve. Volume 8, 2004*. Nadvirna: manuscript (in Ukrainian)]
- Міскевич, У.Д. (2006). *Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани». Том 9, 2005*. Надвірна: рукопис. [Miskevych, U.D. (2006). *Rare plants. Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve. Volume 9, 2005*. Nadvirna: manuscript (in Ukrainian)]
- Міскевич, У.Д. (2007). *Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани». Том 10, 2006*. Надвірна: рукопис. [Miskevych, U.D. (2007). *Rare plants. Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve. Volume 10, 2006*. Nadvirna: manuscript (in Ukrainian)]
- Міскевич, У.Д. (2010). *Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани». Том 13, 2009*. Надвірна: рукопис. [Miskevych, U.D. (2010). *Rare plants. Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve. Volume 13, 2009*. Nadvirna: manuscript (in Ukrainian)]
- Міскевич, У.Д., Клімук, Ю.В. (2008). *Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани». Том 11, 2007*. Надвірна: рукопис. [Miskevych, U.D., Klimuk, Yu.V. (2008). *Rare plants. Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve. Volume 11, 2007*. Nadvirna: manuscript (in Ukrainian)]
- Міскевич, У.Д., Клімук, Ю.В. (2011). *Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани». Том 14, 2010*. Надвірна: рукопис. [Miskevych, U.D., Klimuk, Yu.V. (2011). *Rare plants. Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve. Volume 14, 2010*. Nadvirna: manuscript (in Ukrainian)]
- Міскевич, У.Д., Полатайко, Т.І., Безроднова, О.В. (2023). *Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани». Том 26, 2022*. Надвірна: рукопис. [Miskevych, U.D., Polatayko, T.I., Bezrodnova, O. V. (2023). *Rare plants. Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve. Volume 26, 2022*. Nadvirna: manuscript (in Ukrainian)]
- Музиченко, О.С., Бойко, С.А. (2018). Динаміка та онтогенетичний стан *Galanthus nivalis* L. та *Allium ursinum* L. в національному природному парку «Кременецькі гори». *Людина та довкілля. Проблеми неоекології*, 1–2(29), 64–72. [Muzychenko, O.S., Boiko, S.A. (2018). Dynamics and ontogenetic condition of *Galanthus nivalis* L. and *Allium ursinum* L. populations in the Kremenets Mountains National Nature

Park. *Man and Environment. Issues of Neoeecology*, 1–2(29), 64–72. <https://doi.org/10.26565/1992-4224-2018-29-07> (in Ukrainian)]

Наказ Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України від 15 лютого 2021 р. № 111 «Про затвердження переліків видів рослин і грибів, занесених до Червоної книги України (рослинний світ), та видів рослин і грибів, виключених з Червоної книги України (рослинний світ)». [Order of the Ministry of Environmental Protection and Natural Resources of Ukraine dated February 15, 2021 No. 111. "On approval of lists of plant and mushroom species included in the Red Book of Ukraine (flora) and plant and mushroom species excluded from the Red Book of Ukraine (flora)". Available at: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#Текст> (in Ukrainian)]

Работнов, Т.А. (1950). Життєвий цикл багаторічних трав'янистих рослин у лугових ценозах. *Труди Ботанічного інституту АН СРСР. Серія 3*, (6), 7–204. [Rabotnov, T.A. (1950). Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Proceedings of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences*, 3, (6), 7–204 (in Ukrainian)]

Рамкова Конвенція про охорону та сталий розвиток Карпат. (2004). У *Збірник законодавчих актів України про охорону навколишнього природного середовища* (Т. 10, с. 311–315). Чернівці: Зелена Буковина. [Framework Convention on the Protection and Sustainable Development of the Carpathians. (2004). In *Collection of Legislative Acts of Ukraine on Environmental Protection* (Vol. 10, pp. 311–315). Chernivtsi: Zelena Bukovyna (in Ukrainian)]

Уранов, А.А. (1975). Віковий спектр фітоценопопуляцій як функція часу та енергетичних хвильових процесів. *Наукові доповіді вищої школи. Біологічні науки*, (2), 7–34. [Uranov, A.A. (1975). Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Scientific Reports of Higher Education. Biological Sciences*, (2), 7–34 (in Ukrainian)]

Шумська, Н.В. (1992). Онтогенез та вікова структура популяцій *Leucojum vernalis* L. *Український ботанічний журнал*, 49(2), 44–50. [Shumska, N.V. (1992). Ontogeny and age structure of populations of *Leucojum vernalis* L. *Ukrainian Botanical Journal*, 49(2), 44–50 (in Ukrainian)]

Юсип, С.В. (2012). Рідкісні рослини. Літопис природи. Природний заповідник «Горгани». Том 15, 2011. Надвірна: рукопис. [Yusyp, S.V. (2012). Rare plants. *Annals of Nature. Gorgany Nature Reserve. Volume 15, 2011*. Nadvirna: manuscript (in Ukrainian)]

Budnikov, G. (2017). Life cycle of *Galanthus nivalis* L. *Scientific Notes of Ternopil National Pedagogical University. Biology Series*, 1(68).

László, S., Gyuris, A., Minarovits, J., Forgo, P. (2024). Alkaloids from *Leucojum vernalis* and antiretroviral activity of Amaryllidaceae alkaloids. *Planta Medica*, 70(9), 871–873. <https://doi.org/10.1055/s-2004-827239>

Sidjimova, B., Georgiev, B., Nikolova, M., Jankova, E. (2024). Biological activity of different alkaloid chemotypes of *Galanthus elwesii* and *Galanthus nivalis*. *Proceedings of the Bulgarian Academy of Sciences*, 77(5). <https://doi.org/10.7546/CRABS.2024.05.03>

Pădureanu, S., Patras, A.J. (2020). Germination potential and pollen tube growth in *Galanthus nivalis* L. *Flora*, 264, 151556. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151556>

Raycheva, T., Stoyanov, K., Naimov, S., Apostolova, E. (2023). *Crocus heuffelianus* – A new species for the Bulgarian flora from series *Verni* (Iridaceae). *Plants*, 12(13), 2420. <https://doi.org/10.3390/plants12132420>

Walters, K.S., Gillet, H.J. (1998). *IUCN Red List of Threatened Plants*. Gland, Cambridge: IUCN. 862 p.

Weryszko-Chmielewska, E., Chwil, M. (2016a). Ecological adaptations of the floral structures of *Galanthus nivalis* L. *Acta Agrobotanica*, 63(2), 41–49. <https://doi.org/10.5586/aa.2010.031>

Weryszko-Chmielewska E., Chwil M. (2016b.) Flowering biology and structure of floral nectaries in *Galanthus nivalis* L. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 85(1). <https://doi.org/10.5586/asbp.3486>

Population changes dynamics of rare ephemeroïd species in the Gorgany nature reserve

R.I. Kuznetsov

The objects of study were the populations of three species: *Crocus heuffelianus* Herb., *Galanthus nivalis* L., *Leucojum vernalis* L. – the early flowering plants of the Gorgany Nature Reserve. The study involved analyzing the results of long-term monitoring of populations of these species, identifying the dynamics peculiarities of the age structure and changes in the numbers of individuals under the abiotic and biotic factors. The study was carried out at the botanical permanent monitoring plots No. 4–6 on the territory

of the Gorgany Environmental Scientific Research Department for 20 years from 2004. To determine the density of populations, we used the methodology of T.O. Rabotnov with additions and A.A. Uranov, tested by numerous researchers. *L. vernum* age groups were distinguished according to the classification given by N.V. Shumska, *C. heuffelianus* – according to the classification of V.I. Melnyk and *G. nivalis* - according to the classification of G.B. Budnikov. The results of the study showed that abiotic factors have a significant impact on populations of ephemeroidea. Abiotic factors that led to changes in the number of individuals within different age groups of the *C. heuffelianus* include significant height of the snow cover and its abrupt melting, low average daily temperatures, heavy rains and flooding of plants with water in the lowlands of the botanical monitoring plot. Among the biotic factors, a very high population density should be noted. The generative development of *L. vernum* is significantly affected by low average daily temperatures. At the beginning of the growing season, the number and abundance of *G. nivalis* plants is affected by significant snow cover, repeated snowfall and low average daily temperatures. We discovered that the spring temperature drop and repeated snowfall after the beginning of the growing season significantly affect the duration of phenological phases of the ephemeroidea. The beginning of phenophases has shifted to later dates. On the contrary, positive values of air and soil temperatures lead to an early start of the growing season, as well as earlier onset of subsequent phenophases.

Keywords: Carpathians, plant species, *Crocus heuffelianus*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum*, status assessment, population structure, age groups, phenophases, weather conditions

Cite this article: Kuznetsov R.I. (2025). Population changes dynamics of rare ephemeroidea species in the Gorgany nature reserve. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 44, p. 40–55. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-5> (in Ukrainian)

About the author:

Kuznetsov R.I. – Nature Reserve “Gorgany”, 7d Dobrovoltsiv St., Nadvirna, Ivano-Frankivsk region, Ukraine, 78405, kuznecoviroman@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0008-3464-7319>

Received: 22.02.2025 / Revised: 26.04.2025 / Accepted: 27.05.2025

... ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ ... ZOOLOGY AND ECOLOGY ...

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-6
UDC: 598.288.7

Egg size Variation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis* Temminck, 1815)

T. Atemasova, T. Devyatko, A. Atemasov

This work aims to examine the factors influencing variation of the Collared Flycatcher's egg size at the southern borders of the distribution of deciduous forests (Homil'shanski Lis National Park, Ukraine). In total, data on 298 clutches and 1971 eggs of the Collared Flycatcher in artificial nest-boxes for 2006–2011 and 2013–2021 were used for analyses. As the meteorological indicators we used the temperature, a number of days with rainfall during the 1st decade of May; and humidity indices. All statistical analyses were performed with R statistical software version 4.4.2. A Shapiro–Wilk test for normality revealed that data were not normally distributed. Therefore, for further analysis, we used the Kruskal – Wallis test and Dunn test as well as Permutational Analysis of Variance (PERMANOVA) of the distance matrix. The vegan package was used for analysis. We analyzed the effects of meteorological indicators on egg size using generalized additive models. Statistical analyses were performed using *mgcv* packages.

In the studied subpopulation, the average egg length tends to decrease in the period from 2006 to 2021 and is slightly dependent on clutch size and the decade of first-egg laying. The seasons with the smallest egg sizes in the studied subpopulation spanned 2014 – 2018; later on, there was an increase in egg diameter towards the usual size for this subpopulation. The consistently small diameter of the eggs can be assumed to indicate that during this period, young females predominated in the studied subpopulation.

In general, the size of the eggs in the last season was similar and even somewhat larger (especially in length) to those obtained in the Sumy region of Ukraine, and in certain years exceeded the indicators of the eggs of flycatchers from the Bialowieza Forest. It can be assumed that larger eggs are laid by females under optimal conditions within the species' range; as they move towards the borders of the range to the north and east, the morphometric parameters may decrease due to the decline in the quality (abundance of food) of the environment.

The analysis of the repeatability of egg sizes in the same female should answer the question of whether the size of the egg is an individual's characteristics of females. However, we did not receive a definitive answer.

The humidity of the pre-laying decade has a significant negative impact on the morphological parameters. The humidity during the egg-laying decade has a positive influence, while to a lesser extent, the temperature of the decade prior to egg-laying also positively affects the length of the eggs. The temperature of the previous decade and the number of rainy days play a minor role. At the same time, there is an optimum for these indicators, beyond which the effect of their influence on the size of the eggs changes to the opposite. In the studied area, the length and diameter of eggs from early and late did not differ significantly. Only in certain years, the differences in length, diameter, and volume are significant.

The variation of the morphological parameters are an integrated response to the instability of environmental parameters. One of the reasons for high variability in egg sizes may be humidity. The size of the eggs itself cannot be explained by the climatic conditions of the current year. They are an integrated indicator of the female's maturity and the nutritional conditions of the season.

Keywords: *Ficedula albicollis*, egg size, weather condition

Cite this article: Atemasova T., Devyatko T., Atemasov A. (2025). Egg size Variation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis* Temminck, 1815). *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 44, p. 56–77. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-6>

About the authors:

Atemasova T. – V.N.Karazin Kharkiv National University, Svobody Square, 4, Kharkiv; Ukraine, 61022
t.atemasova@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-7527-5143>

Devyatko T. – V.N.Karazin Kharkiv National University Nature Museum, Trinkler' st., 8 Kharkiv, Ukraine 61022,
devyatko@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-9567-7898>

Atemasov A. – V.N.Karazin Kharkiv National University, Svobody Square, 4, 61022, Kharkiv, Ukraine, 61022, National Park «Slobozhanskyi», Zarichna Street, 15a, Krasnokutsk urban village, Kharkiv region, Ukraine, 62002,
a.atemasov@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0003-0584-2875>

Received: 05.02.2025 / Revised: 10.04.2025 / Accepted: 28.05.2025

Introduction

The size and number of eggs are important components of reproductive strategies, with implications for the offspring and parental fitness (Guo et al., 2022). Egg size is a useful metric for maternal investment and offspring quality (Mark et al., 2021).

Variation in egg size among individuals is caused by a combination of genetic and environmental factors differences. Variation in egg size within an individual among years is caused by temporary environmental differences between reproductive attempts (Falconer, 1989). Egg size is a particularly important life-history trait mediating maternal influences on the offspring phenotype ("maternal effect" (Potti, 1999)). It is believed that females can vary the size of their investment in egg-laying depending on environmental conditions, their own reproductive state, and the quality of the partner (Hargitai et al., 2005). The size of the eggs a female lays is usually regarded as an indicator of the female's or territory's quality (Hörak et al. 1997, Silva et al. 2007). Many authors have discussed the dependence of egg size on their rank in the clutch - eggs laid first are larger, while the last ones may be smaller due to poorer nutrition (Jarvinen et al., 1986), the age of the female (Jarvinen et al., 1989; Mitrus, 2001), and heredity (Ojanen, 1983). Later, no effect of the sequence of laying on the egg size was found. Eggs laid by older females are slightly larger, but the differences between egg sizes in one-year-old females of different ages are negligible. It was noted that the sizes of the eggs positively correlated with the leg length and weight of the female (Mitrus et al, 2001).

The reasons for the variability in egg sizes can be grouped as follows:

— the change in egg size in one individual over different years is caused by environmental conditions during different breeding seasons (Falconer, 1989), related to the availability and accessibility of food; in turn, the availability and accessibility of food depend on the local climatic conditions of the year (including location within the range), as well as on the experience of the female (age) and body size (Cristian, 2002; Hargitai et al., 2005);

— the influence of the female's heredity or age (which determines her physical condition); the last group clearly includes the long-term effects of parasitic infections on the size of eggs, offspring, and the subsequent condition of young flycatchers; the long-term impact of parasitic infection is described (Potti, 2008).

Thus, the presence and availability of food are ones of the main factors determining the physical condition of birds and, ultimately, the production of viable offspring. Climate change affects the quantity, quality, timing, and availability of food resources, which can be reflected in the indicators of the reproductive cycle (egg morphology, timing, and duration of laying, etc.).

Global climate change has been shown to cause variable shifts in phenology of different animals (Adamik et al., 2007). As response to climate change, the shift in phenological stages to earlier dates, changes in phenological phases duration (Bauer et al., 2010) have been indicated as well as changes in clutch sizes (Laaksonen et al., 2006) and nesting success (Slobodnik et al., 2013). Shifts in the seasonal timing of species may differ depending on the trophic level, and, as a result, the phenology of predators may be out of sync with phenology of their prey, or vice versa - the early entry of offspring in predators will increase the impact on the survival of the offspring of hollow-nesting birds.

The effect of climate on reproduction and morphology have been also described (Przybylo et al., 2000). Authors analyzing cross-correlations between the winter NAO index and reproduction and morphological traits. Such indicators as laying date, clutch size, edging success, number of recruits produced, tarsus and wing length are used.

Seasonal temperature variation affects changes in the diet of flycatchers differently (Burger et al., 2012). The development of spring phenology could shift some food sources necessary for egg laying, which leads to later egg laying and smaller clutches (Laaksonen et al., 2006).

In general, increase in air temperature clearly affects duration of the phenological phases: the date of the first setting and the average date of setting. However, this change does not appear to have resulted in incorrect timing in the trophic food chain (Bauer et al., 2010).

Changes in local climate conditions may also affect the competition for resources between resident and migratory bird species by altering their breeding intervals or changing their population density (Ahola et al., 2007). Spring temperature has stronger effect on the breeding phenology of the resident species (tits) than migrants (flycatchers). However, density of the resident species increased after warm winters, having affected the mortality of the migratory species as a result of the increased competition (Samplonius, Both, 2019).

Climatic conditions played a key role in the evolution of passerine egg shape (Duusmaa et al., 2018). The trend towards decreasing egg diameter and volume due to inconsistent reproduction phenology linked to climate warming was noted as early as 2008. The reason was the mismatch of phenological dates of food abundance for optimal egg formation, which affects the condition of the female and leads to a smaller average egg size (Potti, 2008). In addition, environmental conditions during egg formation may influence conditions for embryonic development. It was noted that the magnitude of hatching deviation increased with the number of cool days and heavily rainy days (Hargitai et al., 2009).

The dependence of egg parameters on climatic factors has been demonstrated for the Pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Łódź, central Poland: a tendency to decrease the length, width, and volume of eggs over a period of 10 years has been shown (Skwarska et al., 2015).

This work aimed to examine factors influencing variation of the Collared flycatcher's egg size at the southern borders of the distribution of the deciduous forests.

Materials & Methods

Study site and study species

We collected data between 2005 and 2021 in the Homil'shanski Lisy National Park, Ukraine (centered at N 49°37'31.1" N, 36°19' 28.7" E). The studied plots (9 and 17.9 ha) are located in the south of the Forest-Steppe of Left-Bank Ukraine, in the upland maple-linden oak forest (*Acereto-Tilieta-Querceta graminosa*) consisting of Common Oak *Quercus robur* (age of 40-150 years), Small-leaved Lime *Tilia cordata*, and Field Maple *Acer campestre* (Gorelova, Alekhin, 2002).

The 100 wooden nest boxes arranged in a grid system with an average distance of 50 m are mainly used by the Collared Flycatcher and to a lesser extent by the Great Tit (*Parus major*) and Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*). The first Collared Flycatchers usually arrived to the Homil'shanski Lisy National Park during the 9-19 April; (mean = April 15) in different years. Within a clutch 4–9 eggs (but typically 5–7) are laid during the consecutive days, one egg per day, and laying gaps are extremely rare in our population (Atemasov et al., 2024). Females raise only one brood within a reproductive season, but re-nesting events are possible in the case of previous failures. In the maple-lime-oak forest in the left-bank the Forest-Steppe border of Ukraine that we studied, the Collared Flycatcher is one of the four dominant species in the breeding bird's communities – 396 pairs/sq.km (Atemasov et al., 2011).

Eggs were measured (length and width) using sliding callipers to the nearest 0.1 mm. Variation of such indicators as length, maximum diameter, and volume have been analyzed. Coefficients of variation have been calculated for such indicators as length (L), maximum diameter (d) of eggs in clutches of different sizes (Paevsky, 1985). To calculate egg volume, the formula: $V = 0.51 \times L \text{ (length)} \times d^2 \text{ (diameter)}$ was used, following Mijand (1988).

Clutches were divided into early and late ones according to the median date of laying the first egg. The repeated clutches (clutches created 20 days after the median of the laying period (by Wesolowski, 1985)) were excluded from the analysis.

In total, data on 298 clutches and 1971 eggs of the Collared Flycatcher in artificial nest-boxes for 2006–2011 and 2013–2021 were used for analysis.

Meteorological indices:

The following meteorological indices were calculated for each clutch:

- the sum of the effective average daily temperatures at the start of the laying - ΣFLD
- the sum of the effective daily temperatures for the 30 day before the start of laying - $\Sigma 30 \text{ FLD}$;
- the sum of the effective daily temperatures for the 5 day before the start of laying - $\Sigma 5$;
- a number of days with rainfall for the 1st decade of May - MayIRain ;
- the average temperature of the previous decade - $T \text{ prev dek}$;
- the average temperature of the current decade - $T \text{ actdek}$;
- the average air humidity index of previous decades - $F \text{ prev dek}$
- the average air humidity index of current decades - $F \text{ act dek}$

Data on average daily temperatures were obtained from the archive of meteorological data for Kharkiv and Zmiiv (Kharkiv Region, 7 km from the study area) for 2006–2011 and 2013-2021.

Statistical analyses

All statistical analyses were performed with R statistical software version 4.4.2 (R Core Team, 2024).

Shapiro–Wilk test for normality revealed that data were not normally distributed. Therefore, for further analyses, we used the Kruskal–Wallis test and Dunn test as well as Permutational Analysis of Variance (PERMANOVA) of the distance matrix. The *vegan* package (Oksanen et al., 2025) was used for analysis.

We analyzed the effects of meteorological indicators on the egg size using generalized additive models (GAM, Wood, 2006; Zuur et al., 2009). Statistical analyses were performed using *mgcv* package (Wood, 2006).

The systematics is provided according to IOC WORLD BIRD LIST (14.2). Birds were ringed in nests with standard aluminum rings of series A and B, provided by the Ukrainian Ringing Center (Kyiv). Data on re-encounters of 5 females marked in nests in 2007-2008, 2013-2014, 2016-2017, and 2017-2018 allowed for the analysis of individual characteristics of egg size.

Results

Measurements of 1971 eggs from 298 clutches were taken in 2006–2011 and 2013–2021 (Tables 1, 2,

Table 1. Annual variation in the egg dimensions. N — number of eggs

Year	N	Mean $\pm$ SE	Min – Max	Cv
Length (mm)				
2006	74	18.03 $\pm$ 0.65	16.60 - 19.40	3.60
2007	225	18.01 $\pm$ 0.73	16.10 - 20.20	4.03
2008	222	18.14 $\pm$ 0.66	16.50 - 20.00	3.64
2009	219	18.13 $\pm$ 0.71	16.10 - 20.10	3.94
2010	282	18.16 $\pm$ 0.72	16.30 - 20.00	3.96
2011	215	18.17 $\pm$ 0.81	15.90 - 20.10	4.48
2013	82	17.81 $\pm$ 0.75	15.96 - 19.49	4.24
2014	130	17.59 $\pm$ 0.74	15.00 - 19.50	4.20
2015	89	17.75 $\pm$ 0.53	16.05 - 19.02	3.52
2016	122	17.65 $\pm$ 0.92	15.23 - 19.92	5.20
2017	87	17.65 $\pm$ 0.74	16.46 - 19.55	4.16
2018	32	17.62 $\pm$ 0.54	16.07 - 18.72	3.05
2019	65	18.15 $\pm$ 0.81	16.58 - 20.51	4.48
2020	58	17.89 $\pm$ 0.65	16.56 - 19.42	3.63
2021	69	17.96 $\pm$ 0.88	15.27 - 20.02	4.91
Breadth (mm)				
2006	74	13.52 $\pm$ 0.54	12.50-15.10	4.02
2007	225	13.38 $\pm$ 0.42	12.00-14.30	3.18
2008	222	13.28 $\pm$ 0.43	12.10-14.20	3.22
2009	219	13.46 $\pm$ 0.44	12.00-14.20	3.24
2010	282	13.47 $\pm$ 0.47	12.00-14.10	3.47
2011	215	13.43 $\pm$ 0.48	12.00-14.70	3.56
2013	82	13.35 $\pm$ 0.34	12.55-14.10	2.54
2014	130	13.06 $\pm$ 0.27	12.20 - 13.90	2.06
2015	89	13.02 $\pm$ 0.63	11.15 - 14.07	4.85
2016	122	13.31 $\pm$ 0.46	12.00 - 14.23	3.47
2017	87	13.11 $\pm$ 0.46	12.12 - 14.53	3.51
2018	32	13.06 $\pm$ 0.30	12.40 - 13.85	2.33
2019	65	13.58 $\pm$ 0.35	12.86 - 14.64	2.60
2020	58	13.42 $\pm$ 0.51	12.53 - 14.50	3.81
2021	69	13.63 $\pm$ 0.51	12.43 - 14.80	3.72
Volume (cm³)				
2006	74	1685.72 $\pm$ 177.49	1416.93-2168.78	10.53
2007	225	1645.69 $\pm$ 139.35	1292.54-2019.19	8.47
2008	222	1635.26 $\pm$ 139.05	1242.72-1943.61	8.50
2009	219	1677.75 $\pm$ 136.16	1290.94-1988.17	8.12
2010	282	1684.55 $\pm$ 144.16	1233.79-2157.30	8.56
2011	222	1675.09 $\pm$ 158.28	1175.04 - 1999.2	9.45
2013	82	1630.97 $\pm$ 122.92	1386.09 - 2041.47	7.54
2014	130	1531.46 $\pm$ 107.23	1222.61 - 1812.48	7.00
2015	89	1555.14 $\pm$ 167.89	1096.66 - 1916.35	10.80
2016	122	1599.48 $\pm$ 169.52	1142.73 - 1968.51	10.60
2017	87	1550.05 $\pm$ 139.18	1295.91 - 1971.25	8.98
2018	31	1534.07 $\pm$ 96.75	1365.96 - 1805.93	6.31
2019	65	1708.69 $\pm$ 143.32	1427.32 - 2097.03	8.39
2020	57	1645.7 $\pm$ 142.9	1330.20 - 2194.20	8.68
2021	68	1707.51 $\pm$ 183.60	1287.11 - 2220.11	10.75

S1). Results of the Kruskal–Wallis test showed that egg dimensions (length, diameter, and volume) differed significantly between years, egg laying period (decade) and clutch size (Fig. 1-3). Values of effect

size, which provide information about the magnitude of the differences between groups are presented in Table 3. The effect size for all dimensions by years is moderate, by decade and clutch size is small.

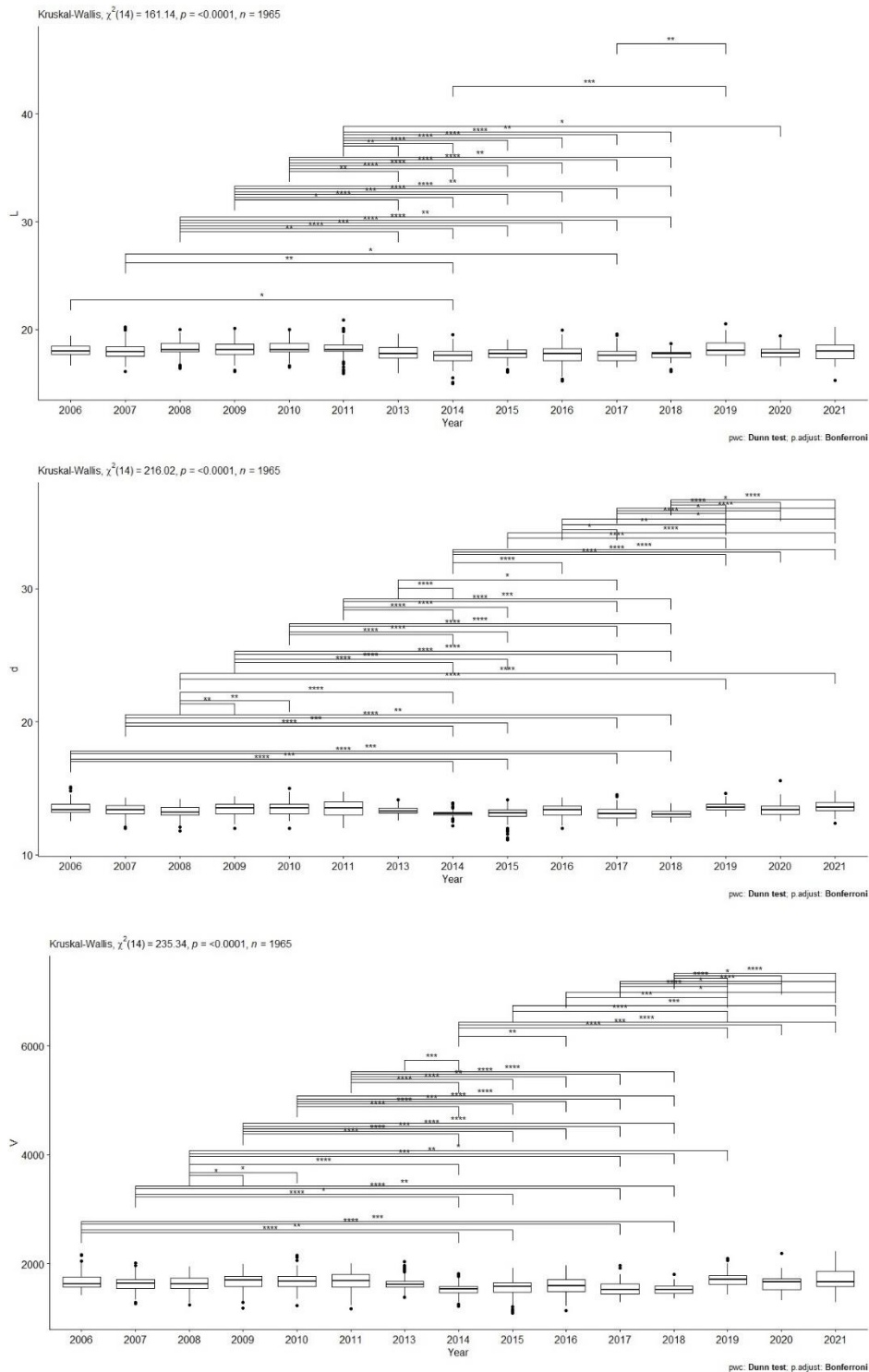


Fig. 1. Variation in egg dimensions by years

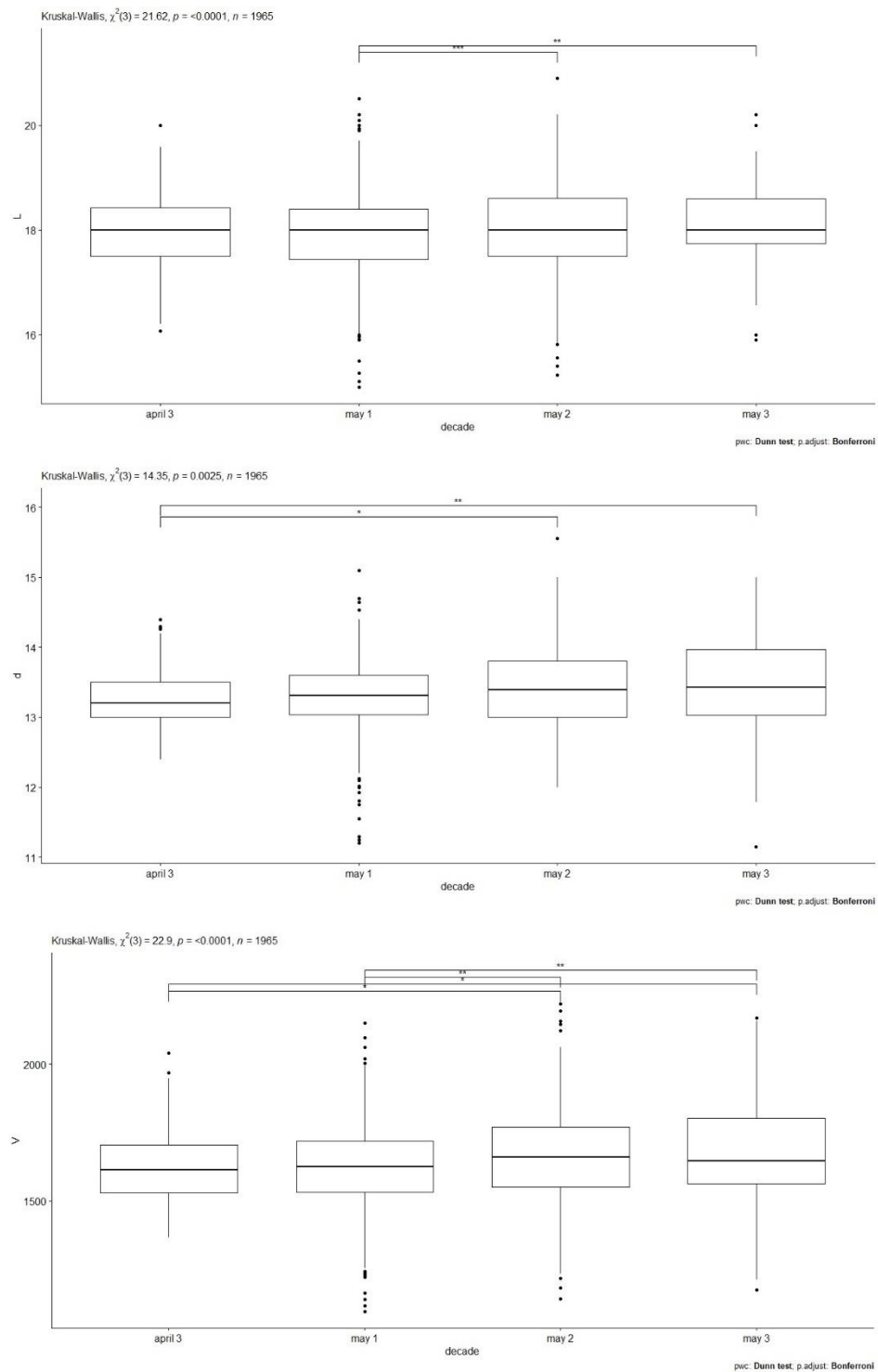


Fig. 2. Variation in egg dimensions with egg laying period (decade)

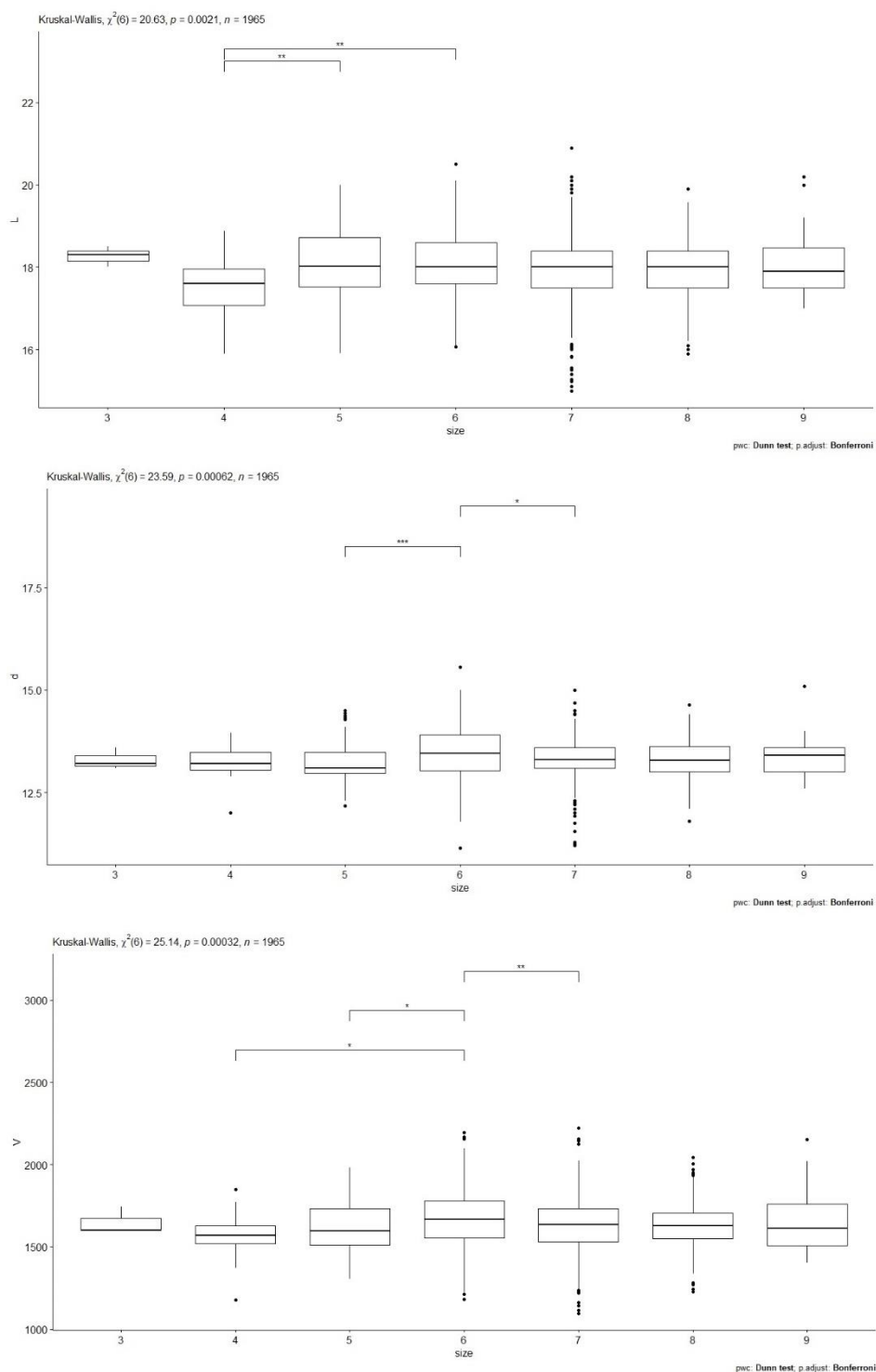


Fig. 3. Variation in egg dimensions with clutch size

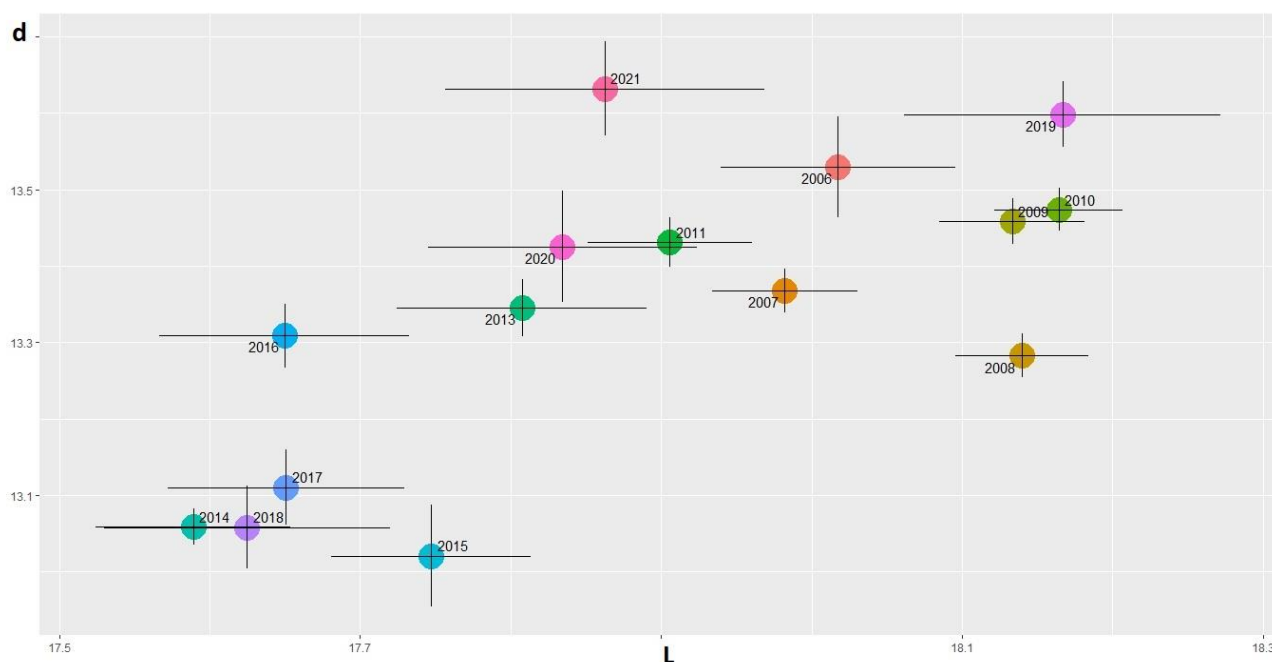


Fig. 4. Distribution of average length and diameter parameters of eggs in the studied subpopulation over the years

Table 2. Variation of egg (n = 1971) dimensions (pooled data)

	Mean $\pm$ SE	Min – Max
Length (mm)	17.99 $\pm$ 0.47	15.0 - 20.51
Breadth (mm)	13.33 $\pm$ 0.86	11.20 - 15.56
Volume (mm ³)	1638.23 $\pm$ 275.09	1140.66 - 2220.11

Table 3. Effect size (Dunn test) of the years, egg laying period (decade) and clutch size on egg dimensions

	by years	by decade	by clutch size
Length	0.0755 (moderate)	0.00950 (small)	0.00747 (small)
Breadth	0.1040 (moderate)	0.00579 (small)	0.00898 (small)
Volume	0.1140 (moderate)	0.01010 (small)	0.00978 (small)

Overall, the number of clutches in 2013-2021 was significantly lower, with smaller average size. The general decrease in morphological indicators in the clutches of 2013-2021, especially in 2014-2018, is noteworthy. At the same time, the clutches from 2019 have fairly similar morphological indicators to the numerous clutches from 2006-2011. A separate group includes clutches from 2011, 2013, and 2020-2021 - with an average egg length, their diameter corresponds to that of eggs from clutches from 2006-2010. Overall, eggs from clutches from 2014-15 and 2017-2018 are distinguished by having minimal length and diameter measurements. In other respects, the diameter of eggs from all other clutches remains quite stable, while the length is the most variable and is maximum in clutches from 2008-2010 and 2019. No linear dependence is observed. At the same time, eggs with the maximum diameter are characteristic of the clutches from the years 2006, 2019, and 2021 (Fig. 4). It can be assumed that this is related to the body size of the females nesting in the specified years.

The results of PERMANOVA showed statistical significance of year, egg laying period (decade), and clutch size, as well as the effect of their interactions on egg dimensions (Table 4).

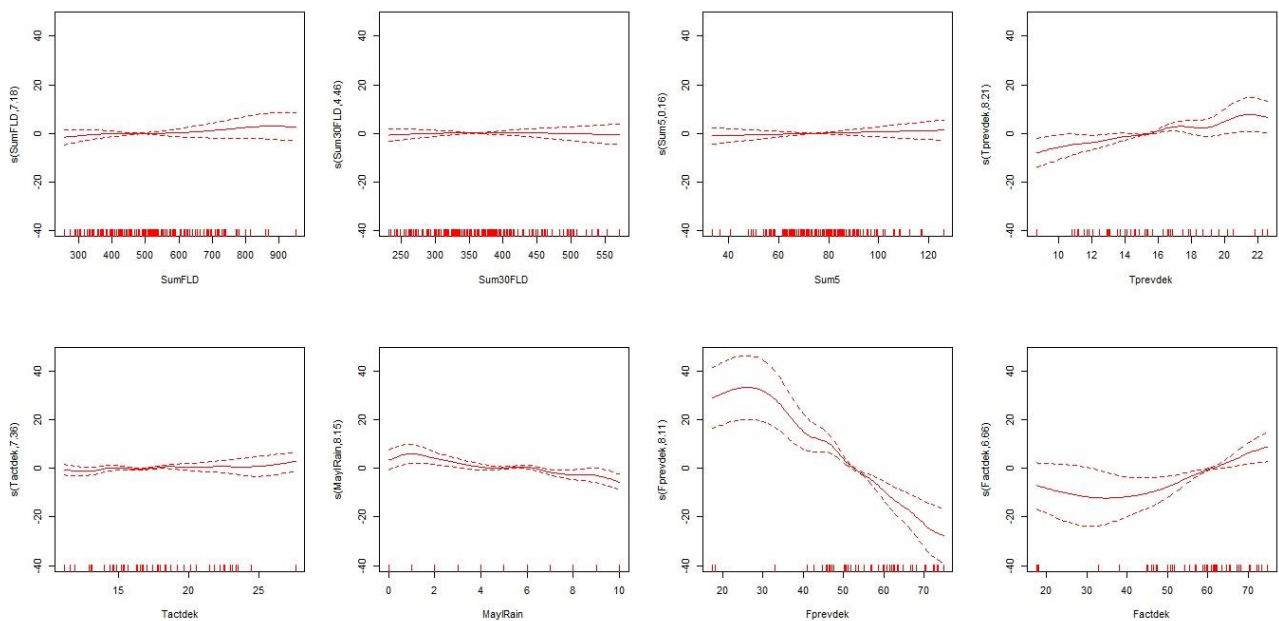
Table 4. The statistical significance of the influence of various factors on egg dimensions

	Df	SumsOfSqs	MeanSqs	F.Model	R2	Pr(>F)	Signif.
Year	14	135.20	9.6571	16.4766	0.08469	0.001	***
decade	3	9.71	3.2369	5.5226	0.00608	0.001	***
clutch size	5	22.79	4.5589	7.7781	0.01428	0.001	***
Year:decade	27	108.42	4.0155	6.8511	0.06792	0.001	***
Year:clutch size	41	153.06	3.7333	6.3695	0.09588	0.001	***
decade:clutch size	8	30.78	3.8478	6.5649	0.01928	0.001	***
Year:decade:clutch size	14	52.64	3.7603	6.4156	0.03298	0.001	***
Residuals	1849	1083.72	0.5861		0.67888		
Total	1961	1596.34			1.00000		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Local weather conditions

Since the reproductive conditions of females during the egg-laying period are mainly determined by the availability and accessibility of food, which in turn depends on temperature and humidity, we have evaluated the dynamics of air temperature and humidity during March, April, and May - in the pre-reproductive and main egg-laying periods (according to data from different years - from April 23 to June 1). The associated analysis of the morphological parameters of the eggs and the climatic characteristics of the season revealed the following patterns (Fig. 5 a-c, Tab. S3):

**Fig. 5 a. Length (L)**

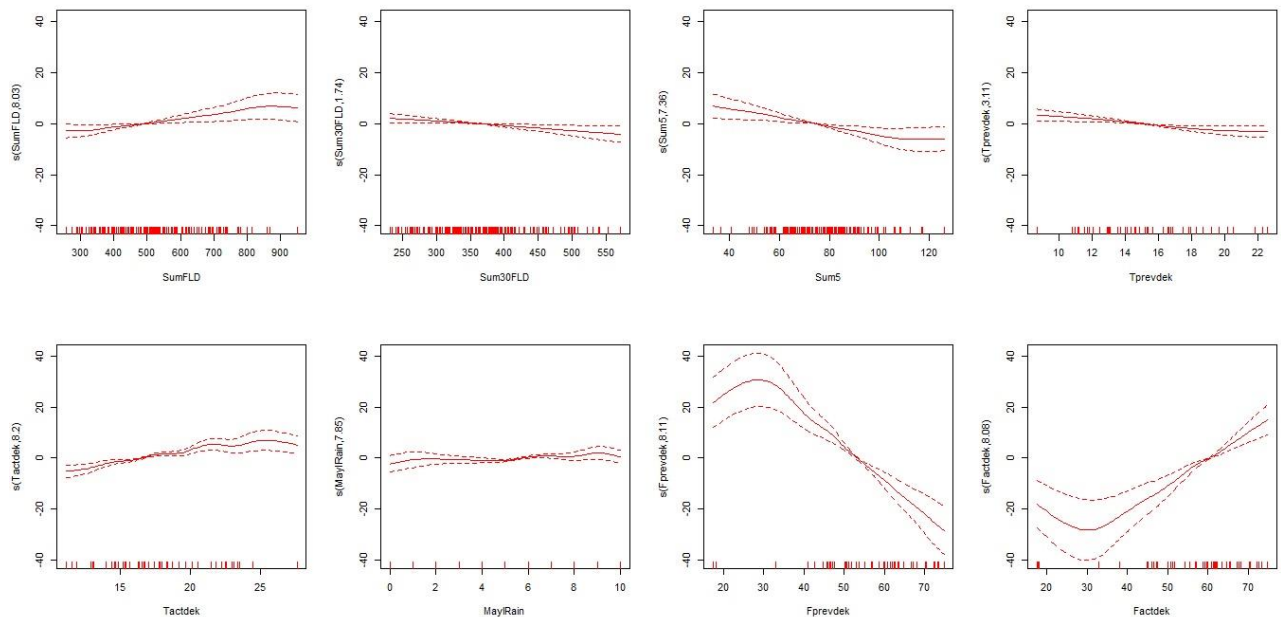


Fig. 5 b. Breadth (d)

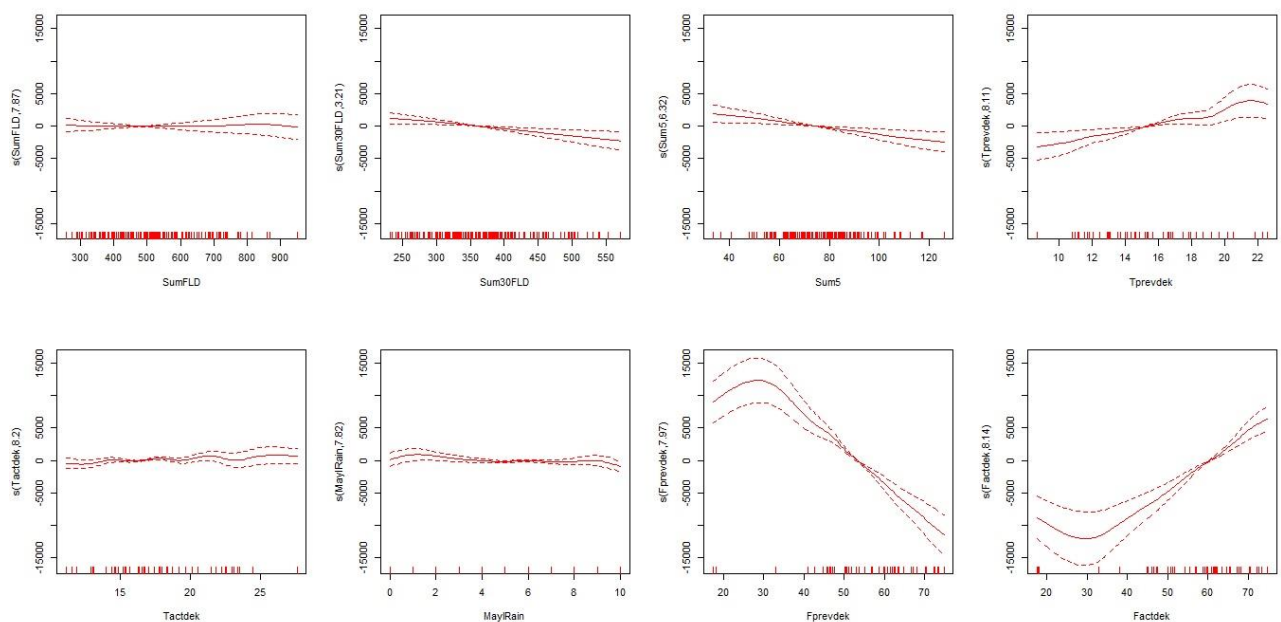


Figure 5 c. Volume

Figure 5 a-c. Response shapes of meteorological indicators in the GAM model for egg dimensions, (a) – length, (b) – breadth, (c) – volume. The dashed lines are approximate 95% point-wise confidence intervals; tick marks show the location of observations along the variable range; y-axes represent the effect of respective variable; s represents smooth term of GAM

The analysis of the influence of local weather conditions on the morphological parameters of eggs revealed significant components. These are the relative humidity of the air during the pre-laying period and during the egg-laying period. To a lesser extent, the air temperature during these periods is significant, and the number of rainy days is even less significant. (Fig. 5 a-c).

Early and late clutch

In certain years, early clutches significantly differed in diameter (2006, 2018), length and diameter (2007, 2021), and length (2009, 2016). Accordingly, the volume of eggs in these years also significantly distinguished early clutches from late ones (Tab. 5). In 2008 and 2019, there were no late clutches.

Table 5. Oomorphological parameters of early and late clutch in different years

Year	L		significance	d		significance	V		significance
	early	late		early	late		early	late	
2006	18.00± 0.59	18.05± 0.70	ns	13.31± 0.47	13.69± 0.55	**	1628.94± 147.78	1731.41± 187.68	**
2007	17.97± 0.70	18.57± 0.94	*	13.36± 0.43	13.67± 0.19	**	1637.28± 136.05	1772.34± 131.05	**
2009	18.18± 0.68	17.76± 0.86	*	13.48± 0.42	13.30± 0.51	ns	1686.75± 128.12	1607.89± 175.08	*
2010	18.13± 0.75	18.30± 0.56	ns	13.46± 0.47	13.52± 0.47	ns	1678.34± 142.94	1710.19± 147.66	ns
2011	18.15± 0.78	18.32± 1.07	ns	13.43± 0.47	13.42± 0.56	ns	1672.99± 148.34	1690.97± 222.51	ns
2013	17.85± 0.80	17.55± 0.33	ns	13.43± 0.34	13.42± 0.35	ns	1640.44± 125.35	1575.74± 93.79	ns
2014	17.58± 0.76	17.62± 0.60	ns	13.06± 0.27	13.04± 0.28	ns	1531.89± 110.12	1528.78± 89.78	ns
2015	17.83± 0.58	17.65± 0.67	ns	12.98± 0.67	13.07± 0.58	ns	1553.53± 185.75	1556.94± 147.58	ns
2016	17.61± 0.92	18.33± 0.70	*	13.32± 0.47	13.18± 0.28	ns	1598.20± 172.25	1624.24± 110.82	ns
2017	17.68± 0.66	17.57± 0.92	ns	13.17± 0.48	12.94± 0.37	ns	1567.0± 136.23	1502.90± 139.33	ns
2018	17.61± 0.58	17.69± 0.31	ns	13.10± 0.31	12.86± 0.15	*	1543.95± 102.43	1491.27± 53.54	ns
2020	17.90± 0.63	17.83± 0.75	ns	13.47± 0.53	13.19± 0.30	ns	1658.44± 144.63	1584.55± 122.77	ns
2021	17.42± 0.84	18.18± 0.81	**	13.15± 0.34	13.83± 0.43	****	1538.03± 102.11	1776.69± 163.72	****
Total	17.84± 0.24	17.95± 0.35	ns	13.28± 0.17	13.31± 0.30	ns	1610.44± 57.54	1627.22± 99.43	ns

ns – not significant, * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.005$, **** - $p < 0.00005$

Individuality: repeatability of egg sizes in the same females

We analyzed the sizes of the eggs in 5 individually marked females over 2 consecutive years (table 3). For 4 out of 5 birds, a decrease in egg length was observed in the subsequent clutch; the most consistent parameters were characteristic for 2 birds. For 2 out of 5 birds, the discrepancies were significantly larger. The sample may be too small to confirm or refute this hypothesis.

Table 6. Individuality: repeatability of egg sizes in the same females

Fe- males	Year 1	L	d	Year 2	L	d	Mann- Whitney U test (L)	Effect size (L)	Mann- Whitney U test (d)	Effect size (d)
A	2007	19.8± 0.098	13.7± 0.063	2008	18.8± 0.084	13.5± 0.109	24; p=0.11; ns	-	23; p=0.163; ns	-
B	2007	17.8± 0.088	13.5± 0.047	2008	17.7± 0.159	13.6± 0.118	29.5; p=0.56; ns	-	19; p=0.519; ns	-
C	2013	17.4± 0.161	13.0± 0.054	2014	17.1± 0.067	13.0± 0.151	26; p=0.188; ns	-	15; p=0.742; ns	-
D	2016	17.5± 0.166	13.5± 0.055	2017	17.8± 0.105	12.8± 0.043	18; p=0.456; ns	-	49; p=0.00214; **	0.838; large
E	2017	18.1± 0.261	13.7± 0.146	2018	17.6± 0.261	13.4± 0.088	30; p=0.234; ns	-	36.5; p=0.0319; *	0.615; large

Discussion

Among the factors affecting egg size are mentioned:

- individual characteristics of female (for the Pied Flycatcher proven by Ojanen, 1983, for the Collared Flycatcher it remains controversial): the age of the female and female body weight;
- abundance of food (the quality of the territory) and the female's ability to find a suitable amount of food (Stuchbury et al., 1987; Burger, 1988; Pyle et al., 1991). This ability may depend not only on hereditary factors, but also on the age (or experience) of the female;
- local climate conditions as temperature, humidity (sufficient food supply during the egg-laying period) - usually have specific features in different years.

Each of these factors is connected with others. The latter can explain geographical and interannual variability.

Geographical variations in the egg size.

Some authors note the change in egg sizes at different geographical points of the overall range. In some species, it was demonstrated that egg size increases from the south to the north (Järvinen & Väisänen, 1983, Järvinen, Pryl, 1989). The effect of latitude on the correlation of egg size with clutch size has also been established: for example, egg size in the Pied Flycatcher was negatively correlated with clutch size between 40° and 51° N (Encabo et al., 2002).

The studied eggs of the Collared Flycatcher from the Białowieża Forest were slightly larger than noted in the Czech Republic and Hungary, but smaller than in the Niepołomice Forest and in Slovakia (Mitrus et al., 2001). The influence of the geographical component is probably indirect through the peculiarities of the climate in different parts of the rangewhich in turn may account for relatively larger or smaller egg sizes (possibly, this could also be related to year-to-year differences in egg sizes).

Analysis of literature data from the Ternopil region (Talposch et al., 1995), Sumy region (Knysh, 2003), Vinnytsia region (Seliverstov, 2008), and Białowieża Forest (Mitrus et al., 2001) showed similarities in the length and diameter of eggs in the studied subpopulation with similar parameters from the oak forests of the Sumy region; length and diameter of the eggs were generally larger than those in the oak forests of Białowieża Forest (Tab. 1 of the appendix). Thus, a slight increase in egg length has been shown from west to east.

The oological materials of the collections of A. V. Nosachenko from Cherkasy (Seliverstov, 2008) show similarities in the parameters of the eggs of the Collared Flycatcher with modern clutches from the Northeast and East of Ukraine (Atemasova et al., 2014; Knysh, 2003) despite a 100-year time interval. At the same time, these parameters have a large variation between the years (1922-1927), demonstrating both maximum and minimum parameters (Fig.6).

The geographical point of the Savalsky Forest is located 600 km to the northeast from the studied region and is characterized by low sizes (lower than those in the Białowieża Forest, the clutches are similar in size).

Changes in egg size depending on geographical latitude and clutch size remain poorly studied. A clear negative correlation between egg size and clutch size along latitudinal gradients has not been confirmed (Guo et al., 2022).

Oomorphological parameters and variability (Cv) as indicators of stability of the environmental conditions

The authors previously showed a significant difference in the length and diameter of eggs in clutches of different sizes ($p < 0.05$), i.e., with an increase in clutch size, the length and diameter of the eggs decrease (Атемасова и др., 2014). The same pattern was noted by Knysh (2003) and Talposh et al. (1995).

Interannual variations in egg sizes show a general trend of egg length decrease (a slight increase in 2019); the diameter fluctuates, decreasing in 2014 - 2018 (Tab. 1, Fig. 6). Therefore, it can be assumed that during this period, young females predominated in the studied subpopulation.

The influence of the year on egg size is moderate, however, it is greater than the influence of clutch size or the decade of egg laying (Tab. 3).

Lack of differences in egg size between years is considered by some authors to indicate stable environmental conditions (i.e., abundance of food) (Ojanen et al., 1979; Järvinen, Väisänen, 1983; Järvinen, Pryl, 1989; Potti, 1993; Nager, Zandt, 1994). High variability in egg size parameters instability of environmental conditions of the current breeding season conditions.

Under stable environmental conditions in Białowieża Forest, the egg sizes of the Collared Flycatcher were stable and both indicators (L and d) were positively correlated. It positively correlated with the clutch size also (Mitrus et al., 2001).

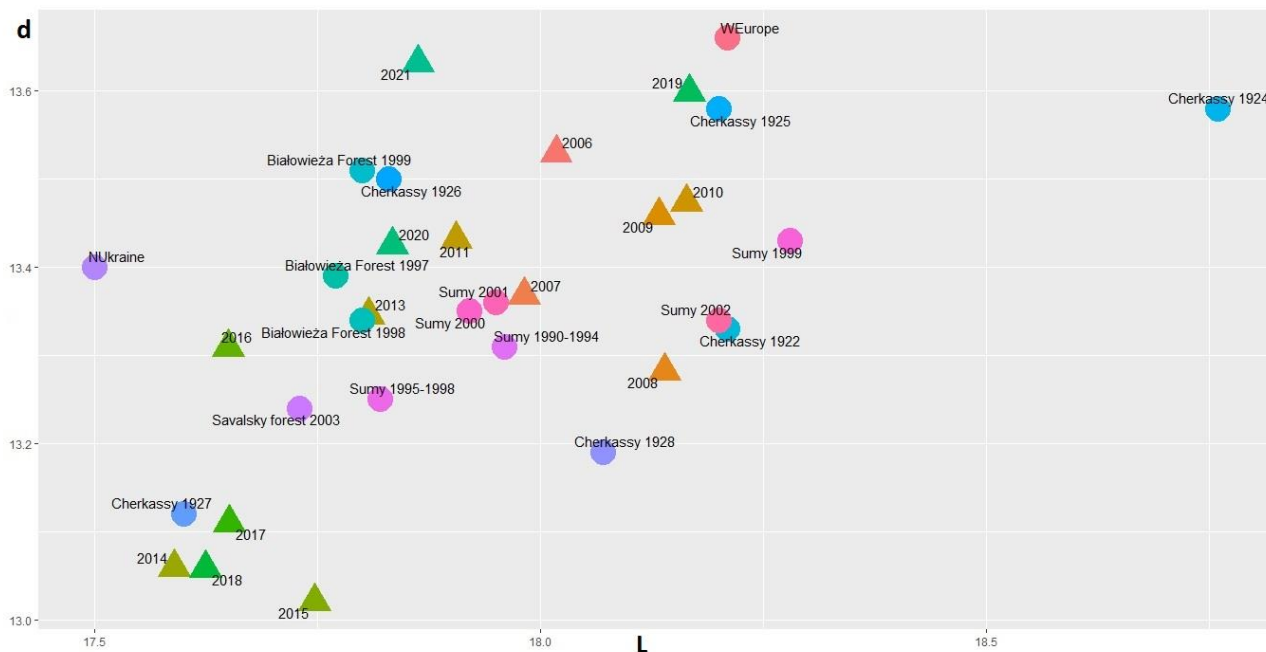


Fig. 6. Oomorphological parameters in various geographical zones and years (years points only - in our subpopulation)

The egg dimensions (length, diameter, and volume) differed significantly between years, egg laying period (decade) and clutch size (Figs. 1-3). Similarity in these parameters is noted between different years, sometimes quite distant from each other (Fig. 6). Years with a minimal egg size in the studied subpopulation are highlighted (2014, 2015, 2017, and 2018). The 2016 clutches also have a small diameter. However, the length and diameter parameters are mostly larger than those reported in the literature for the Białowieża Forest, the Savalsky Forest, and the Sumy region. The nests from Nosachenko's collection, gathered in the Cherkasy region between 1922 and 1927, show a large variation in parameters; however, they are few in number and rather indicate individual characteristics of the females.

The variability of length and diameter of eggs in clutches of various sizes in different years (Tab. S1) and average variation indicators by year are high in the studied subpopulation: in 2007, the coefficients of variation for egg length ranged from 3.56 to 5.76 for all size categories of clutches (Tab. S1). It can be

assumed that this is a response to unstable environmental conditions. This year was characterized by a short spring period (from the transition from +5°C to +15°C took 10 days) and the shortest egg-laying period recorded over all observation years - 6 days. High variability indicators of egg length are characteristic for the 6th and 7th egg clutches (most common in the population) of 2016 (4.93 and 5.22 mm). It can be assumed that such high variability in length is a response to unstable environmental conditions.

Weather characteristics influence egg sizes

The local weather conditions in our study area determine the availability and abundance of food for insectivorous birds, and consequently - the condition of the female and her ability to lay sufficiently large eggs. Large eggs provide many advantages, including a greater likelihood of the chick hatching, higher chick survival rates, and a greater chance of successful fledging (Järvinen, Ylimaunu, 1984; Williams, 1994; Perrins, 1996).

In addition, egg production in birds requires a large part of the total energy budget, thus a clutch mass in some bird species can outweigh the body mass of the female (Li et al., 2003) and a decrease in air temperature (which requires additional energy to compensate for heat loss) can hinder the process of laying eggs.

Experiments with manipulations of food abundance showed clearly the dependence of egg size on this factor (Arcese, Smith, 1988; Boutin, 1990). However, temperature can influence egg size indirectly regulating leaf development and abundance of food (Slagsvold, 1976). Sequentially laid eggs of small songbirds are built from the current income of resources and therefore can be subjected to different environmental influences on the short- and long-term perspectives (Skwarska et al., 2015). In adverse weather, aerial insect activity is reduced (Williams, 1961; Bryant, 1975; Peng et al., 1992), making it increasingly challenging to locate prey (Avery and Krebs, 1984), which is thought to reduce foraging efficiency (Cantar, Montgomerie, 1985).

Hargitai (2005) constated that egg size increased within clutches in years with a warm pre-laying period; while in years when the weather during that period was cold, there was no significant intra-clutch trend. Proximate considerations seem to explain the observed patterns of the intra-clutch egg-size variation; however, one cannot reject the adaptive explanation (Hargitai et al., 2005). Cristians (2002) believes that ambient temperature during egg formation generally explains less than 15% of the variation in egg size.

From the indicators we analyzed, following have significant influence on the oomorphological parameters: i) the humidity of the 10-days prelaying period (negatively), ii) humidity during the decade of egg laying (positively), and iii) to a lesser extent - the temperature of the 10-days pre-laying period (positively influences the length of the eggs). At the same time, there is an optimum for these indicators (humidity for pre-laying period 20-40 %), beyond which the effect of their influence on the size of the eggs changes to the opposite.

A number of researchers showed that temperature and food availability affect egg size: eggs laid later are larger, and this difference is significant (Ojanen et al., 1981; Jarvinen, Pryly 1989; Slagsvold, Liffeld 1989; Magrath, 1992). Other researchers argue that larger eggs have been found in early clutches compared to late clutches. However, only length and volume differed significantly between early and late clutches (Mitrus et al., 2001).

Within the studied area, the length and diameter of early and late (eggs laid before the median date and after it) averaged over all years were $L=17.98\pm0.76$, $d=13.35\pm0.46$ and $L=17.99\pm0.79$, $d=13.41\pm0.54$ mm respectively, and did not differ significantly. Only in certain years, the differences in length, diameter, and volume are significant. In general, eggs from later clutches are larger, although in our case, in 2009 and 2018, length or diameter of eggs from later clutches were smaller. Late clutches from 2007, 2009, 2011, and 2017 stand out with high variability in length. Only in one case (2016) was high variability shown for the length of eggs in early clutches. High variability in egg length usually indicates instability in environmental conditions.

Weather conditions in 2016 were generally characterized by the late onset of meteorological summer (the average daily temperature exceeded +15°C on June 4th), as well as high average humidity in the decade pre-laying of the first egg ($H=72.5\%$). This is the highest humidity indicator recorded in the decade pre-laying of the first egg for the entire year of research.

The clutches of 2021 also characterized by high variability. The weather conditions this year were marked by a late onset of meteorological summer (June 4th, 2021). However, the humidity during the period preceding egg-laying was at the same level as in other years ($H=56.0$).

Age and individual condition of female

The question of the influence of the female's age on the onset of the egg-laying period is a topic of debate (Perrins, 1970; Wiggins et al., 1994; Verhulst et al., 1995; Sanz, 1997). Some authors explain variations in egg sizes by the quality of the female or the territory (Ojanen et al., 1979; Potti, 1993; Nager, Zandt, 1994).

In short, egg size appears to be a characteristic of individual females, and yet the traits of a female that determine egg size are not clear. Although egg size often increases with female age (17 out of 37 studies), the change in egg size is generally less than 10%. Female mass and size rarely explain more than 20% of the variation in egg size within species. A female's egg size is not consistently related to other aspects of reproductive performance such as clutch size, laying date, or the pair's ability to rear young (Cristians, 2002).

There is also a hypothesis that the size of eggs is an inherited individual trait of the female (Mitrus et al., 2001).

The analysis of the materials from the collections of A. V. Nosachenko (Seliverstov, 2008) shows that some females have clutches with low variability in the length and diameter of the eggs, yet having individual characteristics in these parameters (all eggs are about 16.33×13.18; or about 19.44×13.82 mm). In our studies, such clutches have also been encountered (5-eggs clutch, L=18.9-19.2, CvL= 0.88). This suggests that there are individual traits in females carrying large or small eggs regardless of clutch size and the date of the season.

The analysis of the repeatability of egg sizes in the same female did not provide a clear answer regarding the repeatability of diameter and length in the clutch of the same female two consequential years. There were cases found that both followed and did not follow this pattern.

C. Mitrus believes that egg size of the Collared Flycatcher from Białowieża Forest seems to depend more on the characteristics of the female than on environmental conditions (Mitrus et al., 2001). The diameter of the egg depends on the diameter of the female's oviduct and indicates, rather, her morphological conditions: it may indicate the presence of a significant portion of mature large females in the population. High variability suggests presence of different categories of females - both young and mature. Thus, in 2014-2018, there were eggs with a small diameter in the studied subpopulation. It should be assumed that this is related to the presence of young females.

Conclusion

In the studied subpopulation, the average egg length tends to decrease in the period from 2006 to 2021 and is slightly dependent on clutch size and the decade of first-egg laying.

Although, according to some authors (Mitrus et al., 2001), the age of the female has a negligible effect, and mainly the size of the egg depends on the size (weight and length of the legs) of the female. In our opinion, these indicators may demonstrate the maturity level of the female (but not age); thus, high oomorphological parameters over a series of long-term observations may indicate the share of reproductively most mature females in this subpopulation.

The diameter was the smallest in 2014-2015 and 2017-2018; then there was an increase in egg diameter to the usual size for this subpopulation. This may be related to the presence of young females in the subpopulation in 2014-2018.

In addition, it can be assumed that larger eggs are laid by females under optimal environmental conditions in the optimum of the range; as they move towards the borders of the range to the north and east, the morphometric parameters may decrease due to the decline in the quality (abundance of food) of the environment.

We suggest that among this subpopulation there is a significant proportion of mature females laying eggs of considerable size (which may explain the interannual differences in egg parameters).

Among the meteorological indicators we analyzed (temperature and humidity), the humidity of the pre-laying decade has a significant negative impact on the morphological parameters. The humidity during the egg-laying decade has a positive influence, while to a lesser extent, the temperature of the decade prior to egg-laying also positively affects the length of the eggs. The temperature of the previous decade and the number of rainy days play a minor role. At the same time, there is an optimum for these indicators (humidity 20 - 40 %), beyond which the effect of their influence on the size of the eggs changes to the opposite. In the studied area the length and diameter of eggs from early and late are did not differ significantly. Only in certain years, the differences in length, diameter, and volume are significant.

The analysis of the repeatability of egg sizes in the same female should answer the question of whether the size of the egg is an individual characteristics of the female. However, we did not receive a definitive answer. Cases were recorded both confirming and not confirming this. It may be related to the small number of repetitions (5 females, 2 years).

In the stable conditions of a national nature park, only the characteristics of the climate of the current year can provide variability in environmental conditions. The variability of oomorphological parameters is an integrated response to the instability of environmental parameters. One of the reasons for the high variability in egg sizes may be humidity. The size of the eggs itself cannot be explained by the climatic conditions of the current year. They are an integrated indicator of the female's maturity and the nutritional conditions of the season. These, in turn, are influenced by climatic features such as temperature, humidity, etc. High variability in egg length usually indicates instability in environmental conditions (in 2016 - high humidity during the pre-laying period).

References

- Adamik, P., Kral, M. (2007). Climate and seed masting affect dormice populations and create a trap for the hole nesting bird community. In *6th European Ornithologists' Union Conference (24th–29th August 2007, Vienna, Austria)* (pp. 343–344).
- Ahola, M.P., Laaksonen, T., Eeva, T., Lehikonen, E. (2007). Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, 76, 1045–1052. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01294.x>
- Atemasov, A., Atemasova, T.A. (2024). Temperature dependence of the breeding parameters of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* Temm., 1815 in the Gomol'scha forest (NE Ukraine). *Zoodyversity*, 56(2), 151–162.
- Atemasova, T., Atemasov, A., Devyatko, T. (2014). Features of the nesting of the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis* (Temm., 1815)) at the southern border of the Forest-Steppe. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 110(20), 81–90.
- Bauer, Z., Trnka, M., Bauerová, J., Možný, M., Štěpánek, P., Bartošová, L., Žalud, Z. (2010). Changing climate and the phenological response of great tit and collared flycatcher populations in floodplain forest ecosystems in Central Europe. *International Journal of Biometeorology*, 54, 99–111. <https://doi.org/10.1007/s00484-009-0259-7>
- Burger, C., Belskii, E., Eeva, T., Laaksonen, T., Magi, M., Mand, R., Qvarnstrom, A., Slagsvold, T., Veen, T., Visser, M.E., Wiebe, K., Wiley, C., Wright, J., Both, C.R. (2012). Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation. *Journal of Animal Ecology*, 81, 926–936. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01968.x>
- But, V.I. (1970). Periodic phenomena in nature of the Kharkiv region and conducting phenological observations. *Materials of the Kharkiv Department of the Geographic Society of Ukraine. Kharkiv Region – Nature and Economy*, 8, 105–111.
- Christians, J.K. (2002). Avian egg size: Variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews*, 77(1), 1–26. <https://doi.org/10.1017/S146479310100578>
- Duursma, D.E., Gallagher, R.V., Price, J.J., Griffith, S.C. (2018). Variation in avian egg shape and nest structure is explained by climatic conditions. *Scientific Reports*, 8, 4141. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22436-0>
- Encabo, S., Barba, E., Gil-Delgado, J., Monros, J. (2002). Geographical variation in egg size of the Great Tit *Parus major*: A new perspective. *Ibis*, 144, 623–631.
- Falconer, D. (1989). *Introduction to quantitative genetics* (3rd ed.). John Wiley and Sons.
- Forster, J., Hirst, A.G., Atkinson, D. (2011). How do organisms change size with changing temperature? The importance of reproductive method and ontogenetic timing. *Functional Ecology*, 25, 1024–1031.
- Gorelova, L.N., Alekhin, A.A. (2002). *Vegetation cover of Kharkiv region*. Kharkov.
- Guo, Y., Lu, X. (2022). Clutch size of passerines increases with latitude in China, but egg size is conserved. *Ibis*, 164(4), 1063–1072.
- Hargitai, R., Török, J., Tóth, L., Hegyi, G., Rosivall, B., Szigeti, B., Szöllősi, E. (2005). Effects of environmental conditions and parental quality on inter- and intraclutch egg-size variation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *The Auk*, 122(2), 509–522.
- Herzog, M.P., Ackerman, J.T., Hartman, C.A. (2021). Egg morphometrics and egg shape coefficients for White-faced Ibis (*Plegadis chihi*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 133(1), 158–162. <https://doi.org/10.1676/21-00057>

- Hörak, P., Mänd, R., Ots, I. (1997). Identifying targets of selection: A multivariate analysis of reproductive traits in the great tit. *Oikos*, 78, 592–600.
- IOC World Bird List (14.2). <http://dx.doi.org/10.14344/IOC.ML.14.2>
- Jelmer, S., Both, M.C. (2019). Climate change may affect fatal competition between two bird species. *Current Biology*, 29, 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.11.063>
- Knysh, N.P. (2003). Ecology of the reproduction of the Collared Flycatcher in the forest-steppe oak forests of the Sumy region. *Berkut*, 12(1–2), 100–111.
- Krist, M. (2009). Short- and long-term effects of egg size and feeding frequency on offspring quality in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Journal of Animal Ecology*, 78, 907–918. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01536.x>
- Laczi, M., Sarkadi, F., Herenyi, M., Nagy, G., Hegyi, G., Jablonszky, M., Konczey, R., Krenhardt, K., Laaksonen, T., Ahola, M., Eeva, T., Vaisanen, R.A., Lehikoinen, E. (2006). Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the pied flycatcher. *Oikos*, 114, 277–290.
- Li, S., Liu, X., Li, G., Du, X. (2023). Large-brained birds lay smaller but heavier clutches. *Avian Research*, 14, 100116. <https://doi.org/10.1016/j.avrs.2023.100116>
- Makatsch, W. (1976). *Die Eier der Vögel Europas* (Vol. 2, pp. 1–460). Leipzig. (in German)
- Marisova, I.V., Holina, N.M. (1959). On the biology of the Collared Flycatcher (*Muscicapa albicollis* Temm.) in the western regions of Ukraine. *The Fauna and Animal World of the Soviet Carpathians. Scientific Notes of Uzhhorod National University*, 40, 75–81.
- Marko, G., Rosivall, B., Szasz, E., Szoll, E., Toth, L., Zsebok, S., Torok, J. (2024). Responses in the breeding parameters of the collared flycatcher to the changing climate. *Science of the Total Environment*, 926, 171945.
- Mitrus, C., Rogala, B. (2001). Egg size variation in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* in the Białowieża Forest (NE Poland). *Acta Ornithologica*, 36, 7–12.
- Mjand, R. (1988). *Intrapopulation variability of bird eggs*. Tallinn: Vagus.
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., Weedon, J., Borman, T. (2025). *vegan: Community Ecology Package* (version 2.6-10). <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Peklo, A.M. (2018). *Catalog of collections of the Zoological Museum of the National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine. Vol. 2. Birds. Oological collection. Passeriformes*. Chernivtsi.
- Potti, J. (2008). Temperature during egg formation and the effect of climate warming on egg size in a small songbird. *Acta Oecologica*, 33, 387–393.
- Przybylo, R., Sheldon, B., Merila, J. (2000). Climatic effects on breeding and morphology: Evidence for phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology*, 69, 395–403.
- R Core Team (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- Schul'ts, G.E. (1981). *A common phenology*. Nauka.
- Seliverstov, M.M. (2007). *Catalog of the ornithological collection of O.V. Nosachenko*. Cherkasy. (in Ukrainian)
- Shitikov, V.K., Rosenberg, G.S. (2013). *Randomization and bootstrap: Statistical analysis in biology and ecology using R*. Kassandra.
- Silva, M.C., Boersma, P.D., Mackay, S., Strange, I. (2007). Egg size and parental quality in thin-billed prions, *Pachyptila belcheri*: Effects on offspring fitness. *Animal Behaviour*, 74, 1403–1412.
- Skwarska, J., Kaliński, A., Wawrzyniak, J., Bańbura, M., Gładalski, M., Markowski, M., Zieliński, P., Bańbura, A., Bańbura, J. (2015). Variation in egg sizes of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* in central Poland: A long-term decreasing trend. *Acta Ornithologica*, 50, 85–94. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2015.50.1.009>
- Slobodník, R., Balážová, M., Jandzik, D., Baláž, M. (2013). Local weather differently affects collared flycatcher reproduction at different altitudes. *Central European Journal of Biology*, 8(11), 1145–1152. <https://doi.org/10.2478/s11535-013-0230-9>
- Somov, N.N. (1897). *Ornithological fauna of Kharkiv province*. Kharkiv: Publishing of the Society for the Study of Nature at Kharkiv University.

Talposh, V.S., Majhruk, M.I. (1995). Variability of eggs of the Collared Flycatcher in Western Podillia. In *Problems of studying and protecting birds: Materials of the 6th conference of ornithologists of Western Ukraine* (pp. 129–130). Lviv–Chernivtsi. (in Ukrainian)

Wesołowski, T. (1985). The breeding ecology of the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* in primaeval forest. *Ornis Scandinavica*, 16, 49–60.

Wood, S.N. (2006). *Generalized additive models: An introduction with R*. Chapman and Hall/CRC.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, Statistics for Biology and Health.

Supplementary material

Table S1.

year	Clutch size	Clutches	Eggs	Lenght			diameter		
				M ± SD	lim	Cv (%)	M ± SD	lim	CV (%)
2006	3	1	3	18.27±0.25	18.0 - 18.5	1.38	13.30±0.26	13.1 - 13.6	1.99
	4	1	4	17.28±0.57	16.6-18.0	3.32	13.15±0.10	13.0-13.2	0.76
	5	4	20	18.50±0.58	17.20-19.20	3.16	13.57±0.48	12.5-14.3	3.52
	6	4	24	18.04±0.65	16.80-19.40	3.59	13.66±0.70	12.6-15.0	5.14
	7	2	14	17.68±0.46	16.7-18.6	2.63	13.43±0.24	13.1-13.9	1.79
	9	1	9	17.76±0.43	17.1-18.5	2.44	13.41±0.66	12.8-15.1	4.95
2007	5	1	5	19.04±0.22	18.7-19.3	1.15	13.7±0.14	13.5-13.9	1.03
	6	6	36	18.03±0.74	16.1-19.3	4.13	13.13±0.55	12.0-14.10	4.21
	7	18	126	17.94±0.64	16.5-20.1	3.56	13.40±0.39	12.1-14.2	2.89
	8	5	40	17.92±0.72	16.7-19.9	4.04	13.34±0.4	12.9-14.0	3
	9	2	18	18.31±1.06	17.0-20.20	5.76	13.66±0.21	13.4-14.0	1.55
2008	5	2	10	19.18±0.38	18.8-20.0	1.96	13.39±0.36	13.0-14.0	2.69
	6	4	24	18.47 ± 0.66	17.0-19.0	3.58	13.62±0.34	13.0-14.0	2.52
	7	13	91	18.04±0.58	16.5-19.0	3.2	13.31± 0.42	12.3-14.10	3.15
	8	11	88	18.08 ±0.66	16.6-19.10	3.64	13.2±0.42	12.1-14.2	3.15
	9	1	9	17.67±0.30	17.5-18.0	1.67	12.8±0.11	12.6-13.0	0.87
2009	5	1	5	18.42±0.40	18.0-19.0	2.15	13.02±0.08	12.9-13.1	0.64
	6	10	60	18.11±0.83	16.1-20.10	4.59	13.45±0.50	12.0-14.10	3.73
	7	15	105	18.28 ± 0.62	17.0-19.6	3.41	13.39±0.40	12.0-14.2	2.95
	8	5	40	17.59±0.50	16.6-18.9	2.86	13.68±0.41	12.9-14.0	2.99
	9	1	9	18.86±0.26	18.4- 19.2	1.36	13.57±0.18	13.4-13.9	1.33
2010	5	2	10	17.63± 0.64	17.00-18.90	3.64	13.01±0.09	12.90-13.10	0.67
	6	17	102	18.22±0.68	16.80-19.80	3.75	13.59±0.45	12.6-14.40	3.33
	7	22	154	18.11±0.73	16.3-20.00	4.03	13.44±0.47	12.00-14.10	3.48
	8	2	16	18.62±0.63	17.5-19.5	3.38	13.37±0.46	13.00-14.00	3.42
2011	4	1	4	16.4±0.52	15.9-16.9	3.19	12.78±0.52	12.0-13.1	4.06
	5	2	10	18.11±0.20	17.9-18.5	1.09	13.03±0.09	12.9-13.10	0.73
	6	6	36	18.61±0.63	17.50-20.0	3.39	13.92±0.27	13.50-14.70	1.91
	7	11	77	18.31±0.79	18.00-20.10	4.3	13.41±0.47	12.30-14.50	3.5
2013	8	11	88	17.93±0.79	15.9-19.00	4.39	13.32±0.43	12.3-14.0	3.2
	5	2	10	16.94±0.68	15.96-17.68	4.01	13.08±0.20	12.87-13.38	1.56
	6	2	12	18.37±0.4	17.61-18.84	2.2	13.40±0.4	12.55-14.07	2.98
	7	4	28	17.75±0.57	16.71-19.49	3.21	13.34±0.21	13.02-13.96	1.6
2014	8	4	32	17.91±0.8	16.8-19.1	4.45	13.42±0.4	12.69-14.1	3
	5	1	5	17.69±0.55	17.07-18.39	3.13	12.89±0.3	12.63-13.37	2.31
	6	5	30	17.93±0.44	16.50-18.70	2.44	13.06±0.30	12.20-13.79	2.28
	7	10	70	17.37±0.84	15.0-19.50	4.82	13.08±0.28	12.20-13.90	2.13
	8	2	16	17.81±0.56	16.2-18.34	4.32	13.00±0.20	12.53-13.19	1.55
	9	1	9	17.72± 0.57	17.00 - 19.00	0.32	13.04±0.14	12.8 - 13.30	1.09

year	Clutch size	Clutches	Eggs	Lenght			diameter		
				M $\pm$ SD	lim	Cv (%)	M $\pm$ SD	lim	CV (%)
2015	4	3	12	17.9 $\pm$ 0.53	17.13-18.88	2.97	13.24 $\pm$ 0.29	12.89-13.95	2.19
	5	1	5	17.92 $\pm$ 0.7	18.17-19.02	3.9	12.94 $\pm$ 0.22	12.6-13.21	1.7
	6	5	30	17.65 $\pm$ 0.65	16.12-18.9	3.65	12.94 $\pm$ 0.62	11.15-14.07	4.78
	7	6	42	17.75 $\pm$ 0.64	16.05-18.87	3.58	13.02 $\pm$ 0.73	11.2-14.13	5.63
2016	4	1	4	17.32 $\pm$ 0.62	16.6-17.99	3.55	13.15 $\pm$ 0.37	13.0-13.87	2.74
	5	2	10	18.17 $\pm$ 0.70	17.27-19.51	3.86	12.85 $\pm$ 0.34	12.18-13.52	2.65
	6	5	30	18.14 $\pm$ 0.89	16.61-19.92	4.93	13.33 $\pm$ 0.52	12.01-14.10	3.89
	7	10	70	17.38 $\pm$ 0.91	15.23-19.13	5.22	13.34 $\pm$ 0.45	12.0-14.23	3.37
	8	1	8	17.7 $\pm$ 0.36	17.16-18.15	2.02	13.43 $\pm$ 0.13	13.28-13.66	0.94
2017	5	2	10	18.37 $\pm$ 0.80	17.3-19.55	4.34	13.11 $\pm$ 0.33	12.3-13.49	2.55
	6	7	42	17.59 $\pm$ 0.73	16.46-19.53	4.14	13.11 $\pm$ 0.47	12.12-14.53	3.6
	7	5	35	17.51 $\pm$ 0.62	16.48-18.81	3.53	13.11 $\pm$ 0.49	12.57-14.4	3.71
2018	6	3	18	17.51 $\pm$ 0.48	16.07-18.03	2.75	12.87 $\pm$ 0.20	12.4-13.3	1.53
	7	2	14	17.78 $\pm$ 0.58	16.3-18.72	3.29	13.3 $\pm$ 0.24	12.85-13.85	1.83
2019	4	2	8	17.91 $\pm$ 0.67	17.09 - 18.73	3.74	13.63 $\pm$ 0.13	13.45-13.76	0.97
	5	2	10	17.98 $\pm$ 0.46	17.34 -18.7	2.54	13.51 $\pm$ 0.26	12.92-13.82	1.91
	6	4	24	19.02 $\pm$ 0.66	17.45 - 20.51	3.45	13.81 $\pm$ 0.36	12.91-14.2	2.59
	7	1	7	17.51 $\pm$ 0.78	16.58 - 18.75	4.47	13.46 $\pm$ 0.25	12.93 - 13.82	1.83
	8	2	16	17.96 $\pm$ 0.44	17.35-18.99	2.44	13.53 $\pm$ 0.39	12.86-14.64	2.85
2020	5	3	15	17.57 $\pm$ 0.73	16.89 - 19.08	4.15	13.57 $\pm$ 0.66	12.62-14.50	4.86
	6	6	36	17.71 $\pm$ 0.47	16.56 - 18.53	2.65	13.42 $\pm$ 0.52	12.55-14.02	3.9
	7	1	7	18.88 $\pm$ 0.31	18.62- 19.42	1.63	13.23 $\pm$ 0.36	12.53 - 13.57	2.68
2021	5	1	5	18.02 $\pm$ 0.52	17.26 - 18.62	2.87	14.03 $\pm$ 0.42	13.47-14.38	3.02
	6	6	36	17.99 $\pm$ 0.66	16.66 - 19.05	3.67	13.69 $\pm$ 0.47	12.43-14.8	3.4
	7	4	28	17.91 $\pm$ 1.16	15.27 - 20.02	6.48	13.49 $\pm$ 0.53	12.95-14.68	3.96

Table S2. Geographical and interannual variations in the length and diameter of the eggs of the Collared Flycatcher

	n (N)	L			d		
		min	max	M $\pm$ m	min	max	M $\pm$ m
Kharkivska gub (Somov, 1897)	(14)	16.5	17.8		12.0	13.2	
Uman`. Tal'noe (Cherkassy reg., coll. Nosachenko) (Seliverstov, 2007)^				M $\pm$ SD			M $\pm$ SD
1922	3 (15)	17.5	19.5	18.21 $\pm$ 0.57	13.0	13.5	13.33 $\pm$ 0.16
1924	3(8)	16.1	19.6	18.76 $\pm$ 1.19	12.4	14.1	13.58 $\pm$ 0.58
1925	2(2)	17.5	18.9	18.2 $\pm$ 0.99	12.9	13.4	13.15 $\pm$ 0.35
1926	8 (23)	16.4	19.8	17.83 $\pm$ 1.01	13.1	14.1	13.5 $\pm$ 0.30
1927	1(4)	16.6	18.2	17.6 $\pm$ 0.71	12.7	13.4	13.12 $\pm$ 0.31
1928	9(28)	15.4	19.9	18.07 $\pm$ 0.75	12.8	14.2	13.19 $\pm$ 0.50
Kharkiv reg.Mochnach 21.05.1938 coll. Zubarovsky (Peklo,2018)	1 (6)	18.3	18.7		13.6	14.0	
Northern part of Ukraine (Marisova, Holina, 1959)	18 (78)	16.7	17.9	17.5 $\pm$?	12.8	14.0	13.4 $\pm$?
Kiev reg. Koncha-Zaspa. 23.05. 1978	1 (5)	18.3	18.7		13.1	13.6	
Ternopil' reg. (Talposch, Majhruk, 1995)	50 (249)	17.71	17.72		13.22	13.34	
Mitrus et al..(2001) - Białowieża Forest				Mean $\pm$ SD			Mean $\pm$ SD
1997	22	14.35	19.05	17.77 $\pm$ 0.93	11.00	14.11	13.39 $\pm$ 0.61
1998	33	16.40	19.30	17.8 $\pm$ 0.84	12.80	14.02	13.34 $\pm$ 0.30

	n (N)	L			d		
		min	max	M±m	min	max	M±m
1999	27	16.42	18.90	17.8±0.72	12.88	14.23	13.51±0.32
Sumy reg. N.P.Knysch (2003)				M±m			M±m
1990-1994	223 (1545)	16.2	19.8	17.96±0.09	12.4	13.3	13.31±0.04
1995-1998	14 (98)	15.9	20.4	17.82±0.07	12.4	14.0	13.25±0.04
1999	15 (103)	16.5	20.1	18.28±0.06	12.8	14.4	13.43±0.03
2000	19 (129)	16.5	19.8	17.92±0.05	12.5	14.6	13.35±0.03
2001	22 (147)	15.8	19.6	17.95±0.06	12.3	14.2	13.36±0.03
2002	21 (146)	16.7	19.5	18.20±0.03	12.3	14.1	13.34±0.03
Saval'sky lis (at 600 km to northern-east), 2003	51 (N=318)	15.5	21.0	M±m 17.73±0.07	11.5	15.4	M±m 13.24±0.03
West Europe (Makatsch,1976)	30	16.9	19.4	18.21	13.0	14.3	13.66

Table S3. Results of GAM models for egg dimensions, (a) – length, (b) – breadth, (c) – volume.

a) Formula:

$L \sim \text{SumFLD} + s(\text{SumFLD}) + \text{Sum30FLD} + s(\text{Sum30FLD}) + \text{Sum5} + s(\text{Sum5}) + \text{Tprevdek} + s(\text{Tprevdek}) + \text{Tactdek} + s(\text{Tactdek}) + \text{MaylRain} + s(\text{MaylRain}) + \text{Fprevdek} + s(\text{Fprevdek}) + \text{Factdek} + s(\text{Factdek})$

Parametric coefficients	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-0.0894249	0.1448537	-0.617	0.53708
SumFLD	-0.0053805	0.0072372	-0.743	0.45730
Sum30FLD	0.0007863	0.0100228	0.078	0.93748
Sum5	-0.0218133	0.0408415	-0.534	0.59334
Tprevdek	-1.0869296	0.4865653	-2.234	0.02561 *
Tactdek	-0.1211736	0.2189116	-0.554	0.57997
MaylRain	0.8497090	0.3853697	2.205	0.02758 *
Fprevdek	1.3626192	0.2744437	4.965	7.48e-07 ***
Factdek	-0.5985969	0.2066568	-2.897	0.00382 **

Approximate significance of smooth terms	edf	Ref.df	F	p-value
s(SumFLD)	7.1767	7.8363	3.687	0.000266 ***
s(Sum30FLD)	4.4579	5.6836	2.888	0.006505 **
s(Sum5)	0.1556	0.1556	2.451	0.536877
s(Tprevdek)	8.2126	8.2126	6.525	< 2e-16 ***
s(Tactdek)	7.3613	7.7439	3.673	0.000317 ***
s(MaylRain)	8.1513	8.1513	7.314	< 2e-16 ***
s(Fprevdek)	8.1100	8.1100	7.063	< 2e-16 ***
s(Factdek)	6.6628	7.3286	11.955	< 2e-16 ***

Significance codes: '***' – $p < 0.001$, '**' – $p < 0.01$, '*' – $p < 0.05$

Rank: 73/81

R-sq.(adj) = 0.151 Deviance explained = 17.5%

GCV = 0.51195 Scale est. = 0.4969 n = 1974

(b) Formula:

$d \sim \text{SumFLD} + s(\text{SumFLD}) + \text{Sum30FLD} + s(\text{Sum30FLD}) + \text{Sum5} + s(\text{Sum5}) + \text{Tprevdek} + s(\text{Tprevdek}) + \text{Tactdek} + s(\text{Tactdek}) + \text{MaylRain} + s(\text{MaylRain}) + \text{Fprevdek} + s(\text{Fprevdek}) + \text{Factdek} + s(\text{Factdek})$

Parametric coefficients	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.248031	0.109378	2.268	0.023462 *
SumFLD	-0.013742	0.006593	-2.085	0.037243 *
Sum30FLD	0.013394	0.007133	1.878	0.060590
Sum5	0.185997	0.058502	3.179	0.001500 **
Tprevdek	0.597440	0.174205	3.430	0.000617 ***
Tactdek	-0.930216	0.219345	-4.241	2.33e-05 ***
MaylRain	-0.369461	0.308163	-1.199	0.230710
Fprevdek	1.334750	0.227516	5.867	5.23e-09 ***

Parametric coefficients	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Factdek	-1.025511	0.200856	-5.106	3.62e-07 ***

Approximate significance of smooth terms	edf	Ref.df	F	p-value
s(SumFLD)	8.032	8.114	3.107	0.019906 *
s(Sum30FLD)	1.745	2.503	3.982	0.022396 *
s(Sum5)	7.361	7.915	4.859	1.94e-05 ***
s(Tprevdek)	3.108	3.807	5.357	0.000742 ***
s(Tactdek)	8.199	8.199	5.384	5.83e-07 ***
s(MaylRain)	7.853	8.088	4.509	5.68e-05 ***
s(Fprevdek)	8.110	8.110	7.236	< 2e-16 ***
s(Factdek)	8.084	8.126	7.095	< 2e-16 ***

Significance codes: '***' – p<0.001, '**' – p<0.01, '*' – p<0.05

Rank: 73/81

R-sq.(adj) = 0.106 Deviance explained = 13.3%

GCV = 0.47722 Scale est. = 0.46266 n = 1974

(c) Formula:

V ~ SumFLD + s(SumFLD) + Sum30FLD + s(Sum30FLD) + Sum5 + s(Sum5) + Tprevdek + s(Tprevdek) + Tactdek + s(Tactdek) + MaylRain + s(MaylRain) + Fprevdek + s(Fprevdek) + Factdek + s(Factdek)

Parametric coefficients	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	134.2428	49.4673	2.714	0.00671 **
SumFLD	0.8205	2.3097	0.355	0.72243
Sum30FLD	9.4552	3.3003	2.865	0.00422 **
Sum5	51.3189	16.3660	3.136	0.00174 **
Tprevdek	-506.1788	172.7845	-2.930	0.00343 **
Tactdek	-66.2044	78.1550	-0.847	0.39705
MaylRain	80.8993	96.9504	0.834	0.40414
Fprevdek	545.0695	74.5418	7.312	3.85e-13 ***
Factdek	-445.5013	67.5481	-6.595	5.48e-11 ***

Approximate significance of smooth terms	edf	Ref.df	F	p-value
s(SumFLD)	7.871	8.073	3.142	0.001313 **
s(Sum30FLD)	3.207	4.317	5.159	0.000367 ***
s(Sum5)	6.324	7.257	2.942	0.020838 *
s(Tprevdek)	8.112	8.195	7.528	< 2e-16 ***
s(Tactdek)	8.199	8.199	6.595	< 2e-16 ***
s(MaylRain)	7.820	8.073	8.018	< 2e-16 ***
s(Fprevdek)	7.967	8.081	14.028	< 2e-16 ***
s(Factdek)	8.135	8.135	13.844	< 2e-16 ***

Significance codes: '***' – p<0.001, '**' – p<0.01, '*' – p<0.05

Rank: 73/81

R-sq.(adj) = 0.188 Deviance explained = 21.5%

GCV = 24428 Scale est. = 23619 n = 1974

Варіації розміру яєць у білошиїї мухоловки (*Ficedula albicollis* Temminck, 1815) Т. Атемасова, Т. Девятко, А. Атемасов

Метою цієї роботи було дослідити фактори, що впливають на варіацію розміру яєць білошиїї мухоловки на південних межах поширення листяних лісів (Національний природний парк "Гомільшанські ліси", Україна). Загалом для аналізу були використані дані про 298 кладок і 1971 яйце білошиїї мухоловки в штучних гніздівлях за період 2006–2011 та 2013–2021 років. Як метеорологічні показники використовувалася температура,

вологість та кількість днів з опадами. Всі статистичні аналізи були виконані із використанням програмного забезпечення R версії 4.4.2. Тест Шапіро–Уїлка на нормальність виявив, що дані не розподілені нормально. Отже, для подальшого аналізу ми використовували тест Крусала – Уолліса та тест Данна, а також пермутаційний аналіз дисперсії (PERMANOVA) матриці відстаней. Для аналізу був використаний пакет *vegan*. Ми проаналізували вплив метеорологічних показників на розмір яєць, використовуючи узагальнені адитивні моделі. Статистичний аналіз проводився з використанням пакета *mgcv*.

У вивченій субпопуляції середня довжина яєць має тенденцію до зменшення в період з 2006 по 2021 рік і має слабку залежність від розміру кладки та декади відкладання першого яйця. Сезони з найменшими розмірами яєць у вивченій субпопуляції - 2014 - 2018 роки; після цього спостерігалось збільшення діаметра яєць до звичайного розміру для цієї субпопуляції. Можна припустити, що в цей період переважали молоді самиці.

Розміри яєць у досліджуваній субпопуляції і цілому подібні таким, що отримані в Сумській області України, і в певні роки перевищує показники яєць мухоловок з Біловезької пущі. Можна припустити, що більші яйця відкладають самиці у оптимальному ареалі; при наближенні до меж ареалу на північ і схід морфометричні параметри можуть зменшуватись.

Аналіз повторюваності розмірів яєць у однієї та тієї ж самки мав дати відповідь на питання - чи є розмір яйця індивідуальною характеристикою самки. Втім, ми не отримали остаточної відповіді.

Значний вплив на морфологічні параметри яєць має вологість декади, що передуює початку відкладання яєць (негативний). Вологість під час декади несіння яєць має позитивний вплив на розміри яєць. Меншою мірою позитивно впливає температура декади, що передуює несінню яєць, температура попередньої декади та кількість дощових днів. Водночас для цих показників існує оптимум (вологість попередньої декади 20-40 %), за межами якого вплив їх на розмір яєць змінюється на протилежний. На досліджуваній території довжина та діаметр яєць з ранніх і пізніх кладок не відрізнялися суттєво. Лише в окремі роки різниці в довжині, діаметрі та об'ємі були значущими.

Мінливість ооморфологічних параметрів є інтегрованою відповіддю на нестабільність екологічних умов. Однією з причин високої змінності розмірів яєць може бути вологість.

Ключові слова: *Ficedula albicollis*, розмір яйця, погодні умови

Цитування: Atemasova T., Devyatko T., Atemasov A. Egg size Variation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis* Temminck, 1815). Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44, с. 56-77. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-6>

Про авторів:

Атемасова Т. – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, t.atemasova@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-7527-5143>

Девятко Т. - Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, Музей природи, вул. Трінклера, 8, Харків 61022 Україна. devyatko@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-9567-7898>

Атемасов А. – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, 61022; Національний природний парк «Слобожанський», смт. Краснокутськ, вул. Зарічна, 15-А, Краснокутська селищна територіальна громада, Богодухівський район, 62002, Харківська область; a.atemasov@karazin.ua, <http://orcid.org/0000-0003-0584-2875>

Authors contribution: All authors have contributed equally to this work. / **Внесок авторів:** Усі автори зробили рівнозначний внесок у підготовку цієї роботи.

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest. / **Конфлікт інтересів:** Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів

Подано до редакції: 05.02.2025 / **Прорецензовано:** 10.04.2025 / **Прийнято до друку:** 28.05.2025

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-7
УДК: 599.323.4: 591.522(477)

Мишак *Sylvaemus tauricus* (Mammalia) на півдні України: межі та особливості поширення з огляду на історичну біогеографію

I. Загороднюк

Проаналізовано особливості поширення виду *Sylvaemus tauricus* на півдні України, тобто у приморських регіонах, де він сягає у поширенні північних меж степової природної зони. Кількість знахідок, що описують південну межу поширення на основному ареалі (поза Кримом), загалом не є великою (близько 30), але всі вони красномовно свідчать про деякі загальні риси. Перша — вид проникає вглиб степової зони досить глибоко, по суті до межі між північним (байрачним) і південним (найбільш сухим) степом. Друга — вид демонструє можливість і велику швидкість формування нових популяцій, зокрема й популяцій стрічкового типу в зонах експансії, як уздовж природних екокоридорів (передусім уздовж річок), так і використовуючи штучні екомережі (лісосмуги, придорожні або приканальні деревно-чагарникові смуги). По третє, існує єдиний фронт місцезнаходжень, що засвідчує відповідність ареалу природній зональності. Порівняння отриманої схеми поширення з лісівничим районуванням України показало, що вид повністю відсутній у зоні сухих (безлісних) степів, що відносяться до Причорноморсько-Приазовського південностепового округу. Проте, межа є ще більш північною: вона проходить по середині північностепового округу (зона байрачних степів), місцями з проникненням виду до південної межі цього округу. Наявні дані засвідчують експансію виду на південь, що може бути пов'язано з поширенням штучних деревостанів, як стрічкового типу (лісосмуги та деревостани уздовж водоканалів, залізниць і автодорі), так і осередкового типу (лісопаркові зони навколо населених пунктів, штучні ліси тощо). Однією з ознак експансії є й зростання часток виду у відловах в різних варіантах деревостанів: на Луганщині за 50 років частка цього виду в місцях його виявлення поступово зросла з 0,64% у 1957–1965 рр. до 13,8% у 2002–2014 рр. (Експансія цього виду на південь йде проти трендів до зміщення природної зональності на північ, що демонструє важливість неприродних біотопів). Обговорюються гіпотези зв'язку материкового ареалу і кримського ізоляту. Припускається, що ареал виду в приморських регіонах зазнавав неодноразових пульсацій з формуванням суцільного поширення виду. Попри це, не виключається, що вид міг проникнути в Крим з Західного Кавказу в період регресії рівня моря і формування керченсько-таманського суходільного мосту.

Ключові слова: мишовиді гризуни, межі поширення, експансії, природна зональність, біогеографія України

Цитування: Загороднюк І. Мишак *Sylvaemus tauricus* (Mammalia) на півдні України: межі та особливості поширення з огляду на історичну біогеографію. Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44, с. 78–94. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-7>

Про автора:

Загороднюк І. — Національний науково-природничий музей НАН України, вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ, Україна, 01030, zoozag@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0002-0523-133X>

Подано до редакції: 26.03.2025 / Прорецензовано: 28.04.2025 / Прийнято до друку: 26.05.2025

Вступ

Мишак жовтогрудий (*Sylvaemus tauricus*) — один із найпримітніших видів лісових гризунів, який проникає по різного роду стрічкових лісах (уздовж річок, по лісосмугах і уздовж автодорі) далеко у степ. Власне, не тільки лісостеп, але й зона північного (зокрема й байрачного) степу відносяться до територій спорядичного поширення цього виду гризунів (Сокур, 1960), окремо від чого існує його ізолят у Гірському Криму (Evstafiev, 2021).

Ситуація з визначенням меж поширення *Sylvaemus tauricus* ускладнюється й тим, що на півдні мешкають одразу чотири види роду *Sylvaemus*, включно з найближчим до *S. tauricus* видом — *Sylvaemus sylvaticus* (мишак європейський). Власне, саме з останнім його і можуть плутати і, як показує практика, плутають часто, хоча є дослідження з доволі впевненими визначеннями південних *Sylvaemus tauricus* як на матеріалах з Одещини (Загороднюк, Федорченко, 1993) і Миколаївщини (Кириченко, 2020), так і східніших теренів, включно з Донеччиною (Мельниченко, 2015).

Мета роботи — аналіз і ревізія даних про найбільш південні знахідки виду в континентальній частині України, по периферії степової зони.

Методичні зауваги

Тут питання таксономії не розглядаються, і автор просто залишається на позиції визнання конспектифічності материкових і кримських «жовтогорлих мишей», найдавнішою придатною назвою яких є *Sylvaemus tauricus* Pallas, 1811 (Heptner, 1948¹; Загороднюк, 1992), в оригінальному написанні — *Mus sylvaticus* var. *Taurica* (Pallas, 1811). Вернакулярною назвою роду *Sylvaemus* прийнято «мишак», а видове означення — «жовтогрудий» (Загороднюк, Ємельянов, 2012). При цьому назва «миша жовтогорла», що є невинуватеною калькою з англ. (yellow-necked = жовтоший), не є коректною, оскільки *Sylvaemus* — це інший від *Mus* рід, а горло (шия) у цього виду мишаків — сніжно-біле, а вохристо-жовта пляма (зовсім не жовта) охоплює пекторальну область, між передніми лапами, тобто коректно говорити про жовтогрудість, а не жовтогорлість.

Загальна схема поширення виду показана на рис. 1, на якому прямокутним сектором відмічено територію, що аналізується у цій праці.

В основі інформаційних джерел — триада з даних, які автор аналізував сам або за фотоматеріалами, представленими колегами: 1) відомі автору колекційні зразки з музеїв Києва (ННПМ), Львова (ЗМД), Луганська (ЗМЛУ), Харкова (МПХУ), частково представлені в опублікованих каталогах (Шевченко, Золотухина, 2002; Затушевський та ін., 2010); 2) публікації автора або публікації колег, які в різний час аналізував або редагував автор, 3) підсумки оригінальних досліджень, зокрема й опублікованих (праці 1989–2024 років).

На жаль, не всі праці з великими обсягами матеріалу придатні для аналізу і формування вибірок фактів. Так, праці І. Підоплічки про сов'язі пелетки (напр., Підоплічка, 1937) містять інформацію про лише один неподільний вид «*Silvimus sylvaticus* L.», по суті рід *Sylvaemus* в сучасному його розумінні. Те саме стосується й низки інших тогочасних праць, але інших і немає. Нещодавній огляд теріофауни Дніпропетровщини (Булахов, Пахомов, 2006) не містить кадастрових даних і мапи «мишей» дано з суцільними заливками територій.

Тут увагу приділено тільки конкретних знахідкам, кожну з яких можна аналізувати предметно, з посиланням на вихідні матеріали або описи. Особливу увагу приділено колекційним зразкам, визначення яких можна перевірити, та публікаціям з детальними однозначними описами видів. Побіжні згадки виду в публікаціях, надто в загальних описах фауни і в роботах колег, які предметно не описували види *Sylvaemus*, тут уникнуто.



Рис. 1. Контур ареалу *Sylvaemus tauricus* ('*Apodemus flavicollis*') згідно з оглядом на вебсайті IUCN (<https://apistaging.iucnredlist.org/species/1892/221787408>). Фото *Sylvaemus tauricus*, один з багатьох різновікових фотопортретів, зроблених для статті про онтогенез у цього виду (Станиціна, Загороднюк, 2023); фото Г. Станиціної

Fig. 1. Range outline of *Sylvaemus tauricus* ('*Apodemus flavicollis*') according to the IUCN assessment (<https://apistaging.iucnredlist.org/species/1892/221787408>). Photo of *Sylvaemus tauricus*, one of the many photographic portraits taken at different age for an article on the ontogeny in this species (Stanytsina, Zagorodniuk, 2023); photo by G. Stanytsina

¹ У В. Гептнера як «*Apodemus tauricus* Pallas» (Heptner, 1948).

Схема та зразок опису знахідок такі:

- Порядковий номер знахідки (в кадастрі й на мапі). Адміністративна область та район, найближчий населений пункт (координати), біотоп (якщо є), колекція (якщо є), кількість екз. (колекційні номери, якщо є, та типи зразків), дата відлову або спостереження, колектор [бібліографічне посилання, якщо опубліковано].
- № 2. Одеська обл., Болградський [«Бородинський»] р-н, с. Лісне, ННПМ, 2 екз. (№ 3258–3259 чр+шк), 12.07.1951, leg. І. Сокур (Федорченко, Загороднюк, 1994).

Огляд південних знахідок

Представлено три блоки даних: (1) огляд знахідок на захід від Дніпра, (2) огляд знахідок на схід від Дніпра, (3) помилкові і сумнівні вказівки. Всі верифіковані дані наведено під номерами і позначено відповідними числами на мапі (рис. 1).

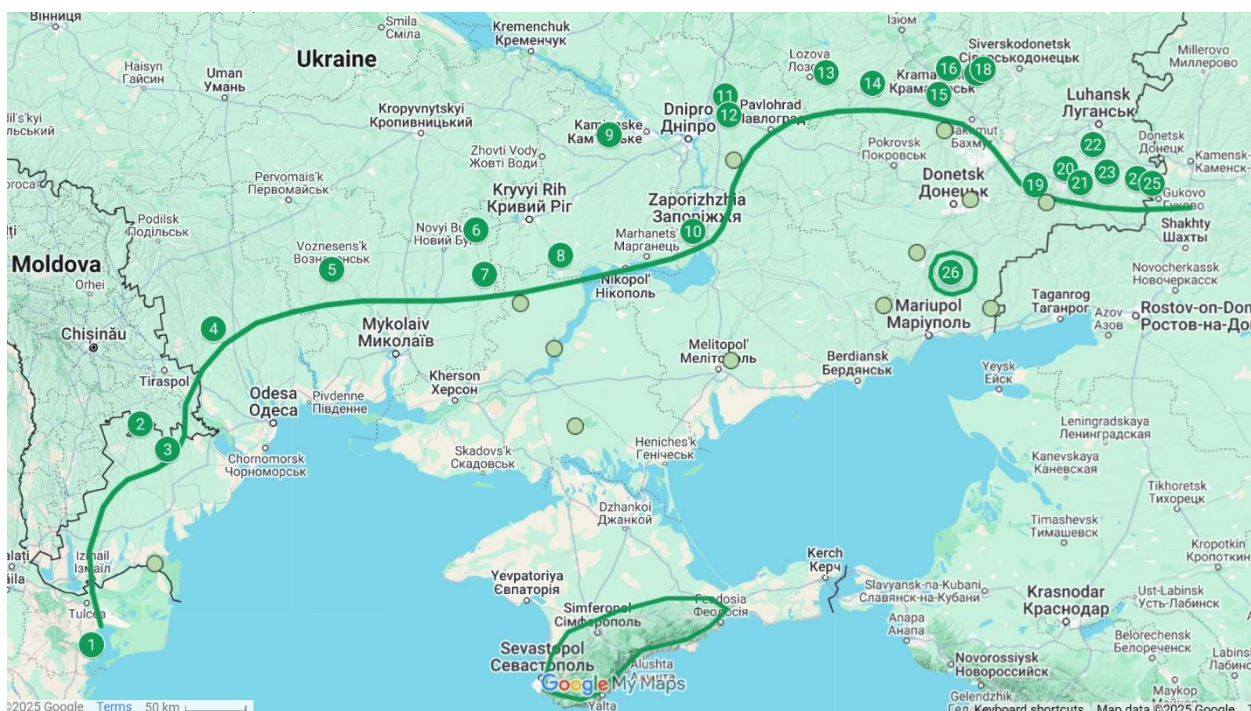


Рис. 2. Розподіл найбільш південних знахідок *Sylvaemus tauricus* на материковій частині України та окремі межі ареалів: зелена лінія — південна межа поширення мишака на материк (ця робота) і ареал виду в Криму (за Evstafiev, 2021). Номери точок пояснено у тексті. Кола без номерів — місцезнаходження, для яких вид наводили помилково або не аргументовано (їхні описи представлено у списку «Помилкові та сумнівні вказівки»). Оригінал мапи підготовлено у сервісі Google-map

Fig. 2. Distribution of the southernmost finds of *Sylvaemus tauricus* in mainland Ukraine and several range limits: blue line — southern limit of distribution of the species on the mainland (this work) and the range of the species in the Crimea (after Evstafiev, 2021). Numbers of records are explained in the text. Unnumbered circles are locations for which the species was erroneously or unreasonably identified (their descriptions are presented in a list “Erroneous and questionable indications”). The original map was prepared on a Google-map

Огляд знахідок на захід від Дніпра

1. Румунія, Добруджа, повіт Тульча, с. Єнісала (3 км пд.-сх.), 1992, відлов 7 екз.; «6_Марта» (5 км пн.-зх.), 1992, 4 екз., лови пастками, leg. О. Федорченко (Федорченко, Загороднюк, 1994).
2. Одеська обл., Болградський [«Бородинський»] р-н, с. Лісне, ННПМ, 2 екз. (№ 3258–3259 чр+шк), 12.07.1951, leg. І. Сокур (Федорченко, Загороднюк, 1994); там само, «Тарутинський р-н», с. Лісне, ННПМ, 6 екз. (№ 3341, 3394, 3395, 3398, 3401, 14555, чр+шк), 22–24.05.1951, leg. В. Антонович, Є. Ємчук, І. Сокур (Шевченко, Золотухина, 2002); переглянуто зразки № 3341, 3342b, 3398 (шкірки).
3. Одеська обл., Білгород-Дністровський р-н, окол. с. Пшеничне, жовтень 2017, лови пастками в дубовому лісі, бл. 10 екз., leg. загін Одеського ПЧІ (Д. Соколовський, О. Гайдаш, особ. повід.).

4. Одеська обл., Роздільнянський [«Великомихайловський»] р-н, с. Цебрикове («Чебриково»), ННПМ, 1 екз. (№ 634, спирт), 1934, leg. П. Крыжов; матеріал недоступний для перевизначення, тому покладаємося на визначення авторів каталогу (Шевченко, Золотухина, 2002).
5. Миколаївська обл., Вознесенський р-н, Вознесенське лісництво, ННПМ, 1 екз. (№ 3158, шк+чр), 28.06.1951, leg. І. Сокур (Шевченко, Золотухина, 2002). Попри це, М. Писарева (1960) відмічала відсутність цього виду для «Рацинського лісового масиву Вознесенського району» і «урочища Лабіринт».
6. Миколаївська обл., Казанківський р-н, без дет. (Кириченко, 2020) (Цей район є найбільш південних у списку перелічених районів поширення виду).
7. Миколаївська обл., Братський р-н, с. Володимирівка («Володимирівська дослідна станція»), ННПМ, 2 екз. (3342 3403, шк), 14.11.1949, 27.03.1950, leg. В. Абеленцев (Шевченко, Золотухина, 2002). Саме тут В. Абеленцев проводив стаціонарні дослідження (Абеленцев, 1951)².
8. Дніпропетровська обл., Апостолівський р-н, Апостолове (в переліку також «Первомайськ і Костромка»). Тут дослідження проводив В. Абеленцев (Абеленцев 1951: 84); зразки і детальні описи мишаків звідси не відомі; не можна виключати, що мова могла стосуватися виду *S. sylvaticus*
9. Дніпропетровська обл., окол. м. Верхівцеве, відлови в лісі, фото (П. Чегорка, особ. повід.).

Огляд знахідок на схід від Дніпра

10. Запорізька обл., Запоріжжя, о. Хортиця, біостанція Запорізького ун-ту, зимові пелетки *Asio otus*, 17–21.06.2019, leg. З. Баркасі; перша вказівка для цього острова (Очеретна та ін., 2019).
11. Дніпропетровська обл., Самарівський р-н, с. Орлівщина, Самарський ліс, високостовбуровий ліс, 1928, 3 екз. (Милютин, 1930: 102–103); там само, Самарський біосферний стаціонар, діброва, регулярні відлови в різні роки (О. Пономаренко, особ. повід.); в живленні канюка — 38 екз. (20,9 %) (Пономаренко, 2008)³.
12. Там само, с. Знаменівка, ННПМ, 9 екз. (№ 3361–3369, шк+чр), 4–6.06.1952, leg. Сокур (Шевченко, Золотухина, 2002); там само (Самарський бір), ЗМКУ, 1 екз. (№ 1367 чр), 5.06.1952, leg. І. Сокур (типові для *tauricus* ознаки черепа).
13. Харківська обл., Лозівський р-н, с. Братоліувівка, без дет.; Близнюківський р-н, с. Якимівка, база даних Харківської обл. СЕС (Марковська, Ткач, 2020). На це і наступне місцезнаходження поширюється примітка: «Є райони з одиничними зустрічами, такі як ... більшість південних районів [області].» (с. 39).
14. Харківська обл., Барвінківський р-н, с. Богодарове та м. Барвінкове, без дет., база даних Харківської обл. СЕС (Марковська, Ткач, 2020). (Див. також коментар до попереднього запису).
15. Донецька обл., Краматорськ, пн. окол. (48,7707253, 37,6471334), лісопосадка (дуб, клен, ясен, робінія), лов пастками, 28.07.2011 (М. Височин, особ. повід.).
16. Донецька обл., Слов'янський та Лиманський райони, НПП «Святі Гори». *Sylvaemus tauricus* — доміант, здобуто 462 екз. з 1111 мікромамалій, зловлених протягом 2006–2014 рр. на трьох стаціонарах; частка в обліках — 41,6 %, з коливаннями по роках від 13,2 до 70,0 % (Скубак, 2015).
17. Донецька обл., відвали шахт, без деталей, 3 екз. із 116 зловлених дрібних ссавців (2,6%), біотоп «ТК» (тополево-кленові деревостани) (Улюра, 2010). Місцезнаходження уточнено автором даних: окол. с. Дронівка, кар'єр (Улюра, особ. повід.).
18. Луганська обл., Кремінський р-н, окол. оз. Клешня («біля пнів»); колекція ЗМ Львівського університету: # ЗХ–С/т 2 052 (кор. № 62, тушка), 01.07.1996, leg. О. Кондратенко (Затушевський та ін., 2010).
19. Донецька обл., с. Грабове [заказник Грабове], 1 екз. в МПХУ, 29.05.1953, leg. ?; унікальне місце з очікуваним поширенням *tauricus*, проте аналіз матеріалу проведено вперше: # 2614, L 135, Ca 125, Pl 25, Au 25 мм, грудна пляма є (мала, розмита), задня лапка 24+ мм, CBL = 29 мм (аналіз за фото).
20. Луганська обл., Іванівка, окол., байрак, 07.2007, 3 екз.; 09.2013, байрак, 5 екз. (відлови СЕС, база даних Луганської обласної СЕС); там само, рекреаційний центр Луганського ун-ту, діброва, 2012–2013, 5 екз. (загиблі в криниці).
21. Луганська обл., Антрацитівський р-н, Щотове та Ковпакове, окол., байрак та «волога стація», 09.2012, 11 екз.; 09.2012, лісосмуга, 4 екз. (відлови СЕС; база даних Луганської обласної СЕС).
22. Луганська обл., Луганський (кол. Лутупинський) р-н, с. Георгіївка, байрак, 09.2009, 25 екз.; байрак, 03.2012, 3 екз.; лісосмуга, 04.2013, 2 екз.; 04.2014, байрак, 3 екз. (відлови СЕС; база даних Луганської обласної СЕС)⁴.

² У статті В. Абеленцева вказано: «жовтогорла лісова миша (*A. flavicollis*...) зустрічається в лісосмугах і на полях...» (Абеленцев, 1951: 84). Правдоподібно, що це могли бути *S. sylvaticus* (s. str.), які часто є «жовтогорлими», а «*sylvaticus*» s. *Abelentsev* могли бути *S. uralensis*. Відомо, що частина зібраних тут В. Абеленцевим зразків є *S. uralensis* (Zagorodniuk, 2020).

³ Як зазначає М. Милютін, «Знаходження *S. flavicollis* у Самарському лісовому масиві дуже цікаве в зоогеографічному відношенні. До цього часу в літературі немає ніяких вказівок про розповсюдження цієї миші не тільки в межах обслідуваної округи, але й у кол. Катеринославській губ.» (Милютин, 1930: с. 103). Щоправда, тут же згадує про знахідку цього виду О. Браунером в Асканії-Новій, що напевно є помилкою (мова могла йти про «жовтогорлих» *S. witherbyi*).

⁴ Очевидно, вид з'явився тут нещодавно. Примітно, що у парках і приміських лісопарках Луганська (дослідження 2005–2014 рр.) знахідки не відомі (Загороднюк, Коробченко, 2024), проте у заповіднику «Придніпровська заплава» вид звичайний, за обліками 1999–2001 рр. відомо 20 екз., у провідних біотопах (діброва) частка 10–11% (Кондратенко, Загороднюк, 2006).



Рис. 3. Зразки південних *Sylvaemus cf. tauricus* зі східних теренів України (Луганська і Донецька обл.) в колекції МПХУ (фото А. Луначека, 10.03.2025): (а) # 472, Луганська обл., Деркульська ЛДС, 4.06.1953, грудна пляма: мал.; (b) # 480, Донецька обл., Старогнатівка, 1970, грудна пляма: ледь; (c) # 483, (там само), 1970, грудна пляма: немає; (d) # 597, Луганська обл., Провальський степ, 25.07.1947, грудна пляма: ледь; (e) # 2614, Донецька обл., Грабове, 29.05.1953, грудна пляма: є. Виміри тіла: L = 101–135, Ca = 97–125, PI = 25–27 мм.
Fig. 3. Specimens of southern *Sylvaemus cf. tauricus* from eastern Ukraine (Luhansk and Donetsk oblasts) in the collection of the Museum of Nature of Kharkiv University (photo by A. Luniachek, 10.03.2025): (a) # 472, Luhansk Oblast, Derkulska LDS, 4.06.1953, chest spot: small; (b) # 480, Donetsk Oblast, Starohnativka, 1970, chest spot: barely visible; (c) # 483, (ibid.), 1970, chest spot: no; (d) # 597, Luhansk Oblast, Provalsky Steppe, 25.07.1947, chest spot: barely visible; (e) # 2614, Donetsk Oblast, Hrabove, 29.05.1953, chest spot: present. Body measurements: L = 101–135, Ca = 97–125, PI = 25–27 mm.

23. Луганська обл., Луганський (кол. Лутугинський) р-н, с. Кам'янка, байрак, 10.2010, 4 екз. (відлови СЕС; база даних Луганської обласної СЕС).

24. Луганська обл., Довжанський (кол. Краснодонський) р-н, с. Верхньодеревечка, байрак та волога стація, 07.2012, 23 екз. (відлови СЕС; база даних Луганської обласної СЕС).

25. Луганська обл., Довжанський р-н, заповідник «Провальський степ», облови 1998–2001 рр., 215 екз. з 906 зловлених, тобто 23,7%; найбільш представлено у біотопах групи «байрачний ліс» (49,4–51,9 %) (Кондратенко, Загороднюк, 2006); 1 екз. є в МПХУ (№ 597, 25.07.1947; PI 27, грудна пляма ледь виразна).

26. Донецька обл., Старогнатівка, байрак, 2 екз. в МПХУ, 1970, лег. Ходжинова; # 480, PI 26,2, грудної плями немає (ледь), зубний ряд 4,6 (рукою зберігача); # 483, PI 25,8, грудної плями немає (аналіз фото шкірок і вимірів) — це ізольоване місцезнаходження, близьке до МарЛОСу, де наявність виду вказується, але не підтверджена однозначними морфологічними описами (див. далі «Велико-Анадоль»).

Помилкові і сумнівні вказівки

Існує декілька неправильних або сумнівних вказівок, які були опубліковані як знахідки *Sylvaemus tauricus*, проте такими не є або такими найімовірніше не є, а тому мають бути

прокоментовані. Як це часто буває, доводити відсутність чи помилковість треба більшою кількістю фактів чи положень порівняно з реєстрацією наявності, тому описи в цій частині є значно більш громіздкими порівняно з попереднім розділом.

1. Одеська обл., Килийський р-н, Ліски, ННПМ, 1 екз. (№ 3308 шк.), 31.07.1960, О. Гізенко; звідти ж відомо 3 екз. «*uralensis*» (№ 3136, 3212–3213) з тими ж вихідними даними (Шевченко, Золотухіна, 2002), проте ці зразки не знайдено. Окрім того, обидва види — *S. tauricus* та *S. uralensis* — дуже неймовірні для плавнів (Федорченко, Загороднюк, 1994) і, на додачу, пошук цих зразків автор вже робив при підготовці огляду поширення *S. uralensis* (Zagorodniuk, 2020).
2. Херсонська обл., Бериславський р-н, Нацпарк «Кам'янська січ» (47.000389°, 33.653194°). Вид (як *Sylvaemus flavicollis*) наведений у підсумках регіональної ревізії «Сучасний склад теріофауни НПП Кам'янська січ» (Наконечний, Ходосовцева, 2024). Надійність визначень не велика, за уточненням авторів, ідентифікація дистанційна («бачив»). Там само виявлено й деякі степові види, яких ніколи не реєстрували на правобережжі, серед них «*Sylvaemus (arianus) falzfeini*» (= *witherbyi*) та *Microtus socialis*, а також знахідки низки раритетів, зокрема й ті, які там не очікувалися (напр. норка європейська та низка видів кажанів). Тому цю знахідку мишака *S. tauricus* віднесено до фантомних.
3. Херсонська обл., Бериславський р-н, Велика Олександрівка (як «Великоолександровський р-н, Б. Александровка»), ННПМ, 3 екз. (№ 3306, 3310, 3355, шк), 14–15.10.1962, О. Гізенко (Шевченко, Золотухіна, 2002: 137), при перевірці зразків виявилось, що це *S. sylvaticus*⁵.
4. Херсонська обл., (?) р-н, «пойма р. Ильма», ННПМ, 1 екз. (№ 3319 шк+чр), 6.05.1961, О. Гізенко (Шевченко, Золотухіна, 2002: 137), при перевірці зразка виявилось, що це *S. uralensis* з р. Альма (Крим).
5. Дніпропетровська обл., с. Синельникове, «в 1934 р. я знаходив їх у Синельник[івському] р[айоні]. в Запоріжжі, в околицях Дніпропетровська та в Асканії-Нова» (Крижов, 1936: 50). В ННПМ зберігся один екз. *Sylvaemus* з Синельникового, при тому зібраний саме П. Крижовим (№ 453, 1936, спиртовий), його при створенні каталогу визначено як «*S. sylvaticus*» (Шевченко, Золотухіна, 2002). Інших зразків з інших названих Крижовим локалітетів не виявлено, проте зразки з Запоріжжя чи Дніпра не внесли би нових даних у перелік місцезнаходжень, описаних вище, а знахідка в Асканії-Новій є очевидною помилкою, яку треба перевизначити як знахідку *S. witherbyi* (див. вище).
6. Запорізька обл., Старобердянське лісництво (нині ландшафтний заказник «Старобердянський», 46.916667°, 35.483333°), нечисленний вид (Писарева, 1960). Серед наведених дослідницею місцезнаходжень (вкл. з Березівкою і Рацинським лісництвом) звертають на себе увагу знахідки «цього» виду на лівобережжі, у штучних лісових масивах серед степу, де могли бути два інші «жовтогорлі» види — *S. sylvaticus* та *S. witherbyi*. Колекційних зразків *S. tauricus* з цих місць немає, а відомі ареали названих видів — *S. sylvaticus* та *S. witherbyi* (= *arianus* auct.) (Zagorodniuk et al., 1997) — дозволяють припустити, що М. Писарева мала справу саме з одним із них. Аналіз пелеток сови вухатої з Мелітополя показав наявність там тільки *S. witherbyi* (І. Поліщук, особ. повід.), якого без досвіду можна прийняти за «жовтогорлого».
7. Донецька обл., Велико-Анадоль. Вказівки на поширення тут *S. tauricus* суперечливі не тільки ізольованістю цих місць. Великоанадольський лісовий масив (вкл. Маріупольську лісодослідну станцію, відому на колекційних етикетках як «МарЛОС») — це штучний ізолят, родентофауна якого вперше описана 1952 р. (Лисецький, Хаскін, 1952). В цьому описі з видів *Sylvaemus* вказано тільки «мишу лісову» (45,3%) (с. 76). Згодом для цих місць вказано «мишу жовтогорлу» з часткою 12,5 % (Писарева, 1955a–b), що прийнято і надалі (Писарева, 1960). На думку Б. Мельниченка (2015), «В інших лісових масивах цей вид не відмічено, тому ... Великоанадольський ліс є південною межею ареалу цього виду». В ЗМКУ є 30 екз. *Sylvaemus* з етикеткою «МарЛОС» (переважно збори Л. Писаревої та Ж. Розори 1961 р.), проте жодного *S. tauricus*⁶. В ННПМ також є 1 екз. *Sylvaemus*, що зберігається як «*sylvaticus*» (№ 1775, 23.08.1949, чр+шк) (Шевченко, Золотухіна, 2002). При ревізії поширення *S. sylvaticus* зразки з МарЛОС визначені як «*S. sylvaticus* s. str.» (Загороднюк, 1993). Напевно, давніші помилки — результат хибності давніх визначників, в яких «лісовими» називали *S. uralensis*, а більшість особин трьох інших видів — «жовтогорлими», тобто «*Apodemus flavicollis*», в крайньому разі як гібриди «*flavicollis*» х «*sylvaticus*» (Загороднюк, 2011).
8. Запорізька обл., Більмацький район, район заповідника Кам'яні Могили, «тут зустрічаються... *Apodemus flavicollis*» (Подпрятков та ін., 2019: 58). Публікація не заперечує той факт, що «жовтогорлими» могли бути принаймні три види з числа поширених в тих місцях, хоча на сьогодні звідти відомі тільки «не-жовтогорлі» *S. uralensis* (Кондратенко, Загороднюк, 2006; Загороднюк, 2007a).
9. «Донецька обл., Макіївка» — відомий топонім, щоправда, було важко уявити мешкання лісового виду в технополісі. В каталозі ННПМ цей топонім наведено для зразка з даними «Макіївка, № 8714 шк, leg. Г. Сележинський, 13.10.1960» (Шевченко, Золотухіна, 2002). Як показали вивчення історії досліджень

⁵ Для прикладу підстав перевизначень наведу метричні ознаки цих зразків: № 3310 juv: L = 80, Са = 68, PI = 18,4, Au = 13,5 мм, без плями; № 3306 ad: 89, 77, 21,5, 15,0, пляма 13х3 мм; № 3355 ad: 86, 93, 21,6, 16,1, пляма 15х5 мм. Всі вони поза сумнівом не можуть належати *S. tauricus*, як це опубліковано в цитованій праці.

⁶ Для одного з них (№ 5734) в каталозі колекції є відмітка про перевизначення його як «flav. Е.Л.» [= *flavicollis*, Е. Лашкова], проте за забарвленням хутра і вимірами тіла цей зразок однозначно не може бути віднесений до *S. tauricus* (це *S. cf. uralensis*, ♂ ad, PI = 22, Au = 14 мм, без грудної плями).

Г. Сележинського і аналіз надходжень колекцій, мова має йти про с. Макіївку Узинського р-ну Київської обл., що підтверджують й інші зразки, зібрані цим колектором (Загороднюк, 2023). Отже, має місце недбале вторинне перекичування фактів в каталозі. На жаль, у каталогах ННПМ це поширена практика — відносити умовну «Іванівку» до області, яку першою знайдено в довіднику.

10. Донецька обл., Сніжнянський район, байраки (мова ймовірно про правобережжя Міусу); вид обліковано як звичайний (як і *Myodes glareolus*) (Лисецький, 1965); цей можливий рефугіум лісових видів розглянуто нещодавно в огляді поширення Arvicolidae (Загороднюк, 2008). Колекційні зразки звідти не відомі (зокрема й у МПХУ), а найближча знахідка *S. tauricus* — у Грабовому (див. вище), що дозволяє припустити можливість виявлення в районі Сніжного *S. tauricus*, проте наразі це лише припущення.

11. Донецька обл., заповідник «Хомутовський степ», ННПМ, 1 екз. (№ 887), 9.09.1961, leg. І. Сокур (Шевченко, Золотухіна, 2002). У передмові каталогу вказано, що всі матеріали перевизначено С. Межжеріним, який позиціонувався як фахівець у діагностиці видів мишових і мав відповідні публікації про складності діагностики *S. tauricus* (Межжерін, Лашкова, 1992; Межжерін, 1997). Проте зразок «№ 887» знайти не вдалося, а всі відомі звідти зразки *Sylvaemus* є іншими видами. Колега В. Тимошенко (особ. повід.) також вказує, що цього виду там немає й не могло бути, що підтверджують і публікації (напр., Кондратенко та ін., 2001; Тимошенко, Кондратенко, 2006).

Зони відсутності важливі для підтвердження межі ареалу, попри складність доведення відсутності будь-чого загалом. Зокрема, ситуація з розумінням поширення виду у Причорномор'ї вкрай заплутана. Різні дослідники вказують інколи вкрай протилежні думки, від визнання близькості межі ареалу до морського узбережжя до невизнання знахідок по всій Одещині й Миколаївщині. Так, в Придніпров'ї вид *S. tauricus* виявлений лише у двох локалітетах з 38 описаних для різних видів *Sylvaemus* (Fedorchenko, Zagorodniuk, 1994). Вид вказували для цілинного степу (2 екз.) і балкових понижень (8 екз.) Тарутинського полігону (Русєв та ін., 2012), проте будь-які описи чи ознаки не наводяться, а уявити вид тут немає підстав (напевно мова має йти про *S. sylvaticus*).

Не відмічений вид і для Партизанських лісосмуг (Генічеський район Херсонщини) (Сокур, 1940). Показово, що виду там не було й раніше, в період розквіту степової біоти у попередню фазу глобального потепління. Однією з особливостей цитованого опису є відсутність *Sylvaemus* загалом в обліках. Це має своє пояснення: в тій зоні, в центрі степового фауністичного ядра, поширений тільки один вид *Sylvaemus* — *S. witherbyi*, описаний лише 1989 р. як *Apodemus falzfeini* (Межжерін, Загороднюк, 1989), найбільш мишоподібний з усіх *Sylvaemus*, якого, як показав досвід роботи з колекціями, часом навіть плутали з *Mus musculus*.

Можна очікувати недообстежене сучасне або недавнє минуле в поширенні *Sylvaemus tauricus* на сході регіону до лінії, яка охоплює Старогнатівку і йде від Запоріжжя до Маріуполя. Проте його немає у Федорівському лісництві та в Азовському лісі, де є тільки мишак уральський (Мельниченко, Пилипенко, 2006; Мельниченко, 2015). Не було його і північніше, напр. у зборах С. Вальха з Бахмуту (там тільки *S. uralensis* — 68 екз. в ННПМ) (Загороднюк, Пархоменко, 2018). Відсутній вид і в Хомутовському степу — ні у відлогах, ні в пелетках сов (Кондратенко та ін., 2001; Тимошенко, Кондратенко, 2006), а також у Кам'яних Могилах (Сіренко, Мартынов, 1998; Загороднюк, 2007а).

Межа ареалу

Взагалі, попри розрізненість точок і очікувані «струмки» проникнення у степ, цей вид лісових гризунів демонструє доволі чітку південну межу поширення. Це означає наявність чіткої біогеографічної координати, якою може бути межа байрачного і сухого степу (за лісогосподарськими округами С. Генсірука, 2002). Це один із небагатьох видів з комплексу видів-двійників, у якого межі поширення не йдуть перпендикулярно до меж природних зон (див.: Загороднюк, 2005), а чітко визначаються біогеографічними координатами, тобто є усталеними. Такі випадки по суті відомі тільки для степового фауністичного ядра, з «мишей» — тільки для мишака степового (*Sylvaemus witherbyi*) і всіх трьох кримських ізолятів мишаків (*Sylvaemus witherbyi*, *Sylvaemus uralensis* & *Sylvaemus tauricus* s. str.) (Zagorodniuk, 2019; Evstafiev, 2021).

Межу поширення можна реконструювати на серію фактичних найбільш південних знахідок виду, з урахуванням їх верифікації, представленої вище. Загалом реконструйована тут межа збігається з тією, що промальована в інших працях, проте тут її проведено з урахуванням поширених помилок, які не буди враховані іншими дослідниками (напр. коли цей вид наводили для Волновахи⁷).

⁷ Напр., у цитованій праці вказано, що «У байрачних лісах півночі степової зони, де вже відсутня нориця руда [= *Myodes glareolus*], вона займає домінуюче положення» (с. 40).

Тому межа ареалу має бути проведена північніше, через точки, позначені на мапі номерами № 1, 3–5, 8 на захід від Дніпра та № 10–15, 19–20, 25 на схід від Дніпра (див. рис. 2).

Більшість маргінальних знахідок пов'язана з острівними лісами, часто доволі ізольованими від інших подібних лісів, що формує мозаїку, як це описано для Бессарабії (Федорченко, Загороднюк, 1994), проте фактично є по всьому ареалу, включно з лісами по півночі Миколаївщини і «МарЛОС» на Донеччині. На Миколаївщині всі відомі знахідки є північними і стосуються лише 5 із 19 районів області (Кривоозерського, Первомайського, Арбузинського, Казанківського й Врадіївського), позаяк південніше, попри вилогообсяжні дослідження і з пастками, і шляхом аналізу сов'ячих пелеток, вид відсутній (Кириченко, 2020). Загалом опис межі ареалу *S. tauricus* може бути узгоджений з природною зональністю і, зокрема, межами лісогосподарських округів (рис. 4).

Динаміка межі

Вид перебуває в очевидній динаміці. Найімовірніше, вона аналогічна описаній раніше для лісових нориць, *Myodes glareolus* (Загороднюк, 2008), при тому випереджає їх за часом і глибиною проникнення в степову зону. Експансія йде проти трендів до зміщення природної зональності на північ внаслідок глобальних кліматичних змін, що демонструє важливість у поширенні виду неприродних біотопів. Такими є різного роду штучні екомережі і природні ядра, серед яких — лісосмуги та придорожні деревно-чагарникові смуги, приміські зелені зони, водоохоронні зони (зокрема уздовж каналів) та численні штучно створені лісові масиви. Достатньо згадати лише мережу лісодослідних станцій (які всі були в степу) і багаторічне видання «Питання степового лісознавства...» (з 1968 по 2024 рр. видано 54 томи).

Таблиця 1. Зміни кількості місцезнаходжень і обсягів відлову *Sylvaemus tauricus* на Луганщині протягом п'яти періодів досліджень (з 1957 до 2014 рр.)

Table 1. Changes in the number of locations and capture volumes of *Sylvaemus tauricus* in Luhansk Oblast during the five study periods (1957–2014)

Період	Разом мікромамалій	Зловлено <i>S. tauricus</i>	<i>S. tauricus</i> %
1957–1965 роки	5008 екз. (604 лок.)	32 екз. (24 лок.)	0.64
1966–1974 роки	6314 екз. (759 лок.)	197 екз. (56 лок.)	3.12
1975–1988 роки	9271 екз. (707 лок.)	652 екз. (121 лок.)	7.03
1989–2003 роки	12368 екз. (772 лок.)	860 екз. (162 лок.)	6.95
2004–2014 роки	4664 екз. (327 лок.)	645 екз. (113 лок.)	13.83

Є явні ознаки експансії виду. На Луганщині за даними Луганської обласної СЕС, маємо ряд з виразним наростанням кількості екз. і кількості місцезнаходжень, а по суті з розширенням ареалу і наростанням чисельності, від 0,6 % у 1957–1965 до 13,8 % у 2004–2014 рр., тобто у 21,6 рази за 50 років, при тому постійно, поступово, без стрибків чи флуктуацій (табл. 1). Аналогічне показано раніше для нориці лісової, *Myodes glareolus* (Загороднюк, Кузнєцов, 2009).

Приклад з докладно дослідженими заповідниками Луганщини засвідчує високий ступінь біотопної вибірковості виду. Так, у заповіднику «Провальський степ» цей мишак жорстко прив'язаний до байраків і прирічкового лісу, і рівень його біотопної приуроченості є один із найвищих для місцевих гризунів (Загороднюк, Кондратенко, 2002). Це може свідчити про існування у несприятливій зоні. Важливим є те, що у Проваллі вид у 1960-х був відсутній (Лисецький, 1965), як і нориця лісова (ibid.), й їхня поява була найімовірніше синхронною, з дещо швидшим розселенням мишака порівняно з норицею (для *Myodes glareolus* це проаналізовано раніше: Загороднюк, 2008).

Важливо, що зразок 1947 р. з Провалля виявився належним до цього виду, що засвідчує давнє проникнення (або й просто давню наявність) його в системі байраків Кряжу. Окрім тощо, важливими є ще дві точки — Грабове (ймовірний рефугіум граба і, отже, й «нашого» виду, що є тісно пов'язаним з грабовими дібровами) та Старогнатівка (явно у відриві від інших точок). В обох випадках вид зібрано у байраках, і це може свідчити про поширення виду по системі степових байраків. А це може означати наявність особливого мережива ареалу цього сільванта у степовій зоні і, отже, можливість поєднання в одне ціле в минулому низки тепер ізольованих місцезнаходжень зокрема в Лісостепу, на Західному Кавказі (і Передкавказзі) і в Гірському Криму. Можна припустити, що система байраків і прирічкових лісків по степу в минулому, до її знищення сапієнсами, була більш розгалуженою і протяжнішою.

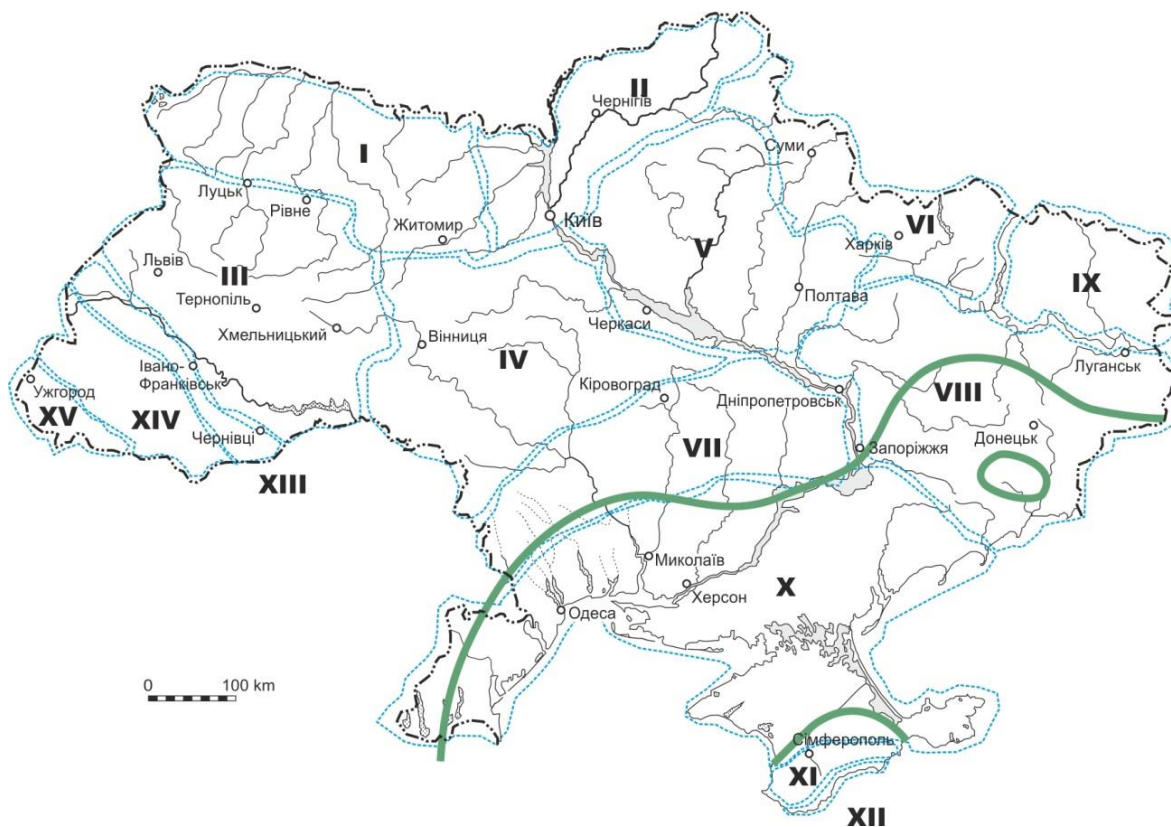


Рис. 4. Межі ареалу *Sylvaemus tauricus* (зелена лінія) на тлі контурів лісгосподарських округів (за Генсірук, 2002). Фактично вид відсутній тільки в зоні X (Причорноморсько-Приазовський південностеповий округ)
Fig. 4. Range boundaries of *Sylvaemus tauricus* (green line) against the background of contours of forestry districts (after Gensiruk, 2002). In fact, the species is absent only in Zone X (Black Sea–Pryazovian South Steppe District)

Моделі формування та пульсації меж ареалу

Тут обговорюються гіпотези зв'язку материкового ареалу і кримського ізоляту і природи такого розриву. Передусім необхідно відзначити, що кримська популяція, *Sylvaemus tauricus* (s. str.) є цілком ізолюваною від всіх інших географічно близьких популяцій, включно з кавказькими «*ponticus*» і материковими «*flavicollis*». Межі поширення кримської форми нещодавно детально описані (Evstafiev, 2021) і не потребують уточнень. Загалом ця популяція характеризується як гірсько-лісовий ізолят, чітко обмежений з півдня морем, а з півночі — сухим безлісним степом.

Цей степовий розрив характеризується принципово іншим, ніж характерний для угруповань за участі *tauricus*, складом родентофауни. Тут домінують типово степові види, що формують своєрідний географічно обмежений фауністичний комплекс. У статтях автора ядро цього комплексу названо «Dnipro Endemic Group, DEG» [Zagorodniuk, 2019], до нього входять чотири види степових гризунів — *Stylodipus telum*, *Spalax arenarius*, *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*. В ширшому варіанті степове ядро представляють також види *Citellus planicola*, *Allactaga major*, *Spalax microphthalmus*, *Marmota bobak*, *Cricetulus migratorius*, *Lagurus lagurus* (Загороднюк, 1999). Це настільки потужний і поширений комплекс, що розрив виглядає нездоланим.

Проте є декілька застережень.

По-перше, наявність серії ймовірних ізолятів (Волноваха, Старогнатівка) дозволяє припустити значно ширший ареал *Sylvaemus tauricus* у недавньому минулому. Те саме можна сказати з боку Криму: гірсько-лісові фауни і окремі види виразно «сповзають» з гір долинами річок, і тільки освоєння людиною таких долин (знищення прирічкових деревостанів, рілляництво і забудова) перериває ці «щупальця» ареалу (Євстаф'єв, 2015; Evstafiev, 2021). Те саме напевно було з півночі: всі річкові долини простягаються з півночі на південь, тобто від ареалу *Sylvaemus tauricus* до вглиб приморського степу. На картах добре видно, як дрібні і більші населені пункти формують суцільні веревочки урбанізованих територій. І напевно, до інтенсивного освоєння людиною цих долин мережа лісових біотопів, хай стрічкового типу, була ширшою. Про значні й широкі зв'язки прісноводної фауни

естуаріїв низки степових річок Приазов'я свідчать і дані гідробіологів (Поліщук, 1980, 1990), які підкреслюють своєрідність і багатство річкової фауни і явну збідненість фауни прилеглих степів.

По-друге, сучасний степовий комплекс у Північному Приазов'ї демонструє низку ознак своєї «молодості» і відносно недавнього проникнення зі сходу. Він неначе розрізає широким клином ареали лісових видів. Аналізу його ймовірної біогеографічної історії присвячено серію спеціальних розвідок (Підоплічко, 1936; Цемш, 1939; Heptner, 1974), що детально вивчав і автор з колегами як в цілому для степового ядра (Zagorodniuk, 2019), так і стосовно історичної динаміки та ймовірних шляхів формування ареалів видів-ендемів, зокрема в групі «звичайних» сліпаків, включно зі *Spalax arenarius* (Загороднюк, Коробченко, 2023). Всі ці дані свідчать про недавнє розселення видів степового ядра зі сходу в бік Дніпра і, отже, відносно недавній розрив лісостепового комплексу степовим клином. Все це могло суттєво впливати на зміни меж поширення лісових видів і фрагментацію їхніх ареалів, у т.ч. й мишаків жовтогрудих (*Sylvaemus tauricus* s. lato).

По-третє, ще І. Громовим показано, що кримські передгірні фауни були значно більш лісовими, ніж тепер (Gromov, 1961), наразі кримські бучини — одні з найсухіших по всьому ареалу буків (Дідух, 1992). Ці фауни втратили значну кількість видів, що нині характерні для згаданого північного (материкового) сегменту лісових фаун, по межі якого проходить край ареалу *Sylvaemus tauricus*. Так протягом останньої фази голоцену зникла значна кількість видів, і всі вони лісові або гідрофільні, серед них і *Myodes glareolus*, *Arvicola amphibius*, *Sorex araneus*, тощо. Не було в Криму і сонь (зокрема, *Dryomys nitedula*) та вивірок (*Sciurus vulgaris*), проте останніх успішно тут інтродукували (Дулицький, Дулицька, 2006), позаяк ненавмисна інтродукція одразу трьох різних видів соневих виявилася неуспішною (Дулицький, 2001; І. Євстаф'єв, особ. повід.). Явний брак або скорочення часток і ареалів в Криму низки типово лісових видів кажанів також має місце, зокрема *Plecotus auritus* (Zagorodniuk, 2001) та *Myotis bechsteinii* (Покин'єва та ін., 1999).

Врешті, важливо сказати про можливі і високо ймовірні зв'язки гірськокримських популяцій ссавців із західнокавказькими. Так, в Криму мешкає саме східний вид «звичайних» полівок, *Microtus obscurus* (Загороднюк, 1991, 2007b), тут поширена саме кавказька форма малих мідиць, *Sorex pusillus* Gmelin, 1774 (Загороднюк, 1996; Vega et al., 2020). Врешті, ключові деревостани — букові — виявляють зв'язки саме з кавказькими *Fagus ex gr. sylvatica* (Гут та ін., 2004), хоча точки зору є різні — від подібності кримських *Fagus taurica* до європейських *F. sylvatica* [Gomory, Paule, 2010] до кавказьких *Fagus hohenackeriana* [Denk et al. 2024].

На сьогодні для лісових видів ссавців Криму таксономічних пар типу «Крим+Кавказ» більше, ніж «Крим+материк», і не можна виключати, що кримські *Sylvaemus tauricus* (s. str.) виявляться ближчими (отже і конспецифічними) з кавказькими *S. ponticus*, а не з материковими *S. flavicollis*. Якщо таке підтвердиться, то доведеться міняти поточні назви кавказьких і материкових популяцій. Проте, на сьогодні актуальним є лише одне (проте генетичне) дослідження, згідно з яким кримська форма ідентична саме до материкової, а не кавказької (Межжерін, 1997). Тому питання формально вважається вирішеним, хоча на цей рахунок існують певні сумніви (Загороднюк, Харчук, 2020). У кожному разі статус назви кримської форми є незмінним — вона валідна, і в цьому не може бути жодних сумнівів, виходячи з її опису (Pallas, 1811).

Наявні на сьогодні відомості дозволяють говорити про динаміку ареалу, який до сучасного етапу еволюції природних теріофауністичних угруповань знаходився у фазі розширення, і цей процес є повтором принаймні одного попереднього розширення ареалу, що відбувався у період до формування сучасної природної зональності і вклинення зі сходу в бік Дніпра степового фауністичного ядра. Можливі часові рамки таких подій вимагають окремого аналізу.

Антропогенні впливи

Існують три потужні антропічні фактори (групи факторів), які впливають на поширення виду, що досліджується (і загалом лісового фауністичного ядра), на півдні України:

1) річкові мережі, уздовж яких і існували стрічкові ліси, що проникали глибоко в степ, стали головними плацдармами розвитку людських поселень, і на картах, як відзначено вище, такі смуги населених пунктів формують неперервні ланцюги, часто з умовними межами між окремими з них. Надвисокі рівні заселення таких долин призвели і до знищення природних деревостанів, де вони були, і загалом до трансформації всіх природних (корінних) біотопів у місцях розвитку селітебних зон, що залишило мало місця для екзантропів, що яких відноситься і *S. tauricus*;

2) штучні лісосмуги та лісництва стали ознакою перетворень природи ХХ ст., апофеозом яких була мережа «сталінських лісосмуг» — 40-рядних в ширину смуг, що фактично було наддовгими

лісовими масивами на всьому просторі від Дніпра до Волги, залишки яких дотепер де-не-де збереглися, зокрема й на Луганщині. Фауні таких смуг (з картами розміщення цих смуг на форзацах видання) присвячено монографію В. Гептнера з колегами «Шкідливі та корисні звірі районів полезахисних насаджень» (1950). В них працювали і робили свої дисертації багато колег (напр.: Сахно, 1938; Сокур, 1940; Лисецький, Хаскін, 1952; Писарева, 1955а, 1960; Лисецький, 1965). Примітною особливістю цих досліджень є відсутність *Sylvaemus tauricus* («*Apodemus flavicollis*») принаймні на перших етапах існування смуг або лісництв (а часто і сумнівні факти появи виду у пізніші роки), що висвітлено вище в огляді знахідок, проте подібні деревостани стали екокоридорами і плацдармами для недавньої експансії *Sylvaemus tauricus* вглиб степової зони;

3) реалії війни породили зворотні до п. 2 процеси, що пов'язано з винищенням деревостанів як середовищ існування лісової і загалом дендрофільної фауни. Першим із факторів винищення, відомим з 2014 р., стало зведення всіх можливих типів деревостанів (зокрема й лісосмуг) на господарські потреби у зв'язку з економічним спадом, породженим війною і режимами воєнного стану в зонах окупації і навколо зони АТО (Блага та ін., 2017). Другим надпотужним фактором стала руйнація системи протипожежних заходів і численні пожежі, якими знищено тисячі гектарів лісів — від посаджених на нижньодніпровських пісках до лісових масивів уздовж Сіверського Дінця (Гулак, 2015; Зібцев, Миронюк, 2018 та ін.). Третій фактор — інтенсивні бойові дії на широкому фронті, де бомбами, снарядами і кулями винищують і «викошують» цілі лісові масиви, від яких залишається космічний пейзаж або голі стовбури, без листя на них і підстилки під ними; звісно, без значимої продуктивності дерев. Ця третя група факторів є визначальною, що може призвести до суттєвого скорочення ареалів і чисельності низки лісових видів, що в історії бувало не раз.

Отже, південна межа основного ареалу *S. tauricus* (s. l.) і величина розриву між ним і ареалом кримського *S. tauricus* (s. str.) визначається протилежною дією кількох біотичних факторів, з яких ключовим є наявність крупноплідних дерев; на ці впливи накладаються антропогенні чинники, пов'язані з нищенням лісів та лісосмуг.

Подяки

Автор висловлює щирі подяки всім колегам, які уточнили дані щодо відловів гризунів та аналізу колекцій, сприяли в пошуку давніх джерел, та брали участь в обговоренні окремих знахідок і змістовних частин цього дослідження, зокрема М. Височину, О. Гайдашу, І. Євстаф'єву, Б. Мельниченку, І. Поліщуку, Д. Соколовському, Є. Улюрі. Особливі подяки А. Луначеку за допомогу в дистанційному аналізі колекції МПХУ та численні фото й виміри зразків та їхніх фрагментів. Моя подяка З. Баркасі за редагування англійських частин рукопису та рецензентам за важливі зауваження.

Список літератури / References

- Абелєнцев, В.І. (1951). Розподіл гризунів у полезахисних лісонасадженнях і на міжсмугових полях травопольної сівозміни степової частини УРСР. *Праці Інституту зоології*, 6, 78–93. [Abelentsev, V.I. (1951). Distribution of rodents in field-protective forest plantations and on interstrip fields of grass-field crop rotation in the steppe part of the Ukrainian SSR. *Proceedings of the Institute of Zoology*, 6, 78–93]. (In Ukrainian)
- Блага, А.Б., Загороднюк, І.В., Короткий, Т.Р., [та ін.]. (2017). *На межі виживання: знищення довкілля під час збройного конфлікту на сході України*. За ред. А. П. Буценка. Українська Гельсінська спілка з прав людини. Київ, КИТ, 1–88. [Blaga, A.B., Zagorodniuk, I.V., Korotki, T.R. et al. (2017). *On the Edge of Survival: Destruction of the Environment During Armed Conflict in Eastern Ukraine*. Ukrainian Helsinki Human Rights Union. KIT Press, Kyiv, 1–88]. ISBN 978-966-2279-66-5. (In Ukrainian)
- Булахов, В.Л., Пахомов, О.Є. (2006). *Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia)*. Вид-во Дніпропетр. ун-ту, Дніпропетровськ, 1–356. [Bulakhov, V.L., Pakhomov, O.E. (2006). *Biological Diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk Oblast. Mammals (Mammalia)*. Dnipropetrovsk University Publishing House, Dnipropetrovsk, 1–356]. (In Ukrainian)
- Генсірук, С.А. (2002). *Ліси України*. Наукове товариство ім. Шевченка, УкрДЛТУ, Львів, 1–496. [Gensiruk S.A. (2002). *Forests of Ukraine*. Shevchenko Scientific Society, UkrSLTU, Lviv, 1–496]. (In Ukrainian)
- Гулак, О.В. (2015). Щодо питання загроз виникнення лісових пожеж на території ведення бойових дій в Україні. *Міжнародний науковий журнал*, (6), 145–148. [Gulac, O.V. (2015). On the issue of the threat of forest fires on the territory of the conduct of hostilities in Ukraine. *International scientific journal*, (6), 145–148]. (In Ukrainian)
- Гут, Р.Т., Радченко, М.В., Криницький, Г.Т. (2004). Використання ISSR-маркерів для встановлення конвергентних еволюційних зв'язків роду *Fagus*. *Цитологія і генетика*, 38 (3), 60–65. [Guth, R.T.,

- Radchenko, M.V., Krynytsky, G.T. (2004). The use of ISSR markers to establish convergent evolutionary relationships of the genus *Fagus*. *Cytology and Genetics*, 38 (3), 60–65]. (In Ukrainian)
- Дідух, Я.П. (1992). *Рослинний покрив Гірського Криму (структура, динаміка, еволюція та охорона)*. Наукова думка, Київ, 1–254. [Didukh, Y. P. (1992). *Vegetation Cover of Mountain Crimea (Structure, Dynamics, Evolution and Protection)*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–254]. (In Ukrainian)
- Дулицький, А.І. (2001). *Ссавці Криму*. Кримучпедгіз, Сімферополь, 1–224. [Dulitsky, A.I. (2001). *Mammals of the Crimea*. Krymchpedgiz, Simferopol, 1–224]. (In Ukrainian)
- Дулицький, А., Дулицька, О. (2006). Білка-телеутка та її теперішній статус у Криму. *Праці Теріологічної Школи*, 8, 17–74. [Dulitsky, A., Dulitska, O. (2006). The squirrel (*Sciurus vulgaris exalbidus* Pallas) and its present status in the Crimea. *Proceedings of Theriological School*, 8, 71–74]. (In Ukrainian)
- Євстаф'єв, І. (2015). Підсумки тридцятирічного вивчення дрібних ссавців Криму. Частина 1. Вступ, склад фауни, ареали. *Праці Теріологічної Школи*, 13, 20–34. [Evstafiev, I. (2015). Results of a 30-years-long investigation of small mammals in Crimea. Part 1. Introduction, fauna composition, ranges. *Proceedings of the Theriological School*, 13, 20–34]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І.В. (1991). Каріотипна мінливість 46-хромосомних форм полівок групи *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономічна оцінка. *Вісник зоології*, 25 (1), 36–45. [Zagorodniuk, I.V. (1991). Karyotypic variation of 46-chromosome forms of the vole group of *Microtus arvalis* (Rodentia): a taxonomic evaluation. *Vestnik zoologii*, 25 (1), 36–45]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І.В. (1992). Огляд рецентних таксонів Muroidea (Mammalia), описаних з території України (1777–1990). *Вісник зоології*, № 2: 39–48. [Zagorodniuk, I.V. (1992). A review of the recent Muroidea (Mammalia) described from the territory of Ukraine (1777–1990). *Vestnik zoologii*, № 2: 39–48]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І.В. (1993). Ідентифікація східноєвропейських форм *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) та їх географічне поширення. *Вісник зоології*, 27 (6), 37–47. [Zagorodniuk, I.V. (1993). Identification of East European forms of *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) and their geographic occurrence. *Vestnik zoologii*, 27 (6), 37–47]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І.В., Федорченко, О.О. (1993). Миші роду *Sylvaemus* Нижнього Дунаю. Повідомлення 1. Таксономія та діагностика. *Вісник зоології*, 27 (3), 41–49. [Zagorodniuk, I.V., Fedorchenko, O.O. (1993). Mice of the genus *Sylvaemus* in the Lower Danube Region. Communication 1. Taxonomy and diagnostics. *Vestnik zoologii*, 27 (3), 41–49]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І.В. (1996). Рідкісні види бурозубок на території України: легенди, факти, діагностика. *Вісник зоології*, 30 (6), 53–69. [Zagorodniuk, I. (1996). Rare shrew species in the territory of Ukraine: legends, facts, and diagnostics. *Vestnik zoologii*, 30 (6), 53–69]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І.В. (1999). Степове фауністичне ядро Східної Європи: його структура та перспективи збереження. *Доповіді НАН України*, № 5: 203–210. [Zagorodniuk, I.V. (1999). Steppe fauna core of Eastern Europe: its structure and prospects of protection. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 5: 203–210]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І., Кондратенко, О. (2002). Біотопна диференціація видів як основа підтримання високого рівня видового різноманіття фауни. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 30, 106–118. [Zagorodniuk, I., Kondratenko, O. (2002). Biotope differentiation of species as a basis for existence of high level of species diversity of the fauna. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 30, 106–118]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І. (2005). Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 17, 5–27. [Zagorodniuk, I. (2005). Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, 17, 5–27]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І. (2007a). Дрібні ссавці заповідника «Кам'яні Могили»: аналіз складу фауни та історичних змін угруповань. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 44, 71–79. [Zagorodniuk, I. (2007a). Small mammals of the natural reserve 'Kamiani Mohyly': analysis of fauna composition and historical changes of communities. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 44, 71–79]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І. (2007b). Узгоджена генетична, біогеографічна та морфологічна диференціація у еволюційно молодих видів: аналіз групи *Microtus "arvalis"* (Mammalia). *Доповіді НАН України*, (3), 175–181. [Zagorodniuk, I. (2007b). Coordinated genetic, biogeographical and morphological differentiation in evolutionary young species: analysis of the group *Microtus "arvalis"* (Mammalia). *Reports of the NAS of Ukraine*, (3), 175–181]. (In Ukrainian)
- Загороднюк, І.В. (2008). Нориці (Rodentia: Arvicolidae) в басейні Сіверського Дінця: біотопний розподіл, зміни ареалів, видова ідентифікація. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія Біологія*, № 7 (814), 74–93. [Zagorodniuk, I.V. (2008). Voles (Rodentia: Arvicolidae)

in the Siversky Donets Basin: biotope preferences, changes of geographical ranges, and species identification. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, No. 7 (814), 74–93]. (In Ukrainian)

Загороднюк, І., Кузнецов, В. (2009). Багаторічний моніторинг угруповань дрібних ссавців Луганщини: аналіз бази даних Луганської обласної СЕС за 1957–2008 роки. *Zoocenosis–2009. Біорізноманіття і роль тварин в екосистемах*. Лира, Дніпропетровськ, 329–331. [Zagorodniuk, I., Kuznetsov, V. (2009). Long-term monitoring of small mammal communities in Luhansk province: analysis of database of Luhansk sanitary-epidemiological station for 1957–2008. *Zoocenosis–2009. Biodiversity and role of animals in ecosystems*. Lira Press, Dnipropetrovsk, 329–331]. http://www.zoology.dp.ua/z_09_191.html (In Ukrainian)

Загороднюк, І. (2011). Міжвидова гібридизація і фактори її формування на прикладі теріофауни Східної Європи. *Біологічні Студії*, 5 (2), 173–210. [Zagorodniuk, I. (2011). Interspecies hybridization and factors of its formation in the East-European mammalian fauna. *Studia Biologica*, 5 (2), 173–210]. (In Ukrainian) <https://doi.org/10.30970/sbi.0502.160>

Загороднюк, І.В., Ємельянов, І.Г. (2012). Таксономія і номенклатура ссавців України. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 10, 5–30. [Zagorodniuk, I.V., Emelyanov, I.G. (2012). Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 10, 5–30]. (In Ukrainian)

Загороднюк, І., Пархоменко, В. (2018). Борис Вальх та розвиток зоології й музеології на сході України. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія*, 31, 72–98. [Zagorodniuk, I., Parkhomenko, V. (2018). Boris Valkh and the development of zoology and museology in the East of Ukraine. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 31, 72–98]. (In Ukrainian) <http://doi.org/10.26565/2075-5457-2018-31-8>

Загороднюк, І. (2023). Геннадій Сележинський — колектор, таксидерміст і популяризатор природничих знань. *Novitates Theriologicae*, 16, 220–223. [Zagorodniuk, I. (2023). Hennadii Selezhytskyi, a collector, taxidermist, and populariser of natural knowledge. *Novitates Theriologicae*, 16, 220–223]. (In Ukrainian) <http://doi.org/10.53452/nt1645>

Загороднюк, І., Коробченко, М. (2023). Хорологія *Spalax arenarius* — ендемічного виду гризунів Нижньодніпровських пісків і Таврійського степу. *Theriologia Ukrainica*, 26: 105–131. [Zagorodniuk, I., Korobchenko, M. (2023). The chorology of *Spalax arenarius* as endemic rodent species to the Lower Dniπρο sands and Tauride steppe. *Theriologia Ukrainica*, 26, 105–131]. (In Ukrainian) <http://doi.org/10.53452/TU2611>

Загороднюк, І., Коробченко, М. (2024). Теріофауна міста Луганська довоєнного часу (2004–2014). *Theriologia Ukrainica*, 28, 34–54. [Zagorodniuk, I., Korobchenko, M. (2024). Mammal fauna of Luhansk in the pre-war period (2004–2014). *Theriologia Ukrainica*, 28, 34–54]. (In Ukrainian) <http://doi.org/10.53452/TU2804>

Затушевський, А.Т., Шидловський, І.В., Закала, О.С., [та ін.]. (2010). *Каталог колекцій ссавців Зоологічного музею Львівського національного університету імені Івана Франка*. Вид. центр ЛНУ ім. І. Франка, Львів, 1–442. [Zatushevskyy, A.T., Shydlovskyy, I.V., Zakala, O.S., [et al.]. (2010). *Catalogue of the Mammals Collection of the Zoological Museum of Ivan Franko National University of Lviv*. Publishing Center of the Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, 1–442]. (In Ukrainian)

Зібцев, С.В., Миронюк, В.В. (2018). Аналіз просторово-часових особливостей кількості та площ природних пожеж на території східної України (окупованих територій). Регіональний Східноєвропейський центр моніторингу пожеж, НУБіП, Київ, 1–18. [Zibtsev, S.V., Myroniuk, V.V. (2018). *Spatio-temporal pattern analysis of ignitions and burned forest areas in the Eastern Ukraine (Occupied territories)*. Regional East European Fire Monitoring Center, NULES, Kyiv, 1–18.]. (In Ukrainian)

Кириченко, В. (2020). Миші роду *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) у Миколаївській області (Україна). *Novitates Theriologicae*, 11, 6–11. [Kyrychenko, V. (2020). Mice of the genus *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) in Mykolaiv Oblast (Ukraine). *Novitates Theriologicae*, 11, 6–11]. (In Ukrainian) <http://doi.org/10.53452/nt1103>

Кондратенко, О., Кузнецов, В., Тимошенко, В. (2001). Особливості харчування вухатої сови (*Asio otus*) у Донецько-Донських і Приазовських степах. *Вісник Луганського державного педагогічного університету*, No. 6, 116–120. [Kondratenko, O., Kuznetsov, V., Timoshenkov, V. (2001). Peculiarities of diet of the long-eared owl (*Asio otus*) in the Donets-and-Don and Azov steppes. *Bulletin of Luhansk State Pedagogical University*, No. 6, 116–120]. (In Ukrainian)

Кондратенко, О., Загороднюк, І. (2006). Мікротеріофауна заповідних ділянок Східної України за результатами обліків пастками і канавками. *Праці Теріологічної Школи*, 7, 120–135. [Kondratenko, O., Zagorodniuk, I. (2006). Small mammal's fauna of reserved territories of Eastern Ukraine based on results of census using traps and pitfalls. *Proceedings of the Theriological School*, 7, 120–135]. (In Ukrainian)

- Крижов, П.А. (1936). Географічне поширення шкідливих гризунів УСРР. *Збірник праць зоологічного музею*, 16, 33–91. [Kryzhov, P. A. (1936). Geographical distribution of harmful rodents of the Ukrainian SSR. *Collection of works of the Zoological Museum*, 16, 33–91]. (In Ukrainian)
- Лисецький, О.С., Хаскін, В.В. (1952). Екологічний нарис мишоподібних гризунів у районі Маріупольської лісодослідної станції. *Праці НДІ біології Харківського державного університету*, 16, 73–86. [Lisetsky, A.S., Haskin, V.V. (1952). Ecological review of rodents of the Mariupol forest experimental station. *Kharkiv State University. Proceedings of the Research Institute of Biology*, 16, 73–86]. (In Ukrainian)
- Лисецький, О.С. (1965). Про джерела заселення лісовими гризунами штучних насаджень Лівобережної України. *Вісник Харківського ун-ту*, 11 (35), 108–109 (Серія біологічна, Вип. 1). [Lisetsky, A.S. (1965). On the sources of forest rodent colonisation of artificial plantations of Left-bank Ukraine. *Bulletin of Kharkiv University*, 11 (35), 108–109. (Biological Series, Vol. 1)]. (In Ukrainian)
- Марковська, О., Ткач, Г. (2020). Мишоподібні гризуни та землерийки в Харківській області (Україна): видовий склад, поширення, стан популяцій. *Theriologia Ukrainica*, 19, 27–44. [Markovska, O., Tkach, H. (2020). Mouse-like rodents and shrews in Kharkiv Oblast (Ukraine): species composition, distribution, and current state of populations. *Theriologia Ukrainica*, 19, 27–44]. (In Ukrainian) <http://doi.org/10.15407/TU1904>
- Межжерін, С.В., Лашкова, О.І. (1992). Діагностика, географічна мінливість і поширення двох близьких видів мишей — *Sylvaemus sylvaticus* і *S. flavicollis* (Rodentia, Muridae) — в області їхнього спільного проживання. *Вісник зоології*, 26 (3), 33–45. [Mezhzherin, S.V., Lashkova, E.I. 1992. Diagnostics, geographic variation and distribution of two closely related mice species — *Sylvaemus sylvaticus* and *S. flavicollis* (Rodentia, Muridae) in an area of their overlapping occurrence. *Vestnik Zoologii*, 26 (3), 33–45]. (In Ukrainian)
- Межжерін, С.В. (1997). Систематична ревізія лісових мишей *Apodemus* Каур, 1829 аус. (Rodentia, Muridae) північної Євразії. *Вісник зоології*, 31 (4), 29–41. [Mezhzherin, S.V. (1997). Revision of mice genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) of Northern [sic] Eurasia. *Vestnik zoologii*, 31 (4), 29–41]. (In Ukrainian)
- Межжерін, С.В., Загороднюк, І.В. (1989). Новий вид мишей роду *Apodemus* (Rodentia, Muridae). *Вісник зоології*, 4, 55–59. [Mezhzherin, S. V., Zagorodniuk, I. V. (1989). A new species of mice of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae). *Vestnik zoologii*, 4, 55–59]. (In Ukrainian)
- Мельниченко, Б., Пилипенко, Д. (2006). Фауна ссавців і птахів Федорівського лісництва та його околиць. *Праці Теріологічної Школи*, 7, 301–308. [Melnichenko, B., Pylypenko, D. (2006). Mammal and bird fauna of the Federivsky forest massive. *Proceedings of Theriological School*, 7, 301–308]. (In Ukrainian)
- Мельниченко, Б. (2015). Фауна дрібних ссавців штучних лісових масивів північного Приазов'я: історія вивчення та сучасний стан. *Novitates Theriologicae*, 9, 37–48. [Melnichenko, B. (2015). Fauna of small mammals of artificial forests of the northern Azov region: history of research and current state. *Novitates Theriologicae*, 9, 37–48]. (In Ukrainian)
- Милютин, Н.Г. (1930). Матеріали до фауни Mammalia Дніпропетровської округи. *Труди Харківського Товариства дослідників природи*, 55 (2), 77–111. [Myliutin, N.G. (1930). Materials for the fauna Mammalia of Dnipropetrovsk district. *Proceedings of the Kharkiv Society of Nature Researchers*, 55 (2), 77–111]. (In Ukrainian)
- Наконечний, І.В., Ходосовцева, Ю.А. (2024). Сучасний склад теріофауни НПП «Кам'янська січ». *Наукові досягнення та відкриття сучасної молоді: збірник матеріалів II Всеукр. наук. конф.* ДонНТУ, Луцьк, 93–98. [Nakonechnyi, I.V., Khodosovtseva, Y.A. (2024). The modern composition of the theriofauna of the Kamianska Sich National Park. In: *Scientific achievements and discoveries of modern youth. Collection of materials of III All-Ukrainian scientific conference*. DonNTU, Lutsk, 93–98]. (In Ukrainian)
- Очеретна, К., Лебедєва, Н., Ползик, М. (2019). Дика теріофауна в умовах трансформованих ландшафтів: звіт про 26 Теріологічну школу (Хортиця, 2019). *Theriologia Ukrainica*, 18, 151–158. [Ocheretna, K., Lebedieva, N., Polzyk, M. (2019). Wild Mammals in Transformed Landscapes: report on the 26th Theriological School (Khortytsia, 2019). *Theriologia Ukrainica*, 18, 151–158]. (In Ukrainian) <http://doi.org/10.15407/pts2019.18.151>
- Підоплічко, І.Г. (1936). Нові дані проти теорії про імперитність р. Дніпра. *Четвертинний період*, Вип. 11, 75–83. [Pidoplichko, I.G. (1936). New data against the theory of the Dniro River's impedance. *Quaternary period*, 11, 75–83]. (In Ukrainian)
- Підоплічка, І.Г. (1937). Підсумки дослідження погадок за 1924–1935 рр. *Збірник праць Зоологічного музею*, 19, 101–170. [Pidoplichka, I.G. (1937). Totals of analyses of birds of prey's pellets for years 1924–1935. *Collection of Works of the Zoological Museum*, 19, 101–170]. (In Ukrainian)
- Писарева, М.Ю. (1955а). Хребетні тварини Велико-Анадольського лісу. Наукові записки Дніпропетровського університету. *Збірник праць біол. факультету*, 48, 205–213. [Pysareva, M.Y.

(1955a). Vertebrate animals of the Velyko-Anadolsky forest. *Scientific Notes of the Dnipropetrovsk University. Collection of Works of Biol. Faculty*, 48, 205–213]. (In Ukrainian)

Писарева, М.Ю. (1955b). Гризуни байрачних лісів і прилеглих до них сільськогосподарських угідь. Наукові записки Дніпропетровського університету. *Збірник праць біол. факультету*, 51, 67–82.

[Pysareva, M.Y. (1955b). Rodents of bairak forests and adjacent agricultural lands. *Scientific Notes of the Dnipropetrovsk University. Collection of Works of Biol. Faculty*, 51, 67–82]. (In Ukrainian)

Писарева, М.Ю. (1960). Про ссавців штучних лісів степової зони УРСР. *Штучні ліси степової зони України*. Харківський університет, Харків, 383–400. [Pysareva, M.Y. (1960). About mammals of artificial forests of the steppe zone of the Ukrainian SSR. *Artificial forests of the steppe zone of Ukraine*. Kharkiv University, Kharkiv, 383–400]. (In Ukrainian)

Подпрятков, О.О., Сіренко, В.О., Сіренко, Н.М., [та ін.]. (2019). Перспективні під заповідання цілинні ділянки Більмацького району охоронної зони заповідника «Кам'яні Могили» (Північне Приазов'я). *Вісник Біосферного заповідника Асканія-Нова*, 21, 52–60. [Podpriatov, O.O., Sirenko, V.O., Sirenko, N.M., [et al.]. (2019). The virgin plots of Bilmatskyi district in the protected zone of the Kamiani Mohyly reserve (Northern Azov Sea) are promising for conservation. *News Biosphere Reserve Askania Nova*, 21, 52–60]. (In Ukrainian)

Покин'череда, В.Ф., Загороднюк, І.В., Постава, Т., Лабоха, М., Покин'череда, В.В. 1999. Нічниця довговуха та кажан північний (Mammalia, Chiroptera) на заході України. *Вісник зоології*, 33 (6), 115–120. [Pokynchereda, V.F., Zagorodniuk, I.V., Postawa, T., Labocha, M., Pokynchereda, V.V. 1999. Bats *Myotis bechsteini* and *Eptesicus nilsoni* in the West of Ukraine. *Vestnik zoologii*, 33 (6), 115–120]. (In Ukrainian)

Поліщук, В.В. (1980). Гідрофауна річок Північного Приазов'я та біогеографічні особливості Приазовської височини. В кн.: *Малі водойми України та питання їх охорони*. Наукова думка, Київ, 46–82. [Polischuk, V.V. (1980). Hydrofauna of the rivers of the Northern Azov region and biogeographical features of the Azov Upland. In: *Small water bodies of Ukraine and issues of their protection*. Naukova Dumka, Kyiv, 46–82]. (In Ukrainian)

Поліщук, В.В. (1990). Дискусійні моменти біогеографії Чорного, Каспійського, Аральського та Карського морів, як відображення їхніх зв'язків в історичний час. Київ: Інститут зоології НАН України, Препринт 90 (5): 1–42. [Polischuk V.V. (1990). *Discussion points of the biogeography of the Black, Caspian, Aral and Kara Seas as a representation of their connections in historical time*. Institute of Zoology of the NAS of Ukraine, Kyiv, Preprint 90 (5): 1–42]. (In Ukrainian)

Пономаренко, О.Л. (2008). Порівняльний аналіз живлення яструба великого (*Accipiter gentilis* (L.)) та канюка звичайного (*Buteo buteo* (L.)) в умовах Присамар'я (Дніпропетровська область). В кн.: *Новітні дослідження соколоподібних та сов*. Кривий Ріг, 319–325. [Ponomarenko, O.L. (2008). Comparative analysis of feeding of the Eurasian goshawk (*Accipiter gentilis* (L.)) and the common buzzard (*Buteo buteo* (L.)) in the environment of Prysamaria (Dnipro region). In: *Recent Studies of Falconiformes and Owls*. Kryvyi Rih, 319–325]. (In Ukrainian)

Русев, І.Т., Закусило, В.Н., Радков, Д.В. (2012). Дрібні ссавці цілинних степових і антропогенних ценозів території Тарутинського полігону. *Екосистеми, їх оптимізація та охорона*, 6, 191–207. [Rusev, I.T., Zakusylo, V.N., Radkov, D.V. (2012). Small mammals of virgin steppe and anthropogenic coenoses on the territory of the Tarutino polygon. *Optimization and Protection of Ecosystems*, 6, 191–207]. (In Ukrainian)

Сахно, І.І. (1938). До вивчення фауни звірів і птахів полезахисних смуг Одеської і Миколаївської областей і впливу фауни на прилеглі поля. *Збірник праць Зоологічного музею*, 21–22, 97–138. [Sakhno, I.I. (1938). To study the fauna of mammals and birds of the field-protective strips of Odesa and Mykolaiv oblasts and the impact of fauna on the surrounding agricultural fields. *Collection of works of the Zoological Museum*, 21–22, 97–138]. (In Ukrainian)

Сіренко, В.О., Мартинов, В.В. (1998). Фауна наземних хребетних Українського степового природного заповідника (Анотований список видів). *Праці філії Українського степового природного заповідника «Кам'яні могили»*. Вип. 1. Фітосоціоцентр, Київ, 63–82. [Sirenko, V.O., Martynov, V.V. (1998). Fauna of terrestrial vertebrates of the Ukrainian steppe natural reserve (Annotated list of species). *Proceedings of the Branch of the Ukrainian Steppe Nature Reserve 'Kamiani Mohyly'*. Vol. 1. Phytosociocenter, Kyiv, 63–82]. (In Ukrainian)

Скубак, Є. (2015). Структура угруповань дрібних ссавців Національного природного парку «Святі Гори». *Праці Теріологічної Школи*, 13, 91–97. [Skubak, E. (2015). The structure of micromammal communities in the 'Holy Mountains' National Nature Park. *Proceedings of the Theriological School*, 13, 91–97]. (In Ukrainian) <http://doi.org/10.15407/ptt2015.13.091>

Сокур, І.Т. (1940). Про фауну птахів та ссавців партизанських лісних полезахисних смуг Генічеського району. *Праці науково-дослідного зоолого-біологічного інституту*, 8–9, 115–121. [Sokur, I.T. (1940).

- On the fauna of birds and mammals of partisan forest protective strips of Henichesk district. *Proceedings of the Research Zoological and Biological Institute*, 8–9, 115–121]. (In Ukrainian)
- Сокур, І.Т. (1960). *Ссавці фауни України та їх господарське значення*. Держзучпедвидав, Київ, 1–211. [Sokur, I.T. (1960). *Mammals of the Fauna of Ukraine and Their Economic Importance*. Derzhuchpedvydav, Kyiv, 1–211]. (In Ukrainian)
- Станиціна, Г., Загороднюк, І. (2023). Досвід утримання мишаків жовтогрудих (*Sylvaemus tauricus*) у неволі: ріст, їжа, поведінка. *Novitates Theriologicae*, 16, 76–85. [Stanytsina G., Zagorodniuk I. (2023). Experience of keeping the yellow-necked wood mouse (*Sylvaemus tauricus*) in captivity: growth, maturation, food, and behaviour. *Novitates Theriologicae*, 16, 76–85]. (In Ukrainian) <http://doi.org/10.53452/nt1613>
- Тимошенко В., Кондратенко, О. (2006). Дослідження фауни ссавців у заповіднику «Хомутівський степ». *Праці Теріологічної Школи*, 7, 33–37. [Timoshenko V., Kondratenko, A. (2006). Study of the mammalian fauna in the Khomutovsky Steppe Reserve. *Proceedings of the Theriological School*, 7, 33–37]. (In Ukrainian)
- Улюра, Є.М. (2010). Мікротеріофауна відвалів гірничовидобувної промисловості Донбасу. *Вестник зоології*, 44 (6), 557–561. [Ulyura, E.N. (2010). Small mammal fauna of the mining industry dumps of Donbass. *Vestnik zoologii*, 44 (6), 557–561]. (In Ukrainian)
- Федорченко, О.О., Загороднюк, І.В. (1994). Миші роду *Sylvaemus* Нижнього Дунаю. Повідомлення 2. Поширення та чисельність. *Вісник зоології*, 28 (4–5), 55–64. [Fedorchenko, O.O., Zagorodniuk, I.V. (1994). Mice of the genus *Sylvaemus* from Lower Danube Region. Communication 2. Distribution and abundance. *Vestnik zoologii*, 28 (4–5), 55–64]. <http://terioshkola.org.ua> (In Ukrainian)
- Цемш, І.О. (1939). До питання про значення Дніпра як зоогеографічної межі. *Труди Зоологічного музею*, 1, 307–311. [Tsemsh, I.O. (1939). On the importance of the Dnipro River as a zoogeographic boundary. *Proceedings of the Zoological Museum*, 1, 307–311]. (In Ukrainian)
- Шевченко, Л.С., Золотухіна, С.І. (2002). *Ссавці. Випуск 1. Мишеві (Muridae)*. Зоомузей ННПМ НАН України, Київ, 1–217. [Shevchenko, L.S., Zolotukhina, S.I. (2002). *Mammals. Issue 1. Murids (Muridae)*. Zool. Mus., NMNH of Ukraine. Kyiv, 1–217]. (In Ukrainian)
- Denk, T., Grimm, G.W., Cardoni, S., Csilléry, K., Kurz, M., [et al.]. (2024). A subgeneric classification of *Fagus* (Fagaceae) and revised taxonomy of western Eurasian beeches. *Willdenowia*, 54 (2–3): 151–181. <https://doi.org/10.3372/wi.54.54301>
- Gomory, D., Paule, L. 2010: Reticulate evolution patterns in western-Eurasian beeches. *Botanica Helvetica*, 120: 63–74. <https://doi.org/10.1007/s00035-010-0068-y>
- Gromov, I.M. 1961. Fossil Upper Quaternary Rodents of the Piedmont Crimea. *Proceedings of the Commission for the Study of the Quaternary Period*, 27, 1–190.
- Heptner, V.G. (1948). Toward the nomenclature of wood mice (*Apodemus* 'flavicollis' — *sylvaticus*; *Mammalia*, *Muridae*). Reports of the USSR Academy of Sciences. Series Biology, 60 (1), 177–178.
- Heptner, V.G. (1974). On some peculiarities of mammal distribution in the European part of the Soviet Union. *Symposium Theriologicum II*. Academia, Praha, 93–97.
- Evstafiev, I. (2021). Distribution limits of forest-dwelling small mammals (*Eulipotyphla*, *Rodentia*) in the Crimean Mountains. *Theriologia Ukrainica*, 22, 80–93. <http://doi.org/10.15407/TU2209>
- Pallas, P.S. 1811. *Zoographia Rosso-Asiatica. Tom 1*. Acad. Sci., Petropoli, 1–568.
- Vega, R., A. D. Mcdevitt, J., Stojak, A., Mishta, J., Wójcik, M. [et al.]. (2020). Phylogeographical structure of the pygmy shrew: revisiting the roles of southern and northern refugia in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 129, 901–917. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz209>
- Zagorodniuk, I.V., Boyeskorov, G.G., Zыkov, A.E. (1997). Variation and taxonomic status of the steppe forms of genus *Sylvaemus*. *Vestnik zoologii*, 31 (5–6), 37–56.
- Zagorodniuk, I. 2001. Species of the genus *Plecotus* in the Crimea and neighbouring areas in the Northern Black Sea Region. In: Woloszyn B.W. (ed.). *Distribution, Ecology, Paleontology and Systematics of Bats*. PLATAN Publ. House, Krakow, 159–173. (Series: Proceedings of the VIII ERBS; Vol. 2).
- Zagorodniuk, I. (2019). Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, 18, 20–39. <https://doi.org/10.15407/pts2019.18.020>
- Zagorodniuk, I. (2020). Distribution and variation of mice group *Sylvaemus microps* & *uralensis* in Eastern Europe: fragmentation and clines. *Theriologia Ukrainica*, 20, 91–104. <http://doi.org/10.15407/TU2012>

The wood mouse *Sylvaemus tauricus* (Mammalia) in the south of Ukraine: limits and features of distribution in a historical biogeographical context

I. Zagorodniuk

The article analyses the specifics of distribution of the species *Sylvaemus tauricus* in the south of Ukraine, particularly in the coastal regions, where it reaches the northern limits of the steppe natural zone. The number of records describing the southern limit of distribution in the continental part of the range (i.e., outside the Crimea) is generally not large (about 30), but all of them eloquently testify to some common features. The first is that the species penetrates deep into the steppe zone, essentially to the border between the northern (gully) and southern (drier) steppe. Secondly, the species demonstrates the possibility and high speed of forming new populations, including banded populations, in areas of expansion, both along natural eco-corridors (primarily along rivers) and using artificial eco-networks (forest belts, roadside or canal-side tree and shrub strips). Thirdly, there is a unified front of habitats, which indicates that the range corresponds to the natural zonation. Comparison of the obtained distribution scheme with the forestry zonation of Ukraine shows that the species is completely absent in the zone of dry (treeless) steppes, which belong to the Black Sea–Pryazovia South Steppe District. However, the boundary is even more northern: it runs along the middle of the Northern Steppe District (bayrak steppe zone), in some places with the species crossing the southern border of this district. Available data indicate the species' expansion to the south, which may be due to the spread of artificial stands, both of stripe-type (forest belts and stands along water canals, railways, and highways) and focal-type (forest park areas around settlements, artificial forests, etc.). One of the signs of expansion is the increasing share of the species in captures in different types of stands: in Luhansk Oblast, the share of this species in places of its occurrence has gradually increased from 0.64% in 1957–1965 to 13.8% in 2002–2014. The southward expansion of this wood mouse species is in contrast with the trend of the natural zones shifting northward, which demonstrates the importance of non-natural habitats in species dispersals. The hypotheses of the connection between the mainland range of the species and the Crimean isolate are discussed. It is assumed that the species' range in the coastal regions has undergone repeated pulsations with the formation of a continuous distribution of the species. Nevertheless, it is possible that the species could have entered the Crimea from the Western Caucasus during the period of sea level regression and the formation of the Kerch–Taman land bridge.

Key words: mouse-like rodents, distribution limits, expansions, natural zonation, biogeography of Ukraine

Cite this article: Zagorodniuk I. (2025). The wood mouse *Sylvaemus tauricus* (Mammalia) in the south of Ukraine: limits and features of distribution in a historical biogeographical context. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 44, p. 78-94. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-7> (in Ukrainian)

About the author:

Zagorodniuk I. – The National Museum of Natural History at the National Academy of Sciences of Ukraine, Bohdan Khmelnytsky st., 15, Kyiv, Ukraine, 01030, zoozag@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0002-0523-133X>

Received: 26.03.2025 / Revised: 28.04.2025 / Accepted: 26.05.2025

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-8
УДК: 598.235.4:591.521(262.5)(477)

Типологія гніздових поселень баклана великого (*Phalacrocorax carbo*) в Азово-Чорноморському регіоні України

А.І. Сидоренко

У роботі представлено дослідження типології гніздових поселень великого баклана (*Phalacrocorax carbo*) в Азово-Чорноморському регіоні України. Встановлено, що баклани активно використовують широкий спектр біотопів для розміщення своїх колоній, віддаючи перевагу природним островам морського, річкового та лиманового походження, де формується оптимальне середовище для успішного гніздування. Вибір гніздових місць зумовлений доступністю будівельного матеріалу, висотою над рівнем води, віддаленістю від материка та наявністю захисту від хижаків. Баклани влаштовують гнізда на піщано-черепашкових, глинистих та кам'янистих островах, а також у рослинному покриві, вибираючи дерева, чагарники та очерет.

Особливий інтерес викликає здатність бакланів адаптуватися до гніздування на техногенних спорудах, таких як газові платформи, опори ліній електропередачі (ЛЕП) та затоплені кораблі. Це явище набуває все більшого поширення через обмеженість природних місць гніздування, що зумовлено антропогенним впливом, та є наслідком адаптації до змін у природному середовищі. Проведений аналіз 72 колоній показав, що чисельність птахів значно зростає на техногенних спорудах, попри щорічне видалення гнізд під час обслуговування конструкцій. Баклани демонструють високу стійкість до таких втручань, відновлюючи свої колонії навіть після руйнувань.

У дослідженні також проаналізовано вплив різних факторів на вибір місця гніздування, серед яких площа острова, доступність будівельного матеріалу, висота над рівнем води та відстань до материка і людських поселень. Було виявлено пряму кореляцію між чисельністю гнізд та розміром гніздової території. Окремо зазначено, що колонії, розташовані на островах, близьких до материка, піддаються більшому ризику через доступність для хижаків і людини. Дослідження надає нові дані про гніздову екологію великого баклана в Україні та підкреслює важливість подальшого вивчення впливу техногенних умов на гніздування виду.

Ключові слова: великий баклан, гніздові біотопи, Азово-Чорноморський регіон, гніздопридатність території, острови, колоніальне гніздування

Цитування: Сидоренко А.І. Типологія гніздових поселень баклана великого (*Phalacrocorax carbo*) в Азово-Чорноморському регіоні України. Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44, с. 95-112. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-8>

Про автора:

Сидоренко А.І. – Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, вул. Наукового містечка, 59, м. Запоріжжя, Запорізька область, Україна, 69000; a.sidorenko1991@gmail.com; <https://orcid.org/0009-0009-3440-5587>

Подано до редакції: 08.11.2024 / Прорецензовано: 20.01.2025 / Прийнято до друку: 15.02.2025

Вступ

Великий баклан (*Phalacrocorax carbo*) здатний активно формувати колоніальні гніздові поселення (інколи, доволі чисельні) в найрізноманітніших умовах. В останні десятиріччя (до 2012 р.) спостерігалось помітне збільшення чисельності та поширення цього виду в Азово-Чорноморському регіоні України, де баклани опанували широкий спектр біотопів для гніздування. Серед них виділяються як природні території, такі як морські та лиманні острови, острови в межах заплав річок та внутрішніх озер, так і антропогенні структури, які створюють додаткові умови для розширення гніздових колоній бакланів, особливо в умовах дефіциту гніздопридатних територій.

Гніздовий біотоп є ключовим фактором, що визначає успішність розмноження виду. Азово-Чорноморський регіон, зі своєю складною геоморфологією та численними островами, надає різноманітні умови для розміщення колоній великого баклана. Поряд з природними місцями гніздування, птахи активно використовують техногенні споруди, зокрема газові платформи, опори ліній електропередачі, затоплені кораблі та штучні острови. Ця стратегія є вимушеною адаптацією до зростаючого антропогенного тиску.

Метою дослідження є аналіз типів гніздових біотопів великого баклана в Азово-Чорноморському регіоні, визначення ключових чинників, що впливають на вибір місця гніздування, та оцінка ролі антропогенних факторів у формуванні гніздових поселень. Це дозволить глибше

зрозуміти екологічні особливості великого баклана та сприятиме розробці більш ефективних стратегій регуляції чисельності даного виду.

Об'єкти та методи дослідження

Об'єктом дослідження є колонії великого баклана (*Phalacrocorax carbo*) в Азово-Чорноморському регіоні України, сформовані в різних природних та антропогенних біотопах. Дослідження охоплює різноманітні типи біотопів, серед яких природні острови, піщані коси, лиманові та річкові заплави, а також деякі техногенні об'єкти – газові платформи, опори високовольтних ліній електропередачі та затоплені кораблі.

Загалом, для характеристики гніздових біотопів великого баклана в Україні та визначення ролі Азово-Чорноморського регіону України в порівнянні з її материковою частиною, проаналізовано доступні нам дані про більш ніж 100 колоній виду за останні 50 років. З них в межах Азово-Чорноморського регіону зафіксовано 72 поселення (рис. 1); станом на 2021 р. достеменно жилими з них було 27, загальна кількість гнізд становила 33083 гн. (Сидоренко, 2022).

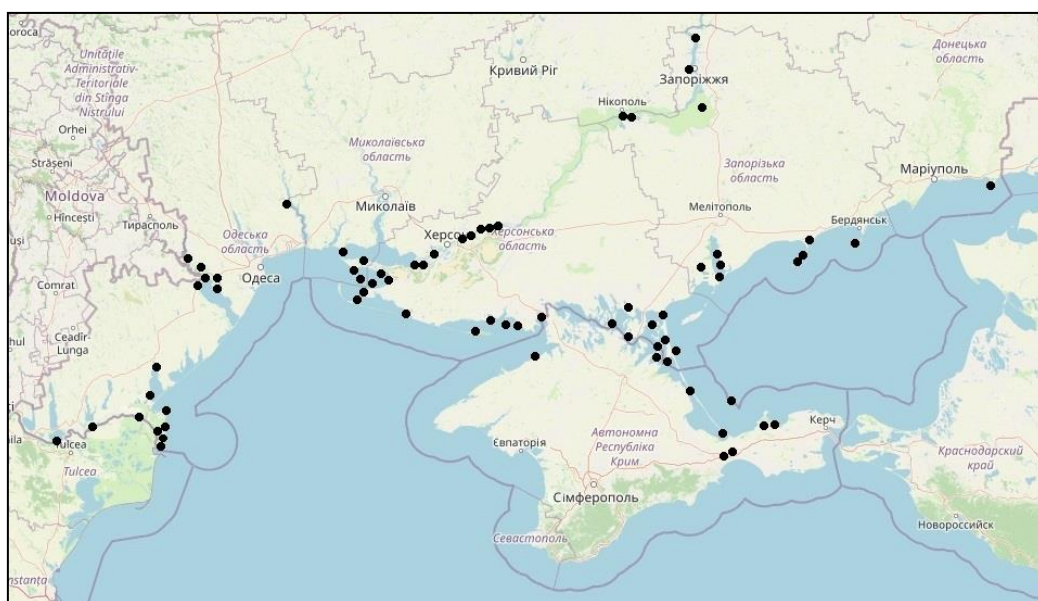


Рис. 1. Локалізація гніздових поселень баклана великого в Азово-Чорноморському регіоні України
Fig. 1. Localization of Great Cormorant nesting colonies in the Azov-Black Sea Region of Ukraine

Обліками 2021 р. було охоплено переважну більшість Азово-Чорноморського регіону України, за виключенням території АР Крим та Кривої коси (Донецька область).

Методи дослідження включали польові обстеження гніздових колоній у період розмноження птахів (весняно-літній сезон). Більшість експедиційної роботи проведено методами автомобільних, пішохідних (які включали як обліки на трансектах, так і суцільне обстеження всіх доступних територій та штучних об'єктів) та човнових обліків. Спостереження проводилися за допомогою біноклів Etherna (×10) і Nikon ACULON A211 10×50 та телескопа VIXEN Geoma (20-60×80). Для аерофотозйомки колоній баклана з висоти до 100 м використовували квадрокоптери DJI Mavic 3 Pro та DJI Mavic Air Fly More Combo, завдяки чому мінімізувався антропогенний вплив на дані колонії та інші поселення коловодних птахів поряд. Основні етапи роботи включали облік чисельності гнізд та визначення їх локалізації на різних типах субстратів, а також фіксацію типу будівельного матеріалу та висоти розташування гнізд. Кожна колонія досліджувалась шляхом обстеження доступних гніздових біотопів, при цьому враховувалась віддаленість від материкової частини та антропогенних об'єктів.

Для оцінки антропогенного впливу використовували методи порівняльного аналізу чисельності птахів та стабільності колоній на природних і техногенних об'єктах. Зібрані дані було проаналізовано за допомогою статистичних методів (із застосуванням – для визначення стандартного відхилення StD, коефіцієнтів варіації Cv та кореляції r тощо – окремих функцій програми StatSoft STATISTICA

10.0 та електронних таблиць «MS Excel»), що дозволило оцінити зв'язок між чисельністю колоній та розмірами гніздових біотопів, відстанню до материка та наявністю антропогенного впливу.

Важливо визначити, що саме ми маємо на увазі під площею острова. З усіх відомих випадків гніздування (за всі роки) для аналізу були відібрані лише ті острови, які залишаються відокремленими від материка та сусідніх островів протягом усього періоду гніздування, а їхні берегові лінії не зазнають значного впливу від змін рівня води чи вітрових явищ. Групові поселення бакланів, що розташовані близько одне до одного, але в межах одного острова, розглядалися як одна колонія на цьому острові.

У відповідності з перерахованими критеріями, виділена група з 34 островів, розташованих в усьому Азово-Чорноморському регіоні, для яких порахована площа. З огляду на складність визначення площі для різноманітних за формою ділянок суші, ми скористалися сервісом калькулятора розрахунку площ, довжин і відстаней по картах Google (Area Calculator Tool, 2024), що дозволяє з максимальною точністю врахувати нерівності берегової лінії.

Результати та обговорення

Результати як власних досліджень упродовж 2012-2021 рр., так і аналізу літературних даних, показали, що великий баклан в Азово-Чорноморському регіоні України використовує досить широкий спектр гніздових біотопів.

Острови, як гніздовий біотоп баклана, представлені в найбільшому своєму розмаїтті. Традиційно, птахи використовують піщано-черепашкові острови акумулятивного походження, широко представлені в Азово-Чорноморському регіоні (Siokhin et al., 2016). Вони можуть бути різноманітної форми та значно відрізнятися за площею. Найменша площа острова, зайнятого бакланами, розташованого уздовж західного берега коси Обитичної в Азовському морі, складала 0,04 га. Найбільшим за площею островом згаданого типу є коса-острів Полігонна на Східному Сиваші, площа якої близько 52 га. Найчастіше форма таких островів витягнута, підковоподібна або кругла. Іноді вони можуть мати складну форму з наявністю внутрішніх озер, системи кіс і острівців. У деяких випадках, маючи на увазі факти гніздування в певній точці, ми стикаємося з групою островів, наприклад Чонгарські, Генічеські.

Поверхня цих островів може бути зовсім голою або мати до 100% проективного покриття, залежно від впливу птахів, які здатні повністю знищити рослинність за один-два сезони (шляхом витоупування, під час збору матеріалу для будівництва гнізд, але в основному – через вплив посліду з високим вмістом нітрогену, калію та фосфору). Важливу роль відіграють також зимові льодові умови: сильний вітер може «зрізати» верхній шар острова, змінюючи його форму, висоту та покриття. Висота суші над водою варіює від кількох сантиметрів до 1,5 м. Через часті згинно-нагинні явища та шторми, баклани обирають підвищені ділянки, що визначає конфігурацію поселення і наявність субколоній. Під час несприятливих погодних умов колонія може розділитися на групи, що знижує успішність розмноження (в основному через фізичне знищення частини гнізд та підтоплення кладок). У зонах ризику підтоплення гнізда будують вищими. Зустрічаються випадки добудови гнізд навіть під час інкубації, що підвищує шанси на успішне висиджування яєць.

Крім акумулятивних, в Азово-Чорноморському регіоні представлені й материкові острови (Китай, Березань, Орлов), яких значно менше. Висота островів над водою від 1,5-2 до 7-8 м (Andriushchenko et al. 2000; Siokhin, 2008). Їх ізолюваність від материка та достатні площі створюють сприятливі умови для гніздування баклана та інших супутніх видів, тому, наприклад, острови Китай та Орлов є ділянками з найвищою стабільністю гніздування.

В Азово-Чорноморському регіоні нами виділені острови-коси, які в прямому сенсі не є островами, однак з ряду причин можуть такими вважатися. Наприклад, на косі Кривій в Азовському морі баклани гніздяться на черепашкової терасі, що періодично з'єднується з материковою частиною. Коса Полігонна являє собою великий острів, що має в своїй конфігурації кілька піщаних кіс, на яких гніздяться баклани. На Кінбурнському п-ові на оз. Чірніному, після руйнування штучної платформи баклани почали гніздитися на косі, яка також періодично стає островом (Siokhin et al., 2016).

Окремою групою виділені острови, що лежать в акваторіях Азово-Чорноморських лиманів. Прикладом таких островів можуть служити Довгий, Підкова, Кирилівські на Молочному лимані, (Chernychko, 2008); а також штучний острів на озері лиманного типу Сасик (Yakovlev, 2008).

Крім морських і лиманних, в самотійну групу входять острови, розташовані в долинах річок. Так, в нижній частині Дніпра відомі колонії бакланів на островах Великий і Малий Соколин, Толока,

в ок. с. Козачі Лагері. У дельті Дунаю поселення бакланів відзначені на о. Єрмаков, Лебединка, Циганський. На Дністрі мережею проток утворено велику кількість островів та озер, де на Бурдіяновій гряді та оз. Васильки відомі факти гніздування бакланів. За розташуванням річкові острови діляться на руслові та заплавні. Так, найбільш відомі своїми колоніями бакланів Великі і Малі Кучугури на Каховському водосховищі (Siokhin et al., 2016).

Самостійною групою слід розглядати острови, розташовані в межах внутрішніх озер, наприклад, острови на озері біля с. Сивашівка, Херсонська обл.

Кам'янисті і вапнякові острови використовуються бакланами широко. Традиційно, на Керченському та Тарханкутському півостровах Криму баклан селиться на скелястих карнизах і окремих островах, однак частіше це властиво чубатому баклану (*Phalacrocorax aristotelis*). На оз. Сасик в Одеській обл. в результаті будівництва водосховища утворився гранітний острів, на якому колонія бакланів існує близько 8 років (Yakovlev, 2008). Як окремий випадок даного різновиду островів, можна виділити о. Березань у Чорному морі, складений вапняками, черепашником і мергелем, та покритий потужним шаром червоно-бурих глин і суглинків, де великий баклан у 2001-2005 рр. гніздився спільно з мартином жовтоногим (*Larus cachinnans*). Тут же відзначено гніздування баклана на глинистих обривах (Petrovych, Redinov, 2016).

Вочевидь, матеріал, з якого побудований острів, грає неостанню роль у стабільності гніздового поселення бакланів на ньому. Як за літературними даними, так і за результатами власних спостережень, поселення, розташовані на материкових, високо піднесених над поверхнею води, островах (як-от о. Китай у Центральному Сиваші), є значно стабільнішими, ніж на черепашково-піщаних, які активно піддаються впливу згінно-нагінних явищ.

Субстратні вподобання виду

Дерева та чагарники служать бакланам одним з основних місць розташування гнізд (Горлов та ін., 2015а; Горлов, Сіохін, 2015). Згадка про деревні колонії в літературі XIX століття має місце навіть дещо частіше, ніж про наземні поселення. Породний склад, який використовується птахами, досить широкий – в регіоні колонії на деревах розташовані на тополях – чорній (*Populus nigra*) та білій (*P. alba*), вербах (*Salix alba*, *S. acutifolia*), березах (*Betula pendula*, *B. borysthena*), робінії звичайній (*Robinia pseudoacacia*), маслинці сріблястій (*Elaeagnus commutata*). В якості субстрату для розміщення гнізд серед чагарників найчастіше відзначені вербові кущі, бузина чорна (*Sambucus nigra*), аморфа кущова (*Amorpha fruticosa*) та маслинка срібляста.

Висота розташування гнізд на деревах або чагарнику може лежати в межах від 0,5 до 15 м від землі. Гніздові платформи в кроні дерев розташовуються як на вершині, так і в основі стовбура або на бічних гілках 1-го і 2-го порядків. У випадку з чагарниками, гнізда будуються бакланами на заломках гілок, що створюють досить міцну основу.

Заломи очерету. Масивні і досить важкі гнізда бакланів мнуть під собою очеретяні зарості, іноді аж до повного оголення верхнього шару землі. Сприяє цьому також і використання стебел та кореневищ очерету звичайного (*Phragmites australis*) як будівельного матеріалу основи гнізда, а тонкого листя цієї рослини для вистилання. Аналізуючи біотопічний розподіл колоній баклана, відзначимо незначне розповсюдження в Україні подібного типу гніздування. Прикладом можуть служити поселення бакланів на внутрішніх озерах коси Обитічної в 2007 і 2008 рр., коли птахи використовували ділянку берега на озері, повністю оточеному очеретом, а також колонія на Каржинських островах в Джарилгацькій затоці, де баклани оселилися разом з чаплями (Горлов та ін., 2015б). У всіх випадках, до кінця гніздового сезону очеретяні зарості знищувалися.

Техногенні споруди також можуть слугувати місцем гніздування великого баклана. Хоча це явище не є масовим, воно трапляється регулярно, і дана стратегія буде детально охарактеризована окремо.

Таким чином, гніздові колонії бакланів мають в Азово-Чорноморському регіоні наступний біотопічний та субстратний розподіл:

Природного походження:

- морські острови;
- материкові (о. Березань);
- акумулятивні (острова Каржинські, Каланчацькі, Устричні);
- острови-коси Азовського моря – Обитічна, Бердянська, Крива;
- острови Центрального і Східного Сиваша (Коянли, Чонгарські, Китай та ін.);
- річкові;

- заплавні (плавні у м. Енергодар);
- руслові (Великий і Малий Соколин в дельті Дніпра, Єрмаков, острови авандельти Дунаю);
- острови, що утворилися в результаті затоплення Каховського водосховища (Великі і Малі Кучугури та інші);

- озерні (острови на озері біля с. Сивашівка, Херсонська обл.);
- лиманові (острови на лиманах Сасик, Молочний, Дністровський);

Штучного походження:

- опори ЛЕП на Каховському водосховищі;
- газові вишки в Азовському морі;
- затоплені кораблі («острови-кораблі») в Азовському морі, затоплений док в Ягорлицькій затоці;
- штучні острови (платформа на оз. Чірни́не на Кінбурнському п-ові, острів на лимані Сасик);

Аналіз субстратних уподобань виду показує, що баклани віддають перевагу наземному та деревному типам гніздування. Як перехідні варіанти гніздування можна виділити колонії, розташовані на чагарниках (наприклад, на островах Малі Кучугури) та заламах очерету (коса Обитічна). Самостійно розглядаються поселення птахів на техногенних спорудах.

Гніздові біотопи великого баклана в Азово-Чорноморському регіоні за локалізацією на субстраті:

Наземний тип гніздування:

- піщано-черепашкові острови (Чонгарські, Генічеські, Коянли, Солепрому, Танін);
- глинисті острови (о. Китай, острови на озері біля с. Сивашівка);
- кам'яні острови (Березань, Таволжанін)

Гніздування на деревах:

- листяні породи (*Populus nigra*, *P. alba*, *Salix alba*, *S. acutifolia*, *Quercus robur*, *Betula pendula*, *B. borysthena*, *Acer platanoides*, *Carpinus betulus*, *Alnus glutinosa*, *Elaeagnus commutata*, *Robinia pseudoacacia*)

- хвойні породи (*Pinus sylvestris*, *P. nigra* ssp. *pallasiana*)

Гніздування на чагарниках (*Elaeagnus commutata*, *E. angustifolia*, *Sambucus nigra*, *Salix alba*);

Гніздування на очереті (*Phragmites australis*);

Гніздування на техногенних спорудах (дерево, камінь, метал, гума).

Крім того, відомі випадки змішаного типу гніздування, коли основна частина птахів гніздиться на землі, проте частково використовуючи наявні в межах колонії чагарники і окремі дерева, а іноді й залами очерету.

Гніздування виду на техногенних спорудах

Найбільш цікавим та недостатньо вивченим (в літературі є чимало здогадок про гніздування великого баклана на техногенних спорудах, але докладної характеристики рукотворних гніздових територій великого баклана, як в Європі, так і в Україні, практично немає) типом гніздобудівної стратегії є гніздування на техногенних спорудах. Зазвичай, вид гніздиться на подібних спорудах тільки в умовах відсутності гніздопридатних територій. В Європі великий баклан найчастіше використовує греблі, маяки, лінії електропередачі та покинуті судна (Volponi, 1999; Collas, Burgun, 2011; Jepsen, Olesen, 2013; Nikolov et al., 2014; Šćiban et al., 2014; Szinai, 2014; Mainwaring, 2015; Klimaszuk, Rzymiski, 2016).

Подібна стратегія властива й іншим видам бакланів, наприклад, беринговому (*Phalacrocorax pelagicus*), вальберговому (*Phalacrocorax neglectus*) та білогрудому (*Phalacrocorax lucidus*) бакланам. Ймовірно, за схожими причинами такою стратегією керуються й інші види бакланів (Сидоренко, Сіохін, 2016).

Аналіз як літературних даних, так і власні дослідження, дозволили виділити наступні 6 об'єктів техногенного походження в Азово-Чорноморському регіоні України, які слугували місцем гніздування бакланів: газові вишки в Азовському морі (неподалік від с. Стрілкове, Генічеський р-н Херсонської області), затоплені кораблі-мішені біля Арабатської стрілки, опори високовольтних ЛЕП – переходи через Каховське водосховище, док-мішень у Ягорлицькій затоці, острови-платформи на оз. Чірни́не (Кінбурнський півострів) та штучний острів на оз. Сасик.

Газові вишки

Великий баклан почав гніздитися на газових вишках з 2000 р. В період з початку гніздування по 2012 р. його чисельність різко коливалася в межах від 200 до 2260 пар (рис. 2), що пов'язано з

регламентним обслуговуванням газового обладнання та інтенсивним знищенням гнізд бакланів (Сидоренко, Сіохін, 2016).

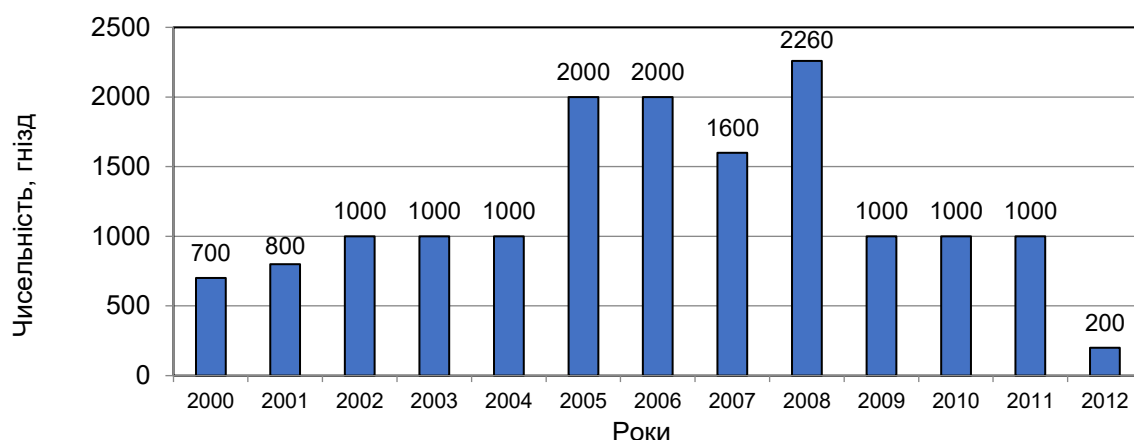


Рис. 2. Динаміка чисельності гнізд баклана великого на газових вишках у 2000-2012 рр.
Fig. 2. Dynamics of Great Cormorant nest numbers on gas platforms in 2000-2012

Подальші дослідження проведені в травні 2016 р. Згідно з нашими даними, чисельність гнізд баклана була наступною: 1 вишка – 30 гн., 2 – 80 гн., 3 – 209 гн. Основна частина гнізд розташовувалася на законсервованій МСП-115, на вищій №2 невелика кількість гнізд пояснюється постійним їх знищенням працівниками газового господарства.

У всі роки, колонія баклана була моновидовою з великою щільністю гніздування. У роки з високою чисельністю відзначався дефіцит доступних місць розташування гнізд. Будівельний матеріал приноситься з материкових ділянок Арабатської стрілки.

Обстеження платформи №3 (17.05.2016 р.) показало цілком очевидну картину розподілу гнізд по її технологічних вузлах: переважна більшість гнізд – 126, або 60,28% – була розташована на верхньому плоскому ярусі платформи. Більш детально розподіл гнізд баклана на платформі «Стрілка-5» у 2016 р. наведений на рис. 3.

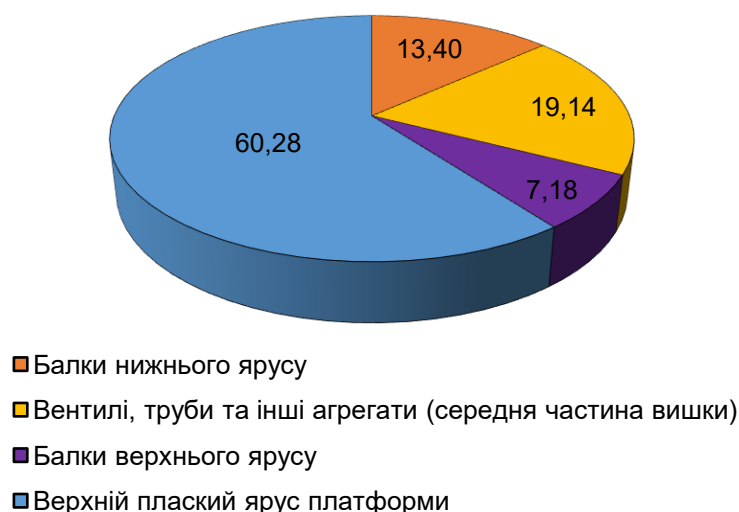


Рис. 3. Розподіл (у %) гнізд баклана за конструктивними елементами газової платформи «Стрілка-5» у 2016 р.
Fig. 3. Distribution (%) of Great Cormorant's nests by structural elements of the "Strilka-5" gas platform in 2016

При огляді верхнього ярусу платформи було виявлено, що гнізда розташовувалися на периферії, досить щільно один до одного, центральна ж частина платформи була порожньою (рис. 4). У 50 гніздах були яйця ($n = 137$, від 1 до 7), а в ще 76 – пташенята різного віку ($n = 273$, від 2 до 5 ос. / гн.).



Рис. 4. Гнізда баклана на верхньому ярусі газової платформи «Стрілка-5» у 2016 р. Фото автора та Горлова П.І.
Fig. 4. Great Cormorant's nests on the upper tier of the "Strilka-5" gas platform in 2016. Photo by the author and Horlov P.I.

Зазвичай на вишках у період гніздування, крім птахів, що гніздяться, спостерігалася значна кількість особин, які не брали участі в розмноженні. У 2007 р. таких птахів було враховано до 4000 особин, в 2008 р. їх чисельність становила вже 5000-5200 особин, в 2016 – бл. 1500 ос., а в 2021 р. – не більше 1000 ос. Очевидно, що вишки, розташовані близько кормових полів в Азовському морі, для бакланів є місцями відпочинку.

На цих технічних спорудах зафіксовано негативний вплив великих бакланів на окремі технологічні елементи вишок. Корозія металевих частин, зумовлена екскрементами бакланів, призвела до пошкодження деяких деталей конструкцій, що добре помітно на законсервованій платформі «Стрілка-5». Незважаючи на щорічні ремонтні роботи, під час яких гнізда бакланів видаляються, птахи відновлюють гніздування. Станом на 2021 р., чисельність гнізд на газових вишках складала 250 гн., це було єдине на сьогодні жите поселення виду на Східному Сиваші.

Затоплені кораблі в Азовському морі

Гніздова територія являла собою групу затоплених у 1954-56 рр. кораблів, які після списання були посаджені на мілину в Азовському морі, і використовувалися в якості полігону для навчального бомбометання до кінця 1980-х рр. (що унеможливило гніздування виду в даному локалітеті). Розташовувалися в 9-10 км в морі, в районі 80-го км Арабатської стрілки. У літературі відомі як «острови-кораблі» (Сидоренко, Сіохін, 2016).

Проведені обліки дають можливість оперувати даними про чисельність птахів на «островах-кораблях» з 1989 р. (рис. 5). З 2000 р. відзначається різке зниження чисельності через постійне

турбування з боку рибалок і зменшення придатних для гніздування територій. При цьому гнізда, розташовані на нижніх надбудовах кораблів, регулярно змивало штормами.

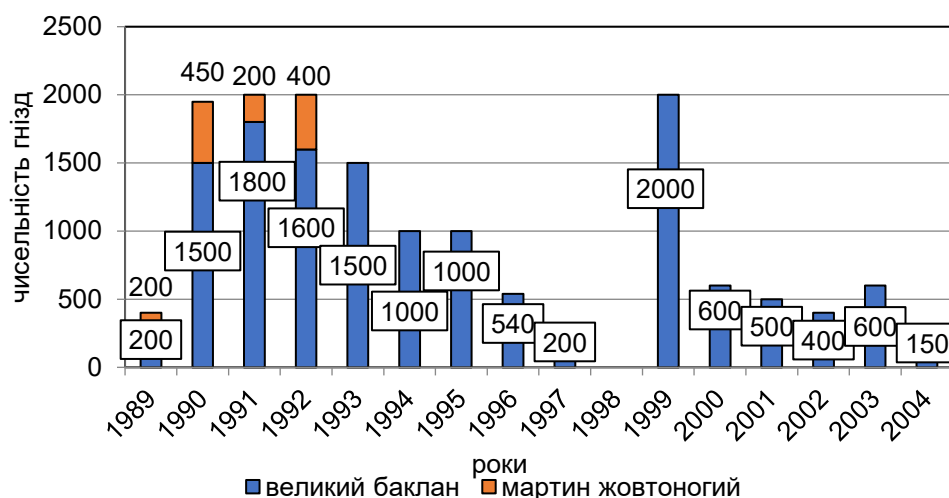


Рис. 5. Динаміка чисельності гнізд великого баклана і мартина жовтоногого на «островах-кораблях» у 1989-2004 рр.

Fig. 5. Dynamics of nest numbers of the Great Cormorant and Yellow-legged Gull on "ship-islands" from 1989 to 2004

Невелика площа поверхні корабельних споруд, придатних для гніздування, обумовлювала високу щільність гнізд, які розміщувалися в 10-15 см одне від одного. Ще однією проблемою був дефіцит матеріалу для будівництва гнізд, який баклани приносили з Арабатської стрілки (як і у випадку з газовими вишками); при цьому, неодноразово зазначалися крадіжки будівельного матеріалу з сусідніх гнізд, що призводило до руйнування частини кладок і загибелі пташенят. Крім великого баклана, в 1989-1992 рр. на «островах-кораблях» гніздилися 200-450 пар мартинів жовтоногих, які займалися хижацтвом, поїдаючи яйця і пташенят баклана (Сидоренко, 2015; Сидоренко, Сіохін, 2016).

З кожним роком, кораблі все більше і більше піддавалися корозії, руйнувалися льодами і штормами. У 2002-2004 рр. залишалася лише одна невелика площадка для гніздування, а з 2005 року «острови-кораблі», як гніздова територія, зникли. Станом на 2018 р. залишилися тільки їх підводні частини, розташовані на глибині близько 2,8 м.

Опори переходів ЛЕП через Каховське водосховище

Лінії переходів 330 кВ та 750 кВ через Каховське водосховище були побудовані в 1977-1984 рр. Перше ґрунтовне обстеження гніздових поселень баклана на опорах ЛЕП були проведені нами в 2012 р. Встановлено гніздування баклана майже на всіх опорах обох переходів (на жаль, не було можливості близько обстежити 2 опори біля правого берега водосховища, проте активність бакланів і їх достатня кількість навколо них – 100-150 особин – дозволяє припустити наявність гніздових поселень і там). Опори переходу ПЛ 330 кВ містили 320, 280, 200 і 100 гн., а на двох опорах переходу ПЛ 750 кВ обліковано 190 і 150 гн. Загальна чисельність становила 1240 гн. Переважна кількість гнізд будувалися на горизонтальних елементах опор, на бетонному фундаменті птахи не гніздилися (рис. 6).

Гнізда розташовувалися від пів метра над бетонним фундаментом до середньої частини опори ЛЕП 750 кВ (на висоті приблизно 50 м), здебільшого на висоті 20-25 м (819 гн., або 63,5%). Висота, на якій розташовувалися гнізда, сильно варіювала; ми не виявили залежності щільності розташування гнізд від висоти. Для будівництва гніздової платформи використовувалися гілки тополі, верби, кореневища та товсті стебла очерету. У гніздах також траплялися махові пера мартинів, поліетиленові пакети та шматки риболовних сіток.



Рис. 6. Особливості розташування гнізд великого баклана на опорах ЛЕП 330 кВ у 2012 р. Фото Горлова П.І.
Fig. 6. Nesting features of the Great Cormorant on 330 kV power line towers in 2012. Photo by Horlov P.I.

Під час обстеження у червні 2012 року більшість гнізд була вже порожньою; пташенята, як льотні, так і нелітні, перебували поза гніздами на елементах опор, що ускладнило підрахунок загальної чисельності птахів. В окремих гніздах зафіксовано по три пташенята, в інших – 1-2. На опорах ЛЕП гніздилися також жовтоногі мартини, пташенята яких знаходилися в межах бетонного фундаменту. Жодного мартина в гніздах не виявлено, а чисельність молодих нелітних особин на першій опорі ЛЕП 330 кВ не перевищувала 70 птахів.

Регламентними роботами з обслуговування ліній пропонується очищати металеві конструкції від гнізд птахів; з цієї причини всі виявлені гнізда були свіжозбудованими та мали невеликі розміри. Незважаючи на це, певна стабільна чисельність гніздуєчих бакланів тут зберігається; наші спостереження у гніздовий сезон 2021 р. показали наявність тут близько 1000 гнізд. Ймовірно, ключовим фактором збереження гніздової популяції тут є наявність відповідної кормової бази поблизу. Кормовим полем для бакланів є, в першу чергу, плавневі ділянки лівого берега водосховища, а також акваторія ставка-охолоджувача Запорізької АЕС. Для підтримки чистоти води і стримування зростання водної рослинності щорічно (навесні та восени) у водойму випускають 6 тон малька (близько 100 тис. ос.) товстолобика білого (*Hypophthalmichthys molitrix*) і строкатого (*Aristichthys nobilis*), коропа (*Cyprinus carpio*) і білого амура (*Ctenopharyngodon idella*), що виконують роль гідромеліораторів (Horlov et al., 2016).

Подібна картина, щоправда, в меншому масштабі, спостерігалася в Угорщині (Szinaï, 2014). Невелика кількість гнізд з колонії у Варпалоті (медье Веспрем) розташовувалася на занедбаних опорах ЛЕП. Там птахи облаштовували гнізда на верхівках стовпів, використовуючи для гніздування переважно горизонтальні елементи опор. Є також дані про гніздування баклана на опорах ЛЕП у Болгарії та Сербії (Nikolov et al., 2014; Šćiban et al., 2014).

Док в Ягорлицькій затоці

Об'єкт являє собою встановлений в Ягорлицькій затоці в липні 1988 р. док, що стоїть на ґрунті, та в минулому служив мішенню для навчального бомбометання. Розташований в акваторії затоки, на відстані 4,3 км від берега, і 4,8 км від о. Довгий. Довжина стінок – 91 м, ширина – 5 м, піднесення над водою – бл. 15 м.

Перші гнізда баклана на території Чорноморського біосферного заповідника з'явилися в 1989 р. на острові Великому Кінському, ще через пару років – на о-вах Довгий та Круглий. У 2000-х роках у водно-болотних угіддях заповідника до острівного типу гніздових поселень додався техногенний – великий баклан почав гніздитися в Ягорлицькій затоці на доці (Rudenko et al., 2008).

Ймовірно, гніздування на цьому об'єкті розпочалося через значне скорочення чисельності бакланів на Кінських островах у 2003-2008 роках, спричинене появою там вовків. Після залишення Кінських островів гніздові групи бакланів перемістилися на острови Тендрівської, Джарилгацької та Ягорлицької заток, а також на згаданий вище док-мішень.

На жаль, точних даних про кількість гнізд на доці-мішені за 2005-2012 рр. немає, оскільки літературні відомості досить суперечливі, та зазвичай охоплюють, окрім дока, ще о-ви Довгий та Круглий, але очевидно, що щорічно вона не перевищувала 200 гн. За усіма повідомленнями

співробітників Чорноморського біосферного заповідника, чисельність гнізд тут у 2021 р. становила близько 180.

Острови-платформи на Кінбурнському півострові

Об'єкти представляли собою затоплені в 1999-2000 рр. в оз. Чирніне тракторні причепи з колодами, на які зверху були прикріплені мати з очерету; вони були облаштовані для гніздування гаги (*Somateria mollissima*) та інших коловодних птахів. Вочевидь, перші спроби гніздування баклана на затоплених платформах відносяться до періоду 2004-2005 рр. У 2006-2008 рр. гнізда бакланів розорялися. У наступні роки платформи були сильно пошкоджені льодом і не відновлювалися, однак, не дивлячись на це, баклани продовжували гніздитися на залишках платформ, зруйнованих взимку льодом. На площі 60 м² розміщувалося 108 гнізд, висотою від 10 до 65 см. Будівельний матеріал птахи збирали в місцях гніздування, використовуючи для цього старі гнізда, або приносили з суші, з ділянок Покровської коси (в районі покинутого устрично-мідійного комбінату) і о. Круглий (Petrovych, Redinov, 2016). У 2013 р. платформи зруйнувалися остаточно, і баклани гніздилися поруч, в невеликій колонії на косі озера. Згодом, ця колонія була розорена вовками, і надалі гніздування відсутнє.

Острів на оз. Сасик (Кундук)

Являє собою штучний гранітний острів в ок. с. Трапівка Білгород-Дністровського району Одеської області, площею 1320 м², насипаний при перетворенні озера Сасик на водосховище у 1978 р. На острові розташовується змішана колонія великого баклана та мартина жовтоногого. Гніздування відомо з 2005 р. Спочатку баклани гніздилися на єдиному дереві, але після того, як воно було зрізано льодоходом, перейшли на наземне гніздування. Чисельність баклана у 2005-2013 рр. становила 5-85 пар, впливу хижаків або людської діяльності в колонії виявлено не було. Наші дослідження (Сидоренко, Сіохін, 2016), проведені у 2010-2012 рр. (13-30.03.2010; 26-29.04.2010; 10-14.05.2011; 19-22.03.2012; 02-17.04.2012) показують, що чисельність гніздових бакланів була в межах 50-70 пар, птахів, які не брали участі в розмноженні, було 145-230 ос. Фіксувався вид на гніздуванні й у квітні 2020 р., загальною чисельністю в 55 гн.

Розподіл колоній виду за субстратними вподобаннями

За літературними та власними даними, починаючи з 1950-хх рр. у межах Азово-Чорноморського регіону зафіксовано 72 поселення (рис. 7). З них до наземного типу належать 34 колонії (47,3%), до деревного типу – 32 (44,4%), а до техногенного – 6 поселень (8,3%).

Динаміка співвідношення основних типів гніздових колоній

Аналіз розташування основних поселень бакланів української популяції в Азово-Чорноморському регіоні, де орнітологічні дослідження були найбільш регулярними, виявив загальні тенденції, показані на рис. 8. За літературними даними (Siokhin et al., 2016) відомо, що з різних причин існуюча флуктуація чисельності цілком може позначатися і на співвідношенні колоній різного типу – на деревах та наземних. У періоди стійкого зростання чисельності птахів (1986-1994 і 2002-2008 рр.) спостерігається практично одночасне зростання колоній наземного і деревного типів. Упродовж останніх 15 років (після 2009 року) різке зростання чисельності деревних колоній супроводжується стійким зниженням числа гнізд у наземних колоніях. Причиною цього явища можуть бути як абіотичні чинники (підтоплення колоній, знищення гніздопридатних територій під час весняного льодоходу), так і біотичні (хижаки – вовки, шакали, бродячі собаки) та антропогенні (наприклад, як збирання яєць місцевими жителями для вигодовування свиней в наземних колоніях баклана), але встановлення таких причин є темою окремого дослідження.

Чисельність птахів, що гніздяться на техногенних спорудах, в найменшій мірі була схильна до коливань в силу незмінної площі та фіксованої ємності таких споруд (оскільки площа та ємність фіксовані, а кількість гнізд хоча й може бути різною, амплітуда коливань мінімальна у порівнянні з, наприклад, наземними колоніями). Основні причини зниження числа гнізд пов'язані з необхідністю і обов'язковістю проведення регламентних робіт з очищення опор ліній електропередачі на Каховському водосховищі та газових вишок в Азовському морі. Відсоток, який складав даний тип гніздування, традиційно був низьким (4,2-3,0% від гніздової популяції в 13514-57447 пар у 1995-2007 рр.). Однак, проведена нами у 2021 р. ревізія гніздових поселень показала, що частка гнізд цього типу становила вже 14,8% при практично незмінній з 2012 р. кількості гнізд (бл. 1500); це сталося через зменшення загальної кількості гнізд (з 50385 гніздових пар у 2012 р. до 33083 гніздових пар у 2021 р.).



Рис. 7. Великий баклан в Азово-Чорноморському регіоні України (типи гніздових поселень)
Fig. 7. The Great Cormorant in the Azov-Black Sea region of Ukraine (types of nesting colonies)

Неоднорідність проведених в Україні обліків птахів в різні роки не дозволяє простежити домінування різних типів гніздування, проте в окремі сезони (1985, 1995, 2007, 2012, 2021 рр.) колонії бакланів були охоплені максимально, даючи можливість показати динаміку їх біотопічного розподілу (рис. 8).

Отже, можна констатувати (рис. 8) поступове збільшення частки деревних гніздових поселень і зниження чисельності птахів у наземних колоніях.

У 2012 році в Україні були проведені обліки гніздових колоній бакланів, що охопили понад 90% всіх відомих поселень, у 2021 р. нами (Сидоренко, 2022) було проведено ревізію сучасного стану поселень виду в регіоні (табл. 1).

Таблиця 1. Характеристика гніздових колоній великого баклана в Азово-Чорноморському регіоні України станом на 2021 рік

Table 1. Characteristics of Great Cormorant nesting colonies in the Azov-Black Sea region of Ukraine as of 2021

Тип колонії / Colony type	всього / total	станом на 2021 р. / as of 2021			
		жила / inhabited	ймовірно жила / probably inhabited	нежила / uninhabited	ймовірно нежила / probably uninhabited
наземна / terrestrial	34	7	1	25	1
деревна / arboreal	32	12	3	16	1
техногенна / technogenic	6	4	-	2	-
Всього / Total	72	23	4	43	2

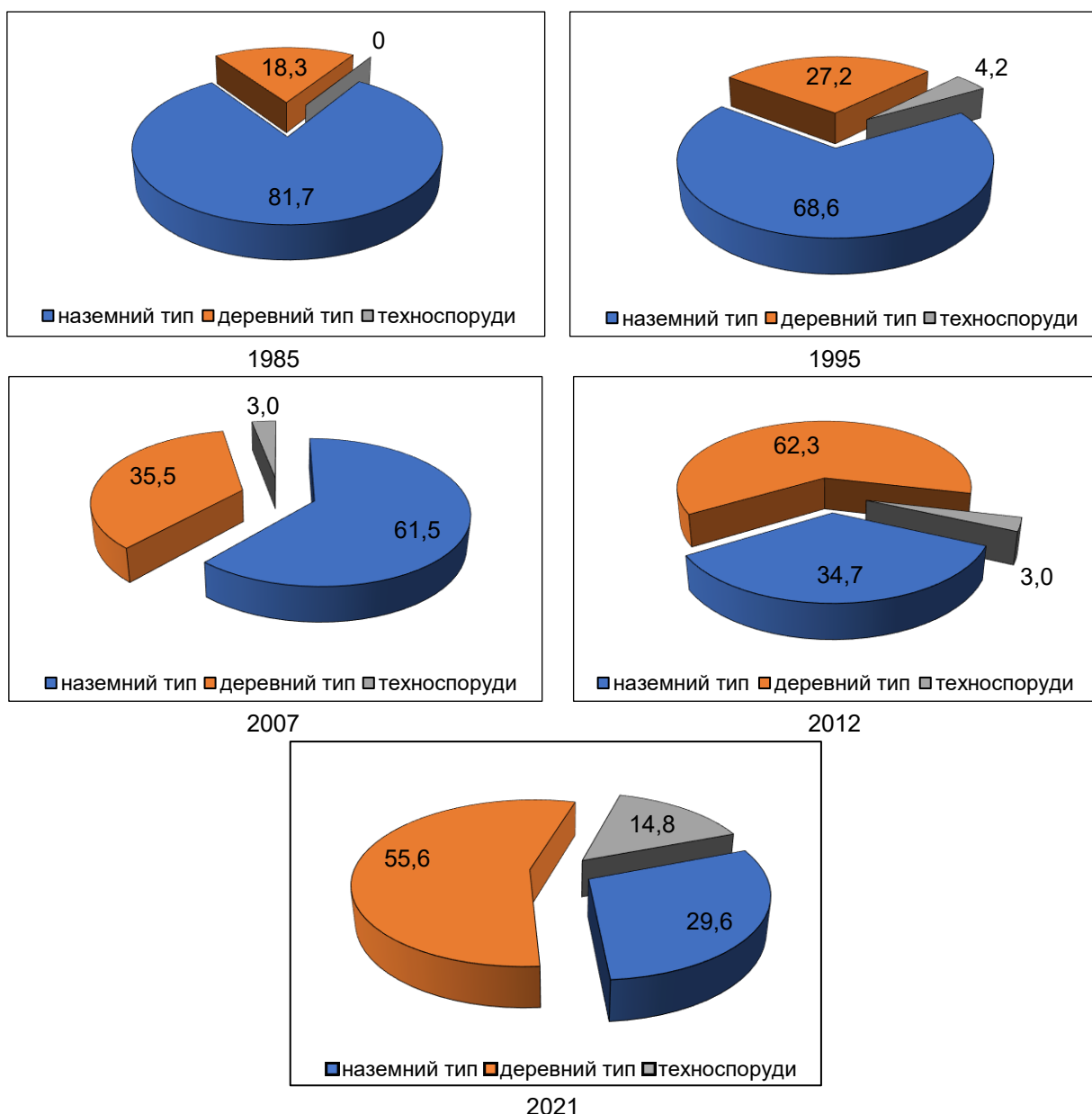


Рис. 8. Характеристика основних типів гніздових колоній великого баклана в роки максимальної вивченості виду (% від загальної чисельності гнізд) (Siokhin et al., 2016; наші дані)

Fig. 8. Characteristics of the main types of Great Cormorant nesting colonies during the years of peak research on the species (% of total nest numbers) (Siokhin et al., 2016; our data)

З 72 відомих колоній у 2021 році жилими / ймовірно жилими були 27 (37,5%), і їх аналіз показав домінування деревних поселень, як за чисельністю птахів, так і за кількістю колоній (табл. 2).

Вплив площі островів та ізолюваності колоній на чисельність великого баклана

Площа острова, де зафіксовано наземне гніздування бакланів, певною мірою впливає на чисельність птахів у колонії. Очевидно, що острови з більшою площею придатних для гніздування ділянок привабливіші для формування великих колоній.

Для деяких великих островів (наприклад Коянли на Східному Сиваші) або острівних систем (острови урочища Маслини, Лебедіні острови), які представляють собою кілька ділянок, придатних для гніздування, в розрахунок бралися тільки зайняті бакланами острови, а не загальна площа архіпелагу.

Нарешті, найбільшу складність представляють колонії, розташовані на певних ділянках піщаних кіс (коса Крива, коса на оз. Чірніне на Кінбурнському півострові). Тут площа гніздової ділянки визначалася до найбільш вузької ділянки суші, що з'єднує колонію бакланів з материковою частиною коси.

Таблиця 2. Характеристика типів жилих гніздових колоній баклана в Азово-Чорноморському регіоні України в 2021 р.

Table 2. Characteristics of types of inhabited Great Cormorant nesting colonies in the Azov-Black Sea region of Ukraine in 2021

Тип колонії / Colony type	Кількість колоній / Number of colonies		Кількість птахів / Number of birds	
	абс. / abs.	%	абс. / abs.	%
наземна / terrestrial	8	29,6	5071	15,3
деревна / arboreal	15	55,6	26527	80,2
техногенна / technogenic	4	14,8	1485	4,5
Всього / Total	27	100	33083	100

З'ясувалося, що для великих бакланів, площа острова, на якому розміщена колонія, може коливатися в широких межах – від 0,1 до 68 га, склавши в середньому 11,7 га (StD = 14,2; Cv = 120,7%). При цьому простежується помітна пряма кореляція між чисельністю гнізд в колонії і площею острова ($r = 0,57$; рис. 9).

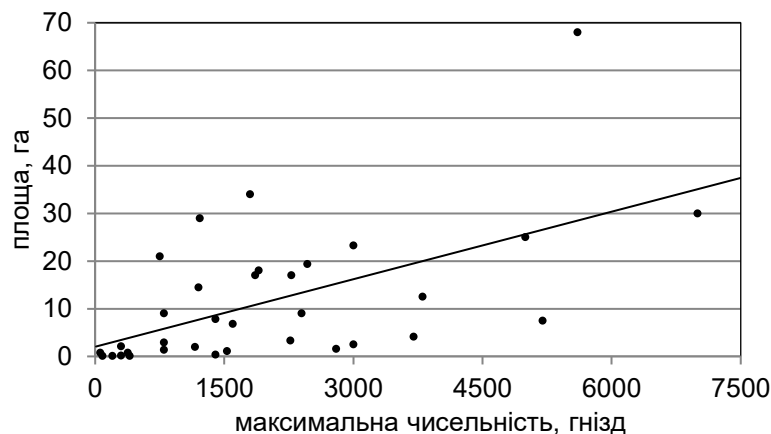


Рис. 9. Площа островів ($n = 34$) і максимально зареєстрована чисельність гнізд баклана на них в Азово-Чорноморському регіоні в 1976-2012 рр.

Fig. 9. Island area (Y axis) ($n = 34$) and maximum recorded number of cormorant's nests (X axis) on them in the Azov-Black Sea region from 1976 to 2012

Зважаючи на значний вплив фактору турбування на стабільність розташування колоній, їх чисельність та успішність розмноження, було проаналізовано такі параметри, як відстань від поселень птахів до материка та до людського житла. Близькість колоній бакланів до материкової частини зазвичай робить їх доступними для наземних хижаків і людей. Острови з колоніями бакланів, розташовані менш ніж за 500 м від основного берега (Кирилівські острови, урочище Маслини, Обитічна коса), з високою ймовірністю можуть з'єднуватися з материком під час згінно-нагінних явищ або зниження рівня води через інші фактори. Геоморфологічна картина Азово-Чорноморського регіону показує відсутність придатних для бакланів островів, розташованих від материкової суші більш, ніж в 5 км. Таким чином, проаналізувавши колонії на 34 островах регіону, відзначимо, що вони віддалені від корінного берега на відстань від 300 м до 4,9 км, в середньому склавши 1,6 км (StD = 4,9; Cv = 77,3%). Виявлено помірний зв'язок між максимально зареєстрованою чисельністю птахів на острові та його віддаленням від материка ($r = 0,43$; рис. 10).

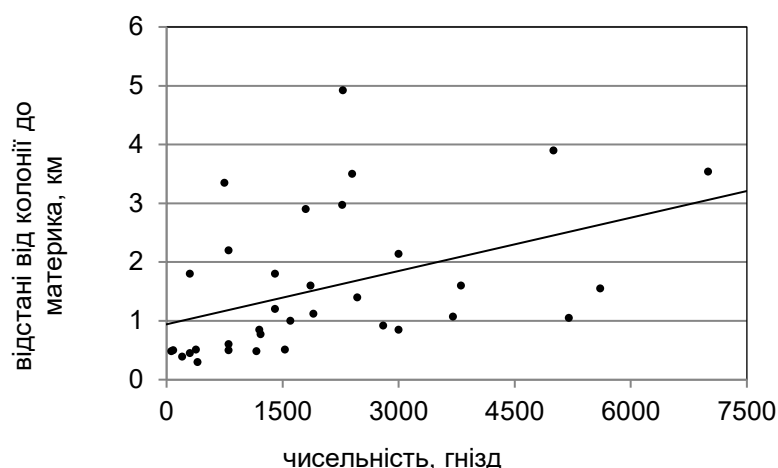


Рис. 10. Розмір колонії великого баклана і відстань до материка
 Fig. 10. Colony size of the Great Cormorant (Y axis) and distance to the mainland (X axis)

Відстань колоній бакланів від житла людини також варіює в широких межах (від 700 м до 23 км), в середньому склавши 5,6 км (StD = 4,2; Cv = 75,9%) і показавши помітний зв'язок чисельності гнізд в колонії з відстанню, на яку вона віддалена ($n = 34$; $r = 0,55$; рис. 11).

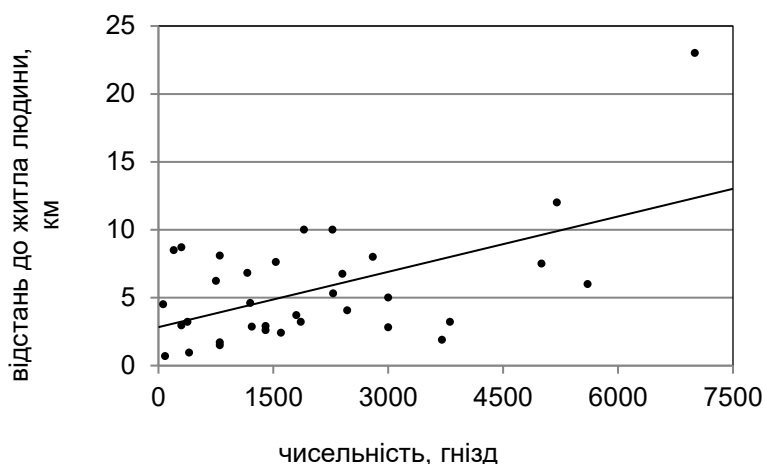


Рис. 11. Розмір колонії великого баклана (максимальна чисельність) і віддаленість від житла людини
 Fig. 11. Colony size of the Great Cormorant (maximum count) and distance from human habitation

Оцінка ролі антропогенних факторів у формуванні гніздових поселень

Однак, абсолютні показники, що описуються цією залежністю, не в повній мірі характеризують гніздову поведінку бакланів при виборі місця розташування колонії. Безумовний вплив антропогенного чинника позначається в першу чергу на сталості місць утворення колоніальних поселень птахів, що можна простежити на 37 гніздових ділянках. Для аналізу обрані гніздові території, в яких динаміка чисельності та періодичність існування колоній простежені не менше, ніж за десятирічний період, а початком таких спостережень служать дати першої реєстрації виду на гніздування для конкретної ділянки. Під періодичністю гніздування ми розуміємо індекс сталості, розрахований як відношення кількості років з доведеним гніздуванням в поточному сезоні до загальної кількості сезонів спостережень. Відзначимо, що в Азово-Чорноморському регіоні існують 6 місць постійного гніздування бакланів. Так, за 38 років спостережень на Лебединих островах, баклани гніздилися тут щорічно, що, безумовно, пов'язано з існуючим режимом охорони заповідника. Безперервно протягом 28 років вид гніздився на островах Коянли (Східний Сиваш) і 22 років на о. Китай (Центральний Сиваш) (Siokhin et al., 2016; наші дані), що можна пояснити достатньою

ізолюваністю цих угідь. Близьке розташування до житла людини і доступність деяких островів роблять їх місцями вкрай нерегулярного або навіть випадкового гніздування. Така картина простежується на Генічеських островах (за 29 років спостережень птахи гніздилися тут лише двічі) (Siokhin et al., 2016; наші дані) і на острові Бердянської коси (2 сезони з 15) (Сидоренко, 2022). Таким чином, індекс сталості гніздових колоній для 37 ділянок в Азово-Чорноморському регіоні лежить в межах від 0,1 до 1,0, склавши в середньому 0,54 (StD = 0,3; Cv = 55,7%) і показав помітну кореляцію з віддаленістю від житла людини ($r = 0,59$; рис. 12).

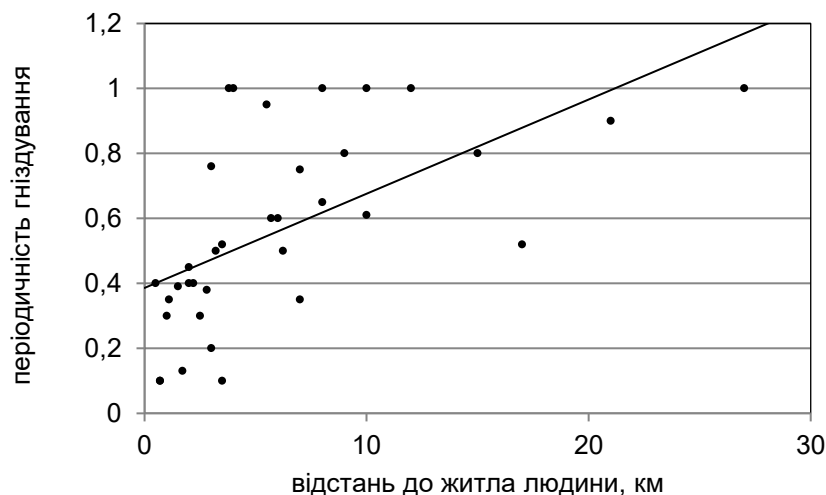


Рис. 12. Періодичність гніздування бакланів на островах, різновіддалених від житла людини

Fig. 12. Periodicity of cormorant nesting on islands (Y axis) at various distances from human habitation (X axis)

На сталість вибору бакланом місць гніздування впливає також і розмір колонії. Практично всі колонії бакланів, чисельністю понад 2000 гнізд мали індекс сталості вище 0,5 ($n = 37$; $r = 0,67$; рис. 13).

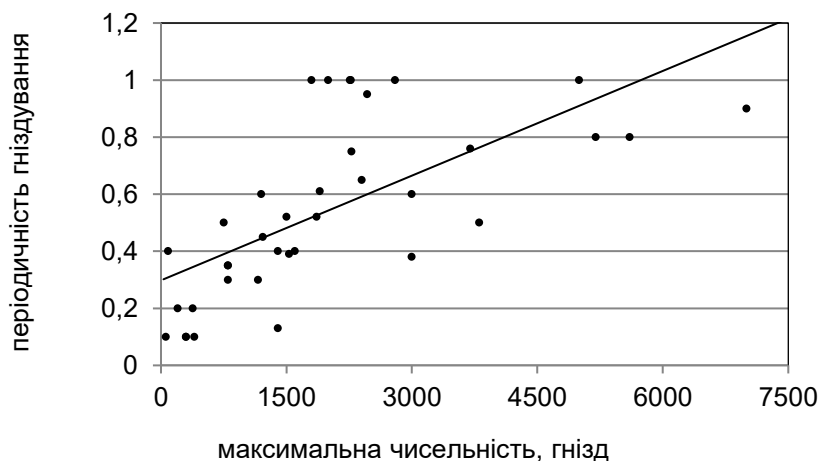


Рис. 13. Періодичність гніздування та розмір гніздових колоній

Fig. 13. Periodicity of nesting (Y axis) and size of nesting colonies (X axis)

Причинами цього (ймовірно, але поки не доведено) може бути те, що баклани займають велику площу, яка природним чином містить неоднорідні умови. І така колонія не зникає одночасно, а якась її частина може зберегтися, демонструючи сталість гніздування в цілому. Тому в нас не склалося єдиної думки, що пояснює існування такої залежності, оскільки в повній мірі невідомий механізм реакції птахів з великих колоній на такі лімітуючі фактори, як антропогенний прес, конкуренція та хижацтво.

Підсумовуючи, нами було показано, які баклан має уподобання при виборі місця гніздування за такими ключовими параметрами, як чисельність колонії та періодичність гніздування. Звісно, що

таких чинників значно більше. Це і наявність деревних порід, що також може бути однією з переваг, оскільки дає можливість для розміщення гнізд за недостатніх для гніздування умов рельєфу; вплив хижаків – вовків, шакалів, бродячих собак, лисиць; антропогенний вплив; соціальна структура колонії; сезонний перерозподіл між локалітетами; рельєф, а щодо його впливу багато незрозумілих речей (не догма – обирати підвищені ділянки, інколи до третини колонії чомусь будували гнізда в пониженні); таймінг зайняття місця в колонії від центру до периферії, або від верхніх ярусів до нижніх тощо. Існує дуже багато питань, які ще належить вивчити в майбутньому а в даній статті представлений результат, побудований на матеріалі, яким ми володіємо на сьогодні. Тому вивчення впливу вищезгаданих чинників має стати напрямком наших подальших досліджень.

Подяки

Автор висловлює вдячність своєму науковому керівнику, канд. біол. наук, доценту Горлову П.І. за допомогу в зборі польових даних, проведенні кількісних обліків, а також за корисні зауваження та поради під час підготовки рукопису статті. Особливу подяку висловлюємо завідувачу відділом моніторингу та охорони тваринного світу Інституту зоології імені І.І. Шмальгаузена НАН України, канд. біол. наук, с.н.с. Костюшину В.А. за надання додаткової цінної інформації стосовно просторово-біотопічного розподілу виду в регіоні.

Список літератури / References

- Горлов, П.І., Сидоренко, А.І., Сіохін, В.Д. (2015а). Сучасний статус великого баклана (*Phalacrocorax carbo*) на островах Каховського водосховища. *Zoocenosis–2015. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах*. Матеріали VIII Міжнародної наукової конференції. Ліра, Дніпропетровськ, 219–221. [Horlov, P.I., Sydorenko, A.I., Siokhin, V.D. (2015a). Current status of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) on the islands of the Kakhovka Reservoir. *Zoocenosis–2015: Biodiversity and the Role of Animals in Ecosystems*. Materials of the VIII International Scientific Conference. Lyra, Dnipropetrovsk, 219–221]. (in Ukrainian)
- Горлов, П.І., Сіохін, В.Д. (2015). Загроза зникнення деревних насаджень на території ландшафтного заказника «Коса Обитічна» через гніздові поселення баклана великого (*Phalacrocorax carbo*). *Мелітопольські краєзнавчі читання*. Матеріали II регіональної науково–практичної конференції (11 грудня 2014 р., Мелітополь). Мелітопольський міський краєзнавчий музей, МДПУ, Спілка краєзнавців Мелітопольщини, Мелітополь, 12–18. [Horlov, P.I., Siokhin, V.D. (2015). Threat of tree loss in the Obytichna Spit landscape reserve due to nesting settlements of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*). *Melitopol Local History Readings*. Materials of the II Regional Scientific-Practical Conference (December 11, 2014, Melitopol). Melitopol City Museum of Local History, MDPU, Union of Local Historians of Melitopol Region, Melitopol, 12–18]. (in Ukrainian)
- Горлов, П.І., Сіохін, В.Д., Костюшин, В.А. (2015б). Великий баклан (*Phalacrocorax carbo*) на Обитічній косі Азовського моря. *Вісник запорізького національного університету. Біологічні науки*, 2, 33–69. [Horlov, P.I., Siokhin, V.D., Kostyushin, V.A. (2015b). Great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) on the Obitochynaya Spit of the Azov Sea. *Bulletin of the Zaporizhzhia National University. Biological Sciences*, 2, 33–69]. (in Ukrainian)
- Сидоренко, А.І. (2015). Великий баклан (*Phalacrocorax carbo*) та мартин жовтоногий (*Larus cachinnans*) на Сиваші: а чи є конкуренція? *Біологія: від молекули до біосфери*. Матеріали X Міжнародної конференції молодих учених (2–4 грудня 2015 р., Харків). ФОП Шаповалова Т.М., Харків, 184–185. [Sydorenko, A.I. (2015). Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and Yellow-legged Gull (*Larus cachinnans*) on Syvash: Is there competition? *Biology: From Molecule to Biosphere*. Proceedings of the X International Conference of Young Scientists (December 2–4, 2015, Kharkiv). FOP Shapovalova T.M., Kharkiv, 184–185]. (in Ukrainian)
- Сидоренко, А.І. (2022). Сучасний стан популяції баклана великого (*Phalacrocorax carbo* L.) в Азово-Чорноморському регіоні України. *Бранта: Збірник наукових праць Азово-Чорноморської орнітологічної станції*, 24, 23–46. [Sydorenko, A.I. (2022). Current state of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo* L.) population in the Azov-Black Sea region of Ukraine. *Branta: Collection of Scientific Papers of the Azov-Black Sea Ornithological Station*, 24, 23–46]. (in Ukrainian)
- Сидоренко, А.І., Сіохін, В.Д. (2016). Гніздування великого баклана (*Phalacrocorax carbo*) на техногенних спорудах в Україні. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія*, 24(2), 308–316. [Sydorenko, A.I., Siokhin, V.D. (2016). Nesting of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) on

- anthropogenic structures in Ukraine. *Bulletin of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 24(2), 308–316]. <http://dx.doi.org/10.15421/011640> (in Ukrainian)
- Andriushchenko, Y.A., Siokhin, V.D., Chernychko, R.N., Matsura, A.V. (2000). Central Syvash. In *Abundance and distribution of nesting waterfowl in the wetlands of the Azov-Black Sea coast of Ukraine* (Ed. V. D. Siokhin), pp. 217–250. Melitopol, Kyiv: Branta.
- Chernychko, R.N. (2008). Current state of Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) nesting sites in the Molochnyi Liman wetland. *Branta: Collection of Papers of the Azov-Black Sea Ornithological Station*, 11, 113–121.
- Collas, M., Burgun, V. (2011). Development of great cormorant population (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in North-East France – Synthesis of long-term monitoring (1997–2008). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 403, 5. <https://doi.org/10.1051/kmae/2011061>
- Horlov, P. I., Siokhin, V. D., Belashkov, I. D. (2016). Kakhovka Reservoir in the area of Enerhodar. The role of various wetlands for the nesting population of the Great Cormorant in Ukraine. In *The Great Cormorant (Phalacrocorax carbo) in Ukraine: Abundance, territorial distribution, and changes* (Eds. V.A. Kostyushyn, P.I. Horlov, V.D. Siokhin). I.I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 182–189. (Proceedings of the Zoological Journal, Special Issue 34).
- Jepsen, N., Olesen, T. (2013). Cormorants in Denmark: Re-enforced management and scientific evidence. In *Human–Wildlife Conflicts in Europe: Fisheries and Fish-eating Vertebrates as a Model Case*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 165–183.
- Klimaszyk, P., Rzymiski, P. (2016). The complexity of ecological impacts induced by great cormorants. *Hydrobiologia*, 771(1), 13–30. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2618-1>
- Mainwaring, M.C. (2015). The use of man-made structures as nesting sites by birds: A review of the costs and benefits. *Journal of Nature Conservation*, 25, 17–22. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2015.02.007>
- Nikolov, I., Shurulinkov, P., Borisov, B. (2014). Status of the breeding population of Great Cormorants in Bulgaria in 2012. In *Breeding numbers of Great Cormorants Phalacrocorax carbo in the Western Palearctic, 2012-2013* (Eds. T. Bregnballe et al.). Danish Centre for Environment and Energy, Aarhus University, 78–81.
- Petrovych, Z.O., Redinov, K.A. (2016). Kinburn Peninsula and Berezan Island. The role of various wetlands for the nesting population of the Great Cormorant in Ukraine. In *The Great Cormorant (Phalacrocorax carbo) in Ukraine: Abundance, territorial distribution, and changes* (Eds. V.A. Kostyushyn, P.I. Horlov, V.D. Siokhin). I.I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 32–34. (Proceedings of the Zoological Journal, Special Issue 34).
- Rudenko, A.H., Ardamatskaia, T.B., Yaremchenko, O.A. (2008). Long-term monitoring of Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) colonies in the northern Black Sea bays. *Branta: Collection of Papers of the Azov-Black Sea Ornithological Station*, 11, 43–60.
- Šćiban, M., Đorđević, I., Stanković, D., et al. (2014). Status of the breeding population of Great Cormorants in Serbia in 2012. In *Breeding numbers of Great Cormorants Phalacrocorax carbo in the Western Palearctic, 2012-2013* (Eds. T. Bregnballe et al.). Danish Centre for Environment and Energy, Aarhus University, 194–197.
- Siokhin, V.D. (2008). Distribution and abundance of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) on the northwestern coast of the Sea of Azov and in Syvash. *Branta: Collection of Papers of the Azov-Black Sea Ornithological Station*, 11, 66–88.
- Siokhin, V.D., Kostyushyn, V.A., Horlov, P.I., Sydorenko, A.I. (2016). Nesting habitats of the Great Cormorant. History of settlement, current distribution, and population dynamics during the nesting period, types of Great Cormorant colonies. In *The Great Cormorant (Phalacrocorax carbo) in Ukraine: Abundance, territorial distribution, and changes* (Eds. V.A. Kostyushyn, P.I. Horlov, V.D. Siokhin). I.I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 32–34. (Proceedings of the Zoological Journal, Special Issue 34).
- Szinai, P. (2014). Status of the breeding population of Great Cormorants in Hungary in 2013. In *Breeding numbers of Great Cormorants Phalacrocorax carbo in the Western Palearctic, 2012-2013* (Eds. T. Bregnballe et al.). Danish Centre for Environment and Energy, Aarhus University, 121–125.
- The Third Planet. (2024). *Area Calculator Tool By Maps*. <https://3planeta.com/googlemaps/google-maps-area-calculator-tools.html> (Accessed: October 25, 2024)
- Volponi, S. (1999). Reproduction of a newly-established population of the Great Cormorant in Northeastern Italy. *Waterbirds*, 22(2), 263–273. <https://doi.org/10.2307/1522214>
- Yakovlev, M.V. (2008). Current state of the Great Cormorant population in the Danube Biosphere Reserve. *Branta: Collection of Papers of the Azov-Black Sea Ornithological Station*, 11, 122–125.

Typology of Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) Nesting Colonies in the Azov-Black Sea Region of Ukraine

A.I. Sydorenko

This study presents an analysis of the nesting settlement typology of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) in the Azov-Black Sea region of Ukraine. It was established that cormorants actively utilize a wide range of habitats for colony establishment, with a preference for natural islands of marine, riverine, and lagoon origin, where optimal conditions for successful nesting are formed. The choice of nesting sites is influenced by the availability of building materials, elevation above water level, distance from the mainland, and the presence of protection from predators. Cormorants build their nests on sandy-shell, clay, and rocky islands, as well as within vegetation cover, selecting trees, shrubs, and reeds.

A particularly interesting aspect is the cormorants' ability to adapt to nesting on man-made structures such as gas platforms, power line pylons, and sunken ships. This phenomenon is becoming increasingly widespread due to the limited availability of natural nesting sites, which is a consequence of anthropogenic impact, and reflects the species' adaptation to environmental changes. An analysis of 72 colonies revealed that the number of birds significantly increases on artificial structures despite the annual removal of nests during maintenance operations. Cormorants demonstrate high resilience to such interventions, rebuilding their colonies even after destruction.

The study also examined the influence of various factors on nest site selection, including island area, availability of building materials, elevation above water level, and distance from the mainland and human settlements. A direct correlation was found between the number of nests and the size of the nesting territory. Additionally, it was noted that colonies located on islands closer to the mainland face higher risks due to increased accessibility for predators and humans.

This research provides new insights into the nesting ecology of the Great Cormorant in Ukraine and highlights the importance of further studies on the impact of artificial structures on the species' nesting behavior.

Key words: Great Cormorant, nesting habitats, Azov-Black Sea region, nest suitability of the area, islands, colonial nesting

Cite this article: Sydorenko A.I. (2025). Typology of Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) Nesting Colonies in the Azov-Black Sea Region of Ukraine. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 44, p. 95-112. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-8> (in Ukrainian)

About the author:

Sydorenko A.I. – Bogdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Naukovoho Mistechka Str. 59, Zaporizhzhia, 69000, Ukraine; a.sidorenko1991@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0009-3440-5587>

Received: 08.11.2024 / Revised: 20.01.2025 / Accepted: 15.02.2025

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-9
УДК: 595.766.43 (477)

Особливості біології жуків родини Ptinidae – ксилобійонтів листяних дерев у лісостеповій зоні Лівобережної України

В.В. Терехова

У лісостеповій зоні Лівобережної України виявлено 30 ксилобійонтичних видів з родини Ptinidae, що розвиваються на листяних деревах. Власними зборами впродовж 2005-2021 років та колекційними матеріалами Музею природи Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна та Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена на досліджуваній території підтверджено знаходження 28 видів. Проаналізована трофічна спеціалізація ксилобійонтичних видів Ptinidae, виділено 4 трофічні групи. До ксилофагів віднесено 19 видів (63%), сапрофагів – 5 видів (17%), міцетофагів – 4 види (13%), ксиломіцетофагів – 2 види (7%). Методом інкубації в лабораторії за допомогою фотоеклекторів виявлені рослини-господарі для 21 виду. Найбільша кількість видів Ptinidae розвивається на дубі звичайному *Quercus robur* – 11 видів, на другому місці липа *Tilia cordata*, що є рослиною-господарем для восьми видів Ptinidae. Решта видів деревних рослин є господарями для меншої кількості видів шашлів: *Acer* sp. (2 види) *Alnus glutinosa* (4 види), *Betula pendula* (5 видів), *Corylus avellana* (2 види), *Fraxinus excelsior* (4 види), *Populus tremula* (2 види), *Salix alba* (3 види), *Ulmus* sp. (2 види). Сутінкова та нічна активність і літ на світло відзначені для 12 видів: *Ptinus rufipes* (A. G. Olivier, 1790), *P. subpillosus* (Sturm, 1837), *Cacotemnus rufipes* (Fabricius, 1792), *Hemicoelus canaliculatus* (C. G. Thomson, 1863), *Gastrallus immarginatus* (P. W. J. Muller, 1821), *G. laevigatus* (A. G. Olivier, 1970), *Priobium carpini* (Herbst, 1793), *Oligomerus brunneus* (Olivier, 1790), *O. retowskii* (Schilsky, 1898), *Dorcatoma chrysomelina* (Sturm, 1837), *Ptinomorphus regalis* (Duftschmid, 1825), *Xyletinus pectinatus* (Fabricius, 1792).

Ключові слова: Ptinidae, ксилобійонти, ксилофаги, трофічна спеціалізація, рослина-господар, лісостепова зона, Лівобережна Україна

Цитування: Терехова В. В. Особливості біології жуків родини Ptinidae – ксилобійонтів листяних дерев у лісостеповій зоні Лівобережної України. Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44, с. 113-117. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-9>

Про автора:

Терехова В. В. – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022; v.terekhova@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-6655-9072>

Подано до редакції: 15.01.2025 / Прорецензовано: 17.02.2025 / Прийнято до друку: 27.04.2025

Вступ

Родина Ptinidae наразі об'єднує жуків, які традиційно розглядалися у складі двох окремих родин: Anobiidae (шашелі) і Ptinidae (облудники) і налічує у світовій фауні понад 2200 видів (Bell, Philips, 2011), а у фауні Палеарктики близько 820 видів (Borowski, Zahradnik, 2007). Більшість видів родини розвиваються в мертвій деревині, значна частина видів – в грибах, шишках, насінні, рослинних залишках, сухому гною, харчових продуктах, що зберігаються тощо. Деякі з видів Ptinidae мають важливе господарське значення як технічні шкідники деревини або харчових продуктів і саме такі види є найбільш детально дослідженими (Hinton, 1941, Unal et al., 2009 тощо). Проте, більшість видів є криптобійонтами, погано виявляються стандартними ентомологічними методами досліджень і через це дані щодо їх поширення та біології є фрагментарними.

Для України за даними різних авторів та «Каталогу жуків Палеарктики» (Borowski, Zahradnik, 2007) наводиться близько 120 видів з 38 родів. Територія України досліджена нерівномірно, більшість джерел присвячено вивченню Ptinidae заходу України, зокрема фауністичні роботи (Кравченко, 2013, Подобівський, 1997 Чумак та ін., 2015), описи окремих видів із зазначенням біології (Podobivsky, 1992), роботи екологічного напрямку (Іжик, Мателешко, 2013; Чумак, 2017). Загалом фауна та біологія Ptinidae Лівобережної України вивчена недостатньо, біологія переважної більшості видів в досліджуваному регіоні раніше детально не вивчалася, деякі дані щодо біології шашлів на досліджуваній території частково висвітлені у нашій попередній роботі (Terekhova, Drovalenko, 2011), але охоплюють лише одну підродину.

Найбільш численною екологічною групою Ptinidae є ксилобійонти види; вони розвиваються переважно в сухій мертвій деревині, деякі належать до серйозних шкідників технічної деревини

(Hinton, 1941; Unal et al., 2009). У лісах заселяють стовбури мертвих дерев, дупла, відмерлі гілки крони тощо і є важливим компонентом деревостанів, що сприяє розкладенню мертвої органіки й має велике значення у підтримці біорізноманіття та стабільності лісових екосистем.

В роботі проаналізовані види, що належать до екологічних груп облігатних та факультативних ксилобіонтів, що проходять розвиток в деревині, під корою та в товщі кори листяних дерев. Проміжне положення займають деякі види з роду *Dorcatoma*, що є облігатними міцетофагами і розвиваються плодових тілах ксилотрофних грибів, проте можуть розвиватися на межі з тканинами дерева.

Видові назви наводяться згідно «Каталогу твердокрилих Палеарктики» (Borowski, Zahradník, 2007).

Матеріал та методи дослідження

В основу публікації покладено результати багаторічних зборів авторки, також опрацьовані колекції Музею природи Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна та Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України.

Дослідження проводились у 2005-2021 роках. на території лісостепової зони Лівобережної України в межах трьох адміністративних областей – Харківської, Сумської та Полтавської. Об'єктом дослідження були твердокрилі родини *Ptinidae*, що є ксилобіонтами листяних дерев природних біотопів досліджуваного регіону – нагірної діброви, заплавних листяних лісів, байрачних лісів, а також антропогенних екосистем. Найбільша кількість матеріалу зібрана у свіжій кленово-липовій діброві на території НПП «Гомільшанські ліси».

Для встановлення трофічних зв'язків комах здійснювали ручний збір жуків з заселених в природі рослинних субстратів та виведення імаго в лабораторії. Для цього збирали зразки деревини, відмерлі гілки, ділянки стовбурів дерев, в яких розвивалися личинки. Частини дерев закладалися у виготовлені власноруч фотоеклатори, що були розміщені стаціонарно на біологічній станції Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна в с. Гайдари. Еклатори складалися з непрозорої камери та скляної пробірки, що освітлювалася природним світлом. Інкубація проходила у неопалюваних приміщеннях, за температурним режимом наближених до природних умов. Усі екземпляри комах, виведених у фотоеклаторах, збиралися з періодичністю 7-20 діб. Зібрані імаго жуків оброблялися в лабораторії відповідно до загальноприйнятих ентомологічних методик.

Також збір матеріалу здійснювався методом приманювання на світло, за допомогою ламп ДРВ потужністю 250 Ват.

Зібраний матеріал зберігається у колекції кафедри зоології ХНУ імені В. Н. Каразіна та частково у фондовій колекції Музею природи ХНУ імені В. Н. Каразіна.

Результати та обговорення

Для лівобережного Лісостепу України виявлено 30 ксилобіонтних видів *Ptinidae*, що розвиваються у листяних деревах. Власними зборами та колекційними матеріалами підтверджено знаходження 28 видів: *Ptinus fur* (Linnaeus, 1758), *P. rufipes* (Olivier, 1790), *P. villiger* (Reitter, 1884), *P. bicinctus* (Sturm, 1837), *P. subpillosus* (Sturm, 1837), *Anobium punctatum* (DeGeer, 1774), *Cacotemnus rufipes* (Fabricius, 1792), *Hemicoelus canaliculatus* (Thomson, 1863), *Gastrallus immarginatus* (Muller, 1821), *G. laevigatus* (Olivier, 1970), *Hadrobregmus pertinax* (Linnaeus, 1758), *Priobium carpini* (Herbst, 1793), *Oligomerus brunneus* (Olivier, 1790), *O. retowskii* Schilsky, 1898, *Dorcatoma dresdensis* (Herbst, 1792), *D. robusta* (Strand, 1938), *D. chrysomelina* (Sturm, 1837), *D. minor* (Zahradník, 1993), *D. substriata* (Hummel, 1829), *D. flavicornis* (Fabricius, 1792), *Xestobium rufovillosum* (DeGeer, 1774), *Ptinomorphus regalis* (Duftschmid, 1825), *P. imperialis* (Linnaeus, 1767), *Ptilinus fuscus* (Geoffroy, 1785), *P. pectinicornis* (Linnaeus, 1758), *Xyletinus ater* (Creutzer, 1796), *X. pectinatus* (Fabricius, 1792), *Pseudoptilinus fissicollis* (Reitter, 1877). Ще два види відомі з досліджуваного регіону лише за літературними даними: *Ptinus sexpunctatus* Panzer, 1789 (Белявцев, 2021) та *Hadrobregmus denticollis* (Creutzer, 1796) (Yakobson, 1905).

За особливостями харчування ми виділяємо 4 трофічні групи – ксилофаги, міцетофаги, ксиломіцетофаги, сапрофаги.

До групи ксилофагів віднесено 19 видів, які харчуються щільною мертвою деревиною. Ксилофаги є найбільшою групою за кількістю видів, (63 % від загальної кількості видів) і характеризуються значним різноманіттям способів життя. *Oligomerus brunneus* та *O. retowskii* заселяють сухі дерева та відмерлі ділянки деревини живих дерев: ділянки без кори в нижній частині стовбура, морозобійні рани, всохлі гілки крони. Ці види звичайні у нагірних дібровах Лісостепу і їхня

діяльність сприяє звільненню крон дерев від мертвих гілок і якнайшвидшому їх розкладанню. Такі види як *Cacotemnus rufipes*, *Hemicoelus canaliculatus* заселяють товщу деревини стовбурів та гілок, і трапляються досить часто як у природних екосистемах (нагірні та заплавні діброви, байрачні ліси), так і у трансформованих (сади, міські насадження). *Priobium carpini* та *Xestobium rufovillosum* здатні розвиватися у щільній деревині, проте, віддають перевагу деревині, частково зруйнованій грибами. Для деяких видів, наприклад, *Gastrallus immarginatus* відмічених розвиток у товщі кори стовбурів нещодавно повалених дерев. *Ptinomorphus regalis* та *P. Imperialis* розвиваються в сухих крихких гілках, прокладаючи ходи в товщі кори та деревині. Деякі види є більш вузькоспеціалізованими щодо рослин-господарів. Так, *Ptilinus fuscus*, віддає перевагу вербам та тополям, де розвивається переважно в товстих стовбурах. Деякі види, відомі за літературними даними як шкідники технічної деревини, у природних екосистемах нами не спостерігалися. *Anobium punctatum*, що заселяє мертву стару суху деревину різних листяних дерев, нами був відмічений лише у приміщеннях. Екземпляри *Hadrobregmus pertinax* на досліджуваній території відомі нам лише зі зборів позаминулого століття.

До групи сапрофагів (п'ять видів, 17%) відносяться види, що мешкають під корою, у товщі кори, у ходах ксилофагів, у сильно зруйнованій деревині й живляться рослинними рештками та різноманітною органікою, що розкладається. Вони є факультативними ксилобіонтами, і можуть розвиватися, окрім деревини, в інших рослинних субстратах. Це такі види з роду *Ptinus* як *P. fur*, *P. villiger*, *P. bicinctus*, *P. subpillosus*, а також *P. sexpunctatus*, відомий з досліджуваної території за літературними даними (Белявцев, 2021).

Екологічна група міцетофагів (13%) представлена 4 видами і включає представників роду *Dorcatoma*, що розвиваються в плодових тілах ксилотрофних грибів: *Dorcatoma dresdensis*, *D. robusta*, *D. minor*, *D. substriata*. Зазначені види є облігатними міцетобіонтами, їхнє знаходження в деревині можливо лише у пограничній зоні між плодовим тілом та тканинами дерева та у деревині, ураженій грибами.

До групи ксиломіцетофагів (2 види, 7%) належать види, що оселяються в деревині, що сильно зруйнована грибами, та не здатні розвиватися у щільній деревині. Так, *Dorcatoma chrysomelina* та *D. flavicornis* відмічені в деревині дуба, ураженій бурими гнилями.

У таблиці представлена інформація щодо видів Ptinidae, для яких встановлені рослини-господарі на досліджуваній території шляхом виведення з заселених дерев.

Таблиця 1. Трофічна спеціалізація ксилобіонтних Ptinidae у лісостеповій зоні Лівобережної України
Table 1. Trophic specialization of xylobiont ptinid beetles in the forest-steppe of Left-Bank Ukraine

Вид / Species	Трофічна спеціалізація / Trophic specialization	Рослини-господарі / Host plants									
		<i>Acer</i> sp.	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Populus tremula</i>	<i>Salix alba</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Ulmus</i> sp.
<i>Dorcatoma chrysomelina</i>	Ксиломіцетофаг						+				
<i>D. dresdensis</i>	Міцетофаг			+			+				
<i>D. flavicornis</i>	Ксиломіцетофаг						+		+		
<i>D. minor</i>	Міцетофаг			+							
<i>D. robusta</i>	Міцетофаг			+			+	+			
<i>D. substriata</i>	Міцетофаг					+					
<i>Gastrallus immarginatus</i>	Ксилофаг					+	+				
<i>Oligomerus brunneus</i>	Ксилофаг		+			+	+				
<i>O. retowskii</i>	Ксилофаг					+					
<i>Ptinus rufipes</i>	Ксилофаг		+				+			+	+
<i>P. bicinctus</i>	Сапрофаг						+				
<i>P. subpillosus</i>	Сапрофаг						+			+	
<i>P. villiger</i>	Сапрофаг									+	
<i>Priobium carpini</i>	Ксилофаг									+	

Вид / Species	Трофічна спеціалізація / Trophic specialization	Рослини-господари / Host plants									
		<i>Acer sp.</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Populus tremula</i>	<i>Salix alba</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Ulmus sp.</i>
<i>Pseudoptilinus fissicollis</i>	Ксилофаг									+	
<i>Ptilinus fuscus</i>	Ксилофаг							+	+		
<i>Ptinomorphus regalis</i>	Ксилофаг									+	
<i>Xestobium rufovillosum</i>	Ксилофаг						+				
<i>Xyletinus pectinatus</i>	Ксилофаг				+						
<i>Cacotemnus rufipes</i>	Ксилофаг	+	+	+	+				+	+	
<i>Hemicoelus canaliculatus</i>	Ксилофаг	+	+	+			+			+	+

Найбільша кількість видів жуків трофічно пов'язана з дубом *Quercus robur* – на ньому розвивається 11 видів шашлів. На другому місці липа *Tilia cordata*, що є рослиною-господарем для 8 видів Ptinidae. Решта видів деревних рослин є господарями для меншою кількості видів шашлів (табл. 1). Наведена інформація щодо кормових рослин не є вичерпною, проте на даний момент це є найбільш повною трофічною характеристикою родини на досліджуваній території, що має підтвердження за сучасними спостереженнями.

Сутінкова та нічна активність і літ на світло відзначені для 12 видів: *Ptinus rufipes*, *P. subpillosus*, *Hemicoelus canaliculatus*, *Cacotemnus rufipes*, *Gastrallus immarginatus*, *G. laevigatus*, *Oligomerus brunneus*, *O. retowskii*, *Priobium carpinii*, *Dorcatoma chrysomelina*, *Ptinomorphus regalis*, *Xyletinus pectinatus*.

Висновки

У лівобережному Лісостепу України виявлено 30 видів Ptinidae, що пов'язані у своєму розвитку з листяним деревам. Власними зборами та колекційними матеріалами підтверджено знаходження 28 видів. Виділено 4 типи трофічних груп, серед яких найбільшою є група ксилофагів (63 %). Для 21 виду виявлено кормові об'єкти на досліджуваній території, найбільша кількість видів жуків розвивається на дубі *Quercus robur* та липі *Tilia cordata*.

Список літератури / References

- Белявцев, М. (2021). Екологічні угруповання ксилобонтних твердокрилих (Insecta: Coleoptera) у свіжій діброві Національного природного парку «Гомільшанські ліси» (Харківська область, Україна). *Вісті Харківського ентомологічного товариства*, 29 (2), 31-39. [Bieliavtsev, M. (2021). Ecological groups of xylobiont beetles (Insecta: Coleoptera) in the fresh oak forest of the National Nature Park 'Gomilshanski Lisy' (Kharkiv Region, Ukraine). *The Kharkov Entomological Society Gazette*, 29 (2), 31-39]. (In Ukrainian) <https://doi.org/10.36016/KhESG-2021-29-2-3>
- Кравченко, О. (2013). Огляд твердокрилих надпродина Bostrichoidea (Coleoptera) Шацького національного природного парку. *Наук. зап. Держ. природознавч. музею*, 29, 105-112. [Kravchenko, O. (2013). Review of the beetles of superfamily Bostrichoidea (Coleoptera) of Shatsk National nature Park. *Proceedings of the State Natural History Museum*, 29, 105-112]. (In Ukrainian)
- Іжик, Г., Мателешко, О. (2014). Роль жуків-ксилофагів у букових природних лісах і пралісах. *Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету*, 1, 60-64. [Izhyk, H., Mateleshko, O. (2014). The role of xylophagous beetles in natural beech forests and virgin forests. *Bulletin of the Dnipropetrovsk State Agrarian and Economic University*, 1, 60-64]. (In Ukrainian)
- Подобівський, С. (1997). Каталог фауни твердокрилих підродина Ernobiinae і Anobiinae (Anobiidae) заходу України. *Наук. зап. Держ. природознавч. музею*, 13, 69-78. [Podobivsky, S. (1997). Catalogue of fauna of Ernobiinae and Anobiinae beetles (Coleoptera, Anobiidae) from the west of Ukraine. *Proceedings of the State Natural History Museum*, 13, 69-78]. (In Ukrainian)
- Чумак, М. (2017). Трофічна структура угруповань сапроксилобонтних твердокрилих (Coleoptera) букових пралісів Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника. *Науковий вісник*

- Ужгородського університету. Серія: Біологія, 42, 60–65. [Chumak, M. (2017). Trophic structure of communities of saproxylic beetles (Coleoptera) beech virgin forests Uholka massif of Carpathian biosphere reserve. *Sci. Bull. Uzhhorod Univ. (Ser. Biol.)*, 42, 60–65]. (In Ukrainian)
- Чумак, М., Мателешко, О., Чумак, В., Варивода, М., Грицюк, І., Заморока, А., Мірутенко, В., Назаренко, В., Нікуліна, Т., Петренко, А., Різун, В., Середюк, Г., Сергі, Т., Тимочко, В., Турис, Е., Яницький Т. (2015). Таксономічний склад сапроксилобійонтих твердокрилих (Insecta, Coleoptera) Угольського масиву фауни Карпатського біосферного заповідника. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 38-39, 5–11. [Chumak, M., Mateleshko, O., Chumak, V., Varyvoda, M., Hrytsiuk, I., Zamoroka, A., Mirutenko, V., Nazarenko, V., Nikulina, T., Petrenko, A., Rizun, V., Seredyuk, G., Sergi, T., Tymochko, V., Turys, E., Yanytsky, T. (2015) Taxonomic composition of the saproxylic Coleoptera (Arthropoda: Insecta) fauna in Uholka division of Carpathian Biosphere Reserve. *Sci. Bull. Uzhhorod Univ. (Ser. Biol.)*, 38-39, 5–11]. (In Ukrainian)
- Bell, K., Philips, T. (2011). Molecular systematics and evolution of the Ptinidae (Coleoptera: Bostrichoidea) and related families. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 165, 88–108. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00792.x>
- Borowski, J., Zahradník, P. (2007). Family Ptinidae. In I. Löbl & A. Smetana (Eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera* (Vol. 4, pp. 328–362). Stenstrup, Denmark: Apollo Books.
- Hinton, H. (1941). The Ptinidae of economic importance. *Bulletin of Entomological Research*, 31, 331–381.
- Podobivsky, S. (1992). Biology and peculiarities of structure of furniture beetle *Dorcatoma obtrita* Logvinovskij (Coleoptera, Anobiidae) in Ukraine. *Vestnik Zoologii*, 6, 79–81.
- Terekhova, V., Drovalenko, A. (2011). Ptinid beetles (Coleoptera, Ptinidae) in the fauna of Ukraine. Subfamily Anobiinae. *Proceedings of the Zoological Museum*, 42, 58–75.
- Unal, S., Ozcan, E., Kaygin, A. (2009). Wood-destroying Coleopteran species in the historical buildings in Kastamonu, Turkey. *African Journal of Biotechnology*, 8(10), 2349–2355.
- Yakobson, G. (1905). *Beetles of Russia and Western Europe*. Publisher Devriena Company.

Biological peculiarities of ptinid beetles (Coleoptera, Ptinidae) – xylobionts of deciduous trees in the forest-steppe of Left-Bank Ukraine

V.V. Terekhova

In the forest-steppe zone of Left-Bank Ukraine, 30 xylobiont species of the Ptinidae family developing on deciduous trees were registered. Own collections during 2005-2021 and collection materials of the Museum of Nature of V. N. Karazin Kharkiv National University and I. I. Schmalhausen Institute of Zoology confirmed the presence of 28 species in the studied area. The trophic specialization of the Ptinidae xylobiont species was analyzed, 4 trophic groups were identified. 19 species (63%) were classified as xylophages, 5 species (17%) as saprophages, 4 species (13%) as mycetophages, and 2 species (7%) as xylomycetophages. The method of incubation in the laboratory using photoelectors revealed host plants for 21 species. Most Ptinidae species develop on pedunculate oak *Quercus robur* – 11 species, followed by linden *Tilia cordata*, which is a host plant for 8 Ptinidae species. The remaining woody plant species are hosts for a smaller number of ptinid species: *Acer* sp. (2 species) *Alnus glutinosa* (4 species), *Betula pendula* (5 species), *Corylus avellana* (2 species), *Fraxinus excelsior* (4 species), *Populus tremula* (2 species), *Salix alba* (3 species), *Ulmus* sp. (2 species). Nocturnal activity and flight into the light have been recorded for 12 species: *Ptinus rufipes* A. G. Olivier, 1790, *P. subpillosus* Sturm, 1837, *Cacotemnus rufipes* (Fabricius, 1792), *Hemicoelus canaliculatus* (C. G. Thomson, 1863), *Gastrallus immarginatus* (P. W. J. Muller, 1821), *G. laevigatus* (A. G. Olivier, 1970), *Priobium carpini* (Herbst, 1793), *Oligomerus brunneus* (Olivier, 1790), *O. retowskii* Schilsky, 1898, *Dorcatoma chrysomelina* Sturm, 1837, *Ptinomorphus regalis* (Duftschmid, 1825), *Xyletinus pectinatus* (Fabricius, 1792).

Key words: Ptinidae, xylobionts, xylophages, trophic specialization, host plant, forest-steppe zone, Left-Bank Ukraine

Cite this article: Terekhova V. V. (2025) Biological peculiarities of ptinid beetles (Coleoptera, Ptinidae) – xylobionts of deciduous trees in the forest-steppe of Left-Bank Ukraine. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 44, p. 113-117. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-9>

About the author:

Terekhova V.V. – V. N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, v.terekhova@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-6655-9072>

Received: 15.01.2025 / Revised: 17.02.2025 / Accepted: 27.04.2025

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-10
UDC: 576.895.122

Comparative ecological analysis of the trematode fauna of fishes of the reservoirs cascade on the Kura River within Azerbaijan

Y.V. Shakaraliyeva

In 2007-2022, in four reservoirs forming a cascade on the Kura River, 1243 fish of 30 species were examined for trematode infection using the method of complete parasitological dissection. For this purpose, 283 fish of 21 species were examined in the Shamkir Reservoir, 276 fish of 21 species in the Yenikend Reservoir, 341 fish of 25 species in the Mingchevir Reservoir, and 343 fish of 26 species in the Varvara Reservoir. As a result of the conducted research, 39 species of trematodes were found, of which 11 species parasitize in the lenses of the eyes, 9 species in the intestines, 4 species in the muscles and under the skin, one species each in the bloodstream, vitreous body, stomach, oral cavity and esophagus, urinary bladder, ureters, and kidneys, heart, brain, skin and fins, muscles and mesentery, walls of the swim bladder and kidneys, scales; 2 species at the metacercaria stage live in various tissues of fish, and in the adult stage – in the intestines of predatory fish. Among the found trematodes, 14 species use fish only as a definitive host, 23 species parasitize in fish only at the larval stage, completing their development in fish-eating birds, 2 species use various fish as a second intermediate host, and predatory fish as a definitive host. When comparing the studied reservoirs, it turned out that the greatest number of trematode species was found in fish from the relatively small Varvara Reservoir, where fish were infected with 27 trematode species. This is due to the fact that most of this reservoir is shallow, has a weak current and a lot of aquatic vegetation, which creates favorable conditions for the development of mollusks – the first intermediate hosts of trematodes, and also attracts fish-eating birds, which are the final hosts of many species of fish trematodes. Next in terms of the number of fish trematode species is the Mingchevir Reservoir, where 25 species were found in fish. It is the largest among the reservoirs we studied and has large areas with a slow current. In the fish of the Shamkir Reservoir, which is the second largest, 20 trematode species were noted, and in the relatively small Yenikend Reservoir, where there is a fast current, 17 species of fish trematodes were recorded. In each reservoir, the species composition of fish trematodes is richer in those areas where there is no fast current, overgrowing with aquatic vegetation is observed and fish-eating birds are present. It turned out that in reservoirs located close to each other, same species are found more often than in reservoirs located far from each other. Since previous studies, which were conducted by different authors in the 1950s, 1970s and 2000s, the species composition of fish trematodes in reservoirs that form a cascade on the Kura River has been significantly enriched. Among the trematodes found, 14 species are pathogenic for fish and 2 species are dangerous to humans.

Key words: fish, parasites, trematodes, Azerbaijan, Kura River basin, reservoirs

Cite this article: Shakaraliyeva Y.V. (2025) Comparative ecological analysis of the trematode fauna of fishes of the reservoirs' cascade on the Kura River within Azerbaijan. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, p. 118-130. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-10>

About the author:

Shakaraliyeva Y.V. – Azerbaijan Medical University, Rashid Behbutov Str., 134, Baku, Azerbaijan, AZ1014, bioloq@yahoo.com, <https://orcid.org/0000-0002-0653-7605>

Received: 27.01.2025 / Revised: 12.04.2025 / Accepted: 16.04.2025

Introduction

The Kura is the largest river in the South Caucasus, its length is 1515 km, and the catchment area is 188 thousand km². About 906 km of its length passes through the Republic of Azerbaijan. Here, a cascade consisting of the Shamkir, Yenikend, Mingchevir and Varvara reservoirs was built on the Kura. Table 1 provides data on the main indicators of these reservoirs based on the literature (Republic of Azerbaijan. National Atlas 2014; Mustafayev, 2023). It is clear from it that they were built at different times, vary greatly in size and have a fairly rich ichthyofauna.

Till our studies, the trematodes of fish in these reservoirs had been studied very insufficiently. In the late 1950s, T.K. Mikailov (1975), who conducted a short-term parasitological study of fish in the Mingchevir Reservoir, found only 2 species of trematodes, N.Sh. Kazieva (1984), when studying the parasite fauna of fish in the Varvara Reservoir, noted 11 species of trematodes, and N.E. Ibragimova (2008), along with other parasites, noted 13 species of trematodes in fish in the Yenikend Reservoir. This was the limit of information on the trematode fauna of fish in the four reservoirs mentioned above. The purpose of this article is to

present new data on the modern trematode fauna of fish in the cascade of reservoirs on the Kura and to conduct their comparative analysis.

Table 1. Main indicators of reservoirs included in the cascade on the Kura River (Abbreviations: ShR – Shamkir reservoir, YR – Yenikend reservoir, MR – Mingechevir reservoir, VR – Varvara reservoir)

Names of reservoirs	Year of construction	Area, km ²	Volume, million m ³	Number of species in the ichthyofauna
ShR	1982	115	2677	25
YR	2000	78	158	22
MR	1953	605	16070	27
VR	1956	22,5	60	27

Material and method

The material for this article is the results of parasitological studies of fish conducted in 2007-2022 in 12 various sections of the reservoir cascade on the Kura River (figure 1).



Fig. 1. Map of study area and locations of material collection points (collection points: 1, 2, 3 – in the Shamkir Reservoir; 4, 5 – in the Yenikend Reservoir; 6, 7, 8, 9, 10, 11 – in the Mingechevir Reservoir; 12 – in the Varvara Reservoir).

In total, we examined 1243 fish specimens of 30 species using the method of complete parasitological dissection (Bykhovskaya-Pavlovskaya 1985; Pronina, Pronin 2003; Dorovskikh, Stepanov 2009), including 283 fish of 21 species from the Shamkir Reservoir, 276 fish of 21 species from the Yenikend Reservoir, 341 fish of 25 species from the Mingechevir Reservoir, and 343 fish of 26 species from the Varvara Reservoir (table 2).

To determine the species affiliation of fish, keys from various monographs were used (Abdurakhmanov, 1962; Naseka 2004; Bogutskaya et al., 2013; Mustafayev, 2023) and were guided by data on the current state of the ichthyofauna of Azerbaijan (Ibrahimov, Mustafayev, 2015; Kuljanishvili et al., 2020, 2021). We were dissected only recently dead fish. They were obtained from fish farms or caught by us in accordance with the permission of the Ministry of Ecology and Natural Resources of the Republic of Azerbaijan. In some cases, the fish were frozen and delivered to the laboratory, where they were subjected to a complete parasitological dissection. The trematodes found by us as a result of dissection were fixed in a 70% ethyl alcohol solution for storage until the laboratory processing and identification. All trematodes, with the exception of representatives of the genus *Diplostomum*, after being removed from the alcohol solution, were soaked in distilled water for 10-15 hours, and then stained with alumino carmine. After staining, to

Table 2. Main indicators of reservoirs included in the cascade on the Kura River (For abbreviations, see Table 1)

Names of fish	ShR	YR	MR	VR
Family Esocidae				
Northern pike – <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758				15
Family Cyprinidae				
Caspian roach – <i>Rutilus caspicus</i> (Jakovlev, 1870)	16	18	15	17
Caucasian chub – <i>Squalius agdamicus</i> (Kamensky, 1901)	12	11	10	
Caspian asp – <i>Aspius aspius taeniatus</i> (Eichwald, 1831)	12	10	11	9
Stone moroko – <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)				12
Tench – <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)		9	12	11
Kura khramulya – <i>Capoeta capoeta</i> (Güldenstaedt, 1773)	15	15	12	14
Bulatmai barbel – <i>Barbus capito</i> (Güldenstaedt, 1773)	14	12	11	10
Kura shemaya – <i>Alburnus chalcoides</i> (Güldenstaedt, 1772)	15	17	15	14
Kura bleak – <i>A. filippi</i> Kessler, 1877	16	19	18	14
South Caucasian bleak – <i>A. charusini hohenackeri</i> Kessler, 1877			15	16
Schneider – <i>Alburnoides eichwaldi</i> (Filippi, 1863)	14	18	18	15
White bream – <i>Blicca bjoerkna transcaucasica</i> Berg, 1916			10	
Oriental bream – <i>Abramis brama orientalis</i> Berg, 1949	14	11	19	14
Caspian zahrte – <i>Vimba vimba persa</i> (Pallas, 1774)			10	8
Sharpbelly – <i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilevsky, 1855)			15	12
European bitterling – <i>Rhodeus amarus</i> (Bloch, 1782)	16			14
Prussian carp – <i>Carassius gibelio</i> Bloch, 1782	17	16	18	19
European carp – <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	15	18	17	15
Family Balitoridae				
Kura loach – <i>Oxyzomacheilus brandti</i> (Kessler, 1877)	12	10	11	13
Khvalin loach – <i>Cobitis amphilekta</i> Vasil'eva et Vasil'ev, 2012	10	11	14	15
Golden spined loach – <i>Sabanejewia aurata</i> (Filippi, 1865)	11	10	11	12
Family Siluridae				
Catfish – <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	13	10	12	11
Family Poeciliidae				
Mosquitofish – <i>Gambusia affinis</i> (Baird et Girard, 1853)	15	17	19	18
Family Percidae				
Zander – <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	15	16	15	14
Perch – <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758				12
Family GOBIIDAE				
Round goby – <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	10	9	11	10
Monkey goby – <i>N. fluviatilis pallasii</i> (Berg, 1949)			10	9
Bighead goby – <i>Ponticola gorlap</i> (Iljin, 1949)	11	10	12	
Tubenose goby – <i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1814)	10	9		

remove excess paint, they were dipped for several minutes in a 70% ethyl alcohol solution acidified with hydrochloric acid. After this the worms were washed in 70% ethanol solution, then passed through an alcohol series with increasing concentration, respectively 80%, 90%, 96% and 100%, after which they were clarified in a drop of clove oil, placed in a drop of Canada balsam on a glass slide and covered with a coverslip. Metacercariae of trematodes of the genus *Diplostomum* were stained with acetic carmine using a special technique (Shigin, 1996). Determination of trematode species was made according to the relevant monographs (Bykhovskaya-Pavlovskaya, Kulakova 1987; Gaevskaya et al., 1975; Ibrahimov, 2012) taking into account modern data on trematode taxonomy (Gibson, 1996; Gibson et al., 2002; Jones et al., 2005).

Permanent preparations made in the manner described above are currently stored in the collection of the Department of Medical Biology and Genetics of the Azerbaijan Medical University.

Results and discussion

As a result of our research, 39 species of trematodes belonging to 3 orders, 13 families and 20 genera were found in fish living in the cascade of reservoirs on the Kura River (Table 3).

Table 3. Distribution of fish trematodes in reservoirs on the Kura River (For abbreviations, see Table 1)

Names of the discovered trematodes	ShR	YR	MR	VR
<i>Bucephalus polymorphus</i> Baer, 1827		+		+
<i>Rhipidocotyle companula</i> (Dujardin, 1845)		+		+
<i>Sanguinicola inermis</i> Plehn, 1905				+
<i>Asymphylogora demeli</i> Markowsky, 1935		+	+	
<i>A. imitans</i> (Müling, 1898)			+	+
<i>A. tincae</i> (Modeer, 1790)			+	+
<i>Phyllodistomum angulatum</i> Linstow, 1907				+
<i>Ph. elongatum</i> Nybelin, 1926			+	+
<i>Ph. simile</i> Nybelin, 1926			+	
<i>Azygia lucii</i> (Mueller, 1776)				+
<i>Allocreadium baueri</i> Spassky et Roitman, 1960	+			
<i>A. carparum</i> Odening, 1959	+			
<i>A. dogieli</i> Kowal, 1950			+	+
<i>A. isoporum</i> (Looss, 1894)	+	+	+	+
<i>Bunodera luciopercae</i> (Mueller, 1776)			+	+
<i>Sphaerostomum brahamae</i> Mueller, 1776	+	+	+	+
<i>Diplostomum chromatophorum</i> (Brown, 1931)	+	+	+	+
<i>D. commutatum</i> (Diesing, 1850)	+			+
<i>D. gobiorum</i> Shigin, 1965	+			+
<i>D. helveticum</i> (Dubois, 1923)	+	+	+	
<i>D. mergi</i> Dubois, 1932	+	+	+	+
<i>D. nemachili</i> Zhatkanbaeva et Shigin, 1986		+	+	
<i>D. nordmanni</i> Shigin et Sharipov, 1986	+			+
<i>D. paracaudum</i> Iles, 1959	+	+	+	
<i>D. parviventosum</i> Dubois, 1932	+		+	+
<i>D. spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	+		+	+
<i>D. volvens</i> Nordmann, 1832	+	+		
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)	+	+	+	+
<i>T. podicipina</i> Kozicka et Niewiadomska, 1960	+	+	+	
<i>Bolboforus confusus</i> (Krause, 1914)				+
<i>Hysteromorpha triloba</i> (Rudolphi, 1819)	+	+	+	+
<i>Conodiplostomum perlatus</i> (Ciurea, 1911)			+	
<i>Ornithodiplostomum scardinii</i> (Schulman, 1952)	+		+	
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i> (Nordmann, 1832)				+
<i>P. cuticola</i> (Nordmann, 1832)	+	+	+	+
<i>Apharhynchostrigea cornu</i> (Zeder, 1800)			+	
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (Rudolphi, 1802)			+	+
<i>Clinostomum complanatum</i> (Rudolphi, 1819)	+	+	+	+
<i>Metagonimus yokogawai</i> Katsurada, 1912		+		+

Among the trematodes we found in fish inhabiting the cascade of reservoirs on the Kura River 11 species (*Diplostomum chromatophorum*, *D. commutatum*, *D. gobiorum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. nemachili*, *D. nordmanni*, *D. paracaudum*, *D. parviventosum*, *D. spathaceum*, *D. volvens*) parasitize in the lenses of the eyes, 9 species (*Asymphylogora demeli*, *A. imitans*, *A. tincae*, *Allocreadium baueri*, *A. carparum*, *A. dogieli*, *A. isoporum*, *Bunodera luciopercae*, *Sphaerostomum brahamae*) – in the intestine, 4 species (*Tylodelphys clavata*, *Bolboforus confusus*, *Hysteromorpha triloba*, *Clinostomum complanatum*) – in muscles and under the skin, 1 species (*Tylodelphys podicipina*) – in the vitreous body, 1 species (*Azygia lucii*) – in the stomach, oral cavity and esophagus, 1 species (*Phyllodistomum angulatum*) – in the urinary bladder and kidneys, 1 species (*Ph. elongatum*) – in the ureters, 1 species (*Ph. simile*) – in the bladder and ureters, 1 species (*Sanguinicola inermis*) – in the bloodstream, 1 species (*Conodiplostomum perlatus*) – on the skin, in the swim bladder and kidneys, 1 species (*Ornithodiplostomum scardinii*) – in the heart, 1 species

(*Posthodiplostomum brevicaudatum*) – in the eyes, in the brain, 1 species (*P. cuticola*) – in the skin and fins, 1 species (*Apharhyngostrigea cornu*) – in the muscles and mesentery, 1 species (*Ichthyocotylurus pileatus*) – in the walls of the swim bladders and kidneys, 1 species (*Metagonimus yakogowai*) – in the scales, 2 species (*Bucephalus polymorphus*, *Rhipidocotyle companula*) – at the metacercaria stage located in various fish tissues, in the adult live in the intestines of predatory fish; 14 species (*Sanguinicola inermis*, *Asymphylogora demeli*, *A. imitans*, *A. tincae*, *Bunodera luciopercae*, *Phyllodistomum angulatum*, *Ph. elongatum*, *Ph. simile*, *Azygia lucii*, *Allocreadium baueri*, *A. carparum*, *A. dogieli*, *A. isoporum*, *Sphaerostomum brahamae*) use fish only as definitive hosts, 23 species (*Diplostomum chromatophorum*, *D. commutatum*, *D. gobiorum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. nemachili*, *D. nordmanni*, *D. paracaudum*, *D. parviventosum*, *D. spathaceum*, *D. volvens*, *Tylodelphys clavata*, *T. podicipina*, *Bolboforus confusus*, *Hysteromorpha triloba*, *Conodiplostomum perlatum*, *Ornithodiplostomum scardinii*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *P. cuticola*, *Apharhyngostrigea cornu*, *Ichthyocotylurus pileatus*, *Clinostomum complanatum*, *Metagonimus yakogowai*) parasitize fish only at the larval stage (metacercaria). The exception to these lists are two species (*Bucephalus polymorphus* and *Rhipidocotyle companula*), which use various fish as a second intermediate host and complete their development in the intestines of piscivorous fish.

The found species of trematodes, as well as all trematodes in general, have a weakly expressed specificity in relation to their hosts. Among them, only *Asymphylogora tincae* parasitizes in the intestines of mainly one species of fish – tench, although it is often, but in much smaller quantities, noted in the digestive tract of various predatory fish, as result of apparently, to eating infested tenches. Relatively narrow circle of hosts is shown by the trematode *Diplostomum gobiorum*, which parasitizes only in the lenses of the eye of goby fish, *D. nemachili*, living only in the lenses of the eye of fish belonging to the genus *Nemachilus*; as well as adult individuals of *Bucephalus polymorphus* and *Rhipidocotyle companula*, which parasitize only in the intestines of various freshwater predatory fish, their metacercariae are parasites of fish tissues. *Bunodera luciopercae* is also a parasite of freshwater predatory fish, but its metacercariae live in crustaceans; *Phyllodistomum angulatum* and *Ph. simile* are parasites of the bladder, ureters and kidneys of freshwater predatory fish; *Azygia lucii* is a typical parasite with an digestive tract of pike, and is much less common in other fish; *Sanguinicola inermis*, *Phyllodistomum elongatum*, *Asymphylogora demeli*, *A. imitans*, *Allocreadium baueri*, *A. carparum*, *A. dogieli*, *A. isoporum*, *Sphaerostomum brahamae*, *Diplostomum parviventosum*, *D. nordmanni*, *Tylodelphys clavata*, *Hysteromorpha triloba*, *Conodiplostomum perlatum*, *Ornithodiplostomum scardinii*, *Apharhyngostrigea cornu* are specific parasites of cyprinid fish. In contrast, metacercariae of the trematodes *Diplostomum chromatophorum*, *D. commutatum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. paracaudum*, *D. spathaceum*, *D. volvens*, *Tylodelphys podicipina*, *Bolboforus confusus*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *P. cuticola*, *Ichthyocotylurus pileatus*, *Clinostomum complanatum*, *Metagonimus yakogowai* have a significantly wider range of hosts and parasitize in the tissues of fish of various families.

As expected, the studied water bodies differed in the number of trematode species found in them. There was not found direct correlation between the number of trematode species in fish and the size of the reservoir. Thus, 27 species were found in the fish of the smallest Varvara Reservoir, and 25 species in the largest – Mingechevir Reservoir, 20 species were found in the fish living in the Shamkir Reservoir, and 17 species in the fish of the Yenikend Reservoir. Such distribution of the number of fish trematode species by reservoirs to a certain extent reflects the living conditions in each of them. Thus, the Varvara Reservoir, which is relatively small in size, has a low current speed and shallow depth, most of its area is covered with aquatic vegetation. Such conditions are very favorable for the habitation of mollusks – the first intermediate hosts of trematodes and fish-eating birds – the definitive hosts of many of them.

In the Mingechevir Reservoir, the number of trematode species was only one less than in the Varvara Reservoir. Although this reservoir is very deep, its coastal part has many shallow areas overgrown with aquatic vegetation, favorable for the development of mollusks and nesting of fish-eating birds. In addition, due to its large area and volume of this water body, the speed of the current in this is low. We collected material at 6 stations in the coastal part of Mingechevir. The trematode fauna of fish caught in different areas differs significantly, which is due to differences in habitat conditions. A relatively large number of trematode species were found in fish studied at stations 6, 7 and 8, which are located in the upper part of the reservoir, not far from the places where rivers flow. Due to the silt carried by the rivers, the depth in these areas is less, and the benthos composition is richer than in the lower part, there are accumulations of fish-eating birds, which are the final hosts of a number of fish trematode species. The species composition of trematodes was the richest (18 species) at station 7, which is located at the confluence of the Kura River into the reservoir, followed by station 8 in terms of the number of trematode fauna (15 species), located near the confluence of the Ganykh River, and in third place was station 6 (12 species) – near the confluence of the Gabyrry River. Next in terms of the number of species was station 11 (10 species), which is located at the outlet of the Kura River from the reservoir. Here, as at station 9 (9 species),

there are also shallow areas, fish-eating birds are found. The smallest number (6) of fish trematode species was noted at station 10, where the coast is steep, and fish-eating birds are not found.

The Shamkir Reservoir is the third among the water bodies we have studied in terms of the number of trematode species we have found. In the upper part of this reservoir, where the Kura flows into and where station 1 is located, the current speed is quite significant. In this regard, the trematode fauna of fish here was the poorest (13 species) compared to the other two sections of this water body we have studied. The second place in terms of the number of trematode species (16 species) is occupied by station 2, where the current speed is very low, there is a small amount of aquatic vegetation, and waterfowl are observed. We found the largest number of trematode species (19) in fish living in the area of station 3, located not far from where the water leaves the reservoir. Here, an area has formed that resembles a small bay with an almost imperceptible current, an abundance of aquatic vegetation, and a significant number of fish-eating birds.

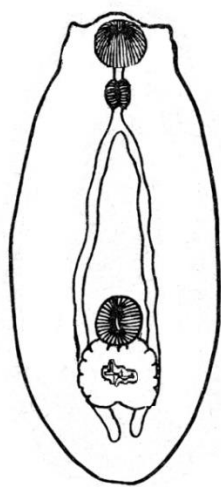
Among the reservoirs we studied, the smallest number of trematode species was found in fish living in the Yenikend reservoir, which is characterized by a clearly visible current throughout its length, weak overgrowth, and a small number of fish-eating birds. At stations 4 and 5 located in this reservoir, almost the same trematode species were found, the number of species was 14 and 13, respectively.

Since all four reservoirs we examined belong to the basin of one river, the Kura, and are located close to each other, the species composition of trematodes and fish trematodes has significant similarities. This is also due to the fact that, together with the water flowing out of the reservoirs located upstream, infected intermediate hosts and cercariae of trematodes are carried to the reservoirs located downstream, and the species that complete their development in fish-eating birds and mammals are carried by their final hosts to all these reservoirs. Moreover, the closer the reservoirs are located to each other, the more similarities are observed in the fauna of trematodes. Thus, a comparatively high coefficient of similarity according to Czekanowski-Sorensen (Czekanowski 1913; Sorensen 1948) in this respect is observed in the nearby Shamkir and Yenikend (64.9%), Yenikend and Mingechevir (60.5%), and Mingechevir and Varvara (60.4%) reservoirs. However, there are significantly more differences between the trematode faunas of reservoirs located far from each other, so the similarity between Shamkir and Mingechevir is 56.6%, Shamkir and Varvara – 55.3%, and Yenikend and Varvara – 50.0%.

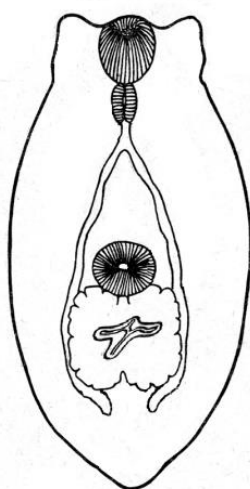
Of the two trematode species (*Phyllodistomum elongatum* and *Allocreadium isoporum*) found in the 1950s (Mikailov, 1975) in fish from the Mingechevir Reservoir, we also found both. Of the 11 trematode species (*Rhipidocotyle companula*, *Phyllodistomum elongatum*, *Diplostomum commutatum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. paracaudum*, *D. spathaceum*, *Tylodelphys clavata*, *Hysteromorpha triloba*, *Clinostomum complanatum*, *Metagonimus yokogawai*) found in fish from the Varvara Reservoir in 1973-76 (Kazieva, 1984), we did not find only *Diplostomum helveticum* and *D. paracaudum*. In addition, we also found the following trematodes in the fish of this reservoir: *Bucephalus polymorphus*, *Sanguinicola inermis*, *Asymphylogora imitans*, *A. tincae*, *Bunodera luciopercae*, *Azygia lucii*, *Allocreadium dogieli*, *A. isoporum*, *Sphaerostomum bramae*, *Diplostomum chromatophorum*, *D. gobiorum*, *D. nordmanni*, *D. parviventosum*, *Bolboforus confusus*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *P. cuticola*, *Ichthyocotylurus pileatus*, which were not noted by this author. Due to the fact that we found a significant number of species of trematodes new to this reservoir, the similarity coefficient of the trematode fauna indicated by this author and noted by us was low and amounted to 31.6%.

Of the 12 species of trematodes (*Bucephalus polymorphus*, *Rhipidocotyle companula*, *Diplostomum mergi*, *D. paracaudum*, *D. chromatophorum*, *D. spathaceum*, *Asymphylogora kubanica*, *Hysteromorpha triloba*, *Posthodiplostomum cuticola*, *Clinostomum complanatum*, *Ascocotyle coleostoma*, *Metagonimus yokogawai*), indicated according to the results of studies conducted in 2001-2005 (Ibragimova, 2008) in the Yenikend Reservoir, we found all, with the exception of *Ascocotyle coleostoma*. In addition, we also found *Allocreadium isoporum*, *Sphaerostomum bramae*, *Diplostomum commutatum*, *D. helveticum*, *D. nemachili* and *Tylodelphys clavata* in the fish of this reservoir, which were not noted by this author. As a result, the similarity coefficient of the trematode fauna noted by this author and noted by us was 69.1%.

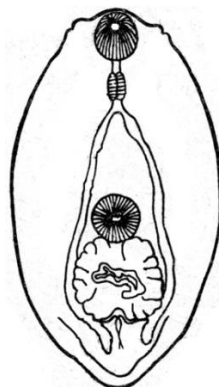
Among the parasites we noted in the cascade of reservoirs on the Kura River, *Sanguinicola inermis*, *Diplostomum chromatophorum*, *D. commutatum*, *D. gobiorum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. nemachili*, *D. nordmanni*, *D. paracaudum*, *D. parviventosum*, *D. spathaceum*, *D. volvens*, *Posthodiplostomum cuticola* and *Ichthyocotylurus pileatus* according to the literature (Atayev, Zubairova, 2015) are pathogens of fish, *Metagonimus yokogawai* (Baryshnikov, 2014; Ibrahimov et al., 2016) and *Clinostomum complanatum* are dangerous for humans (Parket et al., 2009; Hara et al., 2014; Song et al., 2018; Kim et al., 2023). Figure 2 shows the most pathogenic metacercariae for fish of the genera *Diplostomum* and *Posthodiplostomum*.



D. chromatophorum



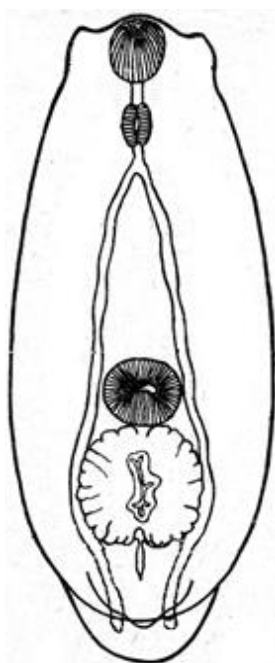
D. commutatum



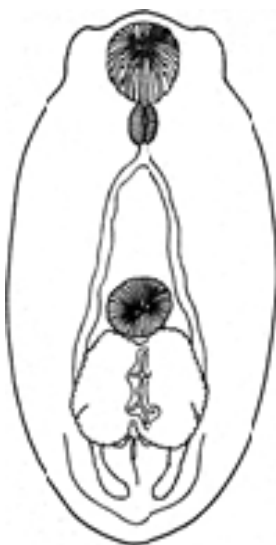
D. gobiorum.



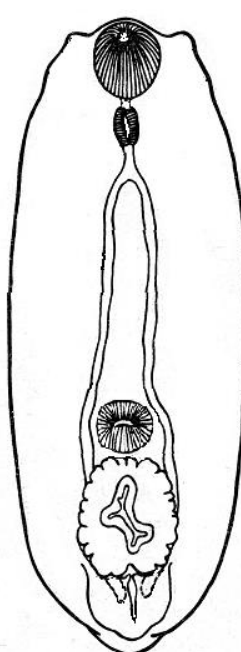
D. helveticum



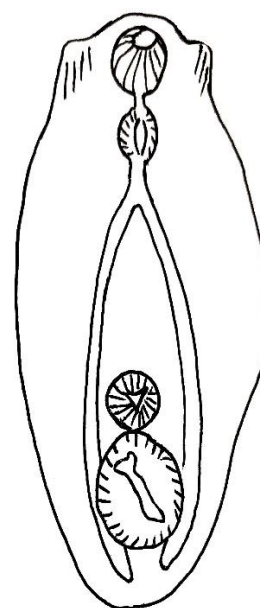
D. mergi



D. nemachili



D. nordmanni



D. paracaudum

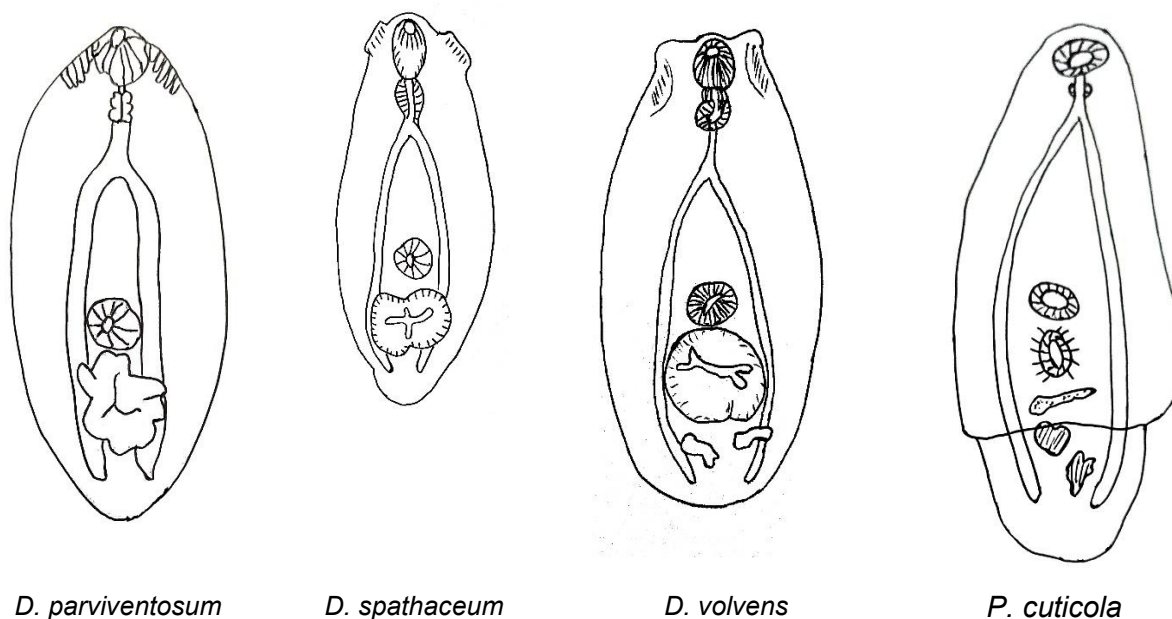


Fig. 2. Pathogenic for fish metacercariae of trematodes of the genera *Diplostomum* and *Posthodiplostomum* (original drawings)

Conclusion

As a result of parasitological examination of 1243 fish specimens belonging to 30 species caught from four reservoirs forming a cascade on the Kura River, 39 species of trematodes were found, of which 14 species use fish only as *definitive* hosts, 23 species parasitize fish only at the larval stage, and 2 species use fish as both a second intermediate and *definitive* host. The following number of trematode species were found in different reservoirs: 20 in the Shamkir Reservoir, 17 in the Yenikend Reservoir, 25 in the Mingchevir Reservoir, and 27 in the Varvara Reservoir. In each reservoir, the species composition of fish trematodes is richer in areas where there is no fast current, overgrowing with aquatic vegetation is observed, and fish-eating birds are present. It turned out that reservoirs located nearby have more common species than reservoirs located far from each other. Since previous studies conducted by various authors in the 1950s, 1970s and 2000s, the fauna of fish trematodes has been significantly enriched. Among the trematodes found, 14 species are pathogenic for fish and 2 species are dangerous to humans.

References

- Al-Olayan, E.M., El-Khadragy, M.F., Alajmi, R.A., Othman, M.S., Bauomy, A.A., Ibrahim, S.R., Abdel Moneim, A.E. (2019). *Ceratonia siliqua* pod extract ameliorates *Schistosoma mansoni*-induced liver fibrosis and oxidative stress. *BMC Complementary and Alternative Medicine*, 16, 434. <https://doi.org/10.1186/s12906-016-1389-1>.
- Attwood, S.W., Fatih, F.A., Upatham, E.S. (2008). DNA-sequence variation among *Schistosoma mekongi* populations and related taxa; phylogeography and the current distribution of Asian schistosomiasis. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 2(3), e200. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.000200>.
- Attwood, S.W., Upatham, E.S. (2012). Observations on *Neotricula aperta* (Gastropoda: Pomatiopsidae) population densities in Thailand and Central Laos: implications for the spread of Mekong schistosomiasis. *Parasites & Vectors*, 5, 126. <https://doi.org/doi:10.1186/1756-3305-5-126>.
- Attwood, S.W., Ibaraki, M., Saitoh, Y., Nihei, N., Janies, D.A. (2015) Comparative phylogenetic studies on *Schistosoma japonicum* and its snail intermediate host *Oncomelania hupensis*: origins, dispersal and coevolution. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 9(7), e0003935. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0003935>.
- Attwood, S.W., Liu, L., Huo, G-N. (2019). Population genetic structure and geographical variation in *Neotricula aperta* (Gastropoda: Pomatiopsidae), the snail intermediate host of *Schistosoma mekongi* (Digenea: Schistosomatidae). *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 13(1), e0007061. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0007061>.
- Au, M.F.F., Williams, G.A., Hui, J.H. (2023). Status quo and future perspectives of molecular and genomic studies on the genus *Biomphalaria*—the intermediate snail host of *Schistosoma mansoni*. *Molecular Sciences*, 24, 4895. <https://doi.org/10.3390/ijms24054895>.

- Brant, S.V., Loker, E.S. (2005). Can specialized pathogens colonize distantly related hosts? Schistosome evolution as a case study. *PloS Pathogens*, 1(3), e38. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.0010038>.
- Budiono, N.G., Satrija, F., Ridwan, Y., Handharyani, E., Murtini, S. (2019). The contribution of domestic animals to the transmission of schistosomiasis japonica in the Lindu Subdistrict of the Central Sulawesi Province, Indonesia. *Veterinary World*, 12(10), 1591-1598. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2019.1591-1598>.
- Budiono, N.G., Murtini, S., Satrija, F., Ridwan, Y., Handharyani, E. (2020). Humoral responses to *Schistosoma japonicum* soluble egg antigens in domestic animals in Lindu Subdistrict, Central Sulawesi Province, Indonesia. *International Journal of One Health*, 6(2), 99-108. <https://doi.org/10.14202/IJOH.2019.99-108>.
- Davis, G.M. (1992) Evolution of prosobranch snails transmitting Asian *Schistosoma*; coevolution with *Schistosoma*: a review. *Progress in Clinical Parasitology*, 3, 145-204.
- Fang, J., Meng, J., Liu, X., Li, Y., Qi, P., Wei, C. (2022) Single-target detection of *Oncomelania hupensis* based on improved YOLOv5s. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 10, 861079. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2022.861079>.
- Gordon, C.A., Kurscheid, J., Williams, G.M., Clements, A.C., Li, Y., Zhou, X.N., Utzinger, J., McManus, D.P., Gray, D.J. (2019). Asian schistosomiasis: current status and prospects for control leading to elimination. *Tropical Medicine and Infectious Disease*, 4, 40. <https://doi.org/10.3390/tropicalmed4010040>.
- Inceboz, T. (2022) One health concept against schistosomiasis: an overview. New Horizon for schistosomiasis research, intechopen, London. <https://doi.org/10.5772/intechopen.106912>.
- Haggag, A.A., Rabiee, A., Abd Elaziz, K.M., Campbell Jr, C.H., Colley, D.G., Ramzy, R.M. (2019). Thirty-day Daily Comparisons of Kato-Katz and CCA Assays of 45 Egyptian Children in Areas with Very Low Prevalence of *Schistosoma mansoni*. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 100(3), 578-583. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.18-0829>.
- Hauswald, A.K., Remais, J.V., Xiao, N., Davis, G.M., Lu, D., Bale, M.J., Wilke, T. (2011). Stirred, not shaken: genetic structure of the intermediate snail host *Oncomelania hupensis robertsoni* in an historically endemic schistosomiasis area. *Parasites & Vectors*, 4, 206. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-4-206>.
- Kameda, Y., Kato, M. (2011) Terrestrial invasion of pomatiopsid gastropods in the heavy-snow region of the Japanese archipelago. *BMC Evolutionary Biology*, 11, 118. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-118>.
- Latif, B., Heo, C.C., Razuin, R., Shamalaa, D.V., Tappe, D. (2013). Autochthonous human schistosomiasis, Malaysia. *Emerging Infectious Diseases*, 19(8), 1340-1341. <https://doi.org/10.3201/eid1908.121710>.
- Lawton, S.P., Hirai, H., Ironside, J.E., Johnston, D.A., Rollinson, D. (2011). Genomes and geography: genomic insights into the evolution and phylogeography of the genus *Schistosoma*. *Parasites and Vectors*, 4, 131. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-4-131>.
- Leshem, E., Marva, E., Schwartz, E. (2009) Travel-related schistosomiasis acquired in Laos. *Emerging Infectious Diseases*, 15(11), 1823-1825. <https://doi.org/10.3201/eid1511.090611>.
- Liu, L., Huo, G. N., He, H. B., Zhou, B., Attwood, S. W. (2014). A phylogeny for the pomatiopsidae (Gastropoda: Rissoidae): A resource for taxonomic, parasitological, biodiversity studies. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 29. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-29>.
- Maezawa, K., Furushima-Shimogawara, R., Yasukawa, A., Ohta, N., Iwanaga, S. (2018). Real-time observation of pathophysiological processes during murine experimental *Schistosoma japonicum* infection using high-resolution ultrasound imaging. *Tropical Medicine and Health*, 46, 1. <https://doi.org/10.1186/s41182-017-0082-5>.
- Mouahid, G., Rognon, A., de Carvalho Augusto, R., Driguez, P., Geyer, K., Karinshak, S., Luviano, N., Mann, V., Quack, T., Rawlinson, K., Wendt, G., Grunau, C., Moné, H. (2018). Transplantation of schistosome sporocysts between host snails: A video guide. *Wellcome Open Research*, 3(3). <https://doi.org/10.12688/wellcomeopenres.18000.1>.
- Nahum, L.A., Mourao, M.M., Oliveira, G. (2012). New frontiers in *Schistosoma* genomics and transcriptomics. *International of Parasitology Research*, 2012(849132), 1-11. <https://doi.org/10.1155/2012/849132>.
- Nelwan, M.L. (2019). Schistosomiasis: life cycle, diagnosis, and control. *Current Therapeutic Research*, 91, 5-9. <https://doi.org/10.1016/j.curtheres.2019.06.001>.
- Nelwan, M.L. (2023) *Oncomelania lorelindoensis*: the intermediate host of Sulawesi's *Schistosoma japonicum*. Preprint at <https://doi.org/10.2103/rs.3.rs-3471885/v1>
- Nelwan, M.L. (2022). Indonesia *Schistosoma japonicum*: Origin, genus *Oncomelania*, and elimination of the parasite with cluster genes inoculated into female *Oncomelania lorelindoensis* via CRISPR/Cas9 system. *African Journal of Biological Sciences*, 4(4), 23-38. <https://doi.org/10.33472/AFJBS.4.4.2022.23-38>.
- Neves, B.J., Andrade, C.H., Cravo, P.V. (2015). Natural Products as Leads in Schistosome Drug Discovery. *Molecules*, 2, 1872-903. <https://doi.org/10.3390/molecules20021872>.
- Okamoto, M., Lo, C.T., Tiu, W.U., Qui, D., Hadidjaja, P., Upatham, S., Sugiyama, H., Taguchi, T., Hirai, H., Saitoh, Y., Habe, S., Kawanaka, M., Hirata, M., Agatsuma, T. (2003) Phylogenetic relationships of snails of the genera *Oncomelania* and *Tricula* inferred from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Japanese Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 31(1), 5-10.

- Orpin, J.B., Mzungu, I., Usman-Sani, H. (2022). Prevalence of schistosomiasis among primary school pupils in Guma LGA of Benue state. *African Journal of Biological Sciences*, 4(4), 48-55. <https://doi.org/10.3347/AFJBS.4.4.02.48-55>.
- Rothe, C., Zimmer, T., Schunk, M., Wallrauch, C., Helfrich, K., Gültekin, F., Bretzel, G., Allienne, J.-F., Boissier, J. (2021). Developing Epidemicity of Schistosomiasis, Corsica, France. *Emerging Infectious Diseases*, 27(1), 319-321. <https://doi.org/10.3201/eid2701.204391>.
- Sady, H., Al-Mekhlafi, H.M., Webster, B.L., Ngui, R., Atroosh, W.M., Al-Delaimy, A.K., Nasr, N.A., Chua, K.H., Lim, Y.A., Surin, J. (2015) New insights into the genetic diversity of *Schistosoma mansoni* and *S. haematobium* in Yemen. *Parasites & Vectors*, 8, 544. <https://doi.org/10.1186/s13071-015-1168-8>.
- Sanchez, R.C.O. Tiwari, S., Ferreira, L.C.G., Oliveira, F.M., Lopes, M.D., Passos, M.J.F., Maia, E.H.B., Taranto, A.G., Kato, R., Azevedo, V.A.C., Lopes, D.O. (2021) Immunoinformatics design of multiepitope peptide based vaccines against *Schistosoma mansoni* using transmembrane proteins a target. *Frontiers in Immunology*, 12, 021706. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2021.021706>.
- Smith, E. (2023). BLAST compares & identifies sequences. *Berkeley Library*, <https://guides.lib.berkeley.edu/ncbi/blast>
- Sudomo, M. (1983). Cross infectivity study of four subspecies of *Oncomelania hupensis* in four geographical strains of *Schistosoma japonicum*. *Proceedings ITB*, 16(2): 41-46.
- Sutrisnawati, S., Ramadhan, A., Trianto, M. (2022) Molecular identification of *Oncomelania hupensis lindoensis*, snail intermediate hosts of *Schistosoma japonicum* from Central Sulawesi, Indonesia. *Biodiversitas*, 23(11), 5989-5994. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d231153>.
- Walker, J. A. (2011). Insight into the functional biology of schistosomes. *Parasites & Vector*, 4, 203. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-4-203>.
- Wang, X. Ruan, L., Song, Q., Wang, W., Tong, P., Kuang, D., Lu, C., Li, N., Han, Y., Dai, J., Sun, X.. (2021). First report of *Schistosoma sinensis* infecting *Tupaia belangeri* and *Tricula* sp. LF. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 14(2021), 84-90. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2021.01.005>.
- Yin, M., Zheng, H. X., Su, J., Feng, Z., McManus, D.P., Zhou, X.N., Jin, L., Hu, W. (2015). Codispersal of the blood fluke *Schistosoma japonicum* and *Homo sapiens* in the Neolithic age. *Scientific Reports*, 5, 18058. <https://doi.org/10.1038/srep18058>.
- Young, N.D., Chan, K.G., Korhonen, P.K., Min Chong, T., Ee, R., Mohandas, N., Koehler, A.V., Lim, Y.L., Hofmann, A., Jex, A.R., Qian, B., Chilton, N.B., Gobert, G.N., McManus, D.P., Tan, P., Webster, B.L., Rollinson, D., Gasser, R.B. (2015). Exploring molecular variation in *Schistosoma japonicum* in China. *Scientific Reports*, 5, 17345. <https://doi.org/10.1038/srep17345>.
- ZooBank, <https://zoobank.org/References/d71b8509-ec6e-492b-8e81-8910957a7b6a>

Supplementary files

Table S1. Percentage identities of *Oncomelania quadrasi* and *Oncomelania robertsoni* CO1

Species	Accession	E value	<i>O. quadrasi</i> DQ112287.1
<i>O. robertsoni</i>	DQ212800.1	0.0	87.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212803.1	0.0	87.62%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212805.1	0.0	87.62%
<i>O. robertsoni</i>	KR002675.1	0.0	87.25%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212797.1	0.0	86.83%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212798.1	0.0	86.83%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212813.1	0.0	86.83%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212799.1	0.0	86.68%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212801.1	0.0	86.68%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212802.1	0.0	86.68%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212806.1	0.0	86.68%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212807.1	0.0	86.68%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212808.1	0.0	86.68%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212809.1	0.0	86.68%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212810.1	0.0	86.68%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212812.1	0.0	86.68%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212811.1	0.0	86.36%
<i>O. robertsoni</i>	JF284697.1	0.0	86.36%
<i>O. robertsoni</i>	AF531547.1	0.0	85.91%

O.: *Oncomelania*; S1: Supplementary 1

Table S2. Percentage identities of *Oncomelania hupensis* and *Oncomelania robertsoni* CO1

Species	Accession	E value	<i>O. hupensis</i> GU367391.1
<i>O. robertsoni</i>	DQ212802.1	0.0	88.99%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212797.1	0.0	88.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212798.1	0.0	88.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212803.1	0.0	88.71%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212805.1	0.0	88.71%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212800.1	0.0	88.67%
<i>O. robertsoni</i>	KR002675.1	0.0	88.29%
<i>O. robertsoni</i>	AF531547.1	0.0	87.84%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212813.1	0.0	87.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212808.1	0.0	87.62%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212809.1	0.0	87.62%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212810.1	0.0	87.62%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212812.1	0.0	87.62%
<i>O. robertsoni</i>	JF284697.1	0.0	87.30%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212799.1	0.0	86.99%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212801.1	0.0	86.99%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212804.1	0.0	86.99%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212806.1	0.0	86.99%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212807.1	0.0	86.99%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212811.1	0.0	86.68%

O.: *Oncomelania*; S2: Supplementary 2Table S3. Megablast results on *Oncomelania robertsoni* Sichuan Plain SCB

Species	accession	E value	<i>O. robertsoni</i> KR002675.1
<i>O. robertsoni</i>	DQ212808.1	0.0	99.67%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212809.1	0.0	99.67%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212810.1	0.0	99.67%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212812.1	0.0	99.67%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212797.1	0.0	99.50%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212798.1	0.0	99.50%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212813.1	0.0	99.50%
<i>O. robertsoni</i>	JF284697.1	0.0	98.49%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212799.1	0.0	97.83%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212801.1	0.0	97.83%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212802.1	0.0	97.83%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212804.1	0.0	97.83%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212806.1	0.0	97.83%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212807.1	0.0	97.83%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212811.1	0.0	97.49%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212800.1	0.0	95.48%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212803.1	0.0	95.32%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212805.1	0.0	95.32%
<i>O. robertsoni</i>	AF531547.1	0.0	91.20%

O.: *Oncomelania*; S3: Supplementary 3

Table S4. Megablast results on *Oncomelania robertsoni* Sichuan Anning River Valley (China) – SAV

Species	accession	E value	<i>O. robertsoni</i> AF213339.1
<i>O. robertsoni</i>	DQ212814.1	0.0	100%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212815.1	0.0	100%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212816.1	0.0	100%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212831.1	0.0	98.90%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212834.1	0.0	98.90%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212835.1	0.0	98.90%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212836.1	0.0	98.90%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212822.1	0.0	98.75%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212825.1	0.0	98.75%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212826.1	0.0	98.75%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212827.1	0.0	98.75%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212828.1	0.0	98.75%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212830.1	0.0	98.75%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212832.1	0.0	98.75%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212833.1	0.0	98.75%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212817.1	0.0	98.59%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212823.1	0.0	98.59%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212824.1	0.0	98.59%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212818.1	0.0	98.43%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212819.1	0.0	98.43%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212820.1	0.0	98.43%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212828.1	0.0	98.43%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212821.1	0.0	98.28%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212837.1	0.0	98.28%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212838.1	0.0	98.28%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212839.1	0.0	98.28%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212840.1	0.0	98.28%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212841.1	0.0	95.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212842.1	0.0	95.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212843.1	0.0	95.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212845.1	0.0	95.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212847.1	0.0	95.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212849.1	0.0	95.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212851.1	0.0	95.77%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212848.1	0.0	95.61%
<i>O. robertsoni</i>	EU079378.1	0.0	92.16%
<i>O. robertsoni</i>	JF284697.1	0.0	92.16%
<i>O. robertsoni</i>	DQ112250.1	0.0	91.69%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212844.1	0.0	91.07%
<i>O. robertsoni</i>	DQ212846.1	0.0	91.07%

O.: *Oncomelania*; S4: Supplementary 4

Table S5. Megablast results of *Oncomelania robertsoni*

Species	accession	E value	<i>O. robertsoni</i> AF531547.1	Location SCB
<i>O. robertsoni</i>	DQ212846.1	0.0	97.63%	SAV
<i>O. robertsoni</i>	DQ212844.1	0.0	97.46%	SAV
<i>O. robertsoni</i>	DQ112252.1	0.0	96.79%	YEB
<i>O. robertsoni</i>	DQ112250.1	0.0	96.79%	SAV
<i>O. robertsoni</i>	JF284691.1	0.0	96.15%	SAV
<i>O. robertsoni</i>	EU079378.1	0.0	96.15%	SAV
<i>O. robertsoni</i>	AF253075.1	0.0	95.89%	YEB
<i>O. robertsoni</i>	DQ212852.1	0.0	95.72%	YEB

Table S5. Megablast results of *Oncomelania robertsoni*

Species	accession	E value	<i>O. robertsoni</i> AF531547.1	Location SCB
<i>O. robertsoni</i>	DQ212850.1	0.0	95.40%	SAV
<i>O. robertsoni</i>	AF253074.1	0.0	95.55%	YEB
<i>O. robertsoni</i>	AF213339.1	0.0	91.88%	SAV
<i>O. robertsoni</i>	DQ212836.1	0.0	91.54%	SAV
<i>O. robertsoni</i>	DQ212812.1	0.0	91.20%	SCB
<i>O. robertsoni</i>	KR002675.1	0.0	91.20%	SCB
<i>O. robertsoni</i>	DQ212851.1	0.0	90.52%	SAV
<i>O. robertsoni</i>	DQ212803.1	0.0	90.19%	SCB

O.: *Oncomelania*, Sichuan Anning River Valley (China)-SAV, Sichuan Plain (China)-SCB, Yunnan: Erhai Basin-YEB; S5: Supplementary 5

Порівняльний екологічний аналіз фауни трематод риб каскаду водосховищ на р. Кура в Азербайджані Є.В. Шакаралієва

У 2007–2022 роках. методом повного паразитологічного перерізу у чотирьох водосховищах, що утворюють каскад на р. Кура, на зараженість трематодами досліджено 1243 екземплярів риби 30 видів. З цією метою у Шамкірському водосховищі досліджено 258 риб 21 виду, Єнікендському – 252 риб 21 виду, Мінгечавірському – 341 риб 25 видів, Варваринському – 338 риб 26 видів. В результаті проведених досліджень виявлено 39 видів трематод, з них 11 видів паразитують у кришталиках очей, 9 видів у кишечнику, 4 види в м'язах та під шкірою, по одному виду у кровотоку, склоподібному тілі очей, шлунку, порожнині рота та стравоході, сечовому міхурі, сечоводах та нирках, серці, головному мозку, шкірі та плавцях, м'язах, стінках плавального міхура, нирках та лусці; 2 види на стадії метацеркарію мешкають у різних тканинах риб, а на дорослій стадії – у кишечнику хижих риб. Серед знайдених трематод 14 видів використовують рибу тільки як остаточного господаря, 23 види паразитують у рибі тільки на личинковій стадії, завершуючи свій розвиток у рибоїдних птахів, 2 види використовують різних риб як другого проміжного господаря, а хижих риби як остаточного господаря. При порівнянні досліджуваних водойм виявилось, що найбільша кількість видів трематод виявлена у риб відносно невеликого Варваринського водосховища, де риби були заражені 27 видами трематод. Це пов'язано з тим, що більша частина цього водоймища мілководна, має слабку течію і багато водної рослинності, це створює сприятливі умови для розвитку молюсків – перших проміжних господарів трематод, а також залучає рибоїдних птахів, які є остаточними господарями багатьох видів трематод риб. Наступним за кількістю видів трематод риб є Мінгечавірське водосховище, де у риб виявлено 25 видів. Воно є найбільшим серед досліджуваних нами водойм і має великі площі з повільною течією. У рибх Шамкірського водосховища, другого за величиною, відмічено 20 видів, а порівняно невеликому Єнікендському водосховищі, де є швидка течія, зареєстровано 17 видів трематод риб. У кожній водоймі видовий склад трематод риб багатший на тих ділянках, де немає швидкої течії, спостерігається заростання водною рослинністю та присутні рибоїдні птахи. Виявилось, що у водоймах, розташованих далеко друг від друга, одні й самі види зустрічаються частіше, ніж у водоймах, розташованих далеко друг від друга. З часів попередніх досліджень, що проводилися різними авторами у 1950-х, 1970-х та 2000-х роках, видовий склад трематод риб у водосховищах, що утворюють каскад на р. Кура значно збагатилася. Серед знайдених трематод 14 видів патогенні для риб та 2 види небезпечні для людини.

Ключові слова: риба, паразити, трематодини, Азербайджан, басейн річки Кура, водосховища

Цитування: Shkaraliyeva Y.V. Comparative ecological analysis of the trematode fauna of fishes of the reservoirs' cascade on the Kura River within Azerbaijan. Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44 с. 118-130. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-10>

Про автора:

Шакаралієва Є.В. – Азербайджанський медичний університет, вул. Рашида Бейбутова, 134, Баку, Азербайджан, AZ1014, bioloq@yahoo.com, <https://orcid.org/0000-0002-0653-7605>

Подано до редакції: 27.01.2025 / Прорецензовано: 12.04.2025 / Прийнято до друку: 16.04.2025

*** ПРИКЛАДНІ АСПЕКТИ РЕГУЛЯЦІЇ РОСТУ, РОЗВИТКУ ТА ПРОДУКТИВНОСТІ РОСЛИН ***
*** PRACTICAL ASPECTS OF PLANTS GROWTH REGULATION, DEVELOPMENT AND PRODUCTIVITY ***

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-11
UDC: 581.133.1+581.134+581.54:633.34

Photoperiod-induced changes in total nitrogen and soluble protein content in soybean leaves

I.M. Raievska, A.S. Schogolev

Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) is a short-day plant highly sensitive to photoperiod, with this sensitivity largely regulated by maturity (*E*) genes. These genes influence a wide range of developmental processes, including flowering time, morphological traits, hormone levels, and carbon and nitrogen metabolism. Adaptation to photoperiod involves coordinated changes in morphology, physiology, and biochemistry, ensuring timely transition to reproductive development and optimal crop formation. Field experiments were conducted at the experimental plots of the Department of Physiology and Biochemistry of Plants and Microorganisms of V. N. Karazin Kharkiv National University. This study investigated the effects of photoperiod duration on total nitrogen and soluble protein content in the leaves of near-isogenic soybean lines of the Clark variety, differing in *E1–E4* gene combinations. Short-day lines (Clark variety (*e1E2E3E4e5E7*), line L63-3016 (*e1E2E3e4e5E7*), line L 80-5879 (*E1e2e3E4e5E7*) and photoperiod-insensitive lines (L63-3117 (*e1e2E3E4e5E7*), L71-920 (*e1e2e3E4e5E7*)) were grown under natural long-day conditions (16 h) until the V3 stage. Half of the plants were then exposed to short-day conditions (9 h) for 14 days using blackout treatments. Leaf samples were collected at four time points (before the start of the short day effect, during the short day effect - 7 and 14 days, a week after the short photoperiod effect) to assess total nitrogen and soluble protein levels. The results showed that dominant alleles of *E1* and *E2* delayed the transition to the reproductive phase and significantly affected nitrogen and protein accumulation. Specifically, *E1* reduced total nitrogen under both photoperiods, while *E2* increased it under long-day conditions. Both *E1* and *E2* lowered soluble protein content under short-day exposure. No significant effects of *E3* and *E4* were observed. These results demonstrate that the regulation of nitrogen metabolism and protein synthesis in soybean is closely modulated by the interaction between photoperiod and maturity gene expression.

Key words: plant development, day length, total nitrogen, soluble protein, soybean, *E*-genes

Cite this article: Raievska I.M., Schogolev A.S. (2025). Photoperiod-induced changes in total nitrogen and soluble protein content in soybean leaves. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 44, p. 131-139. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-11>

About the authors:

Raievska I.M. – V. N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, Ukraine, 4, Svobody Maidan, Kharkiv, Ukraine 61022; i.m.raievska@karazin.ua; <https://orcid.org/0000-0003-3656-8178>
Schogolev A.S. – V. N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, Ukraine, 4, Svobody Maidan, Kharkiv, Ukraine 61022; a.s.schogolev@karazin.ua; <https://orcid.org/0000-0002-6563-1415>

Received: 09.03.2025 / Revised: 08.05.2025 / Accepted: 21.05.2025

Introduction

The transition of plants to flowering is regulated by a complex network involving genetic, hormonal, and environmental factors. In *Arabidopsis thaliana*, key genes for photoperiod and vernalization responses include *CONSTANS* (*CO*) and *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*), which antagonistically regulate *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) and influence flowering time (Kinmonth-Schultz et al., 2021). In soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), flowering is strongly controlled by photoperiod and a set of key loci, known as *E* genes (*E1–E9*), which modulate daylength sensitivity. Among these, *E1* acts as a major floral repressor, encoding a B3 domain transcription factor that suppresses *GmFT2a* and *GmFT5a*, florigen genes promoting flowering; its expression is enhanced under long-day conditions, delaying flowering (Cao et al., 2017). The *E2* gene, a homolog of *GIGANTEA* (*GI*) from *Arabidopsis*, plays a role in the circadian clock and photoperiod response by modulating *CO*-like genes that influence *FT* expression (Watanabe et al., 2011). *E3* and *E4* encode phytochrome A family photoreceptors (*PHYA3* and *PHYA2*), which detect red/far-red light and contribute to photoperiod sensitivity; mutations in these genes reduce long-day sensitivity, enabling soybean adaptation to higher latitudes. The interactions among these genes shape soybean

adaptation to specific latitudes, with *E1* and *E3/E4* mutations enabling early flowering in long-day environments (Li et al., 2018). Moreover, lines carry dominant alleles of *E1* or *E2E3* flower later than those with recessive alleles; notably, *E3* delays flowering in the absence of a dominant *E2* allele but has limited effect under short-day conditions (Raievska et al., 2023).

Among essential nutrients, nitrogen (N) is required in large amounts by soybean plants, and its deficiency can significantly limit growth and development (Staniak et al., 2024). Nitrogen participates in numerous physiological and metabolic processes and is a key structural component of proteins, enzymes, and nucleic acids (Maathuis, 2009). It also forms part of chlorophyll, cytochromes, phytohormones (e.g., cytokinins, auxins), vitamins, and secondary metabolites such as alkaloids, glucosinolates, and cyanogenic glycosides (Leghari et al., 2016). These functions support plant growth, biomass accumulation, and ultimately influence crop quality (Shepilova et al., 2011; Lyashenko et al., 2019; Anas et al., 2020).

Plants require large nitrogen inputs to construct the photosynthetic apparatus, as the rate of photosynthesis is closely linked to tissue nitrogen levels, particularly due to the high demand for the RuBisCo enzyme (Peng et al., 2021). Adequate nitrogen improves adaptive responses to drought, including osmotic adjustments, reactive oxygen species homeostasis, and increased levels of free proline, soluble sugars, and superoxide dismutase activity. When nitrogen is sufficient, antioxidant enzyme activities, including superoxide dismutase and glutathione, are elevated compared to nitrogen-deficient conditions (Tariq et al., 2022; Staniak et al., 2023).

Beyond being a vital macronutrient, nitrogen also acts as a signaling molecule that regulates the timing of flowering. In *Arabidopsis thaliana*, nitrogen deficiency accelerates flowering, whereas both excess and total deprivation can delay it. Transcriptome analyses have identified genes and pathways responsive to nitrogen availability that also modulate flowering time, highlighting potential points of integration between nitrogen signaling and developmental regulation (Brown et al., 2017). Soybean, with its high seed protein content (~40%), has a particularly high nitrogen demand (Staniak et al., 2024). Total plant nitrogen content has been shown to influence seed quality (Piper et al., 1999). Nitrogen can accumulate in vegetative organs (leaves, stems, petioles, pods) and, under deficiency, be remobilized to seeds, inducing leaf senescence and reducing photosynthetic efficiency, ultimately lowering yield (Staniak et al., 2024). Nitrogen scarcity also negatively affects root development and impairs the efficiency of legume-rhizobia symbiosis (Schogolev et al., 2021).

For optimal soybean development, it is crucial that plants receive appropriate nitrogen levels during key growth stages, particularly during the transition from vegetative to reproductive development. Nitrogen application at the early flowering stage has been shown to promote carbohydrate redistribution toward reproductive organs, thereby supporting the transition to flowering (Zhou et al., 2019). However, excessive nitrogen input can suppress this developmental shift, delaying the onset of the reproductive phase. In the model plant *Arabidopsis thaliana*, low nitrogen availability induces earlier flowering, whereas elevated nitrogen levels delay this process (Weber et al., 2018; Lin et al., 2017). Moreover, flowering time regulation in *Arabidopsis thaliana* has been linked to tissue-specific nitrate signaling, particularly at the shoot apical meristem, highlighting the complexity of nitrogen's role in developmental transitions (Olas et al., 2019).

Understanding how soybean growth and development respond to varying photoperiods is essential for advancing global food security. As a photoperiod-sensitive crop, soybean exhibits marked differences in flowering time and maturation based on day length. This sensitivity directly influences its adaptability across latitudes and climatic conditions, ultimately impacting yield stability and productivity. Investigating these responses enables the development and cultivation of soybean varieties tailored to diverse environments, supporting more consistent and increased agricultural output. This research focus directly supports the United Nations Sustainable Development Goal 2: "End hunger, achieve food security and improved nutrition and promote sustainable agriculture" (<https://sdgs.un.org/goals/goal2>). By improving soybean adaptability through photoperiod research, we contribute to resilient and sustainable farming systems, an essential step toward eradicating hunger worldwide.

Based on this, the aim of the study was to assess how photoperiod duration influences the nitrogen and soluble protein content in the leaves of soybean lines isogenic for *E* genes, and to identify the relationship between these biochemical indicators and the timing of the soybean transition to flowering.

Materials and methods

The research was conducted using soybean lines (*Glycine max* (L.) Merr.) of the Clark variety, isogenic for *E* genes and provided by the National Center for Plant Genetic Resources of Ukraine. The study involved short-day lines – Clark (*e1E2E3E4e5E7*), L63-3016 (*e1E2E3e4e5E7*), and L80-5879

(*E1e2e3E4e5E7*) – and photoperiod-insensitive lines – L63-3117 (*e1e2E3E4e5E7*) and L71-920 (*e1e2e3E4e5E7*); since all lines share the same allelic states at the *E5* and *E7* loci (*e5E7*), only the *E1–E4* genes were used to characterize photoperiodic differences. Field experiments were carried out during the 2018, 2019, and 2021 growing seasons on the experimental plots of the Department of Physiology and Biochemistry of Plants and Microorganisms at V. N. Karazin Kharkiv National University, using 1 m² plots with triplicate replicates for each variant. Plants were initially grown under natural long-day conditions (16 hours), after which half were subjected to short-day treatment (9 hours) by covering with light-permeable material from 5:00 p.m. to 9:00 a.m. for 14 consecutive days.

Phenological observations were recorded at four time points: Day 0 (pre-treatment), Day 7 and Day 14 (during treatment), and Day 21 (7 days post-treatment); at the study's onset, all plants were at the V3 stage, and subsequent phases were marked when at least 50% of plants reached the next stage. Vegetative phases (V3–V7) were tracked by the number of fully developed leaves, while generative phases were defined as R1 (flowering initiation, ≥50% of plants with a flower at any main stem node) and R3 (pod initiation, ≥50% of plants with a pod ≥5 mm on one of the top four main-stem nodes with fully developed leaves).

Total nitrogen and soluble protein were analyzed from the second and third leaves of five randomly selected plants, collected at 8:00 a.m. at each sampling point. Total nitrogen content was determined using the Kjeldahl method (Aguirre, 2023). Soluble protein content was measured using the Lowry method with Miller's modification (Miller, 1959).

Statistical analysis. Statistical evaluation of the data was performed using Statistica 7.0 software (StatSoft Inc., USA). Descriptive statistics, including mean values ($\bar{x}$) and standard deviations (SD), were calculated. Intergroup differences were analyzed using Tukey's post hoc test, with statistical significance determined at $P < 0.05$, applying the Bonferroni correction to adjust for multiple comparisons. Mean values were compared separately for each sampling date across all experimental variants — both between long-day (16 h) and short-day (9 h) photoperiods within the same isogenic soybean line, and between different lines under the same photoperiod conditions.

Results and Discussion

Determination of phenological phases of development.

At the initial stage of the study, we assessed the effect of photoperiod duration on the progression of phenological development phases in soybean lines isogenic for *E* genes during the experimental period (Table 1).

Table 1. Influence of photoperiod duration on the progression of phenological development phases in soybean lines isogenic for *E* genes; field experiments conducted in 2018, 2019, and 2021

Photoperiod, hours	Experimental day			
	0	7	14	21
<i>Short-day lines</i>				
"Clark" – <i>e1E2E3E4e5E7</i> (Clark)				
16	V3	V4	V5 – V6	V7
9	V3	V4	V5 – V6	V7 – R1
L63-3016 – <i>e1E2E3e4e5E7</i>				
16	V3	V4	V6	V7
9	V3	V4	V5	V6 – R1
L80-5879 – <i>E1e2e3E4e5E7</i>				
16	V3	V5	V6	V7
9	V3	V4 – V5	V6	V7 – R1
<i>Photoperiod-insensitive lines</i>				
L63-3117 – <i>e1e2E3E4e5E7</i>				
16	V3 – V4	V4 – V5	V6 – R1	R1
9	V3 – V4	V4	V6 – R1	R1
L71-920 – <i>e1e2e3E4e5E7</i>				
16	V3 – V4	V5 – R1	R1	R3
9	V3 – V4	V4 – R1	R1	R3

Note: stages are marked: V3–V7 – vegetative phases of 3–7 leaves, R1 – beginning of flowering; R3 – beginning of bean formation.

In short-day lines, the presence of dominant alleles of the *E1* and *E2E3* genes delayed the transition to flowering; these lines initiated flowering only after 21 days of the study, while under long-day conditions, flowering was not observed, and the plants continued to actively accumulate biomass. Consequently, by

day 21, short-day lines exhibited significant differences in developmental phases, in contrast to photoperiod-insensitive line lines, which had already reached the same developmental stage under both photoperiod conditions. It is well established that recessive alleles of the *e1* and *e2e3* genes promote earlier flowering in soybean (Xia et al., 2012; Xu et al., 2013; Dong et al., 2022). The findings of our study confirm this, as photoperiod-insensitive soybean lines transitioned to the generative phase (R1) earlier than short-day lines. Specifically, the *e1e2e3E4* line initiated flowering by day 7, and the *e1e2E3E4* line by day 14, under both long- and short-day conditions.

Determination of total nitrogen content in soybean leaves.

The next stage of the study focused on assessing the effect of different photoperiod durations on the total nitrogen content in soybean leaves. The results revealed that, at the beginning of the experiment, the lines exhibited differences in nitrogen content (Fig. 1). Short-day lines carrying recessive alleles of the *e1* gene under both long- and short-day conditions demonstrated higher total nitrogen levels compared to the short-day line with the dominant *E1* allele. In contrast, the photoperiod-insensitive lines did not show significant differences in nitrogen content under varying photoperiod conditions (Fig. 1).

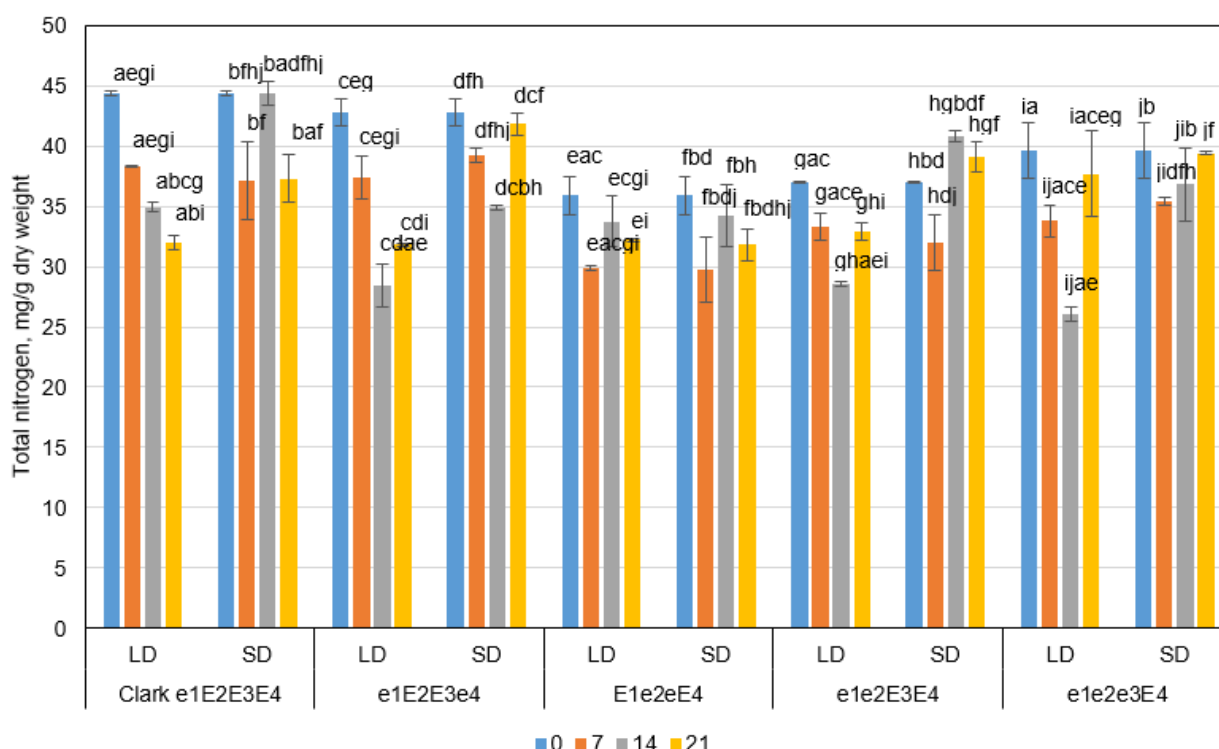


Fig. 1. Effect of photoperiod duration on total nitrogen content in the leaves of soybean lines isogenic for *E* genes. Data represent field experiments conducted in 2018, 2019, and 2021 ($n = 15$). Note: Mean values were compared separately for each sampling date across all experimental variants — both between long-day (16 h) and short-day (9 h) photoperiods within the same isogenic soybean line, and between different lines under the same photoperiod conditions. Mean values marked with the same letters within a given date differ significantly from each other according to Tukey's test with Bonferroni correction ($P < 0.05$): a – SD line e1E2E3E4 under long (16 h) photoperiod, b – SD line e1E2E3E4 under short (9 h) photoperiod, c – SD line e1E2E3e4 under long (16 h) photoperiod, d – SD line e1E2E3e4 under short (9 h) photoperiod, e – SD line E1e2e3E4 under long (16 h) photoperiod, f – SD line E1e2e3E4 under short (9 h) photoperiod, g – PPI line e1e2E3E4 under long (16 h) photoperiod, h – PPI line e1e2E3E4 under short (9 h) photoperiod, i – PPI line e1e2e3E4 under long (16 h) photoperiod, j – PPI line e1e2e3E4 under short (9 h) photoperiod

On the 7th day of the study, a decrease in the total nitrogen content in the leaves of the studied lines was observed under both long- and short-day conditions; however, the differences in nitrogen content between the lines remained.

On the 14th day of the study, significant changes were observed in the nitrogen content in the leaves of the short-day line *e1E2E3E4*, specifically a decrease under both long- and short-day conditions. Long-day conditions led to a reduction in leaf nitrogen content in photoperiod-insensitive lines. Under short-day conditions, the lines showed different responses: in the *e1E2E3E4* line, nitrogen content increased, while in the *E1e2e3E4* line, no significant changes were observed compared to day 7.

On the 21st day of the study (7 days after the end of short-day treatment), the short-day lines displayed differences in nitrogen content. In soybean leaves of the Clark variety, nitrogen content decreased; in the *e1E2E3E4* line, it increased; and in the *E1e2e3E4* line, it remained unchanged. In photoperiod-insensitive lines, nitrogen content increased under long-day conditions compared to the 14th day, while under short-day conditions, no significant changes were observed.

Thus, in photoperiod-insensitive soybean lines, nitrogen content in leaves decreased during the transition from vegetative to generative phases under both photoperiod conditions. As reproductive organs developed, nitrogen content increased under long-day conditions but remained stable under short-day conditions.

To determine the influence of maturity genes on total nitrogen content in soybean leaves, we compared lines differing in the allelic composition of the *E1–E4* genes. The results showed that among the gene pairs *E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*, and *E4/e4*, the *E1* and *E2* genes significantly affected nitrogen content. Specifically, the *E1* gene led to a decrease in total nitrogen content under both long- and short-day conditions, while the *E2* gene caused an increase under long-day conditions.

Numerous studies have demonstrated the effects of nitrogen nutrition on the morphological, physiological, and biochemical traits of soybean. In *Arabidopsis thaliana*, nitrogen levels have been shown to influence the timing of the transition from vegetative growth to flowering. This effect may be mediated through the photoperiodic pathway, particularly through the regulation of key flowering genes such as *CONSTANS (CO)* and *FLOWERING LOCUS T (FT)* (Wang et al., 2024). Low nitrogen levels are known to accelerate flowering, while both nitrogen deficiency and excess can delay this transition (Weber et al., 2017; Lin et al., 2017).

However, there is insufficient information on the relationship between nitrogen content in soybean leaves and the transition of plants to flowering. It has been shown that the transition to flowering is regulated by nitrogen and carbon signaling pathways through the modulation of *FLOWERING LOCUS T (FT)* activity in *Arabidopsis thaliana* (Grama et al., 2024).

Our study demonstrated that both photoperiod length and maturity genes influenced the total nitrogen content in soybean leaves. It should be noted that photoperiod length had a more pronounced effect on this parameter. Photoperiod-insensitive lines, which exhibited faster development and transitioned to flowering earlier under both long- and short-day conditions, showed lower nitrogen content values at the beginning of flowering. However, as they progressed to the pod formation stage, nitrogen content in the leaves increased, likely reflecting the demand for seed development and the activation of nitrogen transport to reproductive organs to meet protein synthesis requirements during the generative phase. In contrast, short-day lines exhibited an opposite response to different photoperiod treatments.

Determination of soluble protein content in soybean leaves.

It is known that approximately 80% of plant proteins are localized in chloroplasts, where they are divided into soluble and insoluble fractions. Around half of the soluble protein fraction consists of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBisCO). In addition to its role in photosynthesis, the chloroplast also participates in the biosynthesis of key primary and secondary metabolites, including amino acids, fatty acids, and pigments (Kleuter et al., 2024). Photoperiod length influences protein content in leaves. It has been shown that under long-day conditions, *Prunella vulgaris* exhibits increased leaf area, dry weight, and soluble protein content compared to short-day conditions (Li et al., 2022; Xu et al., 2023). In *Arabidopsis*, long-day conditions lead to elevated levels of enzymes involved in photosynthesis, as well as sucrose and starch biosynthesis (Seaton et al., 2018). According to some authors, this suggests that short photoperiods limit carbon availability, thereby influencing protein metabolism and plant growth (Gibon et al., 2009).

The results of our study showed that, at the beginning of the experiment, the soybean lines did not differ significantly in their soluble protein content (Fig. 2).

After 7 days of exposure to a short-day photoperiod, a decrease in protein content was observed in photoperiod-insensitive lines and plants of the variety, averaging 17%. In photoperiod-insensitive lines, this is likely associated with the transition to the generative phase of development. On the 14th day of short-day exposure, all studied lines exhibited reduced soluble protein levels under short-day conditions. The exception was the photoperiod-insensitive line *e1e2E3E4*, for which the values did not differ from those

recorded after 7 days of exposure. Seven days after the cessation of short-day conditions, protein content in leaves did not show significant differences between long- and short-day treatments. Thus, the short-day photoperiod resulted in a reduction in soluble protein content in the leaves of the studied soybean lines compared to the natural long-day condition.

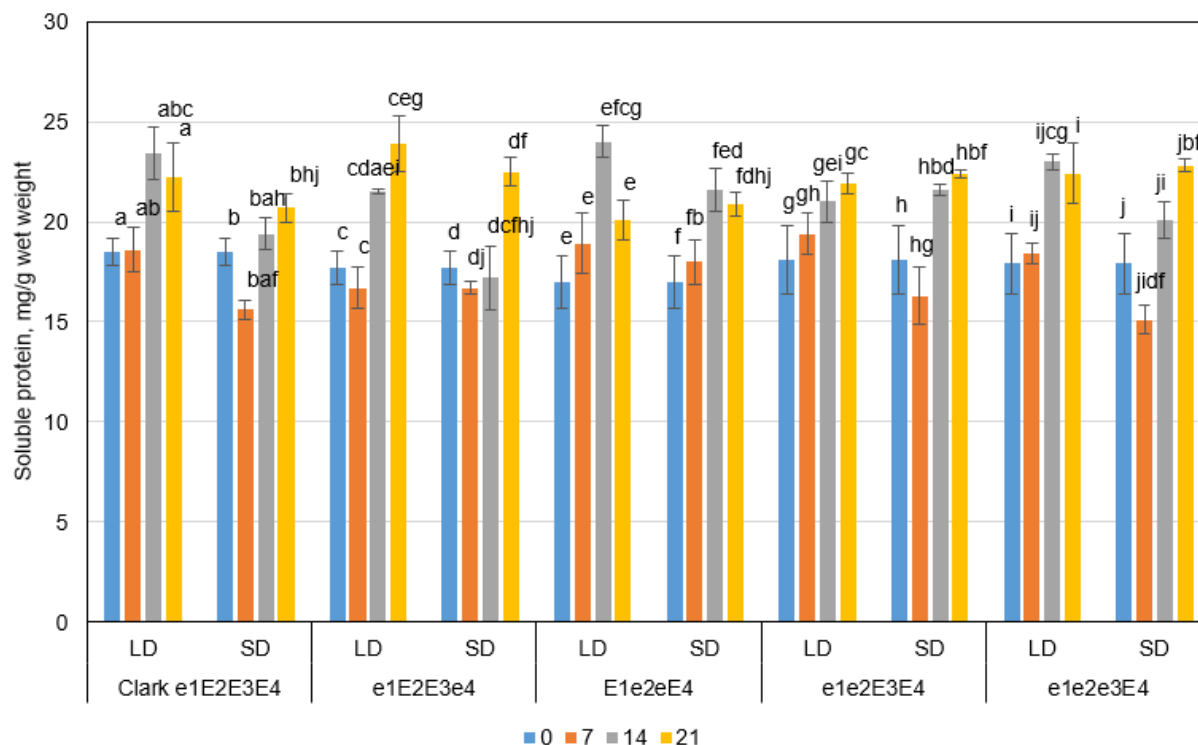


Fig. 2. Effect of photoperiod duration on soluble protein content in leaves of soybean lines isogenic for *E* genes; field experiment, 2018, 2019, 2021 (n = 15).

Note: Mean values were compared separately for each sampling date across all experimental variants — both between long-day (16 h) and short-day (9 h) photoperiods within the same isogenic soybean line, and between different lines under the same photoperiod conditions. Mean values marked with the same letters within a given date differ significantly from each other according to Tukey's test with Bonferroni correction ($P < 0.05$): see Fig. 1 for letters labels description

Analysis of the effect of maturity genes on soluble protein content showed that the dominant alleles of the *E1* and *E2* genes led to decreased protein levels under short-day conditions; however, this effect was observed only after the short-day exposure period.

Thus, soluble protein content in the studied soybean lines changed during the short-day period (7–14 days of the study), indicating a short-term effect, since no significant differences were found at the beginning of the study or after the short-day exposure. Therefore, it can be assumed that among the studied factors, day length is the primary driver influencing changes in protein synthesis.

Conclusion

Thus, the conducted study highlights the primary role of the *E1* and *E2* genes in regulating both the transition of soybean to the generative phase and nitrogen metabolism. The dominant alleles *E1* and *E2E3* delayed flowering compared to lines carrying the recessive alleles of these genes. The *E1* gene consistently exerted a negative effect on total nitrogen content in leaves under all photoperiodic conditions, whereas *E2* contributed to increased nitrogen levels under natural long-day conditions. The *E1* and *E2* genes also reduced the soluble protein content under short-day conditions, indicating their involvement in the photoperiod-dependent regulation of protein metabolism. In contrast, the *E3* and *E4* genes did not exhibit a significant influence on nitrogen and protein metabolism, underscoring the dominant role of *E1* and *E2* in controlling soybean nitrogen balance in response to photoperiod.

Soluble protein content showed a rapid but reversible response to short-day exposure, suggesting that protein metabolism in soybean leaves is highly dynamic and may be regulated in a more transient manner compared to total nitrogen. The absence of long-term protein differences after return to natural daylengths points to photoperiod-sensitive but developmentally buffered control mechanisms. Although all *E* genes influence photoperiod sensitivity to varying degrees, the lack of significant metabolic changes associated with *E3* and *E4* suggests these genes may act more downstream or in tissue-specific contexts, or that their effects are masked by stronger regulators like *E1* and *E2*. This provides insight into functional differentiation within the *E* gene family.

Understanding the genetic basis of photoperiod sensitivity and nitrogen/protein regulation opens pathways for developing soybean lines with optimized flowering time and nutrient use efficiency. Lines carrying recessive *e1* and *e2* alleles could be valuable for breeding early-flowering, photoperiod-insensitive cultivars suitable for a broader range of latitudes and growing seasons.

Acknowledgements and grants

The work was carried out within the framework of the fundamental research project of the Ministry of Education and Science of Ukraine "Study of photoinfluence as a regulator of molecular-genetic, physiological-metabolic processes and "plant-microorganism" interactions to control the productivity of leading leguminous crops under global climate change", state registration number 0124U004292

We express our gratitude to our teacher and scientific supervisor, who passed away, Professor Zhmurko V.V., for his participation in the planning of the experiment.

Список використаних джерел / References

- Aguirre, J. (2023). The Kjeldahl method. In J. Aguirre (Ed.), *The Kjeldahl method: 140 years* (pp. 53–78). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-031-31458-2_4
- Anas, M., Liao, F., Verma, K. K. et al. (2020). Fate of nitrogen in agriculture and environment: Agronomic, eco-physiological and molecular approaches to improve nitrogen use efficiency. *Biological Research*, 53, 47. <https://doi.org/10.1186/s40659-020-00312-4>
- Brown, D., Feeney, M., Ahmadi, M. et al. (2017). Subcellular localization and interactions among rubber particle proteins from *Hevea brasiliensis*. *Journal of Experimental Botany*, 68(18), 5045–5055. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx331>
- Cao, D., Takeshima, R., Zhao, C. et al. (2017). Molecular mechanisms of flowering under long days and stem growth habit in soybean. *Journal of Experimental Botany*, 68(8), 1873–1884. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw394>
- Dong, L., Hou, Z., Li, H. et al. (2022). Agronomical selection on loss-of-function of *GIGANTEA* simultaneously facilitates soybean salt tolerance and early maturity. *Journal of Integrative Plant Biology*, 64(10), 1895–1909. <https://doi.org/10.1111/jipb.13332>
- Gibon, Y., Pyl, E. T., Sulpice, R. et al. (2009). Adjustment of growth, starch turnover, protein content and central metabolism to a decrease of the carbon supply when *Arabidopsis* is grown in very short photoperiods. *Plant, Cell & Environment*, 32(7), 859–874. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01965.x>
- Gramma, V., Ols, J. J., Zacharaki, V. et al. (2024). Carbon and nitrogen signaling regulate *FLOWERING LOCUS C* and impact flowering time in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 197(1), kiae594. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiae594>
- Kinmonth-Schultz, H., Lewandowska-Sabat, A., Imaizumi, T. et al. (2021). Flowering times of wild *Arabidopsis* accessions from across Norway correlate with expression levels of FT, CO, and FLC genes. *Frontiers in Plant Science*, 12, 747740. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.747740>
- Kleuter, M., Yu, Y., Verdegaa, L., Pancaldi, F. et al. (2024). Characterizing the extractable proteins from tomato leaves – A proteomics study. *Food Chemistry: X*, 25, 102114. <https://doi.org/10.1016/j.fochx.2024.102114>
- Leghari, S. J., Wahocho, N. A., Laghari, G. M. et al. (2016). Role of nitrogen for plant growth and development: A review. *Advances in Environmental Biology*, 10(9), 209–219.
- Li, Y., Xu, Q., Zhang, Z. et al. (2018). Molecular mechanisms controlling flowering time in soybean. *Journal of Integrative Plant Biology*, 60(9), 783–798. <https://doi.org/10.1111/jipb.13021>
- Li, Z., Hu, J., Tang, H. et al. (2022). Temperature and photoperiod change the flowering process in *Prunella vulgaris* by inducing changes in morphology, endogenous hormones, carbon/nitrogen metabolites, and gene expression. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 147(2), 73–81. <https://doi.org/10.21273/JASHS05144-21>

- Lin, Y.-L., Tsay, Y.-F. (2017). Influence of differing nitrate and nitrogen availability on flowering control in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 68(10), 2603–2609. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx053>
- Maathuis, F. J. M. (2009). Physiological functions of mineral macronutrients. *Current Opinion in Plant Biology*, 12, 250–258. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.04.003>
- Miller, G. L. (1959). Protein determination for large numbers of samples. *Analytical Chemistry*, 31(5), 964–966. <https://doi.org/10.1021/ac60147a030>
- Olas, J. J., Van Dingenen, J., Abel, C. et al. (2019). Nitrate acts at the *Arabidopsis thaliana* shoot apical meristem to regulate flowering time. *New Phytologist*, 223(2), 814–827. <https://doi.org/10.1111/nph.15812>
- Peng, J., Feng, Y., Wang, X. et al. (2021). Effects of nitrogen application rate on the photosynthetic pigment, leaf fluorescence characteristics, and yield of indica hybrid rice and their interrelations. *Scientific Reports*, 11, 7485. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-86858-z>
- Piper, E. L., Boote, K. I. (1999). Temperature and cultivar effects on soybean seed oil and protein concentrations. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 76(10), 1233–1241. <https://doi.org/10.1007/s11746-999-0099-y>
- Raievska, I. M., Schogolev, A. S. (2023). Genetic variation in four maturity genes and photoperiod insensitivity effects on the yield components and on the growth duration periods of soybean. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 14(1), 55–63. <https://doi.org/10.15421/022309>
- Schogolev, A. S., Raievska, I. M. (2021). Role of nitrogen deficiency on growth and development near isogenic by E genes lines of soybean co-inoculated with nitrogen-fixing bacteria. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 12(2), 326–334. <https://doi.org/10.15421/022144>
- Seaton, D. D., Graf, A., Baerenfaller, K. et al. (2018). Photoperiodic control of the *Arabidopsis* proteome reveals a translational coincidence mechanism. *Molecular Systems Biology*, 14(3), e7962. <https://doi.org/10.15252/msb.20177962>
- Staniak, M., Szpunar-Krok, E., Kocira, A. (2023). Responses of soybean to selected abiotic stresses – Photoperiod, temperature, and water. *Agriculture*, 13(1), 146. <https://doi.org/10.3390/agriculture13010146>
- Staniak, M., Szpunar-Krok, E., Wilczewski, E. et al. (2024). The function of macronutrients in helping soybeans to overcome the negative effects of drought stress. *Agronomy*, 14, 1744. <https://doi.org/10.3390/agronomy14081744>
- Tariq, S., Kumar, M., Alam, B. et al. (2022). Abiotic stress and plant response: Adaptive mechanisms of plants against multiple stresses. In S. Tariq, M. Kumar, B. Alam, S. Kumar, S. Roy, S. Kumar, J. Rane, & S. Kumar (Eds.), *Abiotic Stress in Plants: Mechanisms and Adaptations* (pp. 1–18). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90568-8.00001-8>
- Wang, M., Wang, J., Wang, Z., Teng, Y. (2024). Nitrate signaling and its role in regulating flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(10), 5310. <https://doi.org/10.3390/ijms25105310>
- Watanabe, S., Xia, Z., Tsubokura, Y. et al. (2011). The soybean FT homolog, GmFT2a, is involved in photoperiodic flowering control. *Plant and Cell Physiology*, 52(5), 894–903. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr042>
- Weber, K., Burow, M. (2018). Nitrogen – essential macronutrient and signal controlling flowering time. *Physiologia Plantarum*, 162(2), 251–260. <https://doi.org/10.1111/ppl.12664>
- Xia, Z. J., Watanabe, S., Yamada, T. et al. (2012). Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus E1 that regulates photoperiodic flowering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(32), 2155–2164. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117982109>
- Xu, M., Xu, Z., Liu, B. et al. (2013). Genetic variation in four maturity genes affects photoperiod insensitivity and PHYA-regulated post-flowering responses of soybean. *BMC Plant Biology*, 13(91), 1–14. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-91>
- Xu, Y., Koroma, A. A., Weise, S. E. et al. (2023). Daylength variation affects growth, photosynthesis, leaf metabolism, partitioning, and metabolic fluxes. *Plant Physiology*, 194(1), 475–490. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad507>
- Zhou, H., Yao, X., Zhao, Q. et al. (2019). Rapid effect of nitrogen supply for soybean at the beginning flowering stage on biomass and sucrose metabolism. *Scientific Reports*, 9, 15530. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52043-6>
- Ляшенко, В. В., Лотиш, І. І., Тараненко, А. О. та ін. (2019). Вплив азотних добрив на урожайність та якість насіння сої. *Scientific Progress & Innovations*, (4), 58–65. <https://doi.org/10.31210/visnyk2019.04.07> [Lyashenko, V. V., Lotysh, I. I., Taranenko, A. O. et al. (2019).

Vplyv azotnykh dobryv na urozhaynist' ta yakist' nasinnya soyi. *Scientific Progress & Innovations*, (4), 58–65. <https://doi.org/10.31210/visnyk2019.04.07> (In Ukrainian)

Шепілова, Т. (2011). Вплив добрив та інокуляції насіння на урожайність сої. *Сільськогосподарська мікробіологія*, 13, 117–123. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.13.117-123> [Shepilova, T. (2011). Vplyv dobryv ta inokulyatsiyi nasinnya na urozhaynist' soyi. *Sil's'kohospodars'ka mikrobiolohiya*, 13, 117–123. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.13.117-123>] (In Ukrainian)

Вплив тривалості фотоперіоду на вміст загального азоту та розчинного білка у листках сої

I.M. Раєвська, А.С. Щоголев

Соя (*Glycine max* (L.) Merr.) є культурою короткого дня, яка виявляє високу чутливість до тривалості світлового періоду. Ця чутливість значною мірою визначається генами зрілості (гени *E*), що регулюють широкий спектр процесів у рослин: від строків цвітіння до морфології, гормонального балансу, а також вуглецевого й азотного обміну. Адаптація до змін фотоперіоду супроводжується комплексними морфологічними та фізіологічними змінами, які забезпечують своєчасний перехід рослин до цвітіння й формування врожаю. Польові дослідження проводилися на експериментальних ділянках кафедри фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. У межах дослідження вивчали вплив різної тривалості світлового дня на вміст загального азоту та розчинного білка в листках майже ізогенних ліній сої сорту Clark з різними комбінаціями генів *E1–E4*. Короткоденні лінії (Clark (*e1E2E3E4e5E7*), L63-3016 (*e1E2E3e4e5E7*), L 80-5879 (*E1e2e3E4e5E7*)) та фотоперіодично нейтральні лінії (L63-3117 (*e1e2E3E4e5E7*), L71-920 (*e1e2e3E4e5E7*)) вирощували за умов природного довгого дня (16 годин) до фази V3. Після цього частину рослин піддавали впливу короткого дня (9 годин) протягом 14 днів. Відбір зразків здійснювався чотири рази: до початку впливу короткого дня, на 7-й і 14-й день його дії, а також через тиждень після завершення дії коротким фотоперіодом. Результати показали, що домінантні алелі *E1* і *E2* затримували перехід рослин до репродуктивної фази та істотно впливали на вміст азоту і білка. Зокрема, *E1* спричиняв зменшення загального азоту за обох фотоперіодів, у той час як *E2* підвищував його рівень за умов довгого дня. Обидва гени також знижували концентрацію розчинного білка за дії короткого дня. Значного впливу генів *E3* і *E4* виявлено не було. Отже, взаємодія фотоперіоду та експресії генів зрілості тісно пов'язана з регуляцією азотного обміну та синтезу білка у рослинах сої.

Ключові слова: розвиток рослин, тривалість дня, загальний азот, розчинний білок, соя, *E*-гени

Цитування: Raievska I.M., Schogolev A.S. Photoperiod-induced changes in total nitrogen and soluble protein content in soybean leaves. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія «Біологія»*, 2025, 44, с. 131-139. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-11>

Про авторів:

Раєвська І.М. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, 61022, Україна; i.m.raievska@karazin.ua; <https://orcid.org/0000-0003-3656-8178>

Щоголев А.С. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, 61022, Україна; a.s.schogolev@karazin.ua; <https://orcid.org/0000-0002-6563-1415>

Authors contribution: All authors have contributed equally to this work. / **Внесок авторів:** Усі автори зробили рівнозначний внесок у підготовку цієї роботи.

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest. / **Конфлікт інтересів:** Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів

Подано до редакції: 09.03.2025 / **Прорецензовано:** 08.05.2025 / **Прийнято до друку:** 21.05.2025

... ПРИРОДООХОРОННІ ТЕРИТОРІЇ ... NATURE CONSERVATION AREAS ...

DOI: 10.26565/2075-5457-2025-44-12

УДК: 502.4 (477.81)

Флора проєктованого Національного природного парку “Мжанський” (Харківська область). Частина 1: борові комплекси

Г.М. Бондаренко

На території Харківської області бори малодосліджені, а охороною забезпечені лише незначні площі соснових лісів. У той же час для борів та їхнього біорізноманіття існують ризики, пов'язані із високим рівнем господарської діяльності, рекреаційного навантаження та за останні 3 роки – з активними бойовими діями. Це спонукає до досліджень та збереження найбільш цінних ділянок соснових лісів на території Харківської області. З метою охорони долинних комплексів р. Мож, у тому числі і соснових лісів, було запропоновано проєкт організації Національного природного парку “Мжанський”. Протягом 2023–2024 років маршрутно-рекогносцирувальним методом було досліджено флору борової частини парку. Встановлено, що флора дослідженої території складає 529 видів, підвидів та гібридів судинних рослин. Фітобіота представлена 81 родиною, серед яких провідними є Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Rosaceae, Caryophyllaceae, Lamiaceae, Brassicaceae, Plantaginaceae s.l., Apiaceae, Boraginaceae та Ranunculaceae. Проведений аналіз флори за основними едафічними факторами показав, що у спектрі гігоморф переважають групи гігомезофітів (24,3 %), мезофітів (23,4 %) та субмезофітів (23,0 %). Порівняно із іншими дослідженими борами на території Харківської області, досліджена територія характеризується більш вологими та різноманітними умовами. За факторами вмісту нітратів, загального трофності ґрунту та кислотності субстрату досліджена територія має типові умови для борів на території Харківщини. За результатами аналізу синантропізації флори встановлено, що ступінь трансформації складає 51,1 %, що менше за аналогічні показники інших локальних флор Харківської області. Трансформація відбувається в основному за рахунок апофітів (31,1 %). Виявлено 106 чужорідних видів рослин, серед яких понад половина має середземноморське або північноамериканське походження. Серед них є нові для Харківської області види: *Commelina communis*, *Bidens connata* та *Sedum album*. Під час досліджень було виявлено 40 охоронюваних видів рослин. Серед них 10 видів включені до Червоної книги України (*Botrychium lunaria*, *Epipactis helleborine*, *Neottia ovata*, *Pulsatilla pratensis*, *Stipa borysthena* та ін.), 3 види – до Резолюції 6 Бернської конвенції (*Jurinea cyanoides*, *Pulsatilla patens* та *Salvinia natans*) та 30 – охороняються на регіональному рівні (*Bistorta officinalis*, *Comarum palustre*, *Dryopteris carthusiana*, *Paris quadrifolia*, *Pyrola rotundifolia*, *Thelypteris palustris* та ін.). Також виявлено низку рідкісних в області видів, які не мають охоронного статусу (*Carex remota*, *Luzula pilosa*, *Peucedanum palustre* та ін.). Значна частка рідкісних та охоронюваних видів знаходяться на південній межі свого розповсюдження, тому на території дослідження є особливо вразливими.

Ключові слова: біорізноманіття, рідкісні види, чужорідні види, гібриди, природно-заповідний фонд, охоронювані території, Смарагдова мережа, долина річки Мож, Харківська область

Цитування: Бондаренко Г.М. Флора проєктованого Національного природного парку “Мжанський” (Харківська область). Частина 1: борові комплекси. Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2025, 44, с. 140–180. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-12>

Про автора:

Бондаренко Г.М. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, Майдан Свободи, 4, Харків, Україна 61022; h.m.bondarenko@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0001-9936-3482>

Подано до редакції: 03.01.2025 / Прорецензовано: 01.03.2025 / Прийнято до друку: 05.05.2025

Вступ

Згідно з даними Екологічного паспорту (Екологічний паспорт..., 2024b) станом на початок 2024 року відсоток заповідних територій складає лише 2,4 % від загальної площі Харківської області. Це один найнижчих показників по Україні, який поступається лише Вінницькій області, у якій показник «заповідності» території складає близько 2,3 % (Екологічний паспорт..., 2024a). Відповідно до Основних засад (стратегії) державної екологічної політики (Закон України..., 2019) та Угоди про асоціацію з Європейським союзом (Угода..., 2023) Україна має збільшити площі заповідних територій за рахунок створення нових і розширення меж вже існуючих природоохоронних об'єктів. З огляду на

це, дослідження перспективних для заповідання територій є актуальними для нашої держави. Не дивлячись на низький відсоток заповідності у регіоні, науковцями із різних інституцій Харківської області розроблено проекти та обґрунтовано створення низки об'єктів природно-заповідного фонду різних рівнів (Безроднова та ін., 2024; Атемасова та ін., 2021; Звягінцева, 2020 тощо).

Бори на території Харківської області досліджені фрагментарно. Переважна більшість досліджень стосується борів у середній течії р. Сіверський Донець та у межах Національного природного парку «Слобожанський» (Ermolenko, Gorelova, 1977; Gorelova, 1987; Gorelova, Drulyova, 1987; Ermolenko, 1992; Філатова, Клімов, 2008; Казарінова та ін., 2021...). Еколого-флористичні дослідження соснових лісів останнім часом також проводилися у межах м. Харків (Gamulya et al., 2011), однак бори у долинах інших малих річок залишаються малодослідженими. Крім того, лише незначні площі соснових лісів на території Харківської області включені до мережі об'єктів природно-заповідного фонду. Охороною охоплені бори у межах національних природних парків «Слобожанський» та «Гомільшанські ліси». При цьому на території останнього бори знаходяться у господарській зоні парку і представлені переважно монокультурами сосни звичайної. Вони характеризуються низьким рівнем біотопічного та видового різноманіття та високим рівнем антропогенного навантаження. Також на Харківщині створено низку локальних заказників, які опікуються охороною борових комплексів. Проте переважна більшість із них також зосереджені на боровій терасі у середній течії Сіверського Дінця (лісові заказники «Кулаківський», «Середньодонецький»; ландшафтні заказники «Малинівський», «Крейдянська лісова дача», «Савинська лісова дача») і лише незначна частка – у долинах малих річок (заказник «Григорівський бір») (Клімов та ін., 2005).

Основними загрозами для борів на території Харківської області є високий антропогенний тиск, зокрема рекреаційне навантаження та господарська діяльність. Переважна більшість соснових лісів представлена штучними монокультурами сосни звичайної, які вирубуються для промислової заготівлі деревини. За останні роки збільшилися випадки лісових пожеж, що становлять особливу загрозу для борів. Зростання ризиків пов'язані із підвищенням середньорічних температур та тривалими періодами літньої посухи. Крім того, починаючи з 2022 року, пожежі трапляються частіше внаслідок ведення бойових дій на території Харківської області.

З огляду на низьку заповідність борів на території Харківської області та високі ризики, спричинені господарською діяльністю, пожежами та військовими діями, актуальним завданням є розширення мережі об'єктів Природно-заповідного фонду України за рахунок заповідання найбільш цінних ділянок борів. У 2018 р. частину долини р. Мож площею 12 658,48 га було включено до Смарагдової мережі (Mozh River valley; site code: UA 0000299) (Updated list..., 2024). На цій території також представлені борові комплекси долини. Однак Закон про Смарагдову мережу, який регулює статус та режим використання територій, що включені у Смарагдову мережу, досі не прийнятий і не імplementований Верховною Радою України (Проект Закону..., 2025). Таким чином, запропоновані до охорони території у долини р. Мож досі не мають фактичної охорони. Єдиним дієвим способом забезпечити заповідний режим цієї території – створення природного парку загальнодержавного рівня. З цією метою науковцями з Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна було запропоновано створити Національний природний парк «Мжанський» (Tokarskaya et al., 2017), який включає частину долини р. Мож з її заплавами та боровими комплексами.

Матеріали і методи

Дослідження проводилися протягом вегетаційних сезонів 2023–2024 рр. у межах проєктованого Національного природного парку «Мжанський». Маршрутним методом виявлялося різноманіття судинних рослин. Маршрут пролягав у різних типах біотопів, представлених на території перспективного природоохоронного об'єкту. Загальний маршрут склав близько 215 км.

Складено анотований перелік судинних рослин НПП «Мжанський» на основі власних спостережень, даних з літератури та відкритих баз даних з біорізноманіття (GBIF, 2025; UkrBIN, 2025; iNaturalist, 2025), а також ревізії фондів Гербарію Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна *CWU* та Національного гербарію України *KW* (Інститут ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України, м. Київ). Анотація до кожного виду містить інформацію про поширені в українській науковій літературі синонімічні назви (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Dobrochayeva et al., 1987; Gorelova, Alyokhin, 2002), тип ареалу, екоморфи, фракційну приналежність, статус охорони тощо. Номенклатурні назви видів подані відповідно до Plants of the World Online (POWO, 2025).

Екологічний аналіз флори проводився за 4 едафічними (загальне зволоження ґрунту, кислотний та загальний сольовий режими субстрату та вміст нітратів) та 2 кліматичними (континентальність клімату та освітленість) факторами з використанням екологічних шкал Я. П. Дідуха (Didukh, 2011).

Трансформацію флори оцінювали за індексами синантропізації, апофітизації та антропофітизації фітобіоти (Kornas, 1968):

$$IS = \frac{A_n + A_p}{N} \times 100 \%$$

де IS – індекс синантропізації; A_n – антропофіти (адвентивні види); A_p – апофіти (синантропні автохтонні види флори); N – загальна кількість видів на території дослідження

$$IA_p = \frac{A_p}{N} \times 100 \%$$

де IA_p – індекс апофітизації

$$IA_n = \frac{A_n}{N} \times 100 \%$$

де IA_n – антропофітизації

Фракційні дослідження проводилися за спеціалізованими публікаціями (Protopopova, 1991; Gorelova, Alyokhin, 2002; Protopopova, Shevera, 2014; Dvirna, 2014; Zvyagintseva, 2015).

Охоронний статус видів перевірявся за природоохоронними документами різного рівня (Рішення..., 2001; Червона книга..., 2009; Convention..., 1979; Перелік..., 2021; CITES, 2024; IUCN, 2024).

Запис маршруту та фіксація координат місцезростань рідкісних видів здійснювався у мобільному застосунку Guru Maps (<https://gurumaps.app/>). Картографічні матеріали створені у програмі QGIS 3.40 Bratislava (QGIS, 2024).

Попередні результати досліджень флори території проєктованого Мжанського Національного природного парку висвітлено у декількох публікаціях (Siranskyi, Bondarenko, 2024; Bondarenko, 2024; Bondarenko et al., 2024; Сіранський, Бондаренко 2024; Бондаренко та ін., 2023; Bondarenko, 2023).

Характеристика території дослідження

У 2017 р. групою науковців з Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна було опубліковано матеріали до створення Національного природного парку «Мжанський» (Tokarskaya et al., 2017). Загальна площа проєктованого об'єкту складає 9 тис. га. Адміністративно проєктований парк розташований у межах Харківського та Чугуївського районів Харківської області (рис. 1). Парк розташовується між м. Мерефа на заході та м. Зміїв на сході. Мжанський НПП представляє собою борові та заплавні комплекси долини р. Мож (права притока р. Сіверський Донець). У цій статті розглядається характеристика і флора "борової" частини парку. Характеристику та флору "заплавної" частини буде розглянуто у наступній статті.

Територія досліджень характеризується багатим біотопічним різноманіттям, що впливає і на багате видове різноманіття парку (Безроднова та ін., 2021). У борових комплексах парку представлені як широко поширені на території Лівобережного Лісостепу сухостепові бори переважно штучного походження, так і більш рідкісні у Харківській області мезофітні та болотисті субори та сугруди. У пониженнях борової тераси нерідко формуються свіжі, вологі та іноді тимчасово заболочені

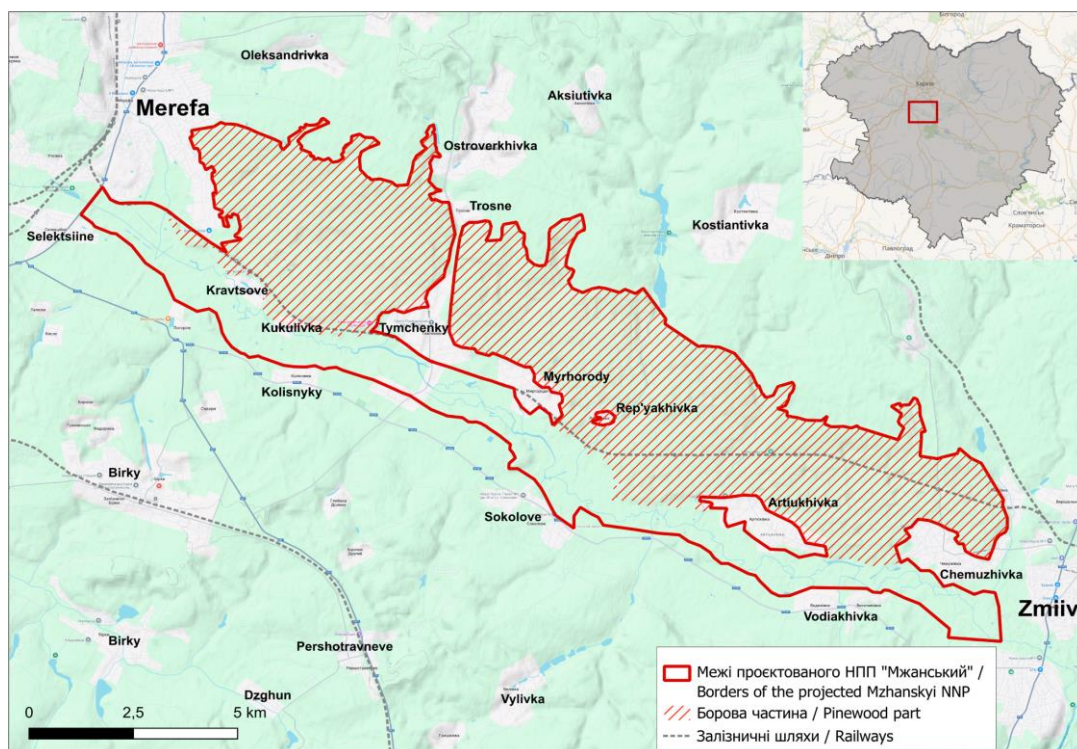


Рис. 1. Картосхема проєктованого Національного природного парку “Мжанський”.
Базова мапа: Google Terrain

Fig. 1. The map of the projected Mzhanskyi National Nature Park. Base map: Google Terrain

біотопи: вербняки, вільшняки, березняки, осичники, зникаючі у регіоні сфагнові болота тощо. В околицях м. Мерефа знаходиться ділянка природної діброви. Через територію парку, окрім р. Мож, також протікає річка Борова (ліва притока р. Мож) та декілька пересихаючих у літній період струмків. У той же час екосистеми проєктованого парку піддаються трансформації внаслідок діяльності людини, у тому числі господарської. Територією парку проходять залізничні шляхи, що сполучають міста Мерефа та Зміїв. Крім того, на території дослідження значні площі займають рубки та щільні молоді монокультури *Pinus sylvestris* L., рідше – *Quercus rubra* L. Вирубки займає рудеральна рослинність, участь у формуванні якої беруть у тому числі адвентивні види рослин (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Artemisia absinthium* L., *A. vulgaris* L., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Oenothera biennis* L. тощо). Окремими джерелами трансформації флори парку є навколишні населені пункти та їхні кладовища, які часто є центрами поширення чужорідних видів. Не дивлячись на значне антропогенне навантаження, проєктований парк зберігає осередки природного різноманіття.

Результати та Обговорення

Систематична структура. За результатами польових досліджень та аналізу даних з літератури та відкритих баз даних з біорізноманіття встановлено, що флора “борова” частини проєктованого Національного природного парку “Мжанський” станом на сьогодні складає 529 видів з 81 родини судинних рослин (додаток). Провідними за числом видів родини є Asteraceae (64 видів – 12,1 %), Poaceae (51 вид – 9,8 %), Cyperaceae та Fabaceae (по 26 видів – 4,9 % у кожній), Rosaceae (24 види – 4,6 %), Caryophyllaceae та Lamiaceae (по 22 види – 4,2 % у кожній), Brassicaceae (18 видів – 3,4 %), Plantaginaceae s.l. (17 видів – 3,2 %), Apiaceae, Boraginaceae та Ranunculaceae (по 16 видів – 3,0 % у кожній). Інші родини представлені меншим числом видів і разом вони складають 39,9 % від загальної флори дослідженої території. У загальних рисах спектр провідних родин відповідає розподілу родин у флорах подібних територій Харківської області (Gorelova, 1987; Ermolenko, 1992; Gamulya et al., 2011; Казарінова та ін., 2021).

До родів із найбільшим різноманіттям належать: *Carex* L. (22 види), *Veronica* L. (11 видів), *Ranunculus* L. (10 видів), *Galium* L. (7 видів), *Juncus* L., *Rumex* L., *Trifolium* Tourm. ex L. та *Viola* L. (по 6 видів у кожному), *Acer* L., *Poa* L., *Salix* L., *Silene* L., *Tragopogon* L. та *Vicia* L. (по 5 видів у кожному).

Екологічний аналіз флори. Аналіз флори за фактором загального режиму зволоження субстрату показав, що у флорі переважають рослини, які тяжіють до місцезростань із помірним режимом зволоження та до близьких умов (рис. 2). Найбільшою групою у складі фітобіоти виявилися гігрозоміофіти, яких налічується принаймні 128 видів (24,3 %). Незначним чином поступаються групи мезо- та субмезоміофітів, яких налічується 123 (23,4 %) та 121 (23,0 %) видів відповідно. Значне переважання цих екоморф свідчить про помірний режим зволоження "борової" частини парку. У той же час нами виявлено групи, характерні для перезволожений та водних біотопів, – гідрофіти, пергідрофіти, субгідрофіти та гідрофіти, які разом складають 98 видів (18,6 %). Ці рослини були зосереджені, головним чином, у пониженнях борової тераси та навколо лісових боліт. На вирубках, відкритих піщаних галявинах та сухостепових борах виявлено представників груп більш посушливих умов – субсерофіти та серофіти. Їхня загальна кількість склала 29 видів (5,5 %). Порівняно з іншими борами на території Харківської області (Ermolenko, 1992; Gamulya et al., 2011; Bezrodnova, 2014; Казарінова та ін., 2021) досліджені лісові масиви характеризуються більшим різноманіттям умов та більшою вологістю.

Аналіз флори за фактором кислотності ґрунту показав характерний для борів Харківської області розподіл (рис. 2). Переважають рослини, адаптовані до ґрунтів з нейтральною реакцією, – 312 видів (59,3 %). Значна частка (145 видів – 27,6 %) флори представлена субацидофілами, які надають перевагу слобокислим субстратам. Більшість представників групи ацидофілів – це типові представники псамофітних ценозів (*Jasione montana* L., *Herniaria polygama* J.Gay, *Psammophilicella muralis* (L.) Ikonn., *Scleranthus annuus* L., *S. perennis* L., *Sempervivum ruthenicum* Koch ex Schnittsp. & C.B.Lehm., *Juncus bufonius* L. та ін.).

Також було проаналізовано флору фактором загального трофічного режиму ґрунту (рис. 2). Аналіз показав, що у флорі переважають семіевтрофи – 249 видів (47,3 %). Значна частка фітобіоти належить до групи евтрофів – 166 видів (33,6 %). Ці групи також переважають у флорі інших борів на території Харківщини (Ermolenko, 1992; Bezrodnova, 2014; Казарінова та ін., 2021).

За фактором вмісту нітратів у субстраті у флорі дослідженої території переважають групи нітрофілів та гемінітрофілів, яких налічується 210 видів (39,9 %) та 175 видів (33,3 %) відповідно (рис. 2). Анітрофіли та евнітрофіли складають приблизно однакову частку у фітобіоті і нараховують 55 (10,5 %) та 58 (11,0 %) видів відповідно.

Аналіз флори за кліматичними факторами, зокрема, фактором континентальності клімату (рис. 3) показав, що у флорі дослідженої території переважають характерні для Харківської області геміконтинентали. Ця група налічує 263 види, що складає половину від виявленої фітобіоти. Майже однакою числом видів представлені групи геміокеанічних та субконтинентальних рослин – 107 (20,3 %) та 105 (20,0 %) видів відповідно.

За результатами аналізу геліоморф встановлено, що понад половина видів належить до групи субгеліофітів – 295 видів (56,1 %) (рис. 3). Ця група загалом характерна для світлих лісів. Геліофіти також складають значну частку на території досліджень – 128 видів (24,4 %). Гемісциофіти та сциофіти разом налічують 76 видів (14,4 %). Останні дві групи в основному були зосереджені на ділянці природної діброви у північно-східних околицях м. Мерефа та у тінистих суборах та вільшняках, що спорадично трапляються по всій території дослідження. За режимом освітлення досліджена територія більш різноманітна за бори в околицях сс. Графське та Симонівка (Чугуївський р-н) (Казарінова та ін., 2021) за рахунок більшої кількості біотопів, представлених широколистяними лісами.

Отже, за результатами екологічного аналізу флори встановлено, що умови на території проектного парку мають спільні риси з іншими борами на території Харківщини. Однак за деякими факторами, зокрема, загального зволоження субстрату, територія дослідження характеризується більшим різноманіттям умов і наближається до умов Полісся (Андрієнко, 2006). Таким чином, бори проектного парку можна вважати еталонними для території Харківської області, оскільки мають характерні для регіону особливості, але водночас унікальними, що підкреслює важливість охорони борових комплексів долини р. Мож.

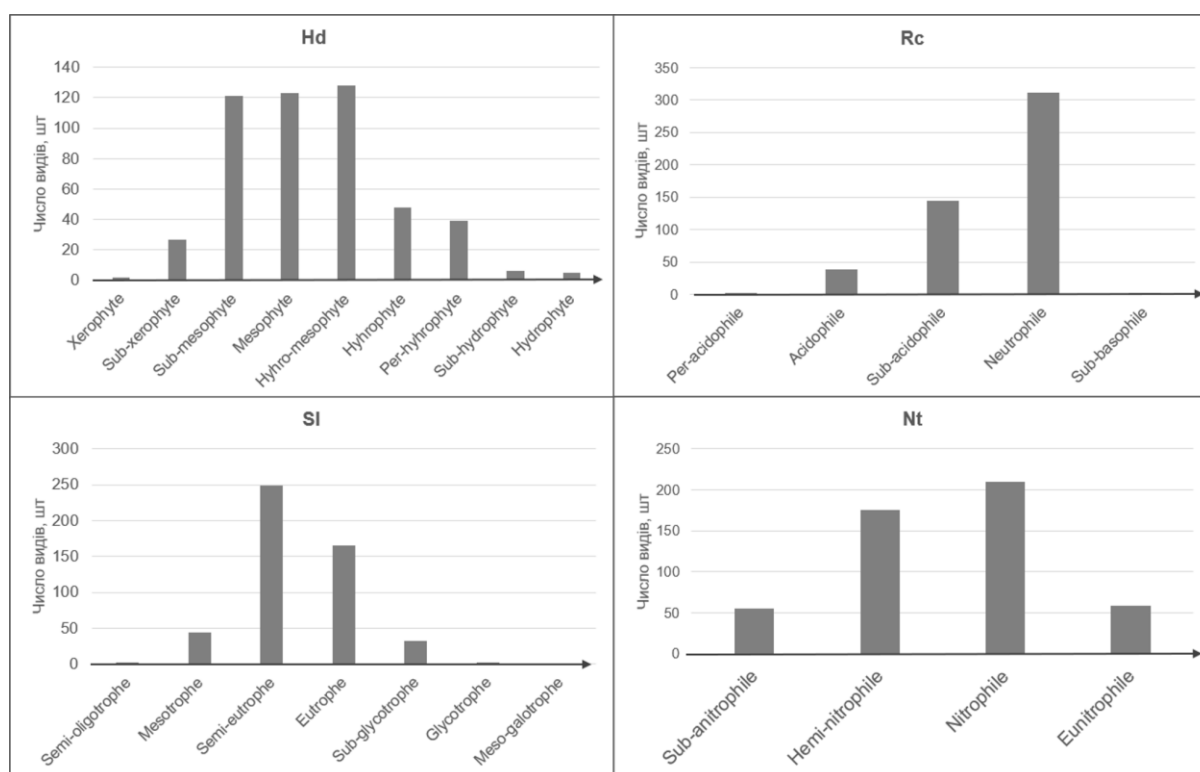


Рис. 2. Екологічні режими за факторами едафотопу: Hd – загальний режим зволоження ґрунту; Rc – кислотність ґрунту; SI – загальний трофічний режим субстрату; Nt – вміст нітратів у субстраті. Стрілка вказує напрямок зростання інтенсивності дії фактору.

Fig. 2. The ecological regimes by edaphotope factors: Hd – general humidity of soil; Rc – the acidity of soil; SI – the common trophic regime of substrate; Nt – nitrogen content in substrate. The arrow indicates the direction of the factor intensity increasing.

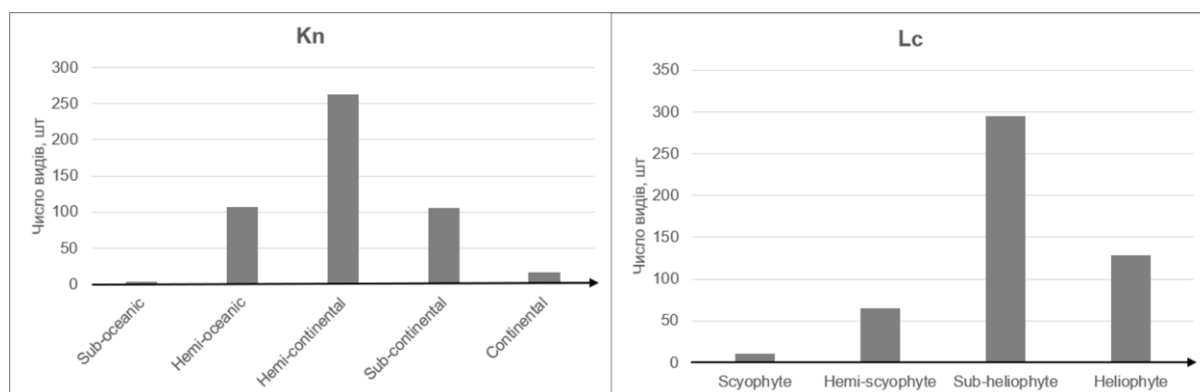


Рис. 3. Екологічні режими за факторами кліматопу: Kn – континентальність клімату; Lc – режим освітлення

Fig. 3. The ecological regimes by climate factors: Kn – climate continentality; Lc – luminosity regime

Фракційна структура та ступінь трансформації флори. Дослідження фракційної структури флори проєктованого парку показали, що флора складається з чотирьох фракцій: автохтонних, апофітних, адвентивних видів та созофітів. Найбільшу фракцію флори складають автохтонні види – 220 видів. Фракція апофітів складає 164 види, адвентивних – 106 видів.

Для оцінки ступеню трансформації флори був розрахований індекс синантропізації флори з перерахунком на відсотки:

$$IS = \frac{164 + 106}{527} \times 100 \% = 51,2 \%$$

Показник синантропізації флори проєктованого парку достатньо високий, однак менший за цей же показник для урбанofлори м. Харкова, який складає 57,5 % (Звягінцева, 2017), і значно менший за показник для флори борів в околицях сс. Графське та Симонівка (Чугуївський р-н), де індекс синантропізації сягає 64,2 % (Казарінова та ін., 2021). Трансформація флори дослідженої території відбувається переважно за рахунок автохтонних синантропних видів (апофітів). Про це свідчить розраховані індекси апофітизації (IAp) та антропофітизації флори (IAn):

$$IAp = \frac{164}{527} \times 100 \% = 31,1 \%$$

$$IAn = \frac{106}{527} \times 100 \% = 20,1 \%$$

Апофіти також переважають у синантропній фракції флори борів в околицях сс. Графське та Симонівка (Чугуївський р-н) у середній течії Сіверського Дінця (Казарінова та ін., 2021). У той же час провідну роль у трансформації урбанofлори м. Харкова відіграють адвентивні види (Звягінцева, 2017). Це свідчить про більш "природний" характер трансформації флори борів на території Харківщини, зокрема флори території проєктованого парку.

Географічний аналіз адвентивної фракції флори показав, що переважна більшість чужорідних видів мають середземноморське та північноамериканське походження – 32 та 23 види відповідно, що разом складають більше половини (52,4 %) від адвентивної фракції флори. Інші геоелементи представлені меншим числом видів, але і серед них більшість видів мають походження, пов'язане із давнім Середземномор'ям. За способом заносу більшість адвентивних видів – ксенофіти (61,0 % від адвентивної фракції), за часом заносу – кенофіти (54,3 % від адвентивної фракції).

Адвентивні види. Під час польових досліджень було виявлено низку чужорідних видів, відомостей про які на території Харківської області недостатньо. Короткі нотатки про деякі з них були опубліковані у попередніх публікаціях (Bondarenko et al., 2024; Бондаренко та ін. 2023; Bondarenko, 2023). Серед малодосліджених чужорідних видів, зокрема, *Oenothera villosa* Thunb. (рис. 4A), яка має північноамериканське походження. На території дослідження цей вид трапляється переважно між м. Зміїв та с. Артюхівка і рідше – біля сс. Тимченки та Миргороди. Вид зростає у складі маргінальних угруповань, здебільшого на піщаних узбіччях, узліссях, вирубках тощо. Популяції виду стабільні, повночленні та складаються з сотень особин. Зафіксовано цвітіння та плодоношення рослин.

По всій території дослідження часто трапляється інший маловідомий для Харківської області північноамериканський вид – *Juncus tenuis* Willd. (рис. 4B). На території дослідження він також зростає у складі маргінальних угруповань, однак іноді трапляється у лісі, на свіжих піщаних субстратах. Вид був зафіксований у різних локалітетах від м. Мерефа до м. Зміїв. Популяції стабільні, повночленні, однак мають переважно локальний характер. Виявлено особини на фенофазах вегетації, цвітіння та плодоношення.

Під час дослідження було виявлено нові для Харківської області адвентивні види. Серед них – *Commelina communis* L. (рис. 4C), що має східноазійське походження. Була виявлена невелика локалізована популяція на узліссі соснового лісу неподалік від с. Тимченки. Рослини спостерігалися у фенофазу цвітіння та вегетації. Вочевидь, виявлена популяція є результатом "втечі" з найближчих присадибних ділянок. Це перші задокументовані знахідки виду поза межами культури на території Харківської області. Однак вид потребує подальших моніторингових досліджень для встановлення його потенціалу до стабільного зростання поза межами культури.



Рис. 4. Малодосліджені адвентивні види на території проєктованого Національного природного парку "Мжанський": А – *Oenothera villosa*; В – *Juncus tenuis*; С – *Commelina communis*; D – *Bidens connata*. Фото А–С Георгія Бондаренка, D – Владислава Сіранського.

Fig. 4. Understudied alien species in the territory of the projected Mzhanskyi National Nature Park: A – *Oenothera villosa*; B – *Juncus tenuis*; C – *Commelina communis*; D – *Bidens connata*. Photos A–C by Heorhii Bondarenko, photo D by Vladyslav Siranskyi

До нових для Харківщини адвентивних видів також належить північноамериканський вид *Bidens connata* Muhl. ex Willd. (рис. 4D). Аналіз літературних даних та баз даних з біорізноманіття (iNaturalist, 2025; *Bidens connata*, 2023; UkrBIN, 2025; Zvyagintseva, 2015; Gorelova, Alyokhin, 2002) показав, що наші знахідки цього виду є першими для території Харківської області. Популяцію виявлено у пониженні борової тераси між сс. Тимченки та Миргороди у висохлому осоково-злаково-вербовому болоті. Виявлені рослини перебували у фенофазі цвітіння, вегетації та початку плодоношення. Імовірно, вид має більш широке поширення на території досліджень, тому потребує більш детальних досліджень у майбутньому.

Також до переліку нових для Харківської області видів належить *Sedum album* L. (рис. 5), локальна популяція якого була виявлена на узбіччі піщаної дороги в межах с. Чемужівка на узліссі соснового лісу. Вид має Середземноморсько-західноазійське походження. На території України вид зростає у природі у Криму і для флори континентальної частини України є чужорідним елементом.

Рідкісні та охоронювані види. Не дивлячись на значний ступінь трансформації флори та помітний антропогенний тиск на досліджувані лісові масиви, було виявлено ряд рідкісних та охоронюваних видів рослин. Проведені польові дослідження та аналіз референсних даних показав, що на території борової частини парку зростає 40 видів рослин (7,6 % від загальної флори парку), що мають різний статус охорони. Серед них: 10 видів занесені до Червоної книги України (Перелік..., 2021), 3 види – охоронювані на загальноєвропейському рівні (Convention..., 1979) та 30 видів – регіонально рідкісні, що підлягають охороні на території Харківської області (Рішення..., 2001). Перелік созофітів узагальнено у вигляді таблиці (табл. 1). Отримані дані доповнюють раніше опубліковані відомості щодо охоронюваних видів рослин борових комплексів долини р. Мож (Бондаренко та ін., 2023), однак стосується лише території проєктованого парку.



Рис. 5. *Sedum album*: А – суцвіття; В – загальний вигляд. Фото Георгія Бондаренка (с. Чемужівка; 2 липня 2023)
 Fig. 5. *Sedum album*: A – inflorescence; B – common habit. Photo by Heorhii Bondarenko (Chemuzhivka village; July 2, 2023)

Таблиця 1. Созофіти проєктованого Національного природного парку "Мжанський"
 Table 1. The protected plant species of the projected Mzhanskyi National Nature Park

№	Назва виду Species name	Ареал Range	ХО KhRR	ЧКУ 4 RDBU 4	Резол. 6 Resol. 6
1	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	CBor.	+		
2	<i>Bistorta officinalis</i> Raf.	Paelearct.	+		
3	<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	Holactr.		+ Vulnerable	
4	<i>Campanula persicifolia</i> L.	Eu.-Sib. Nemor.	+		
5	<i>Carex pseudocyperus</i> L.	CBor.	+		
6	<i>Centaureum pulchellum</i> (Sw.) Druce	Paelearct.	+		
7	<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W.P.C.Barton	CBor.	+		
8	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	Euras.	+		
9	<i>Comarum palustre</i> L.	CBor.	+		
10	<i>Cotinus coggygria</i> Scop.	Medit.-As.	+		
11	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	Cosm.	+		
12	<i>Dianthus superbus</i> subsp. <i>stenocalyx</i> (Trautv. ex Juz.) Kleopow	EEu.	+		
13	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P.Fuchs	CBor.	+		
14	<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A.Gray	CBor.	+		
15	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	Paelearct.		+ Unvaluate	
16	<i>Equisetum hyemale</i> L.	CPol	+		
17	<i>Fritillaria ruthenica</i> Wikstr.	Eu.-Sib.		+ Vulnerable	

№	Назва виду Species name	Ареал Range	ХО KhRR	ЧКУ 4 RDBU 4	Резол. 6 Resol. 6
18	<i>Hottonia palustris</i> L.	Bor.	+		
19	<i>Iris aphylla</i> L. (= <i>I. hungarica</i> Waldst. & Kit.)	Eu.-Sib.	+		
20	<i>Iris arenaria</i> L. (= <i>I. pineticola</i> Klokov)	EEu.		+ Vulnerable	
21	<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Rchb.	Eu.-Sib.			+
22	<i>Lycopodium clavatum</i> L.	CPol.	+		
23	<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	Paelearct.		+ Unvaluate	
24	<i>Neottia ovata</i> (L.) Hartm. (= <i>Listera ovata</i> (L.) R.Br)	Euras.		+ Unvaluate	
25	<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.	Cosm.	+		
26	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	CBor.	+		
27	<i>Paris quadrifolia</i> L.	Euras.	+		
28	<i>Primula veris</i> L.	Eu.-Sib. Nemor.	+		
29	<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	Euras.	+	+ Unvaluate	+
30	<i>Pulsatilla pratensis</i> (L.) Mill.	Eu.		+ Unvaluate	
31	<i>Pyrola chlorantha</i> Sw.	CBor.	+		
32	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	CBor.	+		
33	<i>Rubus saxatilis</i> L.	Paelearct.	+		
34	<i>Salvinia natans</i> (L.) All.	Holarct.			+
35	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	Euras.	+		
36	<i>Stipa borysthena</i> Klokov ex Prokudin	Eu.-Sib.		+ Vulnerable	
37	<i>Thelypteris palustris</i> Schott	Paelearct.	+		
38	<i>Tulipa sylvestris</i> subsp. <i>australis</i> (Link) Pamp.	Eu.-Sib. Nemor.		+ Vulnerable	
39	<i>Viburnum opulus</i> L.	Eu.-Sib.	+		
40	<i>Vinca minor</i> L.	Medit.	+		

Примітка: у шапці: ХО – перелік видів рослин, що підлягають охороні на території Харківської області (2001); ЧКУ 3 – 3-є видання червоної книги України (2009); ЧКУ 4 – перелік рослин, що заносяться до 4-го видання Червоної книги України (2001); Резол. 6 – види, що занесені до Резолюції 6 Бернської конвенції (2011); інші умовні позначення: As. – азійський; Bor. – бореальний; CBor. – циркумбореальний; Cosm. – космополітний; CPol – циркумполярний; EEu. – східноєвропейський; Eu. – європейський; Euras. – євразійський; Eu.-Sib. – євросибірський; Holarct. – голарктичний; Medit. – середземноморський; Nemor. – неморальний; Paelearct. – палеоарктичний.

Remarks: in the table head: KhRR – the list of species that are under protection in the Kharkiv Region (2001); RDBU 4 – the list of species listed in the 4-th edition of the Red Data Book of Ukraine (2021); Resol. 6 – the species included in the Resolution 6 of the Bern Convention; other symbols: As. – Asian; Bor. – Boreal; CBor. – Circumboreal; Cosm. – Cosmopolitan; CPol – circumpolaric; EEu. – Eastern European; Eu. – European; Euras. – Eurasian; Eu.-Sib. – Euro-Siberian; Holarct. – Holarctic; Medit. – Mediterranean; Nemor. – Nemoral; Paelearct. – Palearctic.

Серед виявлених созофітів та рідкісних видів окрему увагу слід приділити представникам з бореальним типом ареалу (*Athyrium filix-femina*, *Carex pseudocyperus*, *Comarum palustre*, *Dryopteris cristata*). У виявлених локалітетах рідкісні північні види знаходяться або на південній межі свого суцільного розповсюдження, або у південному острівному місцезростанні поза межами основної частини ареалу. На ці особливості їх розповсюдження ще на початку ХХ-го століття звертав увагу Є.М. Лавренко (1927). У таких місцях види найбільш вразливі до дій різних чинників, зокрема до кліматичних змін, тому потребують охорони. Це вкотре підкреслює важливість створення у долині р. Мж. природного парку.



Рис. 6. *Peucedanum palustre*: А – суцвіття; В – плоди; С – листок. Фото Георгія Бондаренка (околиці с. Артюхівка; 2024 р.)

Fig. 6. *Peucedanum palustre*: A – inflorescence; B – fruits; C – leaf. Photo by Heorhii Bondarenko (the vicinities of Artiukhivka village; 2024)

Під час проведених досліджень було виявлено декілька рідкісних видів, які наразі не мають охоронного статусу, однак які є перспективними для включення у наступне видання регіонального "червоного списку". Нами зареєстровано знахідки таких видів як: *Catolobus pendulus* (L.) Al-Shehbaz, *Gratiola officinalis* L., *Jacobaea andrzejowskyi* (Tzvelev) B.Nord. & Greuter, *Lythrum hyssopifolia* L. та *Rubus polonicus* Weston, про які вже згадується у нашій попередній публікації (Бондаренко та ін., 2023). Крім вже раніше відомих для цієї території рідкісних видів, до числа таких, зокрема, належить *Carex remota* L. Цей вид темних вологих місцезростань в Україні зростає переважно на Закарпатті, у Карпатах, на Поліссі, у Правобережному Лісостепу та на Південному березі Криму. На Лівобережжі трапляється рідко. Для Харківської області вид відомий з літературних джерел другої половини ХІХ-го — першої половини ХХ-го століть (Czernjaew, 1859; Schirjaeff, 1913; Širjaef, Lavrenko, 1927), проте у більш сучасних флористичних зведеннях не вказується (Grelova, Alyokhin, 2002). Нами цей вид знайдено у болотистих пониженнях борової тераси на території "Великого бору" (між м. Мерефа та с. Тимченки). Виявлені популяції були у пригніченому стані через пересихання лісових боліт, де *C. remota* зростає. Не дивлячись на це, виявлено дернини з генеративними пагонами.

В околицях с. Артюхівка у свіжому суборі також було зафіксовано локалітет *Luzula pilosa* (L.) Willd. Вид має бореальний тип ареалу і в Україні трапляється, головним чином, на Закарпатті, у Карпатах та на Поліссі. У Лісостепу трапляється зрідка на півночі. У Харківській області цей вид відомий з околиць Слобожанського Національного природного парку (*Luzula pilosa*, 2023), однак вказується, що трапляється спорадично у лісостеповій частині регіону (Gorelova, Alyokhin, 2002). Виявлена популяція була локалізована і представлена 4 пагонами на відстані менше пів метра один від одного.

Спорадично по всій боровій терасі у межах проектного Мжанського парку було виявлено такий рідкісний у регіоні вид як *Peucedanum palustre* (L.) Moench (рис. 6). Це бореальний вид болотистих місцезростань. В Україні вид розповсюджений переважно на Поліссі та в Карпатах і спорадично трапляється у Лісостепу. У Харківській області відносно рідкісний. На території проектного парку вид достатньо поширений і зростає у заболочених пониженнях борової тераси.

Висновки

За результатами дослідження флори борової частини проектного Національного природного парку "Мжанський" встановлено, що фітобіота складає щонайменше 527 видів. За систематичною структурою у спектрі провідних родин переважають родини Asteraceae (64 видів – 12,1 %), Poaceae (51 видів – 9,8 %), Cyperaceae та Fabaceae (по 26 видів – 4,9 % у кожній), Rosaceae (24 види – 4,6 %), Caryophyllaceae та Lamiaceae (по 22 види – 4,2 % у кожній), Brassicaceae (18 видів – 3,4 %), Plantaginaceae s.l. (17 видів – 3,2 %), Apiaceae, Boraginaceae та Ranunculaceae (по 16 видів – 3,0 % у кожній).

Фракційний аналіз та розрахунки індексів синантропізації, апофітизації та антропофітизації вказують на значний антропогенний тиск на флору проектного парку. Проте ці показники менше за аналогічні на території Харківської області. Синантропізація флори відбувається в основному за рахунок автохтонних синантропних видів. Однак частка адвентивних видів значна і складає 19,9 %. Під час обстежень території дослідження виявлено нові для Харківської області чужорідні види – *Bidens connata* Muhl. ex Willd., *Commelina communis* та *Sedum album* L. Популяції нововиявлених видів мають локальний характер, але потребують подальшого дослідження та моніторингу.

На території досліджень виявлено щонайменше 40 видів, які мають охоронні статуси різного рівня. На загальнодержавному рівні охороняються 10 виявлених видів (*Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Iris arenaria* L., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Neottia ovata* (L.) Hartm., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *Stipa borysthena* Klokov ex Prokudin, *Tulipa sylvestris* subsp. *australis* (Link) Pamp.). До Резолюції 6 Бернської Конвенції, серед знайдених видів, виявлено 3 види (*Jurinea cyanoides* (L.) Rchb., *Pulsatilla patens* та *Salvinia natans* (L.) All.).

Регіональних статус охорони мають 30 виявлених видів. Серед них особливої уваги та охоронних заходів потребують види з бореальним типом ареалу (*Comarum palustre* L., *Dryopteris cristata* (L.) A.Gray, *Hottonia palustris* L., *Pyrola rotundifolia* L. та ін.), оскільки на дослідженій території вони перебувають на південній межі свого ареалу.

Виявлено популяції таких рідкісних у Харківській області видів як: *Catolobus pendulus* (L.) Al-Shehbaz, *Gratiola officinalis* L., *Jacobaea andrzejewskyi* (Tzvelev) B.Nord. & Greuter, *Lythrum hyssopifolia* L., *Rubus polonicus* Weston, *Carex remota* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Peucedanum palustre* (L.) Moench. Ці види є рідкісними на території Харківщини, однак не мають фактичного захисту.

Подяки

Автор висловлює подяку В.Ю. Сіранському, К.О. Нестеренко, та А.Б. Рокитянському (Харківський національний університету імені В.Н. Каразіна) за допомогу у зборі матеріалів та їх часткового аналізу. Також дякую Д.А. Давидову, І.Г. Ольшанському (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України) та О.Р. Баранському (Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка) за допомогу у визначенні деяких таксонів. Висловлюю подяку Ю.Г. Гамулі за загальне керівництво дослідженням та роботу над рукописом статті. Автор дякує рецензентів за слушні зауваження та рекомендації. І далеко не в останню чергу, дякую Збройним Силам України та всім, хто щодня захищає Україну, віддаючи свої здоров'я та життя.

Список літератури / References

Андрієнко, Т.Л. (ред.). (2006). *Фіторізноманіття Українського Полісся*. Київ: Фітосоціоцентр, 316 с. [Andriienko, T.L. (ed.). (2006). *Phytodiversity of Ukrainian Polissia*. Kyiv: Phytosociocentre, 316 p. (in Ukrainian)].

- Атемасова, Т.А., Атемасов, А.А., Вітер, С.Г., Гамуля, Ю.Г., Дрогваленко, О.М., Полчанінова, Н.Ю., Прилуцький, О.В., Сінна, О.І., Терехова, В.В. (2021). Матеріали до створення регіонального ландшафтного парку «Смарагдове джерело» (Харківська область, Україна). *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія»*, 37, 95–130. [Atemasova, T.A., Atemasov, A.A., Viter, S.G., Gamulya, Yu.G., Droghvalenko, A.N., Polchaninova, N.Yu., Prylutskyi, O.V., Sinna, O.I., Terekhova, V.V. (2021). Materials to the creation of the Regional Landscape Park 'Smaragdove Dzherelo' (Kharkiv Region, Ukraine). *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 37, 95–130. (in Ukrainian)]. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2021-37-9>
- Безроднова, О.В., Бондаренко, З.С., Брусенцова, Н.О., Іванова, К.Ю. (2024). Створення ландшафтного заказника місцевого значення "Березівський" як складова збереження природних ландшафтів, біотопічного і видового різноманіття Північного Сходу України. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія»*, 43, 116–131. [Bezrodnova, O.V., Bondarenko, Z.S., Brusentsova, N.O., Ivanova, K.Yu. (2024). Creation of the "Berezivskiy" landscape reserve of local importance as a component of preservation of natural landscapes, biotopes and species diversity of the Northeast of Ukraine. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, 43, p. 116–131. (in Ukrainian)] <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2024-43-10>
- Безроднова, О.В., Тимочко, І.Я., Сенчило, О.О., Соломаха, В.А. (2021). Лісотипологічні та ботанічні особливості об'єкта Смарагдової мережі «Долина річки Мож». *Агроекологічний журнал*, 1, 54–67. [Bezrodnova, O.V., Tymochko, I.Ya., Cenchylo, O.O., Solomakha, V.A. (2021). Forest types and botanical peculiarities of the Emerald Network object Mosh river valley. *Agroecological Journal*, 1, 54–67. (in Ukrainian)] <https://doi.org/10.33730/2077-4893.1.2021.227240>
- Бондаренко, Г.М., Гамуля, Ю.Г., Сіранський, В.Ю. (2023). Рідкісні, охоронювані та малодосліджені види судинних рослин борових комплексів долини річки Мож (Харківська область, Україна). *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія»*, 41, 17–31. [Bondarenko, H.M., Gamulya, Yu.G., Siranskyi, V.Yu. Rare, protected, and understudied vascular plant species of the pinewood complex of the Mosh River valley (Kharkiv Region, Ukraine). *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 41, 17–31. (in Ukrainian)]. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-41-2>
- Вітер, С.Г. (2020). Знахідки деяких рідкісних видів рослин з Харківської області України. Знахідки видів рослин, тварин та грибів, що знаходяться під охороною, в Україні. Серія: «Conservation Biology in Ukraine», 19. Вінниця: ТВОРИ, 41–63. [Viter, S.G. (2020). Finds of some rare plant species from the Kharkiv Region, Ukraine. Records of protected animal, plant and fungi species in Ukraine. Series: «Conservation Biology in Ukraine», 19. Vinnytsia: TVORY, 41–63 (in Ukrainian)].
- Екологічний паспорт Вінницької області. (2024а). Вінницька обласна військова адміністрація. [Ecological passport of the Vinnytsia Region. (2024a). Vinnytsia Regional Military Administration (in Ukrainian)].
- Екологічний паспорт Харківської області. 2023 рік. (2024b). Харківська обласна військова адміністрація. [Ecological passport of the Kharkiv Region. 2023. (2024b). Kharkiv Regional Military Administration (in Ukrainian)].
- Закон України Про Основні засади (стратегію) державної екологічної політики України на період до 2030 року. (2019). Відомості Верховної Ради (ВВР), №16, ст. 70. [Law of Ukraine On the Key Principles (Strategy) of the State Environmental Policy of Ukraine for the Period till 2030. (2019). The Official Bulletin of the Verkhovna Rada of Ukraine (BVR), No. 16, Article 70 (in Ukrainian with official English translation)]. <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2697-19#Text>
- Звягінцева, К.О. (2017). *Оцінка ступеня антропогенної трансформації урбанofлори Харкова. Проблеми екології та еволюції екосистем в умовах трансформованого середовища: збірник матеріалів І Міжнародної науково-практичної конференції молодих вчених (м. Київ, 25–26 травня 2017 р.). Київ: ДУ «ІЕ НАН України».* [Zviagintseva, K.O. (2017). *Assessment of the degree of anthropogenic transformation of the urban flora of Kharkiv. Problems of Ecology and Evolution of Ecosystems in Conditions of Transformed Environment: Proceedings of the 1st International Scientific-Practice Conference of Young Scientists (Kyiv, May 25–26, 2017). Kyiv: SI "IEE of NAS of Ukraine"* (in Ukrainian)].
- Звягінцева, К.О. (2020). Матеріали до створення ботанічного заказника «Новоожанівський» (м. Харків, Україна). *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія»*, 35, 16–23. [Zviagintseva, K.O. (2020). Materials to the creation of the botanical preserve of local importance «Novozhanivskiy». *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 35, 16–23. (In Ukrainian)] <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2020-35-2>
- Казарінова, Г.О., Скрыга, О.В., Бондаренко, Г.М. (2021). Флора борів околиць с. Графське (Вовчанський район, Харківська область). *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія»*, 37, 4–19. [Kazarinova, H.O., Skryaga, O.V., Bondarenko, G.M. (2021). Flora of the pine forests of the vicinity of Hrafskevillage (Vovchansk District, Kharkiv Region). *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 37, 4–19. (In Ukrainian)] <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2021-37-1>

- Клімов, О.В., Вовк, О.Г., Філатова, О.В. та ін. (2005). *Природно-заповідний фонд Харківської області*. Харків: Райдер. 304 с. [Klimov, O.V., Vovk, O.G., Filatova, O.V. et al. (2005). *Nature-Reserve Fund of the Kharkiv Region*. Kharkiv: Raider. 304 p. (in Ukrainian)].
- Куземко, А.А., Дідух, Я.П., Онищенко, В.А., Шеффер, Я. (ред.). (2018). *Національний каталог біотопів України*. Київ: ФОП Клименко Ю.А., 442 с. [Kuzemko, A.A., Didukh, Ya.P., Onyshchenko, V.A., Sheffer Ya. (eds.) (2018). *National Habitat Catalogue of Ukraine*. Kyiv: FOP Klymenko Yu.A. (in Ukrainian)].
- Лавренко, Є. (1927). Опис сфагнових та гіпно-осокових боліт колишньої Харківщини. *Охорона пам'яток природи на Україні* [Lavrenko, E. (1927). Description of peat and hyponum-sedges bogs of the former Kharkiv Region. *Naturschutz in Ukraine* (in Ukrainian)].
- Перелік видів рослин, що заносяться до Червоної книги України (рослинний світ), та видів рослин, що виключені з Червоної книги України (рослинний світ). (2021). Наказ Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України 15 лютого 2021 року No 111 [A list of plant and fungi species listed in the Red Book of Ukraine (Plant world) and excluded from the Red book of Ukraine (Plant world). (2021). Order of the Ministry of Environmental Protection and Natural Resources of Ukraine February 15, 2021 No 111. (In Ukrainian)].
- Проект Закону про території Смарагдової мережі. (2025). Верховна Рада України. Офіційний веб-портал. [Project of the Law About Territories of Emerald Network. (2025). Verkhovna Rada of Ukraine. Official web-site (in Ukrainian)] http://w1.c1.rada.gov.ua/pls/zweb2/webproc4_1?pf3511=70592
- Рішення Харківської обласної ради XVIII сесії XXIII скликання від 25 вересня 2001 року «Про Перелік видів рослин, що підлягають особливій охороні на території Харківської області». [Decision of the XXIII Convocation of the Kharkiv Regional Council of the XVIII Session dated September 25, 2001 "On the List of Plant Species Subjected to Special Protection in the Kharkiv Region" (in Ukrainian)].
- Сіранський, В., Бондаренко, Г. (2024). *Аналіз флори «Великого бору» (Харківська область)*. Матеріали XX Всеукраїнської наукової конференції «Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій» (м. Львів – смт Шацьк – смт Ворохта, 5–8 вересня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ [Siranskyi, V., Bondarenko, H. (2024). *Analysis of the Velykyi Bir Forest's flora (Kharkiv Region)*. Proceedings of the XXth Ukrainian Scientific Conference "State and Biodiversity of the ecosystems of Shatskyi National National Park and Other Protected Areas" (Lviv–Shatsk–Vorokhta, September 5–8, 2024). Lviv: SPOLOM (in Ukrainian)].
- Угода про асоціацію між Україною, з однієї сторони, та Європейським Союзом, Європейським співтовариством з атомної енергії і їхніми державами-членами, з іншої сторони. (2023). [Association Agreement between the European Union and its Member States, of the one part, and Ukraine, of the other part. (2023)]. https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/984_011#Text
- Філатова, О.В., Клімов, О.В. (2008). Фітосоціологічна цінність ценозів запроектованого Слобожанського Національного природного парку. *Заповідна справа в Україні*, 14(2), 50–54. [Filatova, O.V., Klimov, O.V. (2008). Phytosociological value of the coenoses of the projected Slobozhanskyi National Nature Park. *Nature Reserves in Ukraine*, 14(2), 50–54 (in Ukrainian)].
- Філатова, О.В., Надточій, Г.С., Вовк, О.Г. (2019а). Знахідки рослин, занесених до Червоної книги України, в лісостеповій зоні Харківської області. *Знахідки рослин і грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6). Т.1.* (Серія: «Conservation Biology in Ukraine», 11, 391–416). [Filatova, O.V., Nadochiy, H.S., Vovk, O.G. (2019). The finds of the plants, included in the Red Data Book of Ukraine, in the Forest-Steppe zone of the Kharkiv Region. *The finds of the plants and fungi of the Red Data Book and Bern Convention (Resolution 6). Volume 1.* (Series: «Conservation Biology in Ukraine», 11, 417–425) (in Ukrainian)].
- Філатова, О.В., Надточій, Г.С., Вовк, О.Г. (2019б). Знахідки рослин, занесених до Червоної книги України, на Харківщині. *Знахідки рослин і грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6). Т.1.* (Серія: «Conservation Biology in Ukraine», 11, 417–425). [Filatova, O.V., Nadochiy, H.S., Vovk, O.G. (2019). The finds of the plants, included in the Red Data Book of Ukraine, in the Kharkiv Region. *The finds of the plants and fungi of the Red Data Book and Bern Convention (Resolution 6). Volume 1.* (Series: «Conservation Biology in Ukraine», 11, 417–425) (in Ukrainian)].
- Червона книга України. Рослинний світ. (2009). Я.П. Дідух (ред.). К.: Глобалконсалтинг. 912 с. [The Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom. (2009). Ya.P. Didukh (ed.). Kyiv: Globalconsulting. 912 p. (in Ukrainian)].
- Bezrodnova, O.V. (2014). Ecomorphic composition of continental pine forests with steppe grasslands. *Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Biology Series*, 2(32), 90–96.
- Bidens connata* Muhl. ex Willd. in GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> (Accessed: January 21, 2025).
- Bondarenko, H.M. (2023). *About finds of some understudied in Kharkiv Region alien plants in Mzha River's basin*. Advances in Botany and Ecology. Proceedings of the International Conference of Young Scientists (Ivano-Frankivsk, September 27–30, 2023). Ivano-Frankivsk: Suprun V.P.
- Bondarenko, H. (2024). *The vascular plants in the flora of the Mzha River's basin included in the Red Data Book of Ukraine and Bern Convention*. Proceedings of the 15th Congress of the Ukrainian Botanical Society (30 September — 4 October, 2024, Ivano-Frankivsk, Ukraine). Odesa: Publishing house "Helvetica".

- Bondarenko, H., Siranskyi, V., Gamulya, Yu. (2024). *Synanthropic flora of the Velykyi Bir Forest (Kharkiv Region, Ukraine)*. Synanthropisation of the Vegetation Cover of Ukraine: 4th Ukrainian Scientific Conference (September 11 – 12, 2024, Kyiv, Bila Tserkva).
- CITES. (2024). Checklist of CITES Species. <https://checklist.cites.org/#/en> (Accessed: December 6, 2024).
- Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. (1979). Bern, 1979. <https://www.cms.int>
- Czerniaew, B.M. (1859). *Synopsis of plants growing wild and cultivated in the vicinity of Kharkov and Ukraine*. Publishing house of Kharkiv University. 90 p.
- Didukh, Ya.P. (2011). The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv: Phytosociocentre. 176 p.
- Dobrochayeva, D.N., Kotov, M.I., Prokudin, Yu.N. et al. (1987). *The determinant of higher plants of Ukraine*. Kiev: Naukova dumka. 548 p.
- Dvirna, T.S. (2014). Adventive fraction of the flora of the Romensko-Poltavsky geobotanical district: Analysis and synopsis. *Phytodiversity of Eastern Europe*, VIII(1), 4–19.
- Ermolenko, E.D. (1992). To the composition of the flora of the bracken pine forest of Zadonets pineforest. *Bulletin of KhSU*, 365, 26–30.
- Ermolenko, E.D., Gorelova, L.N. (1977). Some features of the vegetation of the Zadonets pine forest of the Gottwald district of the Kharkov region. *Bulletin of KhSU*, 158, 14–17.
- Gamulya, Yu.G., Zviahintseva, K.A., Lazareva, Z.E. (2011). Pine forests of the Kharkov city: the current state and anthropogenic transformation of flora and vegetation. *Biological Systems*, 3(1), 30–36.
- GBIF.org. (2025). GBIF Home Page. <https://www.gbif.org> (Accessed: January 27, 2025).
- Gorelova, L.N. (1987). Flora and vegetation in the middle reaches of the Seversky Donets river. *Bulletin of KhSU*, 308, 8–16.
- Gorelova L.M., Alyokhin O.O. (2002). *Vegetation of Kharkiv region: Essay on vegetation, protection issues, annotated list of vascular plants*. Kharkiv: Publishing centre of V.N. Karazin Kharkiv National University. 231 p.
- Gorelova, L.N., Drulyova, I.V. (1987). Rare and endangered plants of the basin of the Seversky Donets river in its middle reaches. *Bulletin of KhSU*, 308, 17–19.
- iNaturalist. (2025). Home Page. <https://www.inaturalist.org/home> (Accessed: January 21, 2025).
- IUCN. (2024). The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/> (Accessed: December 10, 2024).
- Kornas, J.A. (1968). A geographical-historical classification of synanthropic plants. *Materiały Zakładu Fitosocjologii Stosowanej UW*, 25, 33–41.
- Luzula pilosa* (L.) Willd. in GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> (Accessed: January 21, 2025).
- Mosyakin, S.L., Fedoronchuk, M.M. (1999). *Vascular plants of Ukraine. A nomenclature checklist*. M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine. Kiev: Naukova dumka. 345 p.
- Ougrinsky, C. (1911). Critical notes on some species of Kharkiv flora. Kharkiv: Publisher "Pechatnik", 288–318.
- Ougrinsky, C. (1912). The second note is about some rare species of Kharkiv flora. *Proceedings of the Society of Naturalists of the Imperial Kharkiv University*, 45, 155–168.
- POWO. (2025). Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (Accessed: January 20, 2025).
- Protopopova, V.V. (1991). *Synanthropic flora of Ukraine and ways of its development: monograph*. N.G. Kholodny Institute of Botany. Kiev: Naukova Dumka. 204 p.
- Protopopova, V.V., Shevera, M.V. (2014). Ergaziophytes of the Ukrainian flora. *Biodiversity: Research and Conservation*, 35, 31–46. <https://doi.org/10.2478/biorc-2014-0018>
- QGIS. (2024). QGIS Home Page. <https://qgis.org/en/site/>
- Schirjaeff, G.I. (1913). Materials for the flora of the Kharkov province. *Proceedings of the Society of Naturalists of Kharkov University*, 46, 41–66.
- Širjaef, G., Lavrenko, E. (1927). *Conspectus criticus florum provinciae Charkoviensis. Pars I : Pteridophyta et Monocotyledones*. Bruna. 103 p. (in Latin)
- Siranskyi, V., Bondarenko, H. (2024). *Records of regionally rare vascular plant species in the Mozh River basin (Kharkiv Region)*. Proceedings of the 15th Congress of the Ukrainian Botanical Society (30 September – 4 October, 2024, Ivano-Frankivsk, Ukraine). Odesa : Publishing house "Helvetica".
- Tokarskaya, N.V., Tokarskii, V.A., Bezrodnova, O.V. (2017). Perspective National Nature Park "Mzhanskyi". *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, 43, 81–89.
- UkrBIN. (2025). UkrBIN: Ukrainian Biodiversity Information Network [public project & web application]. <https://www.ukrbn.com> (Accessed: January 20, 2025).
- Updated list of officially adopted Emerald Network sites. (2024). Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (44th meeting, Standing Committee, 2–6 December). Strasbourg: Council of Europe.
- Zvyagintseva, K.O. (2015). *An annotated checklist of the urban flora of Kharkiv*. Kharkiv: V. N. Karazin Kharkiv National University. 96 p.

Додаток

Анотований перелік флори борової частини проєктованого
Національного природного парку "Мжанський"
An annotated list of flora of the pinewood part of the projected
Mzhanskyi National Nature Park

CRYPTOGAMEN

1. Lycopodiaceae

1. *Lycopodium clavatum* L. – плаун булавовидний. **Range:** CPol. **Ecol.:** Mesophyte; Per-acidophile; Semi-oligotrophe; Sub-anitrophile; Mmeso-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliotrophe. **PalSyl.** **CWU:** Tzvelev, 1953, No. 005204.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

2. Equisetaceae

2. *Equisetum arvense* L. – хвощ польовий. **Range:** Cosmopol. **Ecol.:** mesophyte; acidophile; semi-eutrophe; hemi-nitrophile; semi-aridophyte; hemi-continental; sub-heliophyte. **RuPr;** euapophyte.

3. *Equisetum fluviatile* L. – хвощ багновий. **Range:** Holarct. **Ecol.:** per-hydrophyte; neutrophile; semi-eutrophe; nitrophile; meso-ombrophyte; hemi-continental; sub-heliophyte. **AqPal.**

4. *Equisetum hyemale* L. – хвощ зимуючий. **Range:** Cosmopol. **Ecol.:** hygro-mesophyte; neutrophile; semi-eutrophe; nitrophile; sub-ombrophyte; hemi-continental; hemi-scyophyte. **Syl.**

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

3. Ophioglossaceae

5. *Botrychium lunaria* (L.) Sw. – гронянка півмісяцева, ключ-трава. **Range:** Holarct. species with disjunctive range. **Ecol.:** mesophyte; acidophile; mesotrophe; hemi-nitrophile; meso-ombrophite; hemi-oceanic; sub-heliophyte. **Pr.** **Literature:** Ougrinsky, 1912.

****Protection:** RDBU (vulnerable).

6. *Ophioglossum vulgatum* L. – вужачка звичайна. **Range:** Cosmopol. **Ecol.:** hygro-mesophyte, neutrophile, mesotrophe, hemi-nitrophile, sub-aridophyte, hemi-oceanic, hemi-scyophyte. **Pr.** **CWU:** Tzvelev, 1951, No. 52038.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

4. Athyriaceae

7. *Athyrium filix-femina* (L.) Roth – безщитник жіночий. **Range:** CPol. **Ecol.:** hygro-mesophyte; sub-acidophile; semi-eutrophe; nitrophile; semi-ombrophyte; hemi-continental; hemi-scyophyte. **PalSyl.**

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

8. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. – міхурниця ламка. **Range:** Cosmopol. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. **Syl.**

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

5. Dennstaedtiaceae

9. *Pteridium pinetorum* C.N.Page & R.R.Mill (= *P. aquilinum* auct. non (L.) Kuhn) – орляк сосновий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. **PsSyl.**

6. Dryopteridaceae

10. *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P.Fuchs – щитник остистий. **Range:** CBor. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Semi-aridophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. **PalSyl.**

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

11. *Dryopteris cristata* (L.) A.Gray – щитник гребенястий. **Range:** CBor. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. **Syl.**

***Protection:** regionally rare (Kh.R.). **Literature:** Tokarskaya et al., 2017.

7. Salviniaceae

12. *Salvinia natans* (L.) All. – сальвінія плаваюча. **Range:** Palearct. **Ecol.:** Hydrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. **Aq.**

*****Protection:** RDBU (unvaluated); Resol. 6 BC.

8. Thelypteridaceae

13. *Thelypteris palustris* Schott – теліптерис болотяний. **Range:** Palearct. **Ecol.:** Hyhrophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPal.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

SPERMATOPHYTA

Gymnospermae

9. Pinaceae

14. *Larix decidua* Mill. – модрина європейська. **Range:** CEu. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophil; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Syl(Cul). **Introduced.**

15. *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (≡ *P. pallasiana* D. Don) – сосна Палласова. **Range:** Pontic. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PtrSyl. **Introduced.**

16. *Pinus sylvestris* L. – сосна звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl; hemiaphophyte.

Angiospermae

Magnoliopsida s.l.

10. Amaranthaceae s.l. (incl. Chenopodiaceae)

17. *Amaranthus retroflexus* L. – щириця запрокинута. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** NAM; xenophyte; kenophyte.

18. *Atriplex oblongifolia* Waldst. & Kit. – лутига видовженолиста. **Range:** EuSib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ru, euapophyte.

19. *Atriplex sagittata* Borkh. (= *A. nitens* Schkuhr) – лутига блискуча. **Range:** Sub-Med. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Glycotrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PrRu. **Adventive:** IT; xenophyte; archeophyte.

20. *Atriplex tatarica* L. – лутига татарська. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Glycotrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-As; xenophyte; kenophyte.

21. *Bassia laniflora* (S.G.Gmel.) A.J.Scott (≡ *Kochia laniflora* (S.G.Gmel.) Borbás) – мітельник вовнистоцвітний. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Sub-heliophyte. Ps. **Adventive:** Med-IT; xenophyte; kenophyte.

22. *Chenopodium album* L. – лобода біла. **Range:** Palearct. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru; euapophyte.

23. *Corispermum hyssopifolium* L. – верблюдка гісополиста. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Heliophyte. Ps. **Adventive:** Med; xenophyte; kenophyte.

24. *Oxybasis rubra* (L.) S.Fuentes, Uotila & Borsch (≡ *Chenopodium rubrum* L.) – лобода червона. **Range:** ?Holarct. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Sub-glycotrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. PrRu. **Adventive:** CEu; xenophyte; kenophyte.

25. *Salsola tragus* L. (= *S. iberica* (Sennen & Pau) Botsch. ex Czerep.) – курай чіплянковий, курай іберійський. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Sub-basophile; Sub-glycotrophe; Sub-anitrophile; Semi-aridophyte; Sub-oceanic; Heliophyte. RuPs; euapophyte.

11. Anacardiaceae

26. *Cotinus coggygria* Scop. – скумпія звичайна. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. (Cul)PtSyl. **Adventive:** Sub-Med; ergasophyte; kenophyte.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

12. Apiaceae

27. *Aegopodium podagraria* L. – яглиця звичайна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Scyophyte. Syl; occasional apophyte.

28. *Aethusa cynapium* L. – собача петрушка звичайна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl; occasional apophyte.

29. *Angelica archangelica* L. (≡ *Archangelica officinalis* Hoffm.) – дягель лікарський. **Range:** Bor. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalPr.
30. *Angelica sylvestris* L. – дудник лісовий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrSyl; occasional apophyte.
31. *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. – буги́ла лісова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. RuPrSyl; occasional apophyte.
32. *Chaerophyllum bulbosum* L. – бутень бульбистий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl.
33. *Chaerophyllum temulum* L. – бутень п'яний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. RuSyl; hemiapophyte.
34. *Conium maculatum* L. – болиголов плямистий. **Range:** Sub-Med-WAs. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu. **Adventive:** Eu-WAs; xenophyte; archeophyte.
35. *Eryngium campestre* L. – миколайчики польові. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. RuStPr; hemiapophyte.
36. *Falcaria vulgaris* Bernh. – різак звичайний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrStRu; hemiapophyte.
37. *Heracleum sibiricum* L. – борщівник сибірський. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhrophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPrRu; hemiapophyte.
38. *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova & V.N.Tikhom. (≡ *Cnidium dubium* (Schkuhr) Schmeil & Fitschen) – стожильник сумнівний. **Range:** Bor. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Syl. **Rare.**
39. *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. – омега водяна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-hydrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal.
40. *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench – смовдь гірська. **Range:** Eu-WSib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. (St)Ps.
41. *Peucedanum palustre* (L.) Moench – смовдь болотяна. **Range:** Bor. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPal. **Rare.**
42. *Torilis japonica* (Houtt.) DC. – причепа звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuSyl; occasional apophyte.

13. Apocynaceae

43. *Vinca minor* L. – барвінок малий. **Range:** Sub-Med. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. (Cul)SylRu. **Adventive:** WEu; ergasiophyte; archeophyte.
- ***Protection:** regionally rare (Kh.R.).
44. *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. – ластовень лікарський. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylSt; occasional apophyte.

14. Aristolochiaceae

45. *Aristolochia clematitis* L. – хвилівник звичайний. **Range:** Eu-WSib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrSylRu; hemiapophyte.
46. *Asarum europaeum* L. – копитняк європейський. **Range:** Eu-WSib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Mesotrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.

15. Asteraceae

47. *Achillea micrantha* Willd. – деревій дрібноцвітий. **Range:** Pont-Casp. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ps.
48. *Achillea millefolium* L. (= *A. submillefolium* Klokov & Krytzka) – деревій звичайний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrRu; hemiapophyte.
49. *Achillea nobilis* L. – деревій благородний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. SylPr; occasional apophyte.

50. *Achillea setacea* Waldst. & Kit. – деревій щетинистий. **Range:** ?Euras. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. RuSt; hemiapophyte.
51. *Ambrosia artemisiifolia* L. – амброзія полинолиста. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** NAm; ergasio-xenophyte; kenophyte.
52. *Anthemis ruthenica* M.Bieb. – роман руський. **Range:** EEu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ps; hemiapophyte.
53. *Arctium × nothum* (Ruhmer) Hallier (hybrid: *A. lappa* L. × *A. minus* (Hill) Bernh.) – лопух примітний. **Range:** ?Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru; euapophyte.
54. *Arctium lappa* L. – лопух справжній. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrRu; euapophyte.
55. *Artemisia absinthium* L. – полин гіркий. **Range:** WAs. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** IT; xenophyte; archeophyte.
56. *Artemisia austriaca* Jacq. – полин австрійський. **Range:** EEu-WSib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. RuPs; hemiapophyte.
57. *Artemisia marschalliana* Spreng. – полин Маршалла. **Range:** EEu-WSib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Heliophyte. PrPs.
58. *Artemisia vulgaris* L. – полин звичайний. **Range:** ?Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru; euapophyte.
59. *Bidens cernua* L. – череда поникла. **Range:** Euras. **Ecol.:** Per-hydropophyte; Sub-acidophile, Eutrophe, Eunitrophile, Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPal; occasional apophyte.
60. *Bidens connata* Muhl. ex Willd. – череда зчеплена. **Range:** NAm. **Ecol.:** Hydropophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PalRu. **Adventive:** NAm; xenophyte; kenophyte. **New species to Kharkiv Region.**
61. *Bidens frondosa* L. – череда олиственна. **Range:** NAm. **Ecol.:** Per-hydropophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrPalRu. **Adventive:** NAm; xenophyte; kenophyte.
62. *Centaurea jacea* L. – волошка лучна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuPr; hemiapophyte.
63. *Centaurea majorovii* Dumbadze – волошка Майорова. **Range:** EEu. **Ecol.:** Ps.
64. *Chondrilla juncea* L. – батоги звичайні. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ps; occasional apophyte.
65. *Cichorium intybus* L. – Петрові батоги звичайні, цикорій дикий. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-IT; xenophyte; archeophyte.
66. *Cirsium arvense* (L.) Scop. – осот польовий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. StPrRu; euapophyte.
67. *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. – осот городній. **Range:** Bor. **Ecol.:** Hydropophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalSyl. **Rare.**
68. *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. – осот звичайний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. PrRu; euapophyte.
69. *Crepis foetida* L. – скереда смердюча. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte, Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Continental; Heliophyte. SylRu; euapophyte.
70. *Crepis tectorum* L. – скереда покрівельна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PsRu; euapophyte.
71. *Erigeron annuus* (L.) Pers. (≡ *Stenactis annua* (L.) Cass. ex Less.) – злінка однорічна. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.
72. *Erigeron canadensis* L. – злінка канадська. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. Ru. **Adventive:** NAm; xenophyte; kenophyte.
73. *Eupatorium cannabinum* L. – сідач конопляний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrRu; euapophyte.
74. *Euphrosyne xanthiifolia* (Nutt.) A.Gray (≡ *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.; ≡ *Iva xanthiifolia* Nutt.) – чорнощир нетреболистий. **Ecol.:** Ru. **Adventive:** NAm; xenophyte; kenophyte.

75. *Galinsoga parviflora* Cav. – незбутниця дрібноцвіта. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** SA; xenophyte; kenophyte.
76. *Gnaphalium rossicum* Kirp. – сухоцвіт російський. **Range:** EEu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrPs.
77. *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal – гринделія розчепірена. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Heliophyte. Ru. **Adventive:** NAm; xenophyte; kenophyte.
78. *Helichrysum arenarium* (L.) Moench – цмин пісковий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ps; hemiapophyte.
79. *Heliopsis helianthoides* (L.) Sw. – геліопсис шорсткуватий. **Ecol.:** RuCul. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.
80. *Hieracium umbellatum* L. – нечуйвітер зонтичний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. SylPs.
81. *Hieracium virosum* Pall. – нечуйвітер отруйний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. SylPs.
82. *Jacobaea andrzejowskyi* (Tzvelev) B.Nord. (≡ *Senecio andrzejowskyi* Tzvelev) – жовтозілля Анджейовського, якобея Анджейовського. **Range:** ?Pont-Casp. **Ecol.:** Ps. **Rare.**
83. *Jacobaea borysthena* (DC.) B.Nord. & Greuter (≡ *Senecio borysthensis* (DC.) Andr. ex Czern.) – жовтозілля дніпровське, якобея дніпровська. **Range:** NPont. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ps.
84. *Jacobaea vulgaris* Gaertn. (= *Senecio jacobaea* L.) – жовтозілля лучне, якобея звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuPr. **Adventive:** As; xenophyte; kenophyte.
85. *Jurinea cyanoides* (L.) Rchb. (= *J. centauroides* Klokov, = *J. charcoviensis* Klokov) – наголоватки волошкові, юринея волошкова. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ps.
- *****Protection:** Resol. 6 BC.
86. *Lactuca muralis* (L.) Gaertn. (≡ *Mycelis muralis* (L.) Dumort.) – салат стінний, міцеліс стінний. **Range:** Eu-Cauc. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl; occasional apophyte.
87. *Lactuca quercina* L. (= *L. chaixii* Vill.) – салат дуболистий, салат Ше. **Range:** Eu-Cauc. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
88. *Lactuca serriola* L. – салат компасний, салат дикий. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-CAs; xenophyte; archeophyte.
89. *Lapsana communis* L. – празелень звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl; occasional apophyte.
90. *Matricaria discoidea* DC. (= *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb.) – ромашка дископодібна, ромашка пахуча. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. Ru. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.
91. *Onopordum acanthium* L. – татарник колючий. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. RuSt. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
92. *Pentanema britannicum* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico & M.M.Mart.Ort. (≡ *Inula britannica* L.) – оман лучний, пентанема британська. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pr; hemiapophyte.
93. *Picris hieracioides* L. – гірчанка нечуйвітрова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru; hemiapophyte.
94. *Pilosella echioides* (L.) F.W.Schultz & Sch.Bip. (≡ *Hieracium echioides* L.) – нечуйвітер синякоподібний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Sub-heliophyte. PsPr; hemiapophyte.
95. *Pilosella officinarum* F.W.Schultz & Sch.Bip. (≡ *Hieracium pilosella* L.) – нечуйвітер звичайний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrPs.
96. *Psephellus sumensis* (Kalen.) Greuter (≡ *Centaurea sumensis* Kalen.) – волошка сумська. **Range:** EEu. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PtStPs.
97. *Senecio vernalis* Waldst. & Kit. – жовтозілля весняне. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru; euapophyte.

98. *Solidago virgaurea* L. – золотушник звичайний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. StPs.
99. *Sonchus asper* (L.) Hill – жовтий осот шорсткий. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
100. *Sonchus oleraceus* L. – жовтий осот городній. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu. **Adventive:** Eu-As; xenophyte; archeophyte.
101. *Tanacetum vulgare* L. – пижмо звичайне. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; occasional apophyte.
102. *Taraxacum erythrospermum* Andr. ex Besser – кульбаба червонопліва. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Sub-continental; Heliophyte. HalPrRu; occasional apophyte.
103. *Taraxacum officinale* Weber ex Wiggins – кульбаба звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru; euapophyte.
104. *Tragopogon dasyrhychnus* Artemczuk – козельці шорстконосикові. **Range:** EEU-Cauc. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Sub-heliophyte. PsPr.
105. *Tragopogon dubius* subsp. *major* (Jacq.) Vollm. (≡ *T. major* Jacq.) – козельці сумнівні, козельці великі. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. RuPr; euapophyte.
106. *Tragopogon podolicus* Besser ex DC. – козельці подольські. **Range:** EEU-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Pr.
107. *Tragopogon tanaicus* Artemczuk – козельці донські. **Range:** SEEu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ps. **Rare.**
108. *Tragopogon ucrainicus* Artemczuk – козельці українські. **Range:** SEEu. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ps.
109. *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch.-Bip (= *Matricaria perforata* Mérat) – ромашка непахуча. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** As; xenophyte; archeophyte.
110. *Xanthium orientale* L. (= *X. albinum* (Widder) Scholz & Sukopp) – нетреба східна, нетреба ельбська. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** WEu; xenophyte; archeophyte.

16. Berberidaceae

111. *Berberis vulgaris* L. – барбарис звичайний. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Syl. **Adventive:** EAs; ergasiophyte; kenophyte.

17. Betulaceae

112. *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. – вільха клейка, вільха чорна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydropathy; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Pal.
113. *Betula × aurata* Borkh. (hybrid: *B. pendula* Roth × *B. pubescens* Ehrh.) – береза золотиста. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalSyl. **New hybrid to Kharkiv Region.**
114. *Betula pendula* Roth – береза повисла, береза бородавчата. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl.
115. *Betula pubescens* Ehrh. – береза пухнаста. **Range:** Bor. **Ecol.:** Hydropathy; Acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalSyl.
116. *Corylus avellana* L. – ліщина звичайна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Sub-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.

18. Boraginaceae

117. *Anchusa arvensis* (L.) M.Bieb. (≡ *Lycopsis arvensis* L.) – воловик польовий. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; kenophyte.
118. *Anchusa gmelinii* Ledeb. – воловик Гмеліна. **Range:** NPont. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ps.
119. *Anchusa officinalis* L. – воловик лікарський. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. RuPs. **Adventive:** Med; xenophyte; kenophyte.

120. *Asperugo procumbens* L. – гостриця лежача. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Ru; euapophyte.
121. *Buglossoides arvensis* (L.) I.M.Johnst. (≡ *Lithospermum arvense* L.) – буглосодес польовий, горобейник польовий. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PsRu. **Adventive:** Med-IT; xenophyte; archeophyte.
122. *Buglossoides rochelii* (Friv.) Stoyanov, Mátis & Sennikov (= *B. czernjajevii* (Klok. & Des.-Shost.) Czerep.; = *Lithospermum czernjajevii* Klovov & Des.-Shost.) – буглосодес Рошеля, буглосодес Черняєва, горобейник Черняєва. **Range:** SEEu. **Ecol.:** Ps. **Rare.**
123. *Cynoglossum officinale* L. – чорнокорінь лікарський. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
124. *Echium vulgare* L. – синяк звичайний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. StRu; euapophyte.
125. *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort. – липучка звичайна. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-IT; xenophyte; archaophyte.
126. *Memoremea scorpioides* (Haenke) A.Otero, Jim.Mejías, Valcárcel & P.Vargas (≡ *Omphalodes scorpioides* (Haenke) Schrank) – пупівник лісовий. **Range:** Eu. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Scyophyte. Syl.
127. *Myosotis laxa* subsp. *cespitosa* (Schultz) Hyl. ex Nordh. (≡ *M. cespitosa* Schultz) – незабудка дерниста. **Range:** ?Bor. **Ecol.:** Hyhrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal. **Rare.**
128. *Myosotis sparsiflora* J.C.Mikan ex Pohl – незабудка рідкоцвіта. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; occasional apophyte.
129. *Myosotis stricta* Link ex Roem. & Schult. (*M. micrantha* auct. non Pall. ex Lehm.) – незабудка дрібноцвіта. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; hemiapophyte.
130. *Nonea pulla* (L.) DC. (= *N. rossica* Steven) – куряча сліпота темна. **Range:** EEu-As. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PrStRu; hemiapophyte.
131. *Pulmonaria obscura* Dumort. – медунка темна. **Range:** Eu. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.
132. *Symphytum officinale* L. – живокіст лікарський. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPal.

19. Brassicaceae

133. *Alliaria petiolata* (M.Bieb.) Cavara & Grande – кінський часник черешчатий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. SylRu; euapophyte.
134. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – різушка Таля. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuPs. **Adventive:** Med-IT; xenophyte; kenophyte.
135. *Barbarea vulgaris* (L.) W.T.Aiton – суріпиця звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalPr; hemiapophyte.
136. *Berteroa incana* (L.) DC. – гикавка сіра. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PsRu; hemiapophyte.
137. *Bunias orientalis* L. – свербига східна. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu. **Adventive:** EMed; xenophyte; kenophyte.
138. *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. – грицики звичайні. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
139. *Cardamine impatiens* L. – жеруха недоторкана. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuSyl; hemiapophyte.
140. *Cardamine pratensis* subsp. *paludosa* (Knaf) Čelak. (= *C. dentata* Schult.) – жеруха зубчаста. **Range:** Bor. **Ecol.:** Hyhrophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Pal. **Rare.**
141. *Catolobus pendulus* (L.) Al-Shehbaz (≡ *Arabis pendula* L.) – гусимець повислий. **Range:** EEu-As. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Sub-heliophyte. Syl. **Rare.**

142. *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl – кудрявець Софії. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-As; xenophyte; archeophyte.
143. *Draba verna* L. (≡ *Erophila verna* (L.) DC.) – крупка весняна. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuPs; hemiapophyte.
144. *Erysimum cheiranthoides* L. – жовтушник лакфіолевидний. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. RuSyl. **Adventive:** Med-CAs; xenophyte; archeophyte.
145. *Lepidium densiflorum* Schrad. – хрiниця густоцвіта. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** NAm; xenophyte; kenophyte.
146. *Lepidium draba* L. (≡ *Cardaria draba* (L.) Desv.) – хрiниця крупковидна. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Eunitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrRu. **Adventive:** Med; xenophyte; kenophyte.
147. *Rorippa palustris* (L.) Besser – водяний хрiн болотний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Per-hydropophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal.
148. *Rorippa sylvestris* (L.) Besser – водяний хрiн лісовий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalSyl; occasional apophyte.
149. *Sisymbrium altissimum* L. – сухоребрик високий. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PrRu. **Adventive:** Med; xenophyte; kenophyte.
150. *Sisymbrium loeselii* L. – сухоребрик Льюеля. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-CAs; xenophyte; kenophyte.

20. Campanulaceae

151. *Campanula persicifolia* L. – дзвоники персиколісті. **Range:** Eu-Sib. nemoral. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl. ***Protection:** regionally rare (Kh.R.).
152. *Campanula rapunculoides* L. – дзвоники ріпчастовидні. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPr; occasional apophyte.
153. *Campanula rotundifolia* L. – дзвоники круглолісті. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pr.
154. *Campanula trachelium* L. – дзвоники кропиволисті. **Range:** Eu-Sib. nemoral. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.
155. *Jasione montana* L. – агалік-трава гірська. **Range:** Eu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ps.

21. Cannabaceae

156. *Humulus lupulus* L. – хміль звичайний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hydropophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Semi-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrRu; hemiapophyte.

22. Caprifoliaceae

157. *Lonicera tatarica* L. – жимолость татарська. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-oceanic; Sub-heliophyte. StPtSyl. **Adventive:** As; ergasiophyte; kenophyte.
158. *Sambucus nigra* L. – бузина чорна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Syl; occasional apophyte.
159. *Sambucus racemosa* L. – бузина червона. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl; occasional apophyte.

23. Caryophyllaceae

160. *Arenaria serpyllifolia* L. (= *A. uralensis* Pall. ex Spreng.) – піщанка чебрецелиста, піщанка уральська. **Range:** Palearct. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. RuPs; occasional apophyte.
161. *Dianthus campestris* M.Bieb. – гвоздики польові. **Range:** EEu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PsPr.

162. *Dianthus polymorphus* M.Bieb. (= *D. platyodon* Klokov) – гвоздики мінливі, гвоздики плоскозубі. **Range:** EEu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ps.
163. *Dianthus superbus* subsp. *stenocalyx* (Trautv. ex Juz.) Kleopow (≡ *D. stenocalyx* Trautv. ex Juz.) – гвоздики вузькочашечкові. **Range:** EEu. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PrSyl.
- ***Protection:** regionally rare (Kh.R.).
164. *Gypsophila paniculata* L. – лещиця волотиста. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Heliophyte. StPsRu; occasional apophyte.
165. *Herniaria glabra* L. – остудник голий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PsRu; euapophyte.
166. *Herniaria polygama* J. Gay – остудник багатошлюбний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Xerophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Ps.
167. *Holosteum umbellatum* L. – костянець парасольковий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; hemiapophyte.
168. *Moehringia trinervia* (L.) Clairv. – мерингія трижилкова. **Range:** Eu-Cauc-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.
169. *Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn. – лишичка польова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Heliophyte. PsRu; hemiapophyte.
170. *Rabelera holostea* (L.) M.T.Sharple & E.A.Tripp (≡ *Stellaria holostea* L.) – зірочник лісовий, зірочник ланцетний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.
171. *Saponaria officinalis* L. – собаче мило лікарське. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrRu. **Adventive:** Med; ergasiophyte, kenophyte.
172. *Scleranthus annuus* L. – червець однорічний. **Ecol.:** Mesophyte; Acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. Ps. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
173. *Scleranthus perennis* L. – червець багаторічний. **Range:** Eu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. Ps, hemiapophyte.
174. *Silene baccifera* (L.) Roth (≡ *Cucubalus baccifer* L.) – смілка ягідна, дутень ягідний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Hemi-scyophyte. PalPr; hemiapophyte.
175. *Silene borysthena* (Gruner) Walters (≡ *Otites borysthena* (Gruner) Klokov) – смілка дніпровська, ушанка дніпровська. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Heliophyte. Ps; hemiapophyte.
176. *Silene flos-cuculi* (L.) Greuter & Burdet (≡ *Coronaria flos-cuculi* (L.) A.Braun) – коронарія зозуляча, зозулин цвіт. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Pr.
177. *Silene latifolia* subsp. *alba* (Mill.) Greuter & Burdet (≡ *Melandrium album* (Mill.) Garcke) – смілка широколиста, смілка біла. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. RuSylPr.
178. *Silene nutans* L. – смілка поникла. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPr.
179. *Stellaria aquatica* (L.) Scop. (≡ *Myosoton aquaticum* (L.) Moench) – слабник водяний, зірочник водяний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPrPal; euapophyte.
180. *Stellaria graminea* L. – зірочник злакоподібний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. StPr; hemiapophyte.
181. *Stellaria media* (L.) Vill. s.l. – зірочник середній. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SyPrRu; euapophyte.

24. Celastraceae

182. *Euonymus europaeus* L. – бруслина європейська. **Range:** Eu-Cauc. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.
183. *Euonymus verrucosus* Scop. – бруслина бородавчата. **Range:** Eu. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.

25. Convolvulaceae s.l. (incl. Cuscutaceae)

184. *Convolvulus arvensis* L. – берізка польова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru; euapophyte.

185. *Cuscuta approximata* Bab. – повитиця зближена. **Range:** Euras. **Ecol.:** parasitic plant (occured on *Urtica dioica* L.).

26. Cornaceae

186. *Cornus sanguinea* L. (≡ *Swida sanguinea* (L.) Opiz) – свидина криваво-червона. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PtStSyl.

27. Crassulaceae

187. *Hylotelephium maximum* subsp. *maximum* (L.) Holub (≡ *Sedum maximum* (L.) Hoffm.) – очитник великий. **Range:** Eu. **Ecol.:** Mesophyte Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PtSyl; hemiapophyte.

188. *Hylotelephium maximum* subsp. *ruprechtii* (Jalas) Dostál (≡ *Sedum ruprechtii* (Jalas) Omelczuk) – очитник Рупрехта. **Range:** EEu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPs.

189. *Sedum acre* L. – очиток їдкий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PtPs; occasional apophyte.

190. *Sedum album* L. – очиток білий. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PtPs. **Adventive:** Med-WAs; ergasiophyte; kenophyte. **New species to Kharkiv Region.**

191. *Sedum pallidum* M.Bieb. – очиток блідий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ps.

192. *Sempervivum ruthenicum* Koch ex Schnittsp. & C.B.Lehm. – молодило руське. **Range:** EEu. **Ecol.:** Mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ps.

28. Elaeagnaceae

193. *Hippophae rhamnoides* L. – обліпіха звичайна. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Cul. **Adventive:** Med-As; ergasiophyte; kenophyte.

29. Ericaceae s.l. (incl. Pyrolaceae)

194. *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C.Barton – зимолюбка зонтична. **Range:** CBor. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Scyophyte. PalSyl. **CWU:** Tzvelev, 1951, No. 0257820; Kotov, 1922, No. 0257821.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

195. *Orthilia secunda* (L.) House – боровинка однобока. **Range:** CBor. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. PalSyl. **CWU:** Ermolenko, 1949, non coll.; Stakorsky, 1922, non coll.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

196. *Pyrola chlorantha* Sw. – грушанка зеленоцвіта. **Range:** CBor. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Scyophyte. PalSyl.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.). **Literature:** Ougrinsky, 1912.

197. *Pyrola rotundifolia* L. – грушанка круглолиста. **Range:** CBor. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Scyophyte. PalSyl.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

30. Euphorbiaceae

198. *Euphorbia marginata* Pursh – молочай облямований. **Ecol.:** CulRu. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.

199. *Euphorbia saratoui* Ardoino (= *E. virgultosa* Klokov) – молочай прутяний. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; euapophyte.

200. *Euphorbia seguieriana* Neck. – молочай Цер'є. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Sub-anitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PtPs.

201. *Mercurialis perennis* L. – переліска багаторічна. **Range:** Eu. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Semi-aridophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl; hemiapophyte.

31. Fabaceae

202. *Amorpha fruticosa* L. – аморфа кущова. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. SylCul. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.

203. *Astragalus glycyphyllos* L. – астрагал солодколистий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrSyl.

204. *Astragalus varius* S.G.Gmel. – астрагал мінливий. **Range:** EEu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Heliophyte. Ps.

205. *Caragana arborescens* Lam. – карагана деревоподібна. **Ecol.:** SylCul. **Adventive:** As; ergasiophyte; kenophyte.

206. *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wol.) Klásk. – зіновать руська. **Range:** Eu-Cauc-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PtPs.

207. *Coronilla varia* L. (≡ *Securigera varia* (L.) Lassen) – в'язіль барвистий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuPr; occasional apophyte.

208. *Genista tinctoria* L. – дрік красильний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. StSyl.

209. *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. – чина весняна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Hemi-scyophyte. Syl.

210. *Lotus corniculatus* L. (~ *Lotus* × *ucrainicus* Klovov) – лядвенець рогатий, лядвенець український. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. StPrRu; hemiapophyte.

211. *Medicago* × *varia* Martyn (hybrid: *M. falcata* L. × *M. sativa* L.) – люцерна мінлива. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; kenophyte.

212. *Medicago falcata* L. (= *M. romanica* Prodan) – люцерна жовта, люцерна румунська. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrRu; hemiapophyte.

213. *Medicago lupulina* L. – люцерна хмелевидна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; eupapophyte.

214. *Medicago sativa* L. – люцерна посівна. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. CulRu. **Adventive:** Med; ergasiophyte; kenophyte.

215. *Melilotus officinalis* (L.) Lam. – буркун лікарський. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrRu; eupapophyte.

216. *Robinia pseudoacacia* L. – робінія звичайна, біла акація. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. StSylCul. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.

217. *Trifolium arvense* L. – конюшина польова. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PsRu; occasional apophyte.

218. *Trifolium aureum* Pollich – конюшина золотиста. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPr.

219. *Trifolium campestre* Schreb. – конюшина рівнинна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Pr.

220. *Trifolium hybridum* L. – конюшина гібридна. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu. **Adventive:** Med; ergasiophyte; kenophyte.

221. *Trifolium pratense* L. – конюшина лучна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; occasional apophyte.

222. *Trifolium repens* L. – конюшина повзуча. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; eupapophyte.

223. *Vicia cracca* L. – вика мишачий горошок, горошок мишачий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. StPrRu; hemiapophyte.

224. *Vicia pisiformis* L. – вика горохоподібна, горошок горохоподібний. **Range:** Eu-WSib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl.

225. *Vicia sepium* L. – горошок плотовий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuSylPr; hemiapophyte.

226. *Vicia tenuifolia* Roth – вика тонколиста, горошок тонколистий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. StPrRu; hemiapophyte.

227. *Vicia villosa* Roth – вика волохата, горошок волохатий. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. StPrRu. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.

32. Fagaceae

228. *Quercus robur* L. – дуб звичайний, дуб черешчатий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl.

229. *Quercus rubra* L. – дуб червоний. **Ecol.:** Cul. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte. **Introduced.**

33. Gentianaceae

230. *Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce – золототисячник гарненький. **Range:** Palearct. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Pr. ***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

34. Geraniaceae

231. *Geranium collinum* Stephan ex Willd. – журавець пагорбковий, герань пагорбкова. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PalPr.

232. *Geranium pusillum* L. – журавець маленький, герань маленька. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** EMed; xenophyte; archeophyte.

233. *Geranium robertianum* L. – журавець смердючий, герань Роберта. **Range:** Eu. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. RuSyl; hemiapophyte.

234. *Geranium sanguineum* L. – журавець криваво-червоний, герань криваво-червона. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Syl.

35. Grossulariaceae

235. *Ribes nigrum* L. – смородина чорна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylCul. **?Adventive.**

236. *Ribes uva-crispa* L. – ар'пс. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** SylCul. **?Adventive.**

36. Hypericaceae

237. *Hypericum hirsutum* L. – звіробій шорсткий. **Range:** Eu-Cauc-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrSyl.

238. *Hypericum perforatum* L. – звіробій звичайний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuStPr; occasional apophyte.

37. Lamiaceae

239. *Ballota nigra* L. (= *B. ruderalis* Sw.) – м'яточник чорний. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** EMed; xenophyte; archeophyte.

240. *Betonica officinalis* L. – буквиця лікарська. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. SylPr.

241. *Chaeturus marrubiastrum* (L.) Ehrh. ex Rchb. – котячий хвіст шандровий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Sub-heliophyte. RuSyl; hemiapophyte.

242. *Clinopodium vulgare* L. – пахучка звичайна. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Syl.

243. *Galeopsis bifida* Boenn. – жабрій дводільний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuPrSyl; euapophyte.

244. *Glechoma hederacea* L. – розхідник звичайний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrSylRu; occasional apophyte.

245. *Glechoma hirsuta* Waldst. & Kit. – розхідник шорсткий. **Range:** Eu-Sib. nemoral. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
246. *Lamium amplexicaule* subsp. *amplexicaule* L. – глуха кропива стеблеобгортна. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PsRu. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
247. *Lamium amplexicaule* var. *orientale* (Pacz.) Mennema (= *L. paczoskianum* Vorosch.) – глуха кропива східна, глуха кропива Пачоського. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PsRu. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
248. *Lamium maculatum* (L.) L. – глуха кропива плямиста. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrSylRu; hemiaphophyte.
249. *Leonurus quinquelobatus* Gilib. (= *L. villosus* Desf. ex d'Urv.) – собача кропива п'ятилопатева, собача кропива волохата. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Ru; euaphophyte.
250. *Lycopus europaeus* L. – вовконіг європейський. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPal.
251. *Mentha arvensis* L. – м'ята польова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalPr; occasional apophyte.
252. *Origanum vulgare* L. – материнка звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. StPr.
253. *Prunella vulgaris* L. – суховершки звичайні. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Semi-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPrRu; occasional apophyte.
254. *Salvia nemorosa* L. – шавлія дібровна, шавлія гайова. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. StPr.
255. *Scutellaria altissima* L. – шоломниця висока. **Range:** Eu-Cauc. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
256. *Scutellaria galericulata* L. – шоломниця звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hydrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPal.
257. *Stachys annua* (L.) L. – чистець однорічний. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PtRu. **Adventive:** EMed; xenophyte; archeophyte.
258. *Stachys palustris* L. – чистець болотний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hydrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal; hemiaphophyte.
259. *Stachys sylvatica* L. – чистець лісовий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.
260. *Thymus pallasianus* Heinr. Braun – чебрець Палласів. **Range:** EEu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ps.

38. Lythraceae

261. *Lythrum hyssopifolia* L. – плакун гісополистий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrPs. **Rare.**
262. *Lythrum portula* (L.) D.A. Webb (≡ *Peplis portula* L.) – плакун-щебрик, щебрик звичайний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Semi-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. PsPal.
263. *Lythrum salicaria* L. – плакун верболистий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hydrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal; hemaiphophyte.

39. Malvaceae s.l. (incl. Tiliaceae)

264. *Alcea rosea* L. – рожа садова. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Semi-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. CulRu. **Adventive:** Med; ergasiophyte; kenophyte.
265. *Malva pusilla* Sm. – калачики дрібненькі. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** EAs; xenophyte; archeophyte.
266. *Tilia cordata* Mill. – липа серцелиста. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.

40. Nyctaginaceae

267. *Mirabilis nyctaginea* (Michx.) Mac Mill. (≡ *Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Sweet) – нічна красуня нічноцвіта, оксибафус ніктагіновий. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** NAm; xenophyte; kenophyte.

41. Oleaceae

268. *Fraxinus excelsior* L. – ясен звичайний. **Range:** Eu-Cauc. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.
269. *Ligustrum vulgare* L. – бирючина звичайна. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. CulSyl. **Adventive:** Med; xenophyte; kenophyte.

42. Onagraceae

270. *Epilobium hirsutum* L. – зніт шорсткий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. RuPrPal; occasional apophyte.
271. *Epilobium palustre* L. – зніт болотяний. **Range:** CPol. **Ecol.:** Per-hyrophyte; Acidophile; Mesotrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal.
272. *Epilobium roseum* subsp. *subsessile* (Boiss.) P.H.Raven (= *E. nervosum* Boiss. & Buhse) – зніт рожевий майже сидячий, зніт жилкуватий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal.
273. *Epilobium tetragonum* L. – зніт чотиригранний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal; occasional apophyte.
274. *Oenothera biennis* L. – енотера дворічна. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PsRu. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.
275. *Oenothera glazioviana* Micheli – енотера великоквіткова. **Ecol.:** PsRu. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.
276. *Oenothera villosa* Thunb. – енотера волохата. **Ecol.:** PsRu. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.

43. Orobanchaceae s.l. (incl. pars Scrophulariaceae)

277. *Melampyrum nemorosum* L. – перестріч гайовий. **Range:** Eu. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrSyl; hemiparasitic plant.
278. *Melampyrum pratense* L. – перестріч лучний. **Range:** Bor. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Per-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPs; hemiparasitic plant.
279. *Odontites vulgaris* Moench – кравник звичайний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; hemiparasitic plant.

44. Oxalidaceae

280. *Oxalis dillenii* Jacq. (≡ *Xanthoxalis dillenii* (Jacq.) Holub) – квасениця Діллєня. **Ecol.:** Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; kenophyte.
281. *Oxalis stricta* L. (= *Xanthoxalis fontana* (Bunge) Holub) – квасениця пряма, ксантоксаліс ключовий. **Ecol.:** Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; kenophyte.

45. Papaveraceae s.l. (incl. Fumariaceae)

282. *Chelidonium majus* L. – чистотіл звичайний, чистотіл великий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylRu; euapophyte.
283. *Corydalis solida* (L.) Clairv. – ряст щільний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. RuSyl; occasional apophyte.
284. *Fumaria schleicheri* Soy.-Will. – рутка Шляхєра. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.

46. Plantaginaceae s.l. (incl. pars Scrophulariaceae)

285. *Gratiola officinalis* L. – авран лікарський. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hyrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Heliophyte. PrPal. **Rare.**
286. *Linaria genistifolia* (L.) Mill. – льонок дроколистий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. RuStPs; hemiapophyte.
287. *Linaria vulgaris* Mill. – льонок звичайний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; euapophyte.
288. *Plantago indica* L. (= *P. arenaria* Waldst. & Kit., = *P. scabra* Moench) – подорожник індійський, п. пісковий, п. шорсткий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Heliophyte. RuPs; occasional apophyte.

289. *Plantago lanceolata* L. – подорожник ланцетолистий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuPr; hemiapophyte.
290. *Plantago major* L. – подорожник великий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrRu; euapophyte.
291. *Veronica anagallis-aquatica* L. – вероніка джерельна. **Range:** Palearct. **Ecol.:** Per-hydropophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPal.
292. *Veronica arvensis* L. – вероніка польова. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
293. *Veronica catenata* Pennell – вероніка ланцюжкова. **Range:** ?Eu. **Ecol.:** PrPal. **New species to Kharkiv Region.**
294. *Veronica chamaedrys* L. – вероніка дібровна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. RuSylPr.
295. *Veronica dillenii* Crantz – вероніка Ділленя. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Heliophyte. RuPs; occasional apophyte.
296. *Veronica longifolia* L. – вероніка довголиста. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Syl.
297. *Veronica officinalis* L. – вероніка лікарська. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.
298. *Veronica prostrata* L. – вероніка лежача. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. StPr.
299. *Veronica scutellata* L. – вероніка щиткова. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydropophyte; Acidophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PalPr. **Rare.**
300. *Veronica spicata* L. – вероніка колосиста. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrSyl.
301. *Veronica verna* L. – вероніка весняна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru; euapophyte.

47. Polygalaceae

302. *Polygala comosa* Schkuhr – китяки чубаті. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrSt.

48. Polygonaceae

303. *Bistorta officinalis* Raf. – гірчак зміїний. **Range:** Palearct. **Ecol.:** Hyhrophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pr.
- *Protection:** regionally rare (Kh.R.).
304. *Fallopia convolvulus* (L.) Á.Löve – витка гречка берізкова. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylRu. **Adventive:** As; xenophyte; archeophyte.
305. *Fallopia dumetorum* (L.) Holub – витка гречка чагарникова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. SylRu; euapophyte.
306. *Persicaria hydropiper* (L.) Delarbre (≡ *Polygonum hydropiper* L.) – гірчак перцевий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPalRu; euapophyte.
307. *Persicaria lapathifolia* (L.) Delarbre (≡ *Polygonum lapathifolium* L.) – гірчак шорсткий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrRu; euapophyte.
308. *Persicaria maculosa* Gray (= *Polygonum persicaria* L.) – гірчак плямистий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPalRu; euapophyte.
309. *Polygonum arenarium* Waldst. & Kit. – спориш пісковий. **Range:** EEu. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ps.
310. *Polygonum aviculare* L. – спориш звичайний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru; euapophyte.
311. *Polygonum novoascanicum* Klokov (~ *P. patulum* M.Bieb.) – спориш новоасканійський. **Range:** EEu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ps.
312. *Rumex acetosa* L. – щавель кислий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pr.

313. *Rumex acetosella* L. – щавель горобиний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PsRu; euapophyte.
314. *Rumex confertus* Willd. – щавель кінський. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrRu; hemiapophyte.
315. *Rumex crispus* L. – щавель кудрявий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrRu; euapophyte.
316. *Rumex hydrolapathum* (Scop.) Huds. – щавель прибережний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydropophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. AqPal.
317. *Rumex thyrsiflorus* Fingerh. – щавель пірамідальний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PrPs.

49. Portulacaceae

318. *Portulaca oleracea* L. s.l. – портулак городній. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Acidophile; Semi-oligotrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-CAs; xenophyte; archeophyte.

50. Primulaceae

319. *Androsace elongata* L. – переломник видовжений. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PsRu; euapophyte.
320. *Hottonia palustris* L. – плавушник болотяний. **Range:** Bor. **Ecol.:** Per-hydropophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. AqPal.
- *Protection:** regionally rare (Kh.R.).
321. *Lysimachia nummularia* L. – вербозілля лучне, луговий чай. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hydropophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrSylRu; hemiapophyte.
322. *Lysimachia vulgaris* L. – вербозілля звичайне. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hydropophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PalPrSyl; hemaipophyte.
323. *Primula veris* L. – первоцвіт весняний. **Range:** Eu-Sib. nemoral. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Syl.
- *Protection:** regionally rare (Kh.R.).

51. Ranunculaceae

324. *Anemone ranunculoides* L. (≡ *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub) – вітряниця жовтецева, анемона жовтецева. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
325. *Caltha palustris* L. – калюжниця болотяна. **Range:** CPol. **Ecol.:** Per-hydropophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPal.
326. *Delphinium consolida* L. (≡ *Consolida regalis* Gray) – сокирки польові. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-CAs; xenophyte; archeophyte.
327. *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (= *P. latifolia* Rupr.) – сон розкритий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. SylSt.
- ***Protection:** RDBU (unvaluate); Resol. 6 BC.
328. *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. (= *P. nigricans* Störck) – сон лучний, сон чорніючий. **Range:** Eu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPrSt.
- **Protection:** RDBU (unvaluate).
329. *Ranunculus acris* L. – жовтець їдкий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pr.
330. *Ranunculus auricomus* L. – жовтець золотистий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
331. *Ranunculus cassubicus* L. – жовтець кашубський. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
332. *Ranunculus ficaria* L. (≡ *Ficaria verna* Huds.) – пшінка весняна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. SylRu; euapophyte.
333. *Ranunculus flammula* L. – жовтець вогнистий. **Range:** CPol. **Ecol.:** Per-hydropophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. PrPal. **Rare.**

334. *Ranunculus minimus* (L.) E.H.L.Krause (≡ *Myosurus minimus* L.) – мишачий хвіст малий. **Range:** CPol. **Ecol.:** Hyhrophyte; Sub-acidophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PsPrRu; euapophyte.
335. *Ranunculus pedatus* Waldst. & Kit. – жовтець стоповидний. **Range:** EEu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Heliophyte. PsPr; occasional apophyte.
336. *Ranunculus polyanthemus* L. – жовтець багатоквітковий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhromesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. RuPr; occaional apophyte.
337. *Ranunculus repens* L. – жовтець повзучий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Per-hyhrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalPrRu; euapophyte.
338. *Ranunculus sceleratus* L. – жовтець отруйний. **Range:** CPol. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. AqPal; occasional apophyte.
339. *Thalictrum minus* L. – рутвиця мала. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylSt; occasional apophyte.

52. Rhamnaceae

340. *Frangula alnus* Mill. – крушина ламка. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhrophyte; Acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
341. *Rhamnus cathartica* L. – жостір проносний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Syl.

53. Rosaceae

342. *Amelanchier* × *spicata* (Lam.) K.Koch (hybrid: *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt. ex M.Roem. × *A. humilis* Wiegand) – ірга колосиста. **Ecol.:** SylCul. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.
343. *Argentina anserina* (L.) Rydb. (≡ *Potentilla anserina* L.) – перстач гусячий. **Range:** CPol. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuPr; hemiapophyte.
344. *Comarum palustre* L. – вовче тіло болотяне. **Range:** CBor. **Ecol.:** Sub-hydrophyte; Acidophile; Semi-oligotrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal.
- ***Protection:** regionally rare (Kh.R.).
345. *Crataegus rhipidophylla* Gand. (= *C. curvisepala* Lindm.) – глід кривочашечковий, глід віялолистий. **Range:** Eu-Cauc. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. StSyl; occasional apophyte.
346. *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (= *F. denudata* (J.Presl & C.Presl) Fritsch) – гадючник в'язовий, гадючник голий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalSyl.
347. *Fragaria vesca* L. – суниця лісові. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl.
348. *Geum rivale* L. – гравілат річковий, гребінник прибережний. **Range:** CPol. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrPal. **Rare.**
349. *Geum urbanum* L. – гравілат міський. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. SylRu; hemiapophyte.
350. *Potentilla argentea* L. – перстач сріблястий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. StPrRu; occasional apophyte.
351. *Potentilla incana* G.Gaertn., B.Mey. & Scherb. – перстач пісковий. **Range:** Eu-WSib. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ps.
352. *Potentilla reptans* L. – перстач повзучий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pr; hemiapophyte.
353. *Potentilla supina* L. – перстач лежачий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Heliophyte. PrRu; eupapophyte.
354. *Prunus avium* (L.) L. (≡ *Cerasus avium* (L.) Moench) – черешня. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. SylCul. **Adventive:** As; ergasiophyte; archeophyte.
355. *Prunus cerasifera* Ehrh. – алича. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylCul. **Adventive:** As; ergasiophyte; archeophyte.
356. *Prunus padus* L. (= *Padus racemosa* C.K.Schneid.) – черемха. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. CulSyl.

357. *Prunus spinosa* L. – терен колючий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylSt.
358. *Pyrus communis* L. – груша звичайна. **Range:** Eu. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. CulSyl. ?**Adventive.**
359. *Rubus × areschougii* A.Blytt (hybrid: *R. caesius* L. × *R. saxatilis* L.) – ожина Аресхуґа. **Range:** Bor. **Ecol.:** Syl. **New hybrid to the flora of Ukraine.**
360. *Rubus caesius* L. – ожина звичайна, ожина сиза. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPr; occasional apophyte.
361. *Rubus idaeus* L. – малина європейська. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. CulSyl; occasional apophyte.
362. *Rubus polonicus* Weston (= *R. nessensis* W. Hall.) – ожина полонська, ожина несійська. **Range:** Bor. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl. **Rare.**
363. *Rubus saxatilis* L. – костяниця. **Range:** Palearct. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
- ***Protection:** regionally rare (Kh.R.).
364. *Sanguisorba officinalis* L. – родовик лікарський. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalPr.
- ***Protection:** regionally rare (Kh.R.).
365. *Sorbus aucuparia* L. – горобина звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Syl.

54. Rubiaceae

366. *Galium aparine* L. – підмаренник чіпкий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. SylRu; euapophyte.
367. *Galium odoratum* (L.) Scop. – підмаренник запашний. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Scyophyte. Syl.
368. *Galium palustre* L. – підмаренник болотний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydropyhte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal.
369. *Galium rubioides* L. – підмаренник мареновидний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylSt.
370. *Galium semiamictum* Klokov – підмаренник напіводягнений. **Range:** NPont. **Ecol.:** Pr.
371. *Galium uliginosum* L. – підмаренник багновий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hydropyhte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal.
372. *Galium verum* L. – підмаренник справжній. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuStPr; occasional apophyte.

55. Rutaceae

373. *Ptelea trifoliata* L. – птелея трилиста. **Ecol.:** SylCul. **Adventive:** NAm; ergasiophyte; kenophyte.

56. Salicaceae

374. *Populus × canescens* (Aiton) Sm. (hybrid: *P. tremula* L. × *P. alba* L.) – тополя сіра. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrSyl.
375. *Populus alba* L. – тополя біла. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Pr.
376. *Populus nigra* L. (incl. *Populus nigra* f. *italica* (Münchh.) A.Andersen) – тополя чорна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hydropyhte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl.
377. *Populus tremula* L. – осика. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl.
378. *Salix babylonica* L. – верба вавилонська, верба плакуча. **Ecol.:** CulPal. **Adventive:** As; ergasiophyte; kenophyte.
379. *Salix caprea* L. – верба козяча. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Mesotrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPal.
380. *Salix cinerea* L. – верба попеляста. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydropyhte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylPal.
381. *Salix pentandra* L. – верба п'ятитичинкова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Per-hydropyhte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. SylPal.

382. *Salix triandra* L. – верба трьохтичинкова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. SylPal.

57. Sapindaceae s.l. (incl. Aceraceae)

383. *Acer campestre* L. – клен польовий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.

384. *Acer negundo* L. – клен американський, клен ясенелистий. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-scyophyte. Syl. **Adventive:** NAM; ergasiophyte; kenophyte.

385. *Acer platanoides* L. – клен гостролистий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.

386. *Acer pseudoplatanus* L. – явір. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. SylCul. **Adventive:** WEu; ergasiophyte; kenophyte.

387. *Acer tataricum* L. – клен татарський, чорноклен. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Hemi-scyophyte. Syl.

58. Saxifragaceae

388. *Chrysosplenium alternifolium* L. – жовтяниця черговолиста. **Range:** CPol. **Ecol.:** Hygrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Scyophyte. PalSyl.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

59. Scrophulariaceae s.str.

389. *Scrophularia nodosa* L. – ранник вузлуватий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl; occasional apophyte.

390. *Verbascum chaixii* Vill. – дивина Ше. **Range:** Eu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Continental; Heliophyte. StSyl.

391. *Verbascum densiflorum* Bertol. (= *V. thapsiforme* Schrad.) – дивина густоквіткова. **Range:** Eu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrRu; hemiapophyte.

392. *Verbascum nigrum* L. – дивина чорна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. RuStPr; hemiapophyte.

393. *Verbascum phlomoides* L. – дивина звичайна. **Range:** Eu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrRu; hemiapophyte.

60. Solanaceae

394. *Lycium barbarum* L. – повій звичайний, дереза. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. CulRu. **Adventive:** EAs; ergasiophyte; archeophyte.

395. *Solanum dulcamara* L. – паслін солодко-гіркий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal; occasional apophyte.

396. *Solanum nigrum* L. – паслін чорний. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. SylRu; **Adventive:** SEu; xenophyte; archeophyte.

61. Ulmaceae

397. *Ulmus glabra* Huds. – в'яз голий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.

398. *Ulmus laevis* Pall. – в'яз гладкий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Hemi-scyophyte. Syl.

399. *Ulmus minor* Mill. (incl. = *U. suberosa* Moench) – в'яз малий, в'яз корковий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Syl.

62. Urticaceae

400. *Urtica dioica* subsp. *dioica* L. – кропива дводомна. **Range:** CPol. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. SylRu; euapophyte.

401. *Urtica dioica* subsp. *pubescens* (Ledeb.) Domin (= *U. galeopsifolia* J.Jacq. ex Blume) – кропива жабриюлиста. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hygrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PalPr.

63. Viburnaceae s.l. (incl. Adoxaceae)

402. *Adoxa moschatellina* L. – пижмівка звичайна, адокса мускусна. **Range:** CPol. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.

403. *Viburnum opulus* L. – калина звичайна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrSyl.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

64. Violaceae

404. *Viola arvensis* Murray – фіялка польова. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.

405. *Viola canina* L. – фіялка собача. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PsSyl; hemiapophyte.

406. *Viola hirta* L. – фіялка шорстка. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. StPrSyl.

407. *Viola hymettia* Boiss. & Heldr. (= *V. lavrenkoana* Klokov) – фіялка гіметська, фіялка Лавренка. **Range:** SubMed. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ps.

408. *Viola mirabilis* L. – фіялка дивовижна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl; hemiapophyte.

409. *Viola odorata* L. – фіялка запашна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. SylPrRu; hemiapophyte.

410. *Viola suavis* M.Bieb. – фіялка приємна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Hemi-scyophyte. StPr.

65. Viscaceae

411. *Viscum album* subsp. *album* L. – омела звичайна. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** hemiparasitic plant; euapophyte.

66. Vitaceae

412. *Parthenocissus inserta* (A.Kern.) Fritsch – виноград дівочий жимолостевий. **Ecol.:** Ru. **Adventive:** NAM; ergasiophyte; kenophyte.

413. *Vitis vinifera* L. – виноград справжній. **Ecol.:** SylCul. **Adventive:** SubMed; ergasiophyte; archeophyte.

67. Zygophyllaceae

414. *Tribulus terrestris* L. – якірці сланкі. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Semi-aridophyte; Continental; Heliophyte. PsRu. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.

Liliopsida

68. Alismataceae

415. *Alisma plantago-aquatica* L. – частуха подорожникова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-hydrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal; occasional apophyte.

69. Amaryllidaceae s.l. (incl. Alliaceae)

416. *Allium oleraceum* L. – цибуля овочева. **Range:** Eu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. RuStPr; occasional apophyte.

417. *Allium rotundum* L. – часник круглий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrSt.

70. Araceae s.l. (incl. Lemnaceae)

418. *Lemna gibba* L. – ряска горбата. **Range:** Cosmopol. **Ecol.:** Hydrophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Aq.

419. *Lemna minor* L. – ряска мала. **Range:** Cosmopol. **Ecol.:** Hydrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Aq.

420. *Lemna trisulca* L. – ряска триборозенчаста. **Range:** Cosmopol. **Ecol.:** Hydrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Aq.

421. *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. – ряска багатокорінна. **Range:** Cosmopol. **Ecol.:** Hydrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-heliophyte. Aq.

71. Asparagaceae s.l. (incl. pars Liliaceae)

422. *Anthericum ramosum* L. – віхалка гілляста. **Range:** Eu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PsSyl.

423. *Asparagus officinalis* L. – холодок лікарський. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. RuSt.
424. *Convallaria majalis* L. – конвалія звичайна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Mesotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. CulSyl.
425. *Polygonatum multiflorum* (L.) All. – купина багатоквіткова. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Scyophyte. Syl.
426. *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce – купина запашна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PtSyl.
427. *Scilla siberica* Andrews – проліски пониклі, проліски сибірські. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Nitrophile; Sub-heliophyte. Syl.

72. Asphodelaceae

428. *Hemerocallis fulva* (L.) L. – лілійник рудуватий. **Ecol.:** Cul. **Adventive:** EAs; ergasiophyte; kenophyte.

73. Commelinaceae

429. *Commelina communis* L. – комеліна звичайна. **Ecol.:** CulRu. **Adventive:** EAs; ergasiophyte; kenophyte.

74. Cyperaceae

430. *Carex acuta* L. – осока гостра. **Range:** Euras. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPal.
431. *Carex acutiformis* Ehrh. – осока гостроподібна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrPal.
432. *Carex caryophyllea* Latourr. – осока весняна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pr.
433. *Carex cespitosa* L. – осока дерниста. **Range:** Euras. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal.
434. *Carex colchica* J.Gay – осока колхідська. **Range:** Eu. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Ps; occasional apophyte.
435. *Carex digitata* L. – осока пальчата. **Range:** Eu-Sib-Cauc. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.
436. *Carex elata* All. – осока висока. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. Pal.
437. *Carex elongata* L. – осока видовжена. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Pal.
438. *Carex ericetorum* Pollich – осока вереснянкова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Sub-anitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Ps.
439. *Carex hartmaniorum* A.Cajander – осока Хартмана. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Pr. **CWU:** Tzvelev, 1951, non coll.
440. *Carex hirta* L. – осока шорстковолосиста. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuPr; hemiapophyte.
441. *Carex leporina* L. – осока заяча. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrPs.
442. *Carex melanostachya* M.Bieb. ex Willd. – осока чорноколоса. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrPal.
443. *Carex michelii* Host – осока Мікелі. **Range:** Eu-Cauc. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl.
444. *Carex pallescens* L. – осока бліда. **Range:** CPol. **Ecol.:** Mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte.
445. *Carex pilosa* Scop. – осока волосиста. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
446. *Carex praecox* Schreb. – осока рання. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrRu; hemiapophyte.
447. *Carex pseudocyperus* L. – осока несправжньосмикавцева. **Range:** Bor. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPal.
***Protection:** regionally rare (Kh.R.).
448. *Carex remota* L. – осока рідкоколоса. **Range:** Eu-Cauc. **Ecol.:** Hydrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Scyophyte. Syl. **Rare.**

449. *Carex riparia* Curtis – осока побережна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal.
450. *Carex supina* Willd. ex Wahlenb. – осока лежача. **Range:** CPol. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PsPr.
451. *Carex vesicaria* L. – осока пухирчаста. **Range:** CPol. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal. **Rare.**
452. *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult. – ситняг болотний. **Range:** Holarct. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrPal.
453. *Schoenoplectus tabernaemontani* (C.C.Gmel.) Palla – кура Таберномонтана. **Range:** Cosmopol. **Ecol.:** Sub-hydrophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Pal.
454. *Scirpoides holoschoenus* (L.) Soják – комишник голівчастий. **Range:** Palearct. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. HalPr.
455. *Scirpus sylvaticus* L. – комиш лісовий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Per-hydrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal.

75. Iridaceae

456. *Iris aphylla* L. (= *I. hungarica* Waldst. & Kit.) – півники безлисті, півники угорські. **Range:** Eu-Sib-Cauc. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. St. **Literature:** Ougrinsky, 1912.
- ***Protection:** regionally rare (Kh.R.).
457. *Iris arenaria* L. (= *I. pineticola* Klokov) – півники піскові, півники борові. **Range:** EEu. **Ecol.:** Ps.
- ****Protection:** RDBU (as *Iris pineticola* Klokov; vulnerable). **Literature:** Viter, 2020; Ougrinsky, 1911.
458. *Iris pseudacorus* L. – півники болотні. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Pal.

76. Juncaceae

459. *Juncus articulatus* L. – ситник членистий. **Range:** CPol. **Ecol.:** Hydrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. HalPr.
460. *Juncus bufonius* L. – ситник ропуховий. **Range:** Cosmol. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PsPal.
461. *Juncus compressus* Jacq. – ситник стиснутий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hydrophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Hal PrRu.
462. *Juncus effusus* L. – ситник розлогий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hydrophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPal.
463. *Juncus inflexus* L. – ситник сизий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrPal.
464. *Juncus tenuis* Willd. – ситник тонкий. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrPsRu. **Adventive:** NAm; xenophyte; kenophyte.
465. *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej. – ожика багатоквіткова. **Range:** CPol. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pr.
466. *Luzula pallescens* Sw. – ожика бліда. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. SylPr.
467. *Luzula pilosa* (L.) Willd. – ожика волосиста. **Range:** Bor. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. PrPal. **Rare.**

77. Liliaceae s.str.

468. *Gagea lutea* (L.) Ker Gawl. – зірочки жовті. **Range:** Eu-Sib-Cauc. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Sul.
469. *Gagea minima* (L.) Ker Gawl. – зірочки маленькі. **Range:** Eu-Sib-Cauc. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuSyl; occasional apophyte.
470. *Gagea pusilla* (F.W.Schmidt) Sweet (incl. = *G. pineticola* Klokov) – зірочки низенькі, зірочки борові. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. RuPrSt; occasional apophyte.
471. *Tulipa sylvestris* subsp. *australis* (Link) Pamp. (= *T. quercetorum* Klokov & Zoz) – тюльпан лісовий південний, тюльпан дібровний. Охорон.: ЧКУ (як *T. quercetorum*, вразливий). **Range:** Eu-Sib with

disjunctive range. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrSyl.

****Protection:** RDBU (as *Tulipa quercetorum* Klokov & Zoz; vulnerable).

78. Melathiaceae

472. *Paris quadrifolia* L. – вороняче око звичайне. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Mesotrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Sub-continental; Hemi-scyophyte. Syl.

***Protection:** regionally rare (Kh.R.).

79. Orchidaceae

473. *Epipactis helleborine* (L.) Crantz – коручка чемерникоподібна, коручка широколиста. **Range:** Palearct. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.

****Protection:** RDBU (unvaluate).

474. *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. – гніздівка звичайна. **Range:** Eu-Sib-Cauc. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Scyophyte. Syl; heteromycotrophe. **Literature:** Filatova et al, 2019b.

****Protection:** RDBU (unvaluate).

475. *Neottia ovata* (L.) Hartm. (≡ *Listera ovata* (L.) R.Br.) – зозулині сльози яйцеподібні. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl. **Literature:** Ougrinsky, 1912.

****Protection:** RDBU (as *Listera ovata* (L.) R.Br.; unvaluate).

80. Poaceae

476. *Aegilops cylindrica* Host – оводник циліндричний. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ru; occasional apophyte.

477. *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. (= *A. pectinatum* (M.Bieb.) P.Beauv.) – житняк гребінчастий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. RuPsSt; occasional apophyte.

478. *Agrostis capillaris* L. (= *A. tenuis* Sibth.) – мітлиця тонка. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPs.

479. *Agrostis gigantea* Roth – мітлиця велетеньська. **Range:** ?Euras. **Ecol.:** Hyhrophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PalPr; hemiapophyte.

480. *Alopecurus aequalis* Sobol. – китник рівний. **Range:** CPol. **Ecol.:** Per-hydrophte; Sub-acidophile; Eutrophe; Eunitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PalPr.

481. *Alopecurus arundinaceus* Poir. – китник очеретяний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PalPr.

482. *Alopecurus geniculatus* L. – китник колінчастий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hydrophte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PalPr.

483. *Alopecurus pratensis* L. – китник лучний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhrophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuPalPr.

484. *Anthoxanthum odoratum* L. – пахуча трава звичайний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PsPr.

485. *Anthoxanthum repens* (Host) Veldkamp (≡ *Hierochloa repens* (Host) P.Beauv.) – пахучий колосок повзучий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Ps.

486. *Arrhenatherum elatius* (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl – французський райграс високий. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrRu. **Adventive:** WEu; xenophyte; archeophyte.

487. *Beckmannia eruciformis* (L.) Host – бекманія звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhrophyte; eutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Continental; Heliophyte. PalPr.

488. *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P.Beauv. – кузоніжка лісова. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Hemi-scyophyte. Syl.

489. *Bromus hordeaceus* L. (= *B. mollis* L.) – стоколос м'який. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. PrRu; euapophyte.

490. *Bromus squarrosus* L. – стоколос кострубатий. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-CAs; xenophyte; archeophyte.

491. *Bromus tectorum* L. (≡ *Anisantha tectorum* (L.) Nevski) – стоколос покрівельний, анізанта покрівельна. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-CAs; xenophyte; archeophyte.
492. *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth – куничник сіруватий. **Range:** Bor. **Ecol.:** Per-hygrophyte; Sub-acidophile; Mesotrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Pal. **Rare.**
493. *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth – куничник наземний. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. RuStPs.
494. *Dactylis glomerata* L. – грястиця збірна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. PrSylRu; euapophyte.
495. *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. – пальчатка криваво-червона. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. PsRu. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
496. *Echinochloa crus-galli* (L.) P.Beauv. – плоскуха звичайна. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** As; xenophyte; archeophyte.
497. *Elymus caninus* (L.) L. (≡ *Roegneria canina* (L.) Nevski) – пирій собачий, регнерія собача. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
498. *Elymus repens* (L.) Gould (≡ *Elytrigia repens* (L.) Nevski) – пирій повзучий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrRu; euapophyte.
499. *Eragrostis minor* Host – гусятник малий. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PsRu. **Adventive:** Med; xenophyte; kenophyte.
500. *Eragrostis pilosa* (L.) Beauv. – гусятник волосистий. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PsRu. **Adventive:** As; xenophyte; kenophyte.
501. *Festuca trachyphylla* (Hack.) Hack. – костриця шорстколиста. **Range:** Eu. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. Ps.
502. *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin – костриця валійська. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PtStPs.
503. *Glyceria fluitans* (L.) R.Br. – лепешняк плавучий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Per-hygrophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. AqPal.
504. *Glyceria notata* Chevall. (= *G. plicata* (Fr.) Fr.) – лепешняк відмічений, лепешняк складчастий. **Range:** Eu-WAs. **Ecol.:** Per-hygrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Eunitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. AqPal.
505. *Hordeum murinum* L. – ячмінь мишачий. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med-CAs; xenophyte; archeophyte.
506. *Koeleria glauca* (Spreng.) DC. – келерія сиза. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ps.
507. *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvelev – колосняк чорноморський. **Range:** Euras. **Ecol.:** Xerophyte; Neutrophile; Meso-halotrophe; Hemi-nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. Ps.
508. *Lolium giganteum* (L.) Darbysh. (≡ *Festuca gigantea* (L.) Vill.) – костриця велетенська. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
509. *Lolium perenne* L. – пажитниця багаторічна. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. PrRu; hemiapophyte.
510. *Melica nutans* L. – перлівка поникла. **Range:** Euras. **Ecol.:** Mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
511. *Melica picta* K.Koch – перлівка барвіста. **Range:** Eu-Cauc. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Hemi-scyophyte. Syl.
512. *Melica transsilvanica* Schur – перлівка трансильванська. **Range:** Eu-Sib-Cauc. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. StPs.
513. *Milium effusum* L. – просянка розлога. **Range:** Euras. **Ecol.:** Hygro-mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Eunitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Scyophyte. Syl.

514. *Molinia caerulea* (L.) Moench – безколінець блакитний. **Range:** Bor. **Ecol.:** Hyhrophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-oceanic; Sub-heliophyte. SylPal.
515. *Phragmites australis subsp. australis* (Cavanilles) Trinius ex Steudel – очерет звичайний. **Range:** Holarct. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. PrPal.
516. *Poa annua* L. – тонконіг однорічний. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Nitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Ru; euapophyte.
517. *Poa bulbosa* L. – тонконіг бульбиста. **Range:** Eu-CAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrPsRu; hemiapophyte.
518. *Poa compressa* L. – тонконіг стиснутий. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Sub-basophile; Semi-eutrophe; Sub-anitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. PrSt; occasional apophyte.
519. *Poa nemoralis* L. – тонконіг дібровний. **Range:** CPol. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Meso-ombrophyte; Hemi-continental; Sub-heliophyte. Syl.
520. *Poa palustris* L. – тонконіг болотяний. **Range:** CPol. **Ecol.:** Per-hyrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-ombrophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Pal.
521. *Secale sylvestre* Host – жито дике. **Range:** EEu-CAs. **Ecol.:** Sub-xerophyte; Neutrophile; Eutrophe; Sub-anitrophile; Meso-aridophyte; Continental; Heliophyte. Ps.
522. *Setaria pumila* (Poir.) Roem. & Schult. – мишій сизий. **Ecol.:** PsRu. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
523. *Setaria verticillata* (L.) P.Beauv. – мишій кільчастий. **Ecol.:** Mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
524. *Setaria viridis* (L.) P.Beauv. – мишій зелений. **Ecol.:** Hyhro-mesophyte; Sub-acidophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-oceanic; Heliophyte. Ru. **Adventive:** Med; xenophyte; archeophyte.
525. *Stipa borysthena* Klovov ex Prokudin – ковила дніпровська. **Range:** Eu-Sib. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Semi-eutrophe; Hemi-nitrophile; Sub-aridophyte; Sub-continental; Sub-heliophyte. Ps.
- **Protection:** RDBU (vulnerable).
526. *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R.Dewey (≡ *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski) – пирій середній. **Range:** Eu-CAs. **Ecol.:** Sub-mesophyte; Neutrophile; Sub-glycotrophe; Nitrophile; Meso-aridophyte; Sub-continental; Heliophyte. PtStPs.

81. Thyphaceae s.l. (incl. Sparganicaceae)

527. *Sparganium erectum* L. – їжача голівка звичайна. **Range:** Euras. **Ecol.:** Per-hyrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Nitrophile; Sub-ombrophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Pal.
528. *Typha angustifolia* L. – поріз тонколистий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-hydrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Eunitrophile; Meso-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Pal.
529. *Typha latifolia* L. – поріз широколистий. **Range:** Euras. **Ecol.:** Sub-hydrophyte; Neutrophile; Eutrophe; Eunitrophile; Sub-aridophyte; Hemi-continental; Heliophyte. Pal.

Remarks:

Range: As – Asian; Bor – Boreal; CAs – Central Asian; CBor – circumboreal; CEu – Central European; Cosmopol – cosmopolitan; CPol – circumpolar; EAs – Eastern Asian; EEu – Eastern European; EEu-Cauc – Eastern European – Caucasian; EEu-Sib – Eastern European – Siberian; EEu-WSib – Eastern European – Western Siberian; EMed – Eastern Mediterranean; Eu – European; Eu-Cauc – European-Caucasian; Euras – Eurasian; Eu-Sib – Euro-Siberian; Eu-WAs – European – Western Asian; Holarct. – Holarctic; IT – Irano-Turanian; Med-As – Mediterranean-Asian; Med-Cas – Mediterranean – Central Asian; Med-IT – Mediterranean-Irano-Turanian; NAm – North American; NPont – North Pontic; Palearct. – Palearctic; Pont-Casp – Pontic-Caspian; SAm – South American; SEEu – Southeastern European; Sub-Med – sub-Mediterranean; WAs – Western Asia; WEu – Western European; WSib – Western Siberian.

Ecology: Aq – aquatic plant; Cul – cultivating plant; Pal – plant of wetlands; Pr – meadow plant; Ptr – plant of rocky outcrops; Ps – psammophyte; Ru – ruderal plant; St – steppe plant; Syl – forest plant.

Protection: Regionally rare (Kh.R.) – threatened plant species in the Kharkiv Region; RDBU – the Red Data Book of Ukraine (2021); Resol. 6 BC – Resolution 6 of the Bern Convention.

Flora of the projected Mzhasnkyi National Nature Park (Kharkiv Region). Part 1: Pinewood complex H.M. Bondarenko

In the territory of the Kharkiv Region, pine forests are understudied, and only small areas of pine forests are protected. At the same time, there are risks for the pine forests and their biodiversity associated with a high level of economic activity, recreational load, and over the past 3 years, with active combat activity. This encourages research and preservation of the most valuable areas of pine forests in the territory of the Kharkiv Region. To protect the valley complexes of the Mozh River, including pine forests, a project for organizing the Mzhansky National Nature Park was proposed. From 2023 to 2024, the flora of the designated park was studied using the route reconnaissance method. It was established that the flora of the studied territory consists of 529 species, subspecies and hybrids of vascular plants. The phytobiota is represented by 81 families, among which the leading ones are Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Rosaceae, Caryophyllaceae, Lamiaceae, Brassicaceae, Plantaginaceae s.l., Apiaceae, Boraginaceae, and Ranunculaceae. The analysis of the flora by the main edaphic factors showed that the hygromorphes spectrum is dominated by groups of hygromesophytes (24.3%), mesophytes (23.4%), and submesophytes (23.0%). Compared with other studied forests in the Kharkiv Region, the studied territory is characterized by more humid and diverse conditions. In terms of nitrate content, general salt regime and substrate acidity, the studied territory has typical conditions for forests in the Kharkiv region. According to the results of the analysis of the flora synanthropization, it was established that the degree of transformation is 51.1%, which is less than similar indicators of other local floras in the Kharkiv Region. Transformation occurs mainly due to apophytes (31.1%). At least 106 alien plant species occurred, more than half of which are of Mediterranean or North American origin. Among them are new species to the Kharkiv Region: *Commelina communis*, *Bidens connata*, and *Sedum album*. During the research, 40 protected plant species were revealed. Among them, 30 are protected at the regional level (*Bistorta officinalis*, *Comarum palustre*, *Dryopteris carthusiana*, *Paris quadrifolia*, *Pyrola rotundifolia*, *Thelypteris palustris*, etc.), 10 are included in the Red Book of Ukraine (*Botrychium lunaria*, *Epipactis helleborine*, *Neottia ovata*, *Pulsatilla pratensis*, *Stipa borysthenaica*, etc.) and 3 species are included in Resolution 6 of the Bern Convention (*Jurinea cyanoides*, *Pulsatilla patens*, and *Salvinia natans*). Several rare species in the region that do not have a protected status were also identified (*Carex remota*, *Luzula pilosa*, *Peucedanum palustre*, etc.). A significant proportion of rare and protected species are at the southern limit of their distribution, therefore they are particularly vulnerable in the study area.

Keywords: biodiversity, rare species, alien species, hybrids, Nature-Reserve Fund, protected species, Emerald Network, Mozh River valley, Kharkiv Region

Cite this article: Bondarenko H.M. (2025). Flora of the projected Mzhasnkyi National Nature Park (Kharkiv Region). Part 1: Pinewood complex. The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology, 44, p. 140–180. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2025-44-12> (in Ukrainian)

About the author:

Bondarenko H.M. – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4. Kharkiv, Ukraine, 61022; h.m.bondarenko@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0001-9936-3482>

Received: 03.01.2025 / Revised: 01.03.2025 / Accepted: 05.05.2025

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ
журналу «Вісник Харківського національного
університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»

У журналі публікуються результати досліджень за всіма напрямками біологічних наук. До публікації приймаються:

- закінчені оригінальні роботи, що досі ніде не видавалися;
- описи оригінальних методів та приладів;
- теоретичні та оглядові статті;
- матеріали та повідомлення про події наукового життя;
- рецензії на книги.

Статті друкуються українською та англійською мовами.

Текст експериментальної статті має складатися з наступних розділів: «Вступ», «Методика» («Об'єкти та методи дослідження»), «Результати», «Обговорення» (можливий об'єднаний розділ «Результати та обговорення»), «Перелік посилань». Тексти статей повинні бути виконані у редакторі Ms Word з використанням шрифту Arial – 10 pt; абзац – 1 см; міжрядковий інтервал – одинарний; поля: верхнє та нижнє – 3,5 см; ліве – 2,5 см, праве – 2 см. Текст статті починається з індексу УДК, далі заголовков (Arial – 12 pt), ініціали та прізвища авторів (Arial – 10 pt), повні назви наукових установ, адреси електронної пошти (Arial – 9 pt). Анотація розміщується під «шапкою» статті мовою оригіналу (Arial – 9 pt). Під анотацією друкується список ключових слів (не більше 10). Далі друкуються анотації (Arial – 9 pt) англійською і українською мовами разом із транскрипціями прізвищ авторів, перекладом назви роботи і відповідними списками ключових слів. Обсяг кожного з трьох резюме – не менш ніж 1800 фонетичних символів. Таблиці і рисунки розміщуються у тексті. Назви таблиць і рисунків та примітки до них подаються українською та англійською мовами. Посилання на літературу у тексті подаються у круглих дужках із вказуванням прізвища автора та року видання. Список використаних джерел оформлюється за алфавітом (спочатку – джерела кирилицею, потім – латиницею), без нумерації.

Бібліографічний опис джерел та посилань у тексті виконується відповідно до вимог МОН України, зокрема – ДСТУ 8302:2015, але у варіанті, наближеному до норм стилю APA (American Psychological Association). При описі друкованого джерела обов'язково слід зазначати місце видання (місто), видавництво, рік видання, загальну кількість сторінок (у періодичних виданнях – сторінки статті). Бібліографічний опис джерел англійською мовою (References) оформлюється відповідно до норм стилю APA (American Psychological Association). Джерела після слова «References» розташовуються за англійським алфавітом, без нумерації. До посилань обов'язково треба додавати DOI, якщо він присвоєний.

Електронні версії статей надсилаються до редакції електронною поштою. Разом з електронною версією до редакції надсилається друкована копія, підписана авторами. На окремій сторінці вказують прізвища та ініціали усіх авторів, повні назви наукових установ та поштові адреси установ, адреси електронної пошти авторів та посилання на їх профілі у мережі ORCID. Ця інформація наводиться українською та англійською мовами.

Стаття, яка надходить до редакції, реєструється та направляється до рецензента, який підписує статтю до друку або відхиляє її. При наявності зауважень статтю повертають авторам для доопрацювання.

AUTHOR GUIDELINES
The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National
University. Series «Biology»

The journal publishes research findings across all areas of biological sciences. Submissions are accepted in the following categories:

- Completed original studies that have not been published elsewhere;
- Descriptions of original methods and instruments;
- Theoretical and review articles;
- Materials and reports on scientific events;
- Book reviews.

Articles are published in Ukrainian and English.

The text of an experimental article must include the following sections: "Introduction," "Methods" ("Objects and Methods of Research"), "Results," "Discussion" (or a combined section "Results and Discussion"), and "References." Articles should be prepared in MS Word using Arial font, 10 pt; paragraph indent – 1 cm; single line spacing; margins: top and bottom – 3.5 cm, left – 2.5 cm, right – 2 cm.

The article text begins with the UDC index, followed by the title (Arial, 12 pt), authors' initials and surnames (Arial, 10 pt), full names of scientific institutions, and email addresses (Arial, 9 pt). An abstract in the original language of the article is placed under the header (Arial, 9 pt), followed by a list of up to 10 keywords. Abstracts (Arial, 9 pt) in English and Ukrainian must also be included, along with the transliterations of the authors' names, the translated title of the article, and the corresponding keywords. Each abstract must be no less than 1,800 phonetic characters.

Tables and figures should be embedded in the text. Titles, captions, and notes for tables and figures must be provided in both Ukrainian and English.

References in the text should appear in parentheses, indicating the author's surname and the year of publication. The reference list is arranged alphabetically (first in Cyrillic, then in Latin script) without numbering. Bibliographic descriptions must comply with the standards of the Ministry of Education and Science of Ukraine, specifically DSTU 8302:2015, adapted to APA style (American Psychological Association). Descriptions of printed sources must include the place of publication (city), publisher, year, and total page count (or article pages for periodicals).

References in English should be formatted according to APA style and listed under "References", arranged alphabetically without numbering. DOIs must be included if assigned.

Electronic versions of articles should be submitted via email to the editorial office. Along with the electronic version, a printed copy signed by all authors must also be provided.

A separate page should include the authors' surnames and initials, full names of scientific institutions, postal addresses, email addresses, and links to their ORCID profiles. This information must be provided in both Ukrainian and English.

Articles submitted to the editorial office are registered and sent for peer review. The reviewer either approves the article for publication or rejects it. If revisions are required, the article is returned to the authors for correction.

Наукове видання

**Вісник Харківського національного
університету імені В. Н. Каразіна.**

Серія «Біологія»

Випуск 44

Збірник наукових праць

Українською, англійською мовами

Підписано до друку 30.06.2025. Формат 60×84 1/8. Папір офсетний. Друк цифровий.

Ум. друк. арк. 15,26. Обл.-вид. арк. 19,08.

Наклад 100 пр. Зам. № 16/25

**61022, Харків, майдан Свободи, 4,
Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна.**

**Видавець і виготовлювач Харківський
національний університет імені В. Н. Каразіна
61022, Харків, майдан Свободи, 4.**

Видавництво

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 3367 від 13.01.09