

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



# UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

Founded 1921

*A journal for botany & mycology*

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

2021 • 78 (6)



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

Статті друкуються українською та англійською мовами

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

Publication languages: Ukrainian and English

#### РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ EDITORIAL BOARD

Головний редактор – Сергій Л. МОСЯКІН

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

Дірк К. АЛЬБАХ (Німеччина), Соломон П. ВАСЦЕР,

Філіп ВЕРЛООВ (Бельгія), Василь П. ГЕЛЮТА,

Зігматас ГУДЖИНСКАС (Литва),

Пітер Дж. де ЛАНГЕ (Нова Зеландія),

Яків П. ДІДУХ, Дмитро В. ДУБИНА, Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА,

Сергій Я. КОНДРАТЮК, Єлизавета Л. КОРДЮМ,

Ірина А. КОРОТЧЕНКО, Ірина В. КОСАКІВСЬКА,

Кароль МАРГОЛЬД (Словаччина), Евіатар НЕВО (Ізраїль),

Віктор І. ПАРФЬОНОВ (Білорусь), Пітер РЕЙВЕН (США),

Марина М. СУХОМЛИН, Сусуму ТАКАМАЦУ (Японія),

Микола М. ФЕДОРОНЧУК, Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ,

Петро М. ЦАРЕНКО, Ілля І. ЧОРНЕЙ, Мирослав В. ШЕВЕРА,

Наталія М. ШИЯН, Богдан ЯЦКОВЯК (Польща)

Відповідальний секретар – Марія Д. АЛЕЙНИКОВА

Editor-in-Chief – Sergei L. MOSYAKIN

Associate Editors – Ganna V. BOIKO  
Vera P. HAYOVA

Dirk C. ALBACH (Germany), Illya I. CHORNEY,

Peter J. de LANGE (New Zealand), Yakiv P. DIDUKH,

Dmytro V. DUBYNA, Mykola M. FEDORONCHUK,

Zigmantas GUDŽINSKAS (Lithuania), Vasyly P. HELUTA,

Bogdan JACKOWIAK (Poland), Olexander E. KHODOSOVTSSEV,

Sergey Y. KONDRATYUK, Elizabeth L. KORDYUM,

Iryna A. KOROTCHENKO, Iryna V. KOSAKIVSKA,

Karol MARHOLD (Slovakia), Eviatar NEVO (Israel),

Victor I. PARFENOV (Belarus), Peter RAVEN (USA),

Myroslav V. SHEVERA, Natalia M. SHYIAN,

Maryna M. SUKHOMLYN, Susumu TAKAMATSU (Japan),

Petro M. TSARENKO, Filip VERLOOVE (Belgium),

Solomon P. WASSER, Olena K. ZOLOTAREVA

Editorial Assistant – Mariya D. ALEINIKOVA

---

**На першій сторінці обкладинки:** *Muscari botryoides* s. l. Ботанічна пам'ятка природи Урочище "Сивулька-Бита", околиці с. Красноставці, Снятинська ОТГ, Івано-Франківська область (див. статтю Бойчук, Буджак на стор.

407–413 у цьому номері)

Фото © В. Буджак

**Front page:** *Muscari botryoides* s. l. Syvulka-Byta Botanical Monument of Nature, near Krasnostavtsi village, Sniatyn Hromada, Ivano-Frankivsk Region (see Boichuk, Budzhak on pages 407–413 in this issue)

Photo by © V. Budzhak

---

Редакція "Українського ботанічного журналу"  
✉ Інститут ботаніки НАН України  
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

+380 44 235 4182  
secretary\_ubzh@ukr.net  
<https://ukrbotj.co.ua>

# УКРАЇНСЬКИЙ 2021 • 78 • 6 БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

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

## З М І С Т

### *Гриби і грибоподібні організми*

- Прилуцький О., Зіненко О., Гавриш П. Перші знахідки трьох видів *Lepiota* (*Agaricales*, *Basidiomycota*) в Україні і нотатки про маловідомий вид *Lepiota subalba* . . . . .373
- Гелюта В.П., Аніщенко І.М. Борошнисторосяні гриби (*Erysiphales*, *Ascomycota*) Західного Полісся України . . . . .381
- Придюк М.П., Балагура О.М. Перші в Україні знахідки представників роду *Lysurus* (*Phallaceae*, *Basidiomycota*) . . . . .399

### *Червона книга України*

- Бойчук С.В., Буджак В.В. Внутрішньовидова таксономія *Muscari botryoides* s. l. (*Asparagaceae* s. l. / *Hyacinthaceae* s. str.): історія досліджень, синонімія . . . . .407

### *Клітинна та молекулярна біологія*

- Баїк Н., Банду У., Гонсалес Гарсія М., Бенавенте Е., Вега Х.М. Генетичне різноманіття рибосомальних локусів (5S і 45S рДНК) і повторюваної послідовності ДНК рSc119.2 у чотирьох видів *Aegilops* (*Poaceae*) з Алжиру . . . . .414
- Шевченко Г.В. Порівняльна організація тубулінових мікротрубочок у клітинах коренів *Zea mays* (*Poaceae*) та *Beta vulgaris* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.) під впливом кліностакування . . . . .426
- Коршиков І.І., Білоножко Ю.О., Грабовий В.М. Цитогенетичні характеристики насінного потомства старовікових дерев *Pinus pallasiana* та *Picea abies* (*Pinaceae*) . . . . .434

### *Новини та дискусії*

- Артеменко О., Бойко Г., Гайова В. Ботанічна наука в Україні – поступ крізь століття, 1921–2021. До 100-річчя Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України . . . . .442

- Правила для авторів** . . . . .446

- Показчик статей, опублікованих в "Українському ботанічному журналі" у 2021 році** . . . . .452

## CONTENTS

### ***Fungi and Fungi-like Organisms***

- Prylutskiy O., Zinenko O., Havrysh P. First records of three *Lepiota* species (*Agaricales*, *Basidiomycota*) from Ukraine, with notes on a poorly known species *Lepiota subalba* . . . . . 373
- Heluta V.P., Anishchenko I.M. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*, *Ascomycota*) of Western Polissya of Ukraine . . . . . 381
- Prydiuk M.P., Balahura O.M. First records of representatives of the genus *Lysurus* (*Phallaceae*, *Basidiomycota*) in Ukraine . . . 399

### ***Red Data Book of Ukraine***

- Boichuk S.V., Budzhak V.V. Intraspecific taxonomy of *Muscari botryoides* s. l. (*Asparagaceae* s. l. / *Hyacinthaceae* s. str.): history of research and synonymy . . . . . 407

### ***Cell Biology and Molecular Biology***

- Baik N., Bandou H., Gonzalez Garcia M., Benavente E., Vega J.M. Genetic diversity of ribosomal loci (5S and 45S rDNA) and pSc119.2 repetitive DNA sequence among four species of *Aegilops* (*Poaceae*) from Algeria . . . . . 414
- Shevchenko G.V. Comparative organization of tubulin microtubules in root cells of *Zea mays* (*Poaceae*) and *Beta vulgaris* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.) under the influence of clinorotation. . . . . 426
- Korshikov I.I., Bilonozhko Y.O., Hrabovyi V.M. Cytogenetic characteristics of seed progeny of old-aged trees of *Pinus pallasiana* and *Picea abies* (*Pinaceae*). . . . . 434

### ***News and Views***

- Artemenko O., Boiko G., Hayova V. Botanical science in Ukraine – progress over the century, 1921–2021. On a centenary of the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine . . . . . 442

- Author guidelines** . . . . . 446

- Index of articles published in the *Ukrainian Botanical Journal* in 2021** . . . . . 452



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.373>

RESEARCH ARTICLE

## First records of three *Lepiota* species (*Agaricales*, *Basidiomycota*) from Ukraine, with notes on a poorly known species, *Lepiota subalba*

Oleh PRYLUTSKYI<sup>1\*</sup> , Oleksandr ZINENKO<sup>1,2</sup> , Polina HAVRYSH<sup>1</sup>

<sup>1</sup>V.N. Karazin Kharkiv National University, 4 Svobody Sq., Kharkiv 61022, Ukraine

<sup>2</sup>Natural History Museum, V.N. Karazin Kharkiv National University, 8 Trinkler Str., Kharkiv 61058, Ukraine

**Abstract.** New records of four species of the genus *Lepiota* (*Agaricales*, *Basidiomycota*) are reported from Ukraine. Three species, *L. fuscovinacea*, *L. griseovirens*, and *L. roseolivida*, are recorded in Ukraine for the first time, whereas a poorly known species, *L. subalba*, earlier known in Ukraine from a few records, is confirmed using molecular identification methods. All species reports are supplemented with original descriptions and drawings based on newly collected material, as well as data on general distribution, habitat, references to new collections and public databases. Original nucleotide sequence of the ITS region of ribosomal DNA obtained from our voucher specimen of *L. subalba* is provided.

**Keywords:** DNA barcoding, fungal diversity, ITS, lepiotaceous fungi, new records, Ukraine

**Article history.** Submitted 10 October 2021. Revised 20 December 2021. Published 31 December 2021

**Citation.** Prylutskyi O., Zinenko O., Havrysh P. 2021. First records of three *Lepiota* species (*Agaricales*, *Basidiomycota*) from Ukraine, with notes on a poorly known species *Lepiota subalba*. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(6): 373–380. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.373>

\*Corresponding author (e-mail: [prylutskyi@karazin.ua](mailto:prylutskyi@karazin.ua))

### Introduction

*Lepiota* (Pers) S.F.Gray (*Agaricaceae*) is a genus that comprises ca. 400 species (Kirk et al., 2008; Vellinga, 2009). Most of them are soil and litter decomposers, which are widely distributed from tropical to temperate regions (Vellinga, 2004). Several genera, such as *Cystolepiota* Singer, *Echinoderma* (Locq. ex Bon) Bon, *Melanophyllum* Velen., *Pulverolepiota* Bon, *Leucoagaricus* Locq. ex Singer, *Leucocoprinus* Pat., and *Chlorophyllum* Masee, share certain common features with *Lepiota* s. str. and thus their species were earlier (until the early 2000s) treated as members of *Lepiota* s. l. (Johnson, 1999; Vellinga, 2003, 2009). For convenience, the term "lepiotaceous fungi" has been widely used until now as an informal group that embraces the mentioned genera with colorless or differently (non-black) colored spores, in contrast to the type genus of the family, *Agaricus* L.

The first comprehensive list of lepiotaceous fungi of Ukraine was provided in the *Handbook of Fungi of Ukraine* (Zerova et al., 1979), where 33 species of *Lepiota* s. l. were reported. Wasser (1980) reported 37 accepted species names of *Lepiota* in his revision of the order *Agaricales* in Ukraine. The *Fungi of Ukraine* online database, which summarizes historical collections of the KW-M Herbarium of the 20<sup>th</sup> century, provides 36 species names of *Lepiota* (Andrianova et al., 2006). Afterwards, lepiotaceous fungi were not in focus of special studies and were investigated instead within wider research projects (Table 1).

These studies differ by their scope and geographical coverage from local and regional research (Dudka et al., 2004; Sarkina, 2013; Prylutskyi et al., 2017; Prylutskyi, 2018; Kozłowska et al., 2019; Makarenko, 2020; Malaniuk, 2020) through macro-regional surveys (Wasser, Soldatova, 1977; Dudka et al., 2009, 2019)

© 2021 O. Prylutskyi, O. Zinenko, P. Havrysh. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

Table 1. General summary of recent (2000–onwards) and historical (1950–2000) studies on the genus *Lepiota* in Ukraine

Publication (authors, date, shortened title)	Level	Number of <i>Lepiota</i> species reported
Makarenko, 2020, <i>Agaricales, Boletales, and Russulales of the Psel River basin (Left-Bank Forest-Steppe)</i>	regional	9
Malaniuk, 2020, <i>Agarics and Boletes of Halych National Nature Park (West-Ukrainian and Precarpathian Forests)</i>	local	7
Kozłowska et al., 2019, <i>Fungi of Roztocze Upland</i>	regional	11
Dudka et al., 2019, <i>Fungi of the Ukrainian Carpathians</i>	macro-regional	10
Prylutskyi, 2018, <i>Agarics of Kharkiv Forest-Steppe</i>	regional	7
Prylutskyi et al., 2017, <i>Fungi of Homilsha Forests National Nature Park (Kharkiv Forest-Steppe)</i>	local	6
Sarkina, 2013, <i>Fungi of Crimea</i>	regional	16
Dudka et al., 2009, <i>Fungi of protected areas of Left-Bank Ukraine</i>	macro-regional	24
Andrianova et al., 2006, <i>Fungi of Ukraine database</i>	national	36
Dudka et al., 2004, <i>Fungi of Crimea</i>	regional	12
Wasser, 1980, <i>Agaricaceae of Ukraine</i>	national	37
Zerova, Sosin, Rozhenko, 1979, <i>Handbook of Fungi of Ukraine, volume 5</i>	national	33 (s. l.)
Wasser, Soldatova, 1977, <i>Fungi of the Steppe zone of Ukraine</i>	macro-regional	18 (s. l.)

to the national-level overviews (Zerova et al., 1979; Andrianova et al., 2006) and the critical revision (Wasser, 1980). Note that the older studies treated the genus *sensu lato*.

Here we provide original descriptions for recently collected specimens of four rare and interesting *Lepiota* species. *Lepiota griseovirens* Maire and *L. roseolivida* Murrill (as *Leucoagaricus roseilividus* (Murrill) E.Ludw.) previously have been briefly reported as the first records in Ukraine in the conference paper and PhD thesis (Havrysh et al., 2018; Prylutskyi, 2018), whereas *Lepiota fuscovinacea* F.H.Møller & J.E.Lange is reported here for the first time for Ukraine. We also provide an original description and nrITS sequence of our specimen of the rare and poorly known species *Lepiota subalba* Kühner ex P.D.Orton.

## Materials and Methods

**Specimens and morphological descriptions.** Material was collected in Kyiv (central Ukraine) and Kharkiv (northeastern Ukraine) regions by the authors. Fruit bodies were photographed and annotated in the field. Collected specimens are deposited in the Mycological herbarium of V.N. Karazin Kharkiv National University – CWU(MYC).

The microscopic structures were observed in dried material. Sections of specimens were cut by hand and mounted in 5% KOH. Dimensions were determined for basidiospores, basidia, cheilocystidia, and elements of the

pileus covering based on ocular micrometer measurements for at least 20 basidiospores and at least 10 measures for other structures per specimen. Extreme values are given in parentheses. The following abbreviations are used: L – number of lamellae, l – number of lamellulae that do not reach the stem, Q – length/width ratio of basidiospores. Species names follow the *Index Fungorum* database, except *L. roseolivida*, for which we followed Vellinga's (2009) opinion, with arguments provided in the Results and Discussion section.

**DNA extraction, amplification and sequencing.** DNA from dry herbarium material (part of fruiting body) was extracted using NeoPrep 100 plant (Neogene, Ukraine). Fragment of the ribosomal ITS region was amplified using standard reaction conditions and primers ITS1 and ITS4 (White et al., 1990) using OneTaq® Quick-Load® (2X) Taq polymerase (New England Biolabs, M0488S). Products were visualized prior to sequencing in commercial sequencing facility (Macrogen Europe) with forward primer. Obtained chromatograms were checked by eye, low quality fragments in the beginning and the end were trimmed. Resulting sequences in fasta format were compared to the most similar sequences in open databases *GenBank* (Benson et al., 2013), *Unite* (Nilsson et al., 2019), and *Mycobank* (Crous et al., 2004) using available online search algorithms.

Five high-quality sequences of the nrITS region were selected as references for identification of *Lepiota subalba*, four isolated from specimens identified as *L. subalba*, and one – as a closely related species, *L. ignicolor* (Table 2).

Table 2. Reference sequences from open databases, highly similar to our nrITS sequence of *Lepiota subalba*, and their voucher specimens

Identification and origin	ITS sequence accession number	ITS sequence database	Herbarium specimen number	Identified by
<i>L. subalba</i> , Estonia	UDB015447   118281	UNITE	TUF118281	Vello Liiv
<i>L. subalba</i> , Norway	NOBAS2394-16   UDB036474	UNITE	O-F-21061	Thomas Læssøe
<i>L. subalba</i> , Norway	NOBAS1639-15   UDB036113	UNITE	O-F-80243	Katriina Bendiksen
<i>L. subalba</i> , the Netherlands	AY176489.1	NCBI	2242 (L)	Else Vellinga
<i>L. ignicolor</i> , the Netherlands	AY176472.1	NCBI	Unknown (herb. Huijser)	Henk A. Huijser

Evolutionary analyses were conducted in MEGA X (Kumar et al., 2018)

## Data accessibility

Specimens' metadata and photos are deposited in the *PlutoF* database (Abarenkov et al., 2010) and accessible via their collection numbers with CWU(MYC) prefixes. The nrITS sequence of *L. subalba* is available through the *GenBank*, accession number OK041522.

## Results and Discussion

### Genus *Lepiota*

*Lepiota fuscovinacea* F.H.Møller & J.E.Lange, Fl. Agaric. Danic. 5 (Taxon. Consp.): V (1940) – Figs 1,A, 2,A.

*Pileus* 3.0–4.5 cm diam. at first campanulate, expanding to umbonate, with wide umbo and slightly convoluted margin, pale brown-wine, gray-wine color with lilac-grayish to purple tinge, closely covered with brown to dark-purple tomentose-fibrillose squamules. *Lamellae* free, crowded, L = 40–50, l = 5–10, white to cream, yellowish in older specimen. *Stipe* 3–6 × 0.3–0.8 cm, subcylindrical, hollow, slightly inflated at base, cream to pale wine at apical part, getting darker to base, reaching grayish-purple, brown-purple, with concolorous fugacious, fibrillose belts at annual zone and below, smooth above annual zone. Stem base with white mycelium cords. *Basidiospores* 4.5–5.5 × 2.0–2.5 μm, Q = 1.8–2.12, oblong to subcylindrical in side view, slightly narrowed to apex, ellipsoid to ovoid in front view, slightly thick-walled, hyaline, smooth, dextrinoid, non- or slightly metachromatic. *Basidia* 15–20 × 5.5–6.5 μm, clavate, four-spored. *Pleurocystidia* absent. *Cheilocystidia* 20–35 × (6–)7–13 μm, widely clavate to narrowly spheropedunculate, hyaline in KOH. *Pileus covering* a trichoderm, composed of elongate septated subcylindrical elements, (40–)60–100(–140) × 10–

20 μm, with brownish pigment, terminate elements are slightly narrowed and rounded to apex. Clamp connections absent.

**Material examined.** UKRAINE. Kyiv Region, Obukhiv District, near Rzhyschiv town, 49.960841 N, 31.118578 E, on rich soil with clay basis, deciduous forest in ravine with *Betula pendula*, *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*, *Tilia cordata*, 16 Oct. 2020, O. Prylutskyi (CWU(MYC)8692). *iNaturalist* observation (<https://www.inaturalist.org/observations/62769742>).

**Habitat and distribution.** Solitary or in small groups, terrestrial on loamy or clayey soil, rich in humus, in deciduous and coniferous woods and plantations. Reported from Austria, Belgium, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Italy, Norway, Poland, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, the Netherlands, Ukraine, and the United Kingdom (Candusso, Lanzoni, 1990; Noordeloos et al., 2001; Lange, 2012; GBIF, 2021a). Considered as a rare species throughout its range, especially in Nordic countries (Lange, 2012).

*Lepiota griseovirens* Maire, Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 44: 37 (1928) – Figs 1,B, 2,B.

*Lepiota poliochloodes* Vellinga & Huijser, Persoonia 15(2): 229 (1993).

*Pileus* 3–4 cm diam., at first conical, campanulate, then expanding to umbonate, almost applanate with wide umbo in center, dark greenish-gray color at first, olive, gray or brown, then disparting from margin into squamules in concentric zones laying on white background, remaining dark in center, when young with parts of veil at margin. *Lamellae* free, moderately crowded, L = 30–40, l = 20–30, at first white, yellowish when old. *Stipe* 5–6 × 0.2–0.6 cm, cylindrical, sometimes inflated at base, solid in lower part, then hollow, whitish or cream in apical part, gets dark yellow when touched, in lower 2/3 part covered with fugacious, greenish-



Fig 1. Fruit bodies of *Lepiota* species. A: *L. fuscovinacea*; B: *L. griseovirens*; C: *L. roseolivida*; D: *L. subalba*. Bars: 1 cm

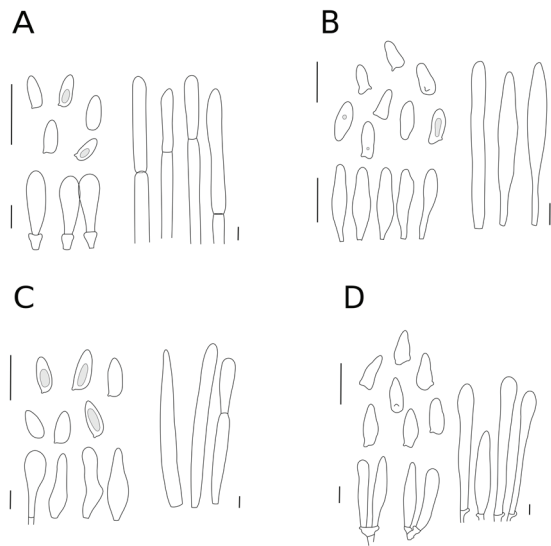


Fig. 2. Microscopic characters (spores, cheilocystidia, and pileipellis elements) of *Lepiota* species. A: *L. fuscovinacea*; B: *L. griseovirens*; C: *L. roseolivida*; D: *L. subalba*. Bars: 10  $\mu\text{m}$

gray to olive fibrillose velum remnants, which did not formed prominent annual zones in collected fruit bodies. *Basidiospores* (6.5–)7–8.5(–9.3)  $\times$  3–4.5  $\mu\text{m}$ , Q = 23–2.97, subtriangular in side view, usually with suprahilar depression, ellipsoid to fusiform in front view, hyaline, smooth, dextrinoid, thick-walled. *Basidia* 17–20  $\times$  5.5–7.0  $\mu\text{m}$ , clavate, mostly four-spored, rarely two-spored. *Pleurocystidia* absent. *Cheilocystidia* (12.7–)15–20(–33)  $\times$  5.5–7.1  $\mu\text{m}$ , clavate to narrowly utriform, sometimes fusiform, hyaline in KOH. *Pileus* covering a trichoderm, composed of elongate subcylindrical to subfusiform elements, 86–99  $\times$  12.5–19.8  $\mu\text{m}$ , with light brown, yellowish parietal pigment. Clamp connections common.

**Material examined.** UKRAINE. Kharkiv Region, Zmiiv District, near Haydary village, 49.627082 N, 36.3216094 E, on rich soil, edge of deciduous forest with *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix* sp., *Sambucus nigra*, *Urtica dioica*, 10 Oct. 2018, P. Havrysh & O. Prylutskyi (CWU(MYC)8055).



**Habitat and distribution.** Gregarious in small groups, terrestrial on sandy and loamy soils rich in humus, in deciduous and mixed woods and shrubs, as well as coastal dunes and ruderal places, rare in Europe. Reported from Austria, Belgium, Denmark, France, Germany, Greece, Italy, Russia, Spain, Sweden, Switzerland, the Netherlands, Ukraine, and the United Kingdom (Candusso, Lanzoni, 1990; Noordeloos et al., 2001; Lange, 2012; GBIF, 2021b).

*Lepiota roseolivida* Murrill, Mycologia 4(5): 234 (1912) – Figs 1,C, 2,C.

*Lepiota marriageae* D.A.Reid [as 'marriagei'], Fungorum Rariorum Icones Coloratae 1: 20 (1966) – *Lepiota roseilivida* Murrill (Orthographic variant) – *Leucoagaricus marriageae* (D.A.Reid) Bon [as 'marriagei'], Docums Mycol. 6(no. 24): 44 (1976) – *Leucoagaricus marriageae* [as 'marriagei'] var. *ammovirescens* Bon, Docums Mycol. 22(no. 88): 31 (1993) – *Leucoagaricus roseolividus* (Murrill) E.Ludw. [as 'roseilividus'], Pilzkompendium (Eching) 3: 509 (2012).

*Pileus* 0.5–3.0 cm diam., slightly umbonate to applanate with low umbo or sometimes concave, dark ocher with violetish tinge around umbo with often lighter or paler shades at umbo apex, widely covered with lilac, brownish pink to violet tomentose elements which are small to tiny squamules laying on white background, with overhanging usually V-shaped squamules at margin. *Lamellae* free, moderately crowded, L = 40–45, l = 15–20, white to cream. *Stipe* 3.0–7.5 × 0.5–0.9 cm, cylindrical or subcylindrical, slightly wider in lower part, hollow, white, covered with white slightly tomentose elements over showing pale cream context, with distinct annulus containing brownish violet to ocher squamules that also occur in lower part and gradiently get thinner and paler to annulus. *Basidiospores* 7.3–8.1(–10.6) × 3.6–4.4 μm, Q = 1.78–1.97(–2.94), oblong, narrowly oblong to amygdaliform in side view, slightly narrowed to apex, oblong in front view, thick-walled, hyaline, smooth, dextrinoid, metachromatic. *Basidia* 15–26 × 6–9 μm clavate, four-spored, rarely two-spored. *Pleurocystidia* absent. *Cheilocystidia* 33.3–37.2 × 9.8–11.8 μm, fusiform, narrowly fusiform, narrowly utriform, clavate, subcylindrical, hyaline in KOH. *Pileus covering* a cutis, composed of elongate subcylindrical, subclavate elements sometimes narrowed to apex, (107–)148–230 × 15.3–20.0 μm, with pale pinkish-lilac pigment. Clamp connections absent.

**Material examined.** UKRAINE. Kharkiv Region, Zmiiv District, near Koropiv Khutir village, Homilsha

Forests [Gomolshanski Lisy] National Nature Park, 49.60933517 N, 36.33022437 E, on litter, deciduous forest with *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, 25 Oct. 2009, O. Prylutskiy (CWU(MYC)7289).

**Habitat and distribution.** Solitary or in small groups, terrestrial, in deciduous forests, but also recorded along a path in a more ruderal setting; widespread in the USA, not common in Western Europe. Europe (UK, Italy, the Netherlands, Ukraine), North America (USA) (Noordeloos et al., 2001; Vellinga, 2006; GBIF, 2021d).

Described from the west coast of North America (Murrill, 1912), *Lepiota roseolivida* seems to be rarer in Europe than in North America. The *Index Fungorum* database follows Ludwig's concept, who placed this species in *Leucoagaricus* as *L. roseolividus* ['*roseilividus*'] in his *Pilzkompendium* (Ludwig, 2012). Since Ludwig provided no taxonomic evidence for that treatment, we keep original meaning and circumscription of this name, following Murrill (1912) and Vellinga (2006).

*Lepiota subalba* Kühner ex P.D.Orton, Trans. Br. Mycol. Soc. 43(2): 287 (1960) – Figs 1,D, 2,D.

*Lepiota albosericea* J.E.Lange, Fl. Agaric. Danic. 1: 32 (1935) – *Lepiota subalba* Kühner, Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 52(2): 233 (1936) – *Lepiota subalba* var. *brunneoaurantia* E.Ludw., *Pilzkompendium* (Eching) 3: 441 (2012).

*Pileus* 1.0–3.5 cm diam., convex, with age expanding, sometimes to umbonate with blunt apex, whitish, mostly cream, sometimes dirty-cream at disk, with mustard non-tomentose squamules mostly crowded at center or often smooth, in young specimen with whitish veil at margin. *Lamellae* free, slightly ventricose, L = 25–45, l = 5–10, white to cream-white. *Stipe* 2–7 × 0.2–0.5 cm, cylindrical or subcylindrical with inflated base, sometimes solid in lower part, then hollow, white, with gray-mustard, mustard to light brown squamules, sometimes in fuzzy concentric zones, covering all stipe under tomentose whitish annulus. *Basidiospores* 6.3–8.7 × 2.8–3.7 μm, Q = (1.97–)2.22–2.82, subtriangular in side view, rarely with suprahilar depression, with protrusion at abaxial side, ellipsoid to subfusiform in front view, hyaline, smooth, metachromatic, thick-walled. *Basidia* 23.7–31.1 × 6.7–7.8 μm, clavate, usually four-spored, sometimes two-spored. *Pleurocystidia* absent. *Cheilocystidia* (25.7–)37–55.2 × 5.2–7.0 μm, narrowly clavate to fusiform, hyaline in KOH. *Pileus covering* a trichoderm, composed of elongate subcylindrical to fusiform elements widen to apex, (59.5–)72–112 × 10.2–16 μm. Clamp connections common.

Table 3. Uncorrected p-distances between sequences of *Lepiota* specimens

	CWU(MYC)8416	<i>L. subalba</i> UDB015447   118281	<i>L. subalba</i> NOBAS2394-16   UDB036474	<i>L. subalba</i> NOBAS1639-15  UDB036113	<i>L. subalba</i> AY176489.1	<i>L. ignicolor</i> AY176472.1
CWU(MYC)8416						
<i>L. subalba</i> UDB015447   118281	0.0000					
<i>L. subalba</i> NOBAS2394-16   UDB036474	0.0000	0.0000				
<i>L. subalba</i> NOBAS1639-15  UDB036113	0.0000	0.0000	0.0000			
<i>L. subalba</i> AY176489.1	0.0262	0.0262	0.0262	0.0262		
<i>L. ignicolor</i> AY176472.1	0.0323	0.0323	0.0323	0.0323	0.0385	

**Material examined.** UKRAINE. Kyiv city, Vystavkovyi Tsent [Exhibition Center] park, 50.368372 N, 30.480649 E, on rich soil, deciduous forest with *Carpinus betulus*, 18 Oct. 2020, O. Prylutskyi (CWU(MYC)8416). *iNaturalist* observation – 62999172 (<https://www.inaturalist.org/observations/62999172>); *GenBank* accession number – OK041522 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/OK041522>).

**Habitat and distribution.** Solitary to gregarious in small groups, terrestrial on sandy to loamy soils rich in humus, in deciduous woods and shrubs, rarely in coniferous forests; rare, but locally occasional in Europe. Belgium, Estonia, Finland, France, Georgia, Germany, the Netherlands, Norway, Russia, Sweden, Switzerland, Ukraine, United Kingdom (Candusso, Lanzoni, 1990; Noordeloos et al., 2001; Lange, 2012; GBIF, 2021c).

*Lepiota subalba* was reported in Ukraine several times since 1954. According to the *Fungi of Ukraine* database (Andrianova et al., 2006), the KW Herbarium contains two deposited specimens identified as *L. subalba*, KW-M35462 and KW-M40649, both from Kherson Region, South Ukraine. Zerova mentioned this species name in 1959 and 1979 (Zerova, 1959; Zerova et al., 1979). However, Wasser in the volume of the *Flora Fungorum RSS Ucrainicae* on the family *Agaricaceae* (Wasser, 1980) did not use this name or any of its known synonyms. The last time *L. subalba* was mentioned in the *Fungi of Reserves and National Nature Parks of the Left-bank Ukraine* from the "Prydintsivska Zaplava" part of Luhansk Nature Reserve (Dudka et al., 2009).

*Lepiota subalba* demonstrates a wide variation in its morphology and might be confused with similar species from *Lepiota* sect. *Stenosporae* (Vellinga, 2003; Liang, 2016). To check and confirm our identification, we obtained the ITS sequence of our specimen, the trimmed region of which comprised 663 base pairs. Search in open databases resulted in five most similar sequences (Table 3).

Uncorrected p-distances were equal to zero in case of four sequences identified as *L. subalba* from Norway and Estonia, but has 2.6% difference in case of voucher specimen of that species from the Netherlands, while the sequence of a sister species, *L. ignicolor*, has slightly greater differentiation from both (3.2–3.9%).

Both species share spurred spores and equally short pileus covering elements (trichoderm) and belong to the section *Stenosporae* in the traditional morphological classification (Bon, 1993). Molecular evidence suggests that both taxa belong to the wider clade, which includes also a very variable species *L. castanea*, with long pileus covering elements (Vellinga, 2003).

Despite high similarity in nrITS and LSU regions, *Lepiota subalba* and *L. ignicolor* significantly differ in their macromorphology. *Lepiota subalba* is characterized by its convex to bell-shaped, pale yellowish to pale ochraceous or creamy cap which is hardly cracked into squamules. *Lepiota ignicolor*, in contrast, possesses brightly ochraceous, brick or even warm orange-brown squamules, alongside with slenderer fruit bodies (Bon, 1993; Lange, 2012). Our specimen lies somewhere in between, approaching more closely *L. subalba*, with light brown, if not mustard squamules on its pileus and stem. Microscopic features, as far as we detected them, hardly helped in distinguishing between the two species.

Due to lack of material, *L. subalba* is treated as an obscure species. A thorough examination of this group is needed, using a wide range of samples from all over the Northern Hemisphere; the morphological variability and molecular data deserve equal attention (Vellinga, personal communication).

## Acknowledgments

The authors are grateful to Dr. Else Vellinga for consultation on identification of some specimens. We are greatly indebted to Yulia Leshchenko and Dr.

Iryna Yatsiuk for DNA extraction and further help with obtaining the ITS sequence, as well as two anonymous reviewers for their comments and corrections.

## References

- Abarenkov K., Tedersoo L., Nilsson R.H., Vellak K., Saar I., Veldre V., Parmasto E., Proust M., Aan A., Ots M., Kurina O., Ostonen I., Jõgeva J., Halapuu S., Põldmaa K., Toots M., Truu J., Larsson K.-H., Kõljalg U. 2010. PluToF – a web based workbench for ecological and taxonomic research, with an online implementation for fungal ITS sequences. *Evolutionary Bioinformatics*, 6: EBO.S6271. <https://doi.org/10.4137/EBO.S6271>
- Andrianova T.V., Dudka I.O., Hayova V.P., Heluta V.P., Isikov V.P., Kondratiuk S.Ya., Krivomaz T.I., Kuzub V.V., Minter D.W., Minter T.J., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2006. *Fungi of Ukraine*. Online database. Available at: <http://www.cybertruffle.org.uk/ukrafung/eng/index.htm> (Accessed 13 September 2021).
- Benson D.A., Cavanaugh M., Clark K., Karsch-Mizrachi I., Lipman D.J., Ostell J., Sayers E.W. 2013. GenBank. *Nucleic Acids Research*, 41(D1): D36–D42. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1195>
- Bon M. 1993. *Flore mycologique d'Europe*, 3. *Les Lépiotes. Lepiotaceae* Roze. Doc. Mycol. Mémoire hors série no. 3. L'Association d' Ecologie et de Mycologie, Lille, 153 pp.
- Candusso M., Lanzoni G. 1990. *Lepiota* s. l., vol. 4. Saronno: Libreriaeditrice Giovanna Biella, 760 pp.
- Crous P.W., Gams W., Stalpers J.A., Robert V., Stegehuis G. 2004. MycoBank: An online initiative to launch mycology into the 21<sup>st</sup> century. *Studies in Mycology*, 50(1): 19–22.
- Dudka I.O., Heluta V.P., Andrianova T.V., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Prydiuk M.P., Golubtsova Yu.I., Kryvomaz T.I., Dzhagan V.V., Leontiev D.V., Akulov O.Yu., Syvokon O.V. 2009. *Fungi of Nature Reserves and National Nature Parks of the Left-Bank Ukraine*. Kyiv: Aristej, vol. 2, 428 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Андрианова Т.В., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Кривомаз Т.І., Джаган В.В., Леонтьєв Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. 2009. *Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України*. Київ: Арістей, т. 2, 428 с.].
- Dudka I.O., Heluta V.P., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya., Akulov O.Yu., Hayova V.P., Zykova M.O., Andrianova T.V., Dzhagan V.V., Scherbakova Yu.V. 2019. *Fungi of Reserves and National Nature Parks of the Ukrainian Carpathians*. Ed. V.P. Heluta. Kyiv: Naukova Dumka, 215 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Придюк М.П., Тихоненко Ю.Я., Акулов О.Ю., Гайова В.П., Зикова М.О., Андрианова Т.В., Джаган В.В., Щербаківа, Ю. В. 2019. *Гриби заповідників і національних природних парків Українських Карпат*. За ред. В.П. Гелюти. Київ: Наукова думка, 215 с.].
- Dudka I.O., Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Andrianova T.V., Hayova V.P., Prydiuk M.P., Dzhagan V.V., Isikov V.P. 2004. *Fungi of natural zones of Crimea*. Kyiv: Phytosociocenter, 452 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Андрианова Т.В., Гайова В.П., Придюк М.П., Джаган В.В., Ісіков В.П. 2004. *Гриби природних зон Криму*. Фітосоціоцентр, 452 с.].
- Havrysh P., Zdvizova A., Prylutskyi O. 2018. First find of *Lepiota griseovirens* Maire from Homilsha Forests National Park (Kharkiv Forest-steppe, Ukraine). In: *Proceedings of XIII Conference of young researchers "Biology: from a molecule up to the Biosphere" (28–30 November 2018, Kharkiv, Ukraine)*. Kharkiv, pp. 175–176.
- Johnson J. 1999. Phylogenetic relationships within *Lepiota* sensu lato based on morphological and molecular data. *Mycologia*, 91(3): 443–458. <https://doi.org/10.2307/3761345>
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. (eds.). 2008. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*. 10<sup>th</sup> ed. CABI. 771 pp.
- Kozłowska M., Mułenko W., Anusiewicz M., Mamczarz M. 2019. *An annotated catalogue of the fungal biota of the Roztocze Upland. Richness, diversity and distribution*. Lublin: Polish Botanical Society, 452 pp.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6): 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lange C. 2012. *Lepiota*. In: *Funga Nordica: Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. Eds. H. Knudsen, J. Vesterholt. Copenhagen: Nordsvamp, pp. 627–637.
- GBIF Secretariat. 2021a. *GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Lepiota fuscovinacea*. Available at: <https://doi.org/10.15468/dl.rggvpd> (Accessed 28 September 2021).
- GBIF Secretariat. 2021b. *GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Lepiota griseovirens*. Available at: <https://doi.org/10.15468/dl.9ne6nh> (Accessed 05 October 2021).
- GBIF Secretariat. 2021c. *GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Lepiota subalba*. Available at: <https://doi.org/10.15468/dl.jgbzr8> (Accessed 05 October 2021).
- GBIF Secretariat. 2021d. *GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Leucoagaricus marriagai*. Available at: <https://doi.org/10.15468/dl.gev4ph> (Accessed 05 October 2021).
- Liang J.F. 2016. Taxonomy and phylogeny in *Lepiota* sect. *Stenosporae* from China. *Mycologia*, 108(1): 56–69. <https://doi.org/10.3852/14-192>
- Ludwig E. 2012. *Pilzkompendium*, Band 3. Berlin: Fungicon-Verlag, 881 pp.
- Makarenko Ya.M. 2020. *Fungi of the orders Agaricales, Boletales and Russulales in the Psel River basin (within the Left-Bank Forest-Steppe)*. PhD Thesis. M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine, Kyiv, 262 pp. (manuscript). [Макаренко Я.М. 2020. *Гриби порядків Agaricales, Boletales та Russulales басейну річки Псел (у межах Лівобережного Лісостепу)*. Дис.... канд.біол. наук. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ, 262 с. (рукопис)].

- Malaniuk V.B. 2020. *Agaricoid and boletoid fungi of Halych National Nature Park*. Vasyi Stefanyk Precarpathian National University, M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine. Kyiv, 338 pp. (manuscript). [Маланюк В.Б. 2020. *Агарикоїдні та болетоїдні гриби Галицького національного природного парку*. Дис.... канд. біол. наук. Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Київ, 338 с. (рукопис)].
- Murrill W.A. 1912. The *Agaricaceae* of the Pacific Coast II. *Mycologia*, 4: 231–262.
- Nilsson R.H., Larsson K.-H., Taylor A.F.S., Bengtsson-Palme J., Jeppesen T.S., Schigel D., Kennedy P., Picard K., Glöckner F.O., Tedersoo L. 2019. The UNITE database for molecular identification of fungi: Handling dark taxa and parallel taxonomic classifications. *Nucleic Acids Research*, 47(D1): D259–D264. <https://doi.org/10.1093/nar/gky1022>
- Noordeloos M.E., Kuypers T.W., Vellinga E.C. 2001. *Flora agaricina Neerlandica: Critical monographs on families of agarics and boleti occurring in the Netherlands*, vol. 5. Abington: A.A. Balkema Publishers, 169 pp.
- Prylutskyi O.V. 2018. *Agaricoid fungi of the Kharkiv Forest-Steppe*. PhD Thesis. M.G. Kholodny Institute of Botany National Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, 256 pp. (manuscript). [Прилуцький О.В. 2018. *Агарикоїдні гриби Харківського Лісостепу*. Дис.... канд.біол. наук. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Київ, 256 с. (рукопис)].
- Prylutskyi O.V., Akulov O.Y., Leontyev D.V., Ordynets A.V., Yatsiuk I.I., Usichenko A.S., Savchenko A.O. 2017. Fungi and fungus-like organisms of Homilsha Forests National Park, Ukraine. *Mycotaxon*, 132(3): 705–705(1). <https://doi.org/10.5248/132.705>
- Sarkina I.S. 2013. *Fungi familiar and unfamiliar. Identification guide to Crimean fungi*. 2<sup>nd</sup> ed. Simferopol: Biznes-Inform. 440 pp. [Саркіна І.С. 2013. *Гриби знаомые и незнакомые. Справочник-определитель грибов Крыма*. 2-е изд. Симферополь: Бизнес-Информ. 440 с.].
- Vellinga E.C. 2003. Phylogeny of *Lepiota* (*Agaricaceae*) – Evidence from nrITS and nrLSU sequences. *Mycological Progress*, 2(4): 305–322.
- Vellinga E.C. 2004. Ecology and distribution of *Lepiotaceous* fungi (*Agaricaceae*) – a review. *Nova Hedwigia*, 78(3–4): 273–299.
- Vellinga E.C. 2006. Lepiotaceous fungi in California, U.S.A. – 3. Pink and lilac species in *Leucoagaricus* sect. *Piloselli*. *Mycotaxon*, 99: 213–224.
- Vellinga E.C. 2009. *Nomenclatural Overview of Lepiotaceous Fungi (Agaricaceae)*. Version 4.7. Available at: <https://www.yumpu.com/it/document/read/5395804/nomenclatural-overview-of-lepiotaceous-fungi-agaricaceae> (Accessed 23 September 2021).
- Vellinga E.C., Sysouphanthong P., Hyde K.D. 2011. The family *Agaricaceae*: Phylogenies and two new white-spored genera. *Mycologia*, 103(3): 494–509. <https://doi.org/10.3852/10-204>
- Wasser S.P. 1980. *Flora fungorum RSS Ucrainicae: Basidiomycetes, Agaricaceae Cohn*. Kiev: Naukova Dumka, 328 pp. [Вассер С.П. 1980. *Флора грибов Украины: Агариковые грибы*. Киев: Наукова думка, 328 с.].
- Wasser S.P., Soldatova I.M. 1977. *Higher Basidiomycetes of the Steppe zone of Ukraine*. Kyiv: Naukova Dumka, 355 pp. [Вассер С.П., Солдатова И.М. 1977. Высшие базидиомицеты степной зоны Украины. Киев: Наукова думка, 355 с.].
- Zerova M.Ya. 1959. New and little-known *Agaricales* from the Ukrainian SSR. *Ukrainian Botanical Journal*, 16(6): 75–82. [Зерова М.Я. 1959. Нові та маловідомі види агарикових грибів в Українській РСР. *Український ботанічний журнал*, 16(6): 75–82].
- Zerova M.Ya., Sosin P.Ye., Rozhenko H.L. 1979. *Handbook of Fungi of Ukraine, vol. 5. Basidiomycetes, book 2. Boletales, Strobilomycetales, Tricholomatales, Entolomatales, Russulales, Agaricales, Gasteromycetes*. Kyiv: Naukova Dumka, 565 pp. [Зерова М.Я. Сосін П.Є., Роженко Г.Л. 1979. *Визначник грибів України, т. 5. Базидіомицети, книга 2. Болетальні, стробіломицетальні, трихоломатальні, ентоломатальні, русульальні, агарикальні, гастеромицети*. Київ: Наукова думка, 565 с.].

Recommended for publication by V.P. Hayova

Прилуцький О., Зіненко О., Гавриш П. 2021. **Перші знахідки трьох видів *Lepiota* (*Agaricales*, *Basidiomycota*) в Україні і нотатки про маловідомий вид *Lepiota subalba***. *Український ботанічний журнал*, 78(6): 373–380 [In English].

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, м. Свободи 4, Харків 61022, Україна: О. Прилуцький, О. Зіненко, П. Гавриш. Музей природи Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна, вул. Тринклера 8, Харків 61058, Україна: О. Зіненко.

**Резюме.** Наведено відомості про знахідки на території України чотирьох видів роду *Lepiota* (*Agaricales*, *Basidiomycota*). Три види – *L. fuscovinacea*, *L. griseovirens* та *L. roseolivida* – наводяться вперше для України. Повідомлення про маловідомий вид *L. subalba*, який раніше відмічався в Україні, підтверджено з використанням молекулярно-генетичних методів ідентифікації. Для кожного виду подано оригінальні описи, що супроводжуються ілюстраціями, даними про загальне поширення, оселищні уподобання та посиланнями на колекційні зразки і відкриті бази даних. Наведено оригінальну нуклеотидну послідовність ITS регіону рибосомальної ДНК, отриману із зібраного нами зразка *L. subalba*.

**Ключові слова:** ДНК-штрихкодування, грибне різноманіття, ITS, лепіотоїдні гриби, нові знахідки, Україна



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.381>

RESEARCH ARTICLE

## Борошнисторосяні гриби (*Erysiphales*, *Ascomycota*) Західного Полісся України

Василь П. ГЕЛЮТА\* , Ірина М. АНІЩЕНКО

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

**Abstract.** Information on powdery mildew fungi (*Erysiphales*, *Ascomycota*) recorded in Western Polissya of Ukraine throughout the history of research in the region is provided. The list included in the article comprises 85 species of 7 genera of *Erysiphales*, namely 43 species of *Erysiphe*, 19 of *Golovinomyces*, 15 of *Podosphaera*, three of *Phyllactinia*, two of *Neoerysiphe* and *Sawadaea*, and one species of *Blumeria*. For the first time, 21 species are reported for the region: *Erysiphe astragali*, *E. azaleae*, *E. howeana*, *E. hypophylla*, *E. lycopsidis*, *E. macleayae*, *E. prunastri*, *E. russellii*, *E. syringae-japonicae*, *Golovinomyces ambrosiae*, *G. asterum*, *G. bolayi*, *G. fisheri*, *G. riedlianus*, *G. verbasci*, *Neoerysiphe galii*, *Phyllactinia fraxini*, *Podosphaera aucupariae*, *P. phtheirospermi*, *P. prunicola*, and *Sawadaea tulasnei*. The most common species were *Blumeria graminis*, *Erysiphe alphithoides*, *E. aquilegiae*, *E. divaricata*, *E. ornata*, *E. polygoni*, *Podosphaera aphanis*, and *P. myrtillina*. *Erysiphe heraclei*, *Neoerysiphe galeopsidis*, and *Podosphaera erigerontis-canadensis* were recorded quite frequently. *Erysiphe arcuata*, *E. astragali*, *E. azaleae*, *E. baeumleri*, *E. circaeae*, *E. cruchetiana*, *E. cruciferarum*, *E. grosulariae*, *E. hypophylla*, *E. lythri*, *E. macleayae*, *E. palczewskii*, *E. penicillata*, *E. pisi*, *E. prunastri*, *E. russellii*, *E. vanbruntiana*, *Golovinomyces ambrosiae*, *G. asterum*, *G. circumfusus*, *G. cynoglossi*, *G. fisheri*, *G. inulae*, *G. riedlianus*, *G. verbasci*, *Neoerysiphe galii*, *Phyllactinia fraxini*, *Ph. guttata* s.str., *Podosphaera amelanchieris*, *P. aucupariae*, *P. balsaminae*, *P. macularis*, *P. mors-uvae*, *P. prunicola*, and *Sawadaea tulasnei* are known from one or two localities, so they are considered as rare species in Western Polissya of Ukraine.

**Keywords:** biodiversity, distribution, *Leotiomycetes*, mycobiota, species composition

**Article history.** Submitted 03 November 2021. Revised 12 December 2021. Published 31 December 2021

**Citation.** Heluta V.P., Anishchenko I.M. 2021. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*, *Ascomycota*) of Western Polissya of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(6): 381–398 [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.381>

**Affiliation.** M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine: V.P. Heluta, I.M. Anishchenko

\*Corresponding author (e-mail: [vheluta@botany.kiev.ua](mailto:vheluta@botany.kiev.ua))

Борошнисторосяні гриби (*Erysiphales*, *Leotiomycetes*, *Ascomycota*) здавна привертала увагу дослідників, насамперед через практичне значення представників цього порядку, оскільки всі вони є збудниками борошнистої роси судинних рослин. В Україні ці гриби вивчаються мікологами і фітопатологами майже два століття поспіль, і про їхній видовий склад тут накопичено значні відомості, які узагальнено у двох зведеннях. Першим був другий том "Визначника грибів України" (Morochkovsky et al., 1969), де наведено 40 видів 9 родів цього порядку, другим – випуск "Флоры грибов Украины" (Heluta, 1989),

присвячений саме цій групі грибів, в якому подано узагальнений їхній список, що містить уже 108 видів із 12 родів порядку *Erysiphales*.

Після виходу у світ другого узагальнення пройшло вже понад 30 років. За цей період в Україну та Європу було занесено досить багато чужоземних видів борошнисторосяних грибів, були описані також нові таксони. Крім того, завдяки молекулярно-філогенетичним дослідженням внесено значні зміни до систематики порядку *Erysiphales*. Отже, настав час для третього узагальнення видового складу цих грибів, зареєстрованих в Україні, а також створення

© 2021 V.P. Heluta, I.M. Anishchenko. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

нового ключа для їхнього визначення та аналізу просторового розміщення видів на теренах держави. Однак Україна є доволі великою територією з багатьма природними зонами. Тому, щоб зрозуміти закономірності поширення тут борошністоросяних грибів, потрібно проаналізувати їхній розподіл за природними виділами, тобто окремими природними регіонами. На наш погляд, для порівняльного аналізу найзручніше скористатися поділом території України, запропонованим одним з авторів згаданого видання "Флора грибів України" (Heluta, 1989). У цій монографії територію держави поділено на 26 регіонів. Для деяких з них уже зведено і проаналізовано видовий склад борошністоросяних грибів. Це Центральне Полісся (Heluta, 1995), регіони Криму (Південний берег, Гірський Крим, Кримський Лісостеп, Кримський і Полиновий степи) (Heluta, 1999, 2000, 2002, 2003; Dudka et al., 2004) та Розточчя (Kozłowska et al., 2015). Як бачимо, на сьогодні ми маємо узагальнені відомості про ці гриби поки що зі значної меншості регіонів України. Однак слід відмітити, що за останні десятиліття здійснено доволі повне мікологічне обстеження заповідних територій багатьох регіонів України. Отримані відомості значною мірою відбивають видовий склад грибів тих регіонів, де розташовані обстежені заповідники та національні природні парки. На сьогодні докладно досліджені борошністоросяні гриби Природного заповідника "Горгани" (Heluta et al., 2011; Tykhonenko, Heluta, 2011), Канівського, Карадазького, Луганського та Українського степового природних заповідників (Heluta, 2004, 2005, 2006; Heluta, Tykhonenko, 2017), Чорноморського біосферного заповідника (Heluta et al., 2007, 2010), національних природних парків "Мале Полісся" (Heluta et al., 2019), "Подільські Товтри" (Heluta et al., 2014, 2016) та "Черемоський" (Heluta et al., 2018). Нині відомості про борошністоросяні гриби заповідних об'єктів України містяться і в деяких монографічних загальномікологічних працях (Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2009a, b, 2019), а також на Інтернет-сторінці, присвяченій грибам України (Fungi of Ukraine, 2006). Отже, можна вважати, що маємо відомості, придатні для порівняльного аналізу, щонайменше з 11 природних регіонів України.

Ця стаття присвячена видовому складу грибів порядку *Erysiphales*, зареєстрованих на території ще одного регіону – Західного Полісся України.

Західним Поліссям вважається територія, яка відповідає Ковельсько-Сарненському (Західно-

поліському) геоботанічному округу (Heluta, 1989). На заході вона межує з Польщею, на півночі – з Білоруссю, до р. Плав (притоки Ствіги), далі межа проходить лінією р. Плав – Сновидовичі – Клесів – правим берегом р. Случ на Соснове – Корець – північніше Луцька – Устилуг (Andrienko et al., 1977). До наших досліджень борошністоросяні гриби в цьому регіоні мало вивчалися. Так, у згаданому вище томі "Визначника грибів України" для Західного Полісся їх було наведено лише чотири види з чотирьох родів. Зазначимо, що при цьому не були враховані опубліковані на той час незначні відомості з кількох маловідомих праць (Jaczewski, 1917; Solomakhina, 1956, 1959, 1962; Bohovyk, 1962).

Якщо підсумувати всю цю інформацію, то стає зрозумілим, що на 1969 р. для регіону було відомо лише 9 видів борошністоросяних грибів. Це *Erysiphe alphithoides*<sup>1</sup>, *E. aquilegiae*, *E. trifoliorum*, *Golovinomyces macrocarpus*, *Phyllactinia betulae*, *Podosphaera aphanis*, *P. leucotricha*, *P. macularis* та *P. mors-uvae* (тут і далі види нами перевизначено і подано відповідно до сучасної номенклатури порядку *Erysiphales*).

Безпосередньо після опублікування "Визначника грибів України" гриби порядку *Erysiphales* на Західному Поліссі спорадично досліджували лише два мікологи – П.Д. Марченко (Marchenko, 1974a, b, 1976, 1979) та Л.І. Стасевич (Stasevich, 1985a, b). До вже зазначених видів додаються *Blumeria graminis*, *Erysiphe buhrii*, *E. circaeae*, *E. heraclei*, *E. knautiae*, *E. mayorii*, *E. vanbruntiana*, *Erysiphe* sp. на *Chamaecytisus ruthenicus*, *Golovinomyces cichoracearum*, *G. montagnei*, *Neoerysiphe galeopsidis*, *Podosphaera myrtillina* та *P. xanthii*. Саме в цей час борошністоросяні гриби інколи під час експедицій збирали співробітники відділу мікології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР Л.І. Бурдюкова, А.С. Бухало та І.О. Дудка. Їхні нечисленні зразки, разом з додатковими зборами П.Д. Марченка, потрапили на зберігання до мікологічного гербарію Інституту ботаніки (KW) і у 80-х роках минулого століття були оброблені одним з авторів цієї статті. Інформація про зазначені матеріали разом з результатами власних досліджень подана В.П. Гелютою (Heluta, 1989) в уже згаданому виданні "Флора грибів України", де для регіону наведено 50 видів з 8 родів порядку *Erysiphales*. Після публікації

<sup>1</sup> Авторів усіх видів борошністоросяних грибів, зареєстрованих на Західному Поліссі, наведено в списку нижче.

цієї монографії протягом багатьох років нами продовжуються дослідження борошністоросяних грибів Західного Полісся. Однак отримані результати майже не публікувалися, за виключенням деяких новинок для України та списку грибів заказника "Любче", розташованого в Ковельському р-ні Волинської обл. (Heluta et al., 2001; Braun et al., 2006; Heluta, Hirylovich, 2016). Завдяки цим дослідженням для регіону було додатково наведено лише три види – *Golovinomyces orontii* s.l., новий для науки *Erysiphe arcuata* та новий для України *Podosphaera amelanchieris*.

У цій статті ми підсумовуємо інформацію, отриману про видовий склад борошністоросяних грибів Західного Полісся за всю історію мікологічних досліджень. Беручи до уваги значні зміни в таксонії порядку *Erysiphales*, нами перевизначено велику кількість зразків, тому, з огляду на це, подаємо назви грибів відповідно до монографії У. Брауна та Р. Кука (Braun, Cook, 2012) та деяких пізніших статей (Braun et al., 2018, 2019; Moparthi et al., 2019; Bradshaw et al., 2021), присвячених дослідженню комплексних видів. До списку включені також неопубліковані відомості про наші власні збори останніх років.

Ми наводимо перелік, який містить 85 видів з 7 родів порядку *Erysiphales* (див. список після тексту статті). Зареєстровані в регіоні борошністоросяні гриби розподілилися за родами таким чином: *Erysiphe* R.Hedw. ex DC. – 43 види, *Golovinomyces* (U.Braun) V.P.Heluta – 19, *Podosphaera* Kunze – 15, *Phyllactinia* Lévl. – 3, *Neoerysiphe* U. Braun і *Sawadaea* Miyabe – по 2 та *Blumeria* Golovin ex Speer – 1 вид. Отже, порівняно з останнім зведенням, список збільшено на 36 видів завдяки перевизначенню старих матеріалів (12 видів) та результатам нашого обстеження регіону протягом останніх десятиліть (24 види, інформацію про три з них уже опубліковано). У той же час кількість родів зменшилася, оскільки, відповідно до результатів молекулярно-філогенетичних досліджень, з раніше вказаних для Західного Полісся були скасовані (синонімізовані з іншими родами) роди *Microsphaera* Lévl., *Sphaerotheca* Lévl. та *Uncinula* Lévl. У цій статті до вже відомих у регіоні ми додаємо 21 вид. Уперше для Західного Полісся наводимо *Erysiphe astragali*, *E. azaleae*, *E. howeana*, *E. hypophylla*, *E. lycopsidis*, *E. macleayae*, *E. prunastri*, *E. russellii*, *E. syringae-japonicae*, *Golovinomyces ambrosiae*, *G. asterum*, *G. bolayi*, *G. fisheri*, *G. riedlianus*, *G. verbasci*, *Neoerysiphe galii*, *Phyllactinia fraxini*, *Podosphaera aucupariae*, *P. phtheirospermi*, *P. prunicola* та *Sawadaea tulasnei*.

Частота трапляння видів борошністоросяних грибів була різною. До найпоширеніших на дослідженій території належать *Blumeria graminis*, *Erysiphe alphithoides*, *E. aquilegiae*, *E. divaricata*, *E. ornata*, *E. polygoni*, *Podosphaera aphanis* та *P. myrtillina*. Відносно часто реєструвалися *E. heraclei*, *Neoerysiphe galeopsidis* та *P. erigerontis-canadensis*. Низку видів реєстрували дуже рідко – від одного до трьох разів. Це *E. arcuata*, *E. astragali*, *E. azaleae*, *E. baeumleri*, *E. circaeae*, *E. cruchetiana*, *E. cruciferarum*, *E. friesii*, *E. grosulariae*, *E. howeana*, *E. hypophylla*, *E. lythri*, *E. macleayae*, *E. mayorii*, *E. necator*, *E. palczewskii*, *E. penicillata*, *E. pisi*, *E. prunastri*, *E. russellii*, *E. tortilis*, *E. vanbruntiana*, *Erysiphe* sp. на *Chamaecytisus ruthenicus*, *Golovinomyces ambrosiae*, *G. asterum*, *G. bolayi*, *G. cichoracearum* s. str., *G. circumfusus*, *G. cynoglossi*, *G. fisheri*, *G. inulae*, *G. macrocarpus*, *G. riedlianus*, *G. sonchicola*, *G. verbasci*, *Neoerysiphe galii*, *Phyllactinia fraxini*, *Ph. guttata* s.str., *Podosphaera amelanchieris*, *P. aucupariae*, *P. balsaminae*, *P. leucotricha*, *P. macularis*, *P. mors-uvae*, *P. pannosa*, *P. prunicola*, *Sawadaea bicornis* та *S. tulasnei*. Дещо частіше траплялися *E. berberidis*, *E. buhrii*, *E. capreae*, *E. convolvuli*, *E. euonymi*, *E. hyperici*, *E. lycopsidis*, *E. syringae-japonicae*, *E. ulmariae*, *E. urticae*, *E. viburni*, *G. artemisiae*, *G. asperifoliorum*, *G. biocellatus*, *G. depressus*, *G. montagnei*, *G. sordidus*, *Phyllactinia betulae*, *Podosphaera ferruginea* та *P. phtheirospermi*.

Нижче наводимо повний список видів борошністоросяних грибів, зареєстрованих на території Західного Полісся за всю історію мікологічних досліджень в Україні упродовж 1917–2019 pp.

## FUNGI

### ASCOMYCOTA

#### LEOTIOMYCETES

#### ERYSIPHALES

##### *Erysiphaceae*

##### *Blumeria graminis* (DC.) Speer

На *Anthoxanthum odoratum* L. – Волинська обл., м. Ківерці (Marchenko, 1974a). На *Apera spicaventi* (L.) P.Beauv. – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, садива М.П. Гелюти, рудеральний фітоценоз, 20.06.1981, 22.06.1998, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, поле жита на піску, 18.06.1978, В.П. Гелюта; окол. смт Ст. Вижівка, сосновий ліс, 19.06.1978, В.П. Гелюта. На *Bromus*

*hordeaceus* L. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, 18.06.1978, В.П. Гелюта; смт Ст. Вижівка, 19.06.1978, В.П. Гелюта. На *V. mollis* L. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, поле жита на піску, 18.06.1978, В.П. Гелюта; окол. смт Ст. Вижівка, молодий сосновий ліс, 19.06.1978, В.П. Гелюта. На *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. – Волинська обл., м. Ківерці (Marchenko, 1974a). На *Elytrigia repens* (L.) Nevski – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, поле жита, 18.06.1978, В.П. Гелюта. На *Koeleria grandis* Besser ex Gorski – Волинська обл., м. Ківерці (Marchenko, 1974a). На *Milium effusum* L. – Волинська обл., м. Ківерці (Marchenko, 1974a). На *Poa pratensis* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Колодяжне, рудеральний фітоценоз, 19.06.1978, В.П. Гелюта. На *Poa* sp. – Волинська обл., Любомльський р-н, с. Згорани, поблизу оз. Мале Згоранське, 04.08.1998, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, на пн. сх. від оз. Святе, дубово-сосновий ліс на окремії серед боліт дуже вузькій видовженій дюні, 18.07.2000, В.П. Гелюта. На *Secale cereale* L. – Волинська обл., Любомльський р-н, с. Куснище, поле жита, 19.06.1978, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, поле жита, 18.06.1978, В.П. Гелюта.

#### ***Erysiphe adunca* (Wallr.) Fr.**

На *Salix aurita* L. – Волинська обл., Любешівський р-н, північніше с. Ветли, берег оз. Луке, чагарник на болоті, 12.08.1998 (епіфітотія), В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Невір, південніше оз. Біле, верболозово-вільхові зарості, 17.08.1998, В.П. Гелюта [soc. *Rhynchospora salicinum* (Pers.) Fr.]. На *S. cinerea* L. – Волинська обл., Шацький р-н, смт Шацьк, вільшняк, 16.09.1959, М.Ф. Сміцька. На *S. myrsinifolia* Salisb. – Волинська обл., м. Ківерці, дубово-сосновий ліс, 09.09.1983, П.Д. Марченко; Ковельський р-н, с. Любче, чагарник на перезволоженій луці, 15.08.1988, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, на пн. зах. від с. Щитинь, поблизу злиття р. Прип'яті і р. Турії, узлісся соснового лісу, 07.07.1998, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, с. Видраниця, листяний ліс, 14.09.1959, М.Ф. Сміцька; Старовижівський р-н, с. Борзова, вологий вербово-березово-осиковий ліс на краю болота, 07.09, 17.09.1984, В.П. Гелюта. На *S. silesiaca* Willd. – Волинська обл., Старовижівський р-н, смт Ст. Вижівка, садиба лісництва, лука, 09.09.1984, В.П. Гелюта.

#### ***Erysiphe alphitoides* (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam.**

На *Quercus robur* L. – Волинська обл., Володимир-Волинський р-н, на пд. зах. від м. Володимир-Волинський, 06.09.1984, В.П. Гелюта; Камінь-Каширський р-н, с. Запруддя, сосновий ліс, 26.07.2018, В.П. Гелюта; с. Личини, сосновий ліс, 27.07.2018, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Люб'язь, лівий берег правого рукава р. Прип'ять, 29.06.2019, В.П. Гелюта; с. Нуйно, сосновий ліс, 07.08.2018, В.П. Гелюта; с. Підріччя, сосновий ліс, 08.07.2000, 29.07.2018, В.П. Гелюта; с. Ставище, березово-сосновий ліс, 28.07.2018, В.П. Гелюта; Ківерцівський р-н, смт Цумань, мішаний ліс, 18.08.1983, С. Жестер'юв; Ковельський р-н, с. Гішин, 02.07.2000, В.П. Гелюта; східніше с. Доротище, правий берег р. Турія, сосновий ліс, 03.07.2004, 17.07.2007, 26.07.2018, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, північніше с. Ветли, на пн. зах. від оз. Плотичого, мішаний ліс, 12.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; на пд. зах. від с. Люботин, дюна у долині р. Прип'ять, сосновий ліс, 20.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; на пд. сх. від с. Люботин, сосново-дубовий ліс, 21.08.1998, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Невір, пд. берег оз. Біле, сосновий ліс, 13.08.1998 (анаморфа), 18.07.2000, В.П. Гелюта; східніше с. Невір, сосновий ліс, 12.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Щитинь, поблизу злиття Прип'яті і Турії, мішаний ліс, 07.08.1999, 12.07.2000, В.П. Гелюта; північніше с. Щитинь, лука, 02.08.2013, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, с. Згорани, сосновий ліс, 09.09.1988, В.П. Гелюта; Маневіцький р-н, західніше с. Набруска, сосновий ліс, 01.08.1997, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, сосновий ліс поблизу оз. Святе, 12.07.2000, 03.08.2018, В.П. Гелюта; с. Заприп'ять, 21.07.2000, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, березово-сосновий ліс, 07.09.1984, 23.07.2000, В.П. Гелюта; там само, ур. Конопелька, листяний ліс, 26.09.1982, В.П. Гелюта; там само, ур. Мох, листяний ліс, 29.05.1975, В.П. Гелюта; с. Комарове, 27.07.2018, В.П. Гелюта; Турійський р-н, північніше с. Пересіка, поблизу оз. Данилового, листяний ліс, 01.08.1998, В.П. Гелюта; там само, поблизу оз. Панського, листяний ліс, 01.08.1998, В.П. Гелюта; північніше с. Сушибаба, поблизу оз. Бережистого, мішаний ліс, 02.08.1998, 02.08.2008, В.П. Гелюта. Рівненська обл., м. Дубровиця, листяний ліс, 03.09.1959, М.Ф. Сміцька; Костопільський р-н, західніше м. Костопіль, мішаний ліс, 10.09.1954, М.Ф. Сміцька; Сарненський р-н, західніше м. Сарни, мішаний ліс, 07.09.1959, Г.Г. Радзівський.



### ***Erysiphe aquilegiae* DC.**

На *Aconitum napellus* L. – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, садиба М.П. Гелюти, квітник, 22.07.1998, В.П. Гелюта. На *Caltha cornuta* Schott, Nym. & Kotschy – Волинська обл., Любешівський р-н, с. Ветли, північніше оз. Луке, берег болота, 12.08.1998, В.П. Гелюта. На *C. palustris* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, м. Ковель, болото, лука, 06.09.1984, В.П. Гелюта; с. Любче, поблизу озера, болото, лука, вільшняк, 09.09.1984, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, на пн. зах. від с. Люб'язь, лівий берег лівого рукава р. Прип'ять, 02.07.2019, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, с. Згорани, між Вел. і Мал. Згоранськими озерами, болото, 08.09.1988, В.П. Гелюта. На *Consolida ajacis* (L.) Schur – Волинська обл., м. Ковель, квітник, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *Delphinium* sp. – Волинська обл., м. Ковель, квітник, 08.07.2019, В.П. Гелюта. На *Nigella damascena* L. – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, город, 12.10.1990, В.П. Гелюта. На *Ranunculus acris* L. – Волинська обл., м. Ковель, болотиста лука, 06.09.1984, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, червень 1978 р., В.П. Гелюта. На *R. sardous* Crantz (*R. pseudobulbosus* Schur) – Рівненська обл., Рівненський р-н, с. Олександрія, 03.08.1975, Л.І. Бурдюкова. На *Ranunculus* spp. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, на пд. сх. від с. Добре, лука, серед кущів, 06.07.1988 (анаморфа), В.П. Гелюта; Ковельський р-н, м. Ковель, 06.09.1984, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, на пн. зах. від с. Люб'язь, лівий берег лівого рукава р. Прип'ять, 02.07.2019, В.П. Гелюта; на пд. зах. від с. Невір, болото Залісся, вільшняк, 18.08.1998, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, берег оз. Святе, лука, 18.07.2000, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, 15.10.1976, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська. На *Thalictrum flavum* L. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, на пн. зах. від с. Люб'язь, лівий берег лівого рукава р. Прип'ять, 02.07.2019, В.П. Гелюта; с. Підріччя, 08.07.2000, В.П. Гелюта; с. Ставище, 16.07.2004, В.П. Гелюта; с. Черче, 07.07.1998, В.П. Гелюта; на пд. зах. від с. Черче, острів на р. Турія, лука, 07.07.1988, С.Л. Мосякін; Любешівський р-н, с. Ветли, берег р. Прип'ять, лука, 20.08.1998, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Люб'язь, лівий берег лівого рукава р. Прип'ять, 02.07.2019, В.П. Гелюта; північніше с. Невір, пд. берег оз. Біле, 13.08.1998, Л.М. Вакаренко; на пд. зах. від

оз. Біле, перезволожена лука, 18.07.1998, В.П. Гелюта; на пд. зах. від с. Невір, болото Залісся, перезволожена лука, 18.08.1998, В.П. Гелюта; північніше с. Щитинь, лука, 02.08.2013, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Комарове, 03.08.1999, В.П. Гелюта.

### ***Erysiphe arcuata* U.Braun, V.P.Heluta & S.Takam.**

На *Carpinus betulus* L. – Волинська обл., м. Ковель, центр, зелене насадження, 22.10.2005, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, смт Ст. Вижівка, зелене насадження, 12.10.1996, В.П. Гелюта.

### ***Erysiphe astragali* DC.**

На *Astragalus glycyphyllos* L. – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська; смт Соснове, ур. Надслучанська Швейцарія, 03.08.1975, І.О. Дудка.

### ***Erysiphe azaleae* (U. Braun) U.Braun & S.Takam.**

На *Rhododendron luteum* Sweet – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська.

### ***Erysiphe baumleri* (Magnus) U.Braun & S.Takam.**

На *Vicia cracca* L. – Волинська обл., Старовижівський р-н, смт Ст. Вижівка, чагарник на заплавному луці, 09.09.1984, В.П. Гелюта.

### ***Erysiphe berberidis* DC.**

На *Berberis vulgaris* L. – Волинська обл., Рожищенський р-н, с. Копачівка, мішаний ліс, 25.08.1989, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська. На *Mahonia aquifolia* (Pursh) Nutt. – Волинська обл., м. Ківерці, 09.10.1983, П.Д. Марченко. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська.

### ***Erysiphe buhrii* U.Braun**

На *Gypsophila fastigiata* L. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, сосновий ліс, 25.08.1976, 25.10.1978, 06.10.1981, В.П. Гелюта. На *G. paniculata* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, на пн. сх. від с. Черемошне, узлісся, під ялівцями, 21.07.1998, В.П. Гелюта. На *Melandrium album* (Mill.) Garcke – Волинська обл., м. Ковель, рудеральний фітоценоз, 07.09.1984, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, с. Комарове (Marchenko, 1979). Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне (Marchenko, 1979). На *Silene* sp. – Волинська обл., Ковельський р-н, м. Ковель, вул. Олекси Шума, квітник, 12.10.1990, В.П. Гелюта.

***Erysiphe capreae* DC. ex Duby**

На *Salix caprea* L. – Волинська обл., м. Ківерці, дубово-сосновий ліс, 09.10.1983, П.Д. Марченко. На *Salix* spp. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Скулин, поблизу оз. Нечимне, мішаний ліс, 22.08.1989, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, на пн. зах. від с. Згорани, лука, 09.09.1988, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, ур. Ковалівська кобеля, деревно-чагарникове угруповання на луці, 01.09.1994, В.П. Гелюта; Шацький р-н, с. Пульмо, чагарник на луці, 09.09.1988, В.П. Гелюта. Рівненська обл., західніше м. Сарни, мішаний ліс, сфагнове болото, 07.09.1959, М.Ф. Сміцька.

***Erysiphe circaeae* L. Junell**

На *Circaea lutetiana* L. – Волинська обл., м. Ківерці (Marchenko, 1979).

***Erysiphe convolvuli* DC.**

На *Calystegia sepium* (L.) R. Br. – Волинська обл., м. Ковель, на парканах, 07.09.1984, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, на пд. зах. від с. Невір, болото Залісся, вільшняк, 18.08.1998, В.П. Гелюта. На *Convolvulus arvensis* L. – Волинська обл., Любешівський р-н, с. Ветли, рудеральний фітоценоз, 12.08.1998, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, чагарник, 09.09.1984, В.П. Гелюта; смт Ст. Виживка, живопліт, 10.09.1984, В.П. Гелюта.

***Erysiphe cruchetiana* S. Blumer**

На *Ononis arvensis* L. – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Соснове, 03.08.1975, Л.І. Бурдюкова.

***Erysiphe cruciferarum* Opiz ex L. Junell**

На *Descurainia sophia* (L.) Webb. ex Prantl – Волинська обл., Ковельський р-н, м. Ковель, вул. Олекси Шума, рудеральний фітоценоз, 09.10.1982, 06.09.1984, В.П. Гелюта.

***Erysiphe divaricata* (Wallr.) Link**

На *Frangula alnus* Mill. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, с. Качин, мішаний ліс, 04.09.1988, В.П. Гелюта; Ковельський р-н, східніше с. Доротище, правий берег р. Турія, сосновий ліс, 03.07.2004, 17.07.2007, В.П. Гелюта; с. Любче, чагарники, 15.08.1988, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, північніше с. Ветли, берег оз. Луке, чагарники на болоті, 12.08.1998, В.П. Гелюта; там само, на пн. зах. від оз. Плотиче, сосновий ліс, 12.08.1998 (епіфітотія), В.П. Гелюта; на пд. сх. від с. Люботин, вільшняк, 21.08.1998, В.П. Гелюта; на пн. зах. від

с. Люб'язь, лівий берег правого рукава р. Прип'ять, мішаний ліс, 29.06.2019, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Невір, пд.-зах. окол. оз. Біле, листяний ліс, 13.08.1998 (анаморфа, епіфітотія), В.П. Гелюта; на пд. зах. від с. Невір, болото Залісся, вільшняк, 18.08.1998, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Невір, мішаний ліс, 18.07.2000, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Щитинь, поблизу злиття Прип'яті і Турії, березово-сосновий ліс, 07.07.1998, В.П. Гелюта; там само, мішаний ліс, 07.08.1999, 11.07.2000, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, с. Згорани, сосновий ліс, 08.09.1988, В.П. Гелюта; там само, мішаний низинний ліс, 09.09.1988, В.П. Гелюта; там само, мішаний ліс, 17.08.1989, В.П. Гелюта; Маневецький р-н, західніше с. Набруска, березово-сосновий ліс, 01.08.1997, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, поблизу оз. Святе, мішаний ліс, 09.07.1998, В.П. Гелюта; с. Заприп'ять, 21.07.2000, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, 26.09.1982, 07.09.1984, В.П. Гелюта; там само, березовий низинний ліс, мішаний ліс, 07.09.1984, В.П. Гелюта; там само, ур. Конопелька, мішаний ліс, 26.09.1982, В.П. Гелюта; с. Буцин, сосновий ліс, 15.08.1989, В.П. Гелюта; Турійський р-н, північніше с. Пересіка, поблизу оз. Панського, березово-вільховий ліс, 01.08.1998, В.П. Гелюта; північніше с. Сушибаба, поблизу оз. Бережистого, мішаний ліс, 02.08.1998, В.П. Гелюта.

***Erysiphe euonymi* DC.**

На *Euonymus europaeus* L. – Волинська обл., Володимир-Волинський р-н, окол. м. Володимир-Волинський, 06.09.1984, В.П. Гелюта; Камінь-Каширський р-н, с. Підріччя, 08.07.2000, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, північніше с. Ветли, на пн. зах. від оз. Плотиче, берег Жирівського каналу, сосновий ліс, лісова дорога, 12.08.1998, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, чагарник з вільхи, сливи, ліщини, 09.09.1984, 13.07.1986, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська.

***Erysiphe friesii* (Lév.) U. Braun & S. Takam.**

На *Rhamnus cathartica* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Любче, 09.09.1985, В.П. Гелюта; там само, поблизу озера, вільшняк, 09.09.1984, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р. (анаморфа), В.А. Островська.

***Erysiphe grossulariae* (Wallr.) de Bary**

На *Ribes rubrum* L. – Волинська обл., м. Ківерці, вільшняк, 09.10.1983, П.Д. Марченко; Старовижівський р-н, с. Борзова, зарості сливи, вільхи та бруслини, 03.10, 07.10.1982, В.П. Гелюта.

***Erysiphe heraclei* DC.**

На *Archangelica officinalis* (Moench) Hoffm. – Волинська обл., Ратнівський р-н, с. Самари, вільшняк, 09.08.1998, В.П. Гелюта. На *Angelica sylvestris* L. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, ур. Конопелька, мішаний ліс, 26.09.1982, В.П. Гелюта. На *Chaerophyllum aromaticum* L. – Волинська обл., Володимир-Волинський р-н, м. Володимир-Волинський, 06.09.1984, В.П. Гелюта. На *Cicuta virosa* L. – Рівненська обл., м. Костопіль (Marchenko, 1979). На *Heracleum sibiricum* L. – Волинська обл., Любешівський р-н, північніше с. Ветли, на пн. зах. від оз. Плотиче, лісова дорога, 12.08.1998, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, міст через р. Прип'ять, південніше смт Шацьк, рудеральний фітоценоз, 04.08.1998, В.П. Гелюта. На *H. sphondylium* L. – Волинська обл., Шацький р-н, с. Пульмо, рудеральний фітоценоз, на узбіччі дороги, 09.09.1988, В.П. Гелюта. На *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench – Волинська обл., Любешівський р-н, на пд. зах. від с. Люботин, дюна у долині р. Прип'ять, сосновий ліс, 20.08.1998, В.П. Гелюта. На *Pimpinella saxifraga* L. – Волинська обл., Любомльський р-н, с. Згорани, 09.09.1988, В.П. Гелюта; Турійський р-н, смт Турійськ (Marchenko, 1979). На *Sium latifolium* L. – Волинська обл., смт Ратне (Marchenko, 1974a). На *Torilis japonica* (Houtt.) DC. – Волинська обл., м. Ківерці (Marchenko, 1974a).

***Erysiphe howeana* U.Braun**

На *Oenothera* spp. – Волинська обл., Любешівський р-н, на пд. сх. від с. Люботин, дюна у долині р. Прип'ять, сосновий ліс, 20.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; північніше с. Невір, південніше оз. Біле, лісова дорога, 14.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р. (анаморфа), В.А. Островська.

***Erysiphe hyperici* (Wallr.) S.Blumer**

На *Hypericum perforatum* L. – Волинська обл., Ківерцівський р-н, північніше смт Цумань, мішаний ліс з сосни, осики, берези, дуба, 18.08.1983, С. Жестер'ов; Любешівський р-н, на пд. зах. від с. Невір, болото Залісся, вільшняк, 18.08.1998 (анаморфа),

В.П. Гелюта; Любомльський р-н, с. Згорани, ялівцево-сосновий ліс, 20.08.1989, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Буцин, сосновий ліс, 15.08.1989, В.П. Гелюта.

***Erysiphe hypophylla* (Nevod.) U.Braun & Cunningt.**

На *Quercus robur* L. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, с. Нуйно, сосновий ліс, 07.08.2018 (анаморфа), В.П. Гелюта; Турійський р-н, с. Сушибаба, 02.08.2008, В.П. Гелюта.

***Erysiphe knautiae* Duby**

На *Knautia arvensis* (L.) Coult. – Волинська обл., Любешівський р-н, на пд. зах. від с. Люботин, дюна у долині р. Прип'ять, сосновий ліс, 20.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Щитинь, поблизу злиття р. Прип'яті і р. Турії, березово-сосновий ліс, 07.07, 08.07.1998, 11.07.2000 (анаморфа), В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, сосновий ліс поблизу оз. Святе, 12.07.2000, В.П. Гелюта; Турійський р-н, смт Турійськ (Marchenko, 1979). На *Succisa pratensis* Moench – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Любче, лука, 09.09.1984, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, на пн. зах. від с. Люб'язь, правий берег р. Прип'ять, лука, 27.06.2015 (анаморфа), В.П. Гелюта; там само, лівий берег правого рукава р. Прип'ять, 29.06.2019 (анаморфа), В.П. Гелюта; там само, лівий берег лівого рукава р. Прип'ять, 02.07.2019 (анаморфа), В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Щитинь, поблизу злиття р. Прип'яті і р. Турії, лука на узліссі, 07.07.1998, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, поблизу оз. Святе, лука на узліссі, 07.07.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта. На *Succisella inflexa* (Kluk) G. Beck – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Любохини, лука, 06.09.1988, В.П. Гелюта.

***Erysiphe lycopsidis* R.Y.Zheng & G.Q.Chen**

На *Anchusa officinalis* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, м. Ковель, рудеральний фітоценоз, 26.10.1987, В.П. Гелюта; с. Мощена, 08.07.2016 (анаморфа), В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, с. Заприп'ять, рудеральний фітоценоз, 08.08.1998, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, псамофітний ценоз, 25.08.1976, 20.10.1985, В.П. Гелюта.

***Erysiphe lythri* L.Junell**

На *Lythrum salicaria* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, м. Ковель, чагарник на луці, 06.09.1984, В.П. Гелюта; с. Любче, вільшняк, 09.09.1984, В.П. Гелюта.

***Erysiphe macleayae* R.Y.Zheng & G.Q.Chen**

На *Chelidonium majus* L. – Волинська обл., м. Ковель, центр, рудеральний ценоз, 10.08.2018 (анаморфа), В.П. Гелюта.

***Erysiphe mayorii* S.Blumer**

На *Cirsium arvense* (L.) Scop. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Любче, вільшняк, 11.09.1988, В.П. Гелюта; Луцький р-н, с. Сирники, лісосмуга, 22.09.1981, П.Д. Марченко; Турійський р-н, с. Бобли (Marchenko, 1974a).

***Erysiphe necator* Schwein.**

На *Vitis vinifera* L. – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, садиба М.П. Гелюти, сад, 07.08.2018 (анаморфа; soc. *Plasmopara viticola* (Berk. & M.A. Curtis) Berl. & De Toni), В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, смт Ст. Вижівка, садиба Р.Л. Мизовця, сад, 03.08.2014 (анаморфа), В.П. Гелюта. На *Vitis* sp. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, садиба П.С. Гелюти, сад, 06.10.1981, В.П. Гелюта.

***Erysiphe ornata* var. *europaea* (U. Braun) U.Braun & S.Takam.**

На *Betula pubescens* Ehrh. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, с. Качин, мішаний ліс, 04.09.1988, В.П. Гелюта; Ківерцівський р-н, окол. м. Ківерці, сосновий ліс, 17.08.1970, П.Д. Марченко; там само, край вільшняка, 09.10.1983, П.Д. Марченко; Любешівський р-н, північніше с. Ветли, на пн. зах. від оз. Плотиче, сосновий ліс, 12.08.1998, В.П. Гелюта; північніше с. Невір, на пд. зах. від оз. Біле, сосновий ліс, 13.08, 14.08.1998, В.П. Гелюта; там само, ялиновий ліс, 14.08.1998, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Невір, мішаний ліс, 18.07.2000, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Щитинь, поблизу злиття Прип'яті і Турії, сосновий ліс, 07.07.1998, 11.07.2000, В.П. Гелюта; там само, мішаний ліс, 07.08.1999, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, північніше с. Березники, берег оз. Засвяття, сосновий ліс, 09.08.1998, В.П. Гелюта; на пн. сх. від с. Залухів, поблизу оз. Святе, сосновий ліс, 08.08.1998, В.П. Гелюта; там само, листяний болотистий ліс, 01.08.2007, В.П. Гелюта, С.О. Войтюк; с. Самари, берег оз. Лука, листяний ліс, 08.08.1998, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, ур. Конопелька, мішаний ліс, 26.09.1982, В.П. Гелюта; там само, березовий ліс, 07.09.1984, В.П. Гелюта; там само, вербовий ліс, 13.07.1986, В.П. Гелюта; с. Чевель, мішаний ліс, 16.08.1989, В.П. Гелюта; Турійський р-н, північніше с. Пересіка, поблизу

оз. Данилового, мішаний ліс, 01.08.1998, В.П. Гелюта; с. Сушибаба, мішаний ліс, 22.08.1989, 02.08.2008, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Костопільський р-н, 08.08.1976, А.С. Бухало.

***Erysiphe ornata* (U.Braun) U.Braun & S.Takam. var. *ornata***

На *Betula pubescens* Ehrh. – Волинська обл., Любешівський р-н, північніше с. Ветли, на пн. зах. від оз. Плотичого, сосновий ліс, 12.08.1998, В.П. Гелюта; північніше с. Невір, на пд. зах. від оз. Біле, сосновий ліс, 14.08.1998, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Невір, ялиновий ліс, 14.08.1998, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Щитинь, поблизу злиття р. Прип'яті і р. Турії, сосновий ліс, 07.07.1998, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, с. Комарове, 10.09.1961, П.Д. Марченко; Турійський р-н, південніше с. Пересіка, поблизу оз. Панського, березово-вільховий ліс, 01.08.1998, В.П. Гелюта; північніше с. Сушибаба, поблизу оз. Бережистого, мішаний ліс, 02.08.1998, В.П. Гелюта.

***Erysiphe palczewskii* (Jac.) U.Braun & S.Takam.**

На *Caragana arborescens* Lam. – Волинська обл., Ковельський р-н, м. Ковель, 03.10.1981, В.П. Гелюта. Рівненська обл., смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська (soc. *Ampelomyces* sp.).

***Erysiphe penicillata* (Wallr.) Link**

На *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, ур. Конопелька, мішаний ліс, 26.09.1982, В.П. Гелюта.

***Erysiphe pisi* DC.**

На *Lotus corniculatus* L. – Рівненська обл., м. Костопіль (Marchenko, 1979).

***Erysiphe polygoni* DC.**

На *Polygonum aviculare* L. – Волинська обл., Володимир-Волинський р-н, на пд. зах. від м. Володимир-Волинський, 06.09.1984, В.П. Гелюта; Ковельський р-н, с. Гішин, 02.07.2000, В.П. Гелюта; м. Ковель, вул. Олекси Шума, город, 07.08, 07.09.1984, 11.07.2019, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, с. Ветли, квітник, 12.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; на пд. зах. від с. Люботин, діна у долині р. Прип'ять, узлісся, 20.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, с. Підгір'я, рудеральний фітоценоз на узбіччі дороги, 05.08, 07.08.1998, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська; Дубровицький р-н, м. Дубровиця, листяний ліс, лісова дорога,

03.09.1959, М.Ф. Сміцька. На *Rumex acetosa* L. – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, город, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *R. acetosella* L. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, с. Підріччя, 04.08.1999, В.П. Гелюта; Ковельський р-н, східніше с. Доротище, правий берег р. Турія, сосновий ліс, 03.07.2000, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, на пд. зах. від с. Люботин, сосновий ліс, 20.08.1998 (анаморфа, епіфітотія), В.П. Гелюта; на пд. сх. від с. Люботин, 22.08.1998 (епіфітотія), В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, північніше с. Березники, берег оз. Засвяття, сосновий ліс, 09.08.1998, В.П. Гелюта; на пн. сх. від с. Залухів, сосновий ліс поблизу оз. Святе, 12.07.2000, В.П. Гелюта; на пн. сх. від оз. Святе, дубово-сосновий ліс на окремії серед боліт дуже вузькій видовженій дюні, 18.07.2000, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, сосновий ліс, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *Rumex* sp. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Гішин, 01.08.1999, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Комарове, 03.08.1999, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська.

#### ***Erysiphe prunastri* DC.**

На *Prunus spinosa* L. – Волинська обл., Ківерцівський р-н, с. Кульчин, 08.10.1987, П.Д. Марченко.

#### ***Erysiphe russellii* (Clinton) U.Braun & S.Takam.**

На *Xanthoxalis* sp. – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, садиба М.П. Гелюти, рудеральний фітоценоз, 11.07.2019 (анаморфа), В.П. Гелюта.

#### ***Erysiphe syringae-japonicae* (U.Braun) U.Braun & S.Takam.**

На *Syringa persica* L. – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, зелене насадження, 09.07.2019, В.П. Гелюта. На *S. vulgaris* L. – Волинська обл., м. Ковель, залізничний вокзал, зелене насадження, 25.08.1998, В.П. Гелюта; там само, вул. Олекси Шума, зелене насадження, 07.08.2018, В.П. Гелюта; Турійський р-н, північніше с. Сушибаба, поблизу оз. Бережисте, мішаний ліс, 02.08.1998, В.П. Гелюта.

#### ***Erysiphe tortilis* (Wallr.) Link**

На *Swida alba* (L.) Opiz – Волинська обл., м. Ковель, декоративне насадження, 25.10.1978, В.П. Гелюта. На *S. sanguinea* (L.) Opiz – Волинська обл., Володимир-Волинський р-н, на пд. зах. від м. Володимир-Волинський, 06.09.1984, В.П. Гелюта; Шацький р-н, смт Шацьк, листяний ліс, 17.09.1959, М.Ф. Сміцька.

#### ***Erysiphe trifoliorum* (Wallr.) U.Braun**

На *Lupinus luteus* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Любче, люпинове поле, жовтень 1990 р., В.П. Гелюта; Ратнівський р-н (Solomakhina, 1962). На *L. polyphyllus* Lindl. – Волинська обл., Старовижівський р-н, смт Ст. Виживка, садиба лісництва, квітник, 10.09.1984, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська. На *Melilotus officinalis* (L.) Pall. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, рудеральний фітоценоз, на узбіччі залізничної колії, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *Trifolium dubium* Sibth. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, 29.06.1977, В.П. Гелюта; там само, верещатник, 07.09.1984, В.П. Гелюта; там само, рудеральний фітоценоз на березі канави, 13.07.1986, В.П. Гелюта. На *T. elegans* Savi – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, лука, пасовище, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *T. medium* L. – Волинська обл., Любешівський р-н, на пн. захід від с. Невір, берег каналу Хабарище, дубовий ліс, 09.08.2013 (анаморфа), В.П. Гелюта. На *T. montanum* L. – Волинська обл., Любешівський р-н, на пн. захід від с. Невір, берег каналу Хабарище, дубовий ліс, 09.08.2013 (soc. *Ampelomyces* sp.), В.П. Гелюта. На *T. pratense* L. – Волинська обл., м. Ківерці, 09.10.1983, П.Д. Марченко. На *T. repens* L. – Волинська обл., на пд. зах. від м. Володимир-Волинський, 06.09.1984, В.П. Гелюта.

**Примітка.** У другому томі "Визначника грибів України" (Morochkovskiy et al., 1969) для Західного Полісся на *Genista tinctoria* L. наводиться *Erysiphe communis* f. *genistae* Jacz. З'ясувати видову належність цього гриба не можливо, оскільки відповідні зразки у мікологічному гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України не збереглися, а на вказаній рослині в Європі може паразитувати два види – як *E. trifoliorum*, так і *E. thermopsisidis* R.Y.Zheng & G.Q.Chen.

#### ***Erysiphe ulmariae* Pers. ex Desm.**

На *Filipendula denudata* (J. & C. Presl) Fritsch – Волинська обл., м. Ковель, чагарники на луці, поблизу струмка, 06.10.1982, 07.09.1984, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, ур. Конопелька, вологий мішаний ліс, 26.09.1982, В.П. Гелюта. На *F. ulmaria* (L.) Maxim. – Волинська обл., м. Ківерці, вільшняк, 09.10.1983, П.Д. Марченко; Любомльський р-н, с. Пульмо, лука, 09.09.1988, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, ур. Ковалівська кобеля, лука, 01.09.1994, В.П. Гелюта.

***Erysiphe urticae* (Wallr.) S.Blumer**

На *Urtica dioica* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, східніше с. Доротище, правий берег р. Турія, сосновий ліс, 17.07.2007, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, північніше с. Ветли, на пн. зах. від оз. Плотичого, лісова дорога, 12.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; північніше с. Невір, на пд. зах. від оз. Біле, листяний ліс, 14.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, рудеральний фітоценоз, 06.10.1981, 10.09.1984, В.П. Гелюта.

***Erysiphe vanbruntiana* (W.R.Gerard) U.Braun & S.Takam.**

На *Sambucus racemosa* L. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, сосновий ліс, 06.10.1981, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Костопільський р-н, с. Деражне, садиба лісництва, 19.09.1981, Л. Стасевич (Stasevich, 1985a, b).

***Erysiphe viburni* Duby**

На *Viburnum opulus* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, м. Ковель, поблизу струмка, 06.10.1982, В.П. Гелюта; с. Скулин, поблизу оз. Нечимне, мішаний ліс, 22.08.1989, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, північніше с. Невір, на пд. зах. від оз. Біле, вербово-вільхові зарості, 17.08.1998 (епіфітотія), В.П. Гелюта; південніше с. Невір, болото Залісся, вільшняк, 18.08.1998, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, с. Млинове, зелене насадження, 11.08.2013, В.П. Гелюта.

***Erysiphe* sp.**

На *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klask. – Волинська обл., окол. м. Ківерці, сосновий ліс, 28.09, 13.11.1970, 27.09.1973, П.Д. Марченко.

**Примітка.** Ці матеріали раніше наводилися як *Microsphaera penicillata* f. *cytisi* Marcz. (Marchenko, 1976) та *Erysiphe caulicola* (Petr.) U.Braun (Heluta, 1989). Порівняння всіх зразків свідчить, що вони належать до одного і того ж виду, якого не можна віднести ні до *Erysiphe* (*Microsphaera*) *penicillata*, ні до *E. caulicola*. На видах роду *Chamaecytisus* Link також наводять *E. guarinonii* (Briosi & Cavara) U.Braun & S.Takam. та *E. trifoliorum* (Braun, Cook, 2012), однак матеріали з Західного Полісся України не можуть належати до цих видів, оскільки хазмотеції гриба мають короткі придатки. Отже, видова приналежність цих зразків злишається невідомою, для визначення їх потрібно дослідити із застосуванням молекулярних методів. Очевидно, це новий, ще не описаний, вид.

***Golovinomyces ambrosiae* (Schwein.) U.Braun & R.T.A.Cook**

На *Rudbeckia laciniata* L. – Волинська обл., Любешівський р-н, с. Ветли, квітник, 12.08.1998 (анаморфа), 20.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта.

***Golovinomyces artemisiae* (Grev.) V.P.Heluta**

На *Artemisia campestris* L. – Волинська обл., м. Ковель, залізничний вокзал, рудеральний фітоценоз, 25.08.1998, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, рудеральний фітоценоз, 09.09.1984, В.П. Гелюта. На *A. vulgaris* L. – Волинська обл., Любешівський р-н, північніше с. Ветли, на пн. зах. від оз. Плотичого, лісова дорога, 12.08.1998, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, рудеральний фітоценоз, 09.09.1984, В.П. Гелюта.

***Golovinomyces asperifoliorum* (Grev.) U.Braun & H.D.Shin**

На *Symphytum officinale* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Гішин, 02.07.2000, В.П. Гелюта; м. Ковель, волога лука, 06.10.1982, В.П. Гелюта; там само, чагарник на болоті, 07.09.1984, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, на пн. зах. від с. Невір, пд.-зах. окол. оз. Біле, болото, 17.07.1998, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, лука, 07.09.1984, В.П. Гелюта; с. Комарове, 03.08.1999, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р. (анаморфа), В.А. Островська.

**Примітка.** Нещодавно за допомогою молекулярно-філогенетичних методів було показано, що в Європі на представниках родини *Boraginaceae* може розвиватися три види роду *Golovinomyces* (U.Braun) Heluta – *G. asperifolii* (Erikss.) U.Braun & H.D.Shin, *G. asperifoliorum* (Grev.) U.Braun & H.D.Shin та *G. cynoglossi* (Wallr.) Heluta. До *S. officinale* був приурочений лише *G. asperifoliorum* (Braun et al., 2018).

***Golovinomyces asterum* (Schwein.) U.Braun**

На *Solidago canadensis* L. – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р. (анаморфа), В.А. Островська.

***Golovinomyces biocellatus* (Ehrenb.) V.P.Heluta**

На *Mentha arvensis* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Любче, вільшняк, 09.09.1984, В.П. Гелюта. На *M. verticillata* L. – Волинська обл., м. Ковель, болото, 07.09.1984, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, лука, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *Origanum vulgare* L. – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р. (анаморфа), В.А. Островська. На *Prunella vulgaris* L. – Волинська обл., м. Ківерці (Marchenko, 1979).

***Golovinomyces bolayi* S.Takam., Lebeda & M.Götz**  
На *Mycelis muralis* (L.) Dumort. – Волинська обл., Турійський р-н, північніше с. Пересіка, поблизу оз. Панського, березово-вільховий ліс, 01.08.1998, В.П. Гелюта; північніше с. Сушибаба, поблизу оз. Бережистого, мішаний ліс, 02.08.1998, 02.08.2008 (анаморфа), В.П. Гелюта.

***Golovinomyces cichoracearum* (DC.) V.P.Heluta**  
На *Hieracium pilosella* L. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, сосновий ліс, 06.10.1981, В.П. Гелюта. На *Hieracium* sp. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Буцин, сосновий ліс, 17.07.1998, В.П. Гелюта. На *Tragopogon pratensis* L. – Волинська обл., смт Турійськ (Marchenko, 1979).

***Golovinomyces circumfusus* (Schltdl.) U.Braun**  
На *Eupatorium cannabinum* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, м. Ковель, вул. Олекси Шума, поблизу болота, біля самої води, 06.10.1982, В.П. Гелюта; с. Любче, вільшняк, 10.08.2002, В.П. Гелюта.

***Golovinomyces cynoglossi* (Wallr.) V.P.Heluta**  
На *Cynoglossum officinale* L. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, лука, пасовище, 07.09.1984, В.П. Гелюта.

***Golovinomyces depressus* (Wallr.) V.P.Heluta**  
На *Arctium lappa* L. – Волинська обл., м. Ковель, рудеральний фітоценоз, 18.08.1973, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, с. Самари, рудеральний фітоценоз, 09.08.1998, В.П. Гелюта. На *A. tomentosum* Mill. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Білин, рудеральний фітоценоз, 13.09.1988, В.П. Гелюта; м. Ковель, 11.07.2019, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, рудеральний фітоценоз, 05.10, 06.10.1981, В.П. Гелюта; там само, чагарник, 09.09.1984, В.П. Гелюта.

***Golovinomyces fisheri* (S. Blumer) U.Braun & R.T.A.Cook**

На *Senecio vulgaris* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, східніше с. Доротище, правий берег р. Турія, сосновий ліс, 17.07.2007, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, північніше с. Березники, берег оз. Засвяття, сосновий ліс, 09.08.1998, В.П. Гелюта.

***Golovinomyces inulae* U.Braun & H.D.Shin**  
На *Pentanema britannica* (L.) D.Gut.Larr. et al. (*Inula britannica* L.) – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, лука, 07.09.1984, В.П. Гелюта;

Старовижівський р-н, с. Борзова, лука, пасовище, 07.09.1984, В.П. Гелюта.

***Golovinomyces macrocarpus* (Speer) U.Braun**  
На *Ptarmica cartilaginea* (Ledeb. ex Rchb.) Ledeb. – Волинська обл., Любешівський р-н, північніше с. Невір, берег оз. Біле, 17.08.1998, В.П. Гелюта. На *P. salicifolia* (Besser) Serg. – Волинська обл., Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, берег Виживського каналу при впадінні в оз. Святе, лука, 21.07.2000, В.П. Гелюта. На *P. vulgaris* Blackw. ex DC. – Рівненська обл., Зарічянський р-н, смт Річиця (Solomakhina, 1956).

***Golovinomyces montagnei* U.Braun**  
На *Centaurea jacea* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Любче, лука, 09.09.1984, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, лука, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *Cirsium arvense* (L.) Scop. – Волинська обл., Луцький р-н, с. Сирники, лісосмуга, 22.09.1981, П.Д. Марченко. На *C. palustre* (L.) Scop. – Волинська обл., Ратнівський р-н, с. Комарове (Marchenko, 1979). Рівненська обл., м. Костопіль (Marchenko, 1979). На *C. setosum* (Willd.) Besser – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, рудеральний фітоценоз, 09.10.1982, 07.09.1984, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, пасовище, 07.08, 07.09.1984, В.П. Гелюта; там само, лука, 09.08.1984, 09.09.1984, В.П. Гелюта.

***Golovinomyces orontii* (Castagne) V.P.Heluta**  
На *Capsella bursa-pastoris* L. – Волинська обл., Любомльський р-н, с. Пульмо, рудеральний фітоценоз, на узбіччі дороги, 09.09.1988, В.П. Гелюта. На *Cucurbita pepo* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, м. Ковель, вул. Олекси Шума, город, 07.09.1984, В.П. Гелюта; с. Любче, город, 04.09.1988, В.П. Гелюта. На *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray – Волинська обл., м. Ковель, вул. Старицьких, декоративна рослина на огорожі, 05.08.2007 (анаморфа), В.П. Гелюта. На *Valeriana officinalis* L. – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, лука, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *V. sambucifolia* J.C. Mikan – Волинська обл., Старовижівський р-н, на пд. сх. від смт Ст. Вижівка, берег р. Вижівка, лука, 09.09.1984, В.П. Гелюта. На *Valeriana* sp. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, північніше с. Ставище, берег р. Турії, болотиста лука, 16.07.2004, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, на пн. сх. від оз. Святе, болотиста лука, 24.07.2004 (анаморфа), В.П. Гелюта. На *Viola tricolor* L. –

Волинська обл., Любешівський р-н, на пд. зах. від с. Люботин, дюна у долині р. Прип'ять, сосновий ліс, 20.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта.

**Примітка.** Нещодавно за допомогою молекулярно-філогенетичних методів було показано, що в Європі на рослинах роду *Capsella* L. (*Brassicaceae*) паразитують два морфологічно надзвичайно близькі види роду *Golovinomyces* – *G. orontii* s. str. та *G. tabaci* (Sawada) H.D.Shin, S.Takam. & L.Kiss. Подібна ситуація характерна і для представників роду *Cucurbita* L. (*Cucurbitaceae*), на яких, крім двох згаданих видів, може розвиватися ще й третій – *G. bolayi* S.Takam., Lebeda & M.Götz (Braun et al., 2019). Очевидно, всі три види є частинами скасованого збірного *G. cucurbitacearum* (R.Y.Zheng & G.Q.Chen) Vokal. & Kliron. Оскільки немає можливості дослідити наведені нами зразки за допомогою молекулярних методів, ми їх відносимо до *G. orontii* s. l. У той же час доведено, що борошністоросіяні гриби, зібрані в Європі на рослинах родів *Valeriana* L. (*Valerianaceae*) та *Viola* L. (*Violaceae*), належать до *G. orontii* s. str. (Braun et al., 2019).

#### ***Golovinomyces riedlianus* (Speer) V.P.Heluta**

На *Galium* sp. – Волинська обл., Любешівський р-н, на пд. зах. від с. Люботин, дюна у долині р. Прип'ять, дубово-сосновий ліс, 20.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта.

#### ***Golovinomyces sonchicola* U.Braun & R.T.A.Cook**

На *Sonchus arvensis* L. – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, город, 07.09.1984, 08.07.2019 (анаморфа), В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, лука, пасовище, 07.09.1984, В.П. Гелюта.

#### ***Golovinomyces sordidus* (L.Junell) V.P.Heluta**

На *Plantago major* L. – Волинська обл., м. Ковель, рудеральний фітоценоз, 18.08.1973, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, північніше с. Ветли, на захід від озера Плотичого, листяний ліс, лісова дорога, 12.08.1998, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, рудеральний фітоценоз, 09.09.1984, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська.

#### ***Golovinomyces verbasci* (Jacq.) V.P.Heluta**

На *Verbascum nigrum* L. – Волинська обл., Любешівський р-н, на пд. сх. від с. Люботин, сосново-дубовий ліс, 21.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта. На *Verbascum* sp. – Волинська обл.,

Камінь-Каширський р-н, с. Підріччя, 08.07.2000, В.П. Гелюта.

#### ***Neoerysiphe galeopsidis* (DC.) U.Braun**

На *Ballota nigra* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, східніше с. Доротище, правий берег р. Турія, край соснового лісу, 17.07.2007, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, с. Ветли, рудеральний фітоценоз, 12.08.1998, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р. (анаморфа), В.А. Островська. На *Clinopodium vulgare* L. – Волинська обл., м. Ківерці (Marchenko, 1974a). На *Galeopsis speciosa* Mill. – Волинська обл., Ратнівський р-н, с. Самари, вільшняк, 09.08.1998, В.П. Гелюта. На *G. tetrahit* L. – Волинська обл., Ратнівський р-н, північніше с. Березники, берег оз. Засвяття, сосновий ліс, 09.08.1998, В.П. Гелюта; північніше с. Межисить, сосновий ліс, 08.08.1998, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, 30.09, 30.11.1972, В.П. Гелюта. На *Galeopsis* sp. – Волинська обл., Ковельський р-н, східніше с. Доротище, правий берег р. Турія, сосновий ліс, 03.07.2004, В.П. Гелюта, К.С. Уманець; Любешівський р-н, с. Ветли, берег р. Прип'ять, рудеральний фітоценоз, 20.08.1998, В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Щитинь, поблизу злиття Прип'яті і Турії, мішаний ліс, 07.08.1999, В.П. Гелюта. На *Stachys palustris* L. – Волинська обл., м. Ковель, лука, в чагарнику, 06.09.1984, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, південніше м. Любомль, мішаний ліс, 18.09.1959, М.Ф. Сміцька; Старовижівський р-н, с. Борзова, лука, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *S. sylvatica* L. – Волинська обл., на пд. зах. від м. Володимир-Волинський, 06.09.1984, В.П. Гелюта.

#### ***Neoerysiphe galii* (S.Blumer) U.Braun**

На *Galium odoratum* (L.) Scop. – Волинська обл., Ківерцівський р-н, с. Жабка, сосновий ліс, 11.07.1971, П.Д. Марченко. На *Galium* sp. – Волинська обл., Любешівський р-н, на пд. сх. від с. Люботин, дубово-сосновий ліс, 20.08.1998, В.П. Гелюта.

#### ***Phyllactinia betulae* (DC.) Fuss**

На *Betula obscura* A. Kotula – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, березовий ліс, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *B. pendula* Roth – Волинська обл., м. Ковель, центр, зелене насадження, 22.10.2005, В.П. Гелюта; Маневіцький р-н, с. Троянів (Solomakhina, 1959). Рівненська обл., Заріччянський р-н, смт Річиця (Solomakhina, 1959).

#### ***Phyllactinia fraxini* (DC.) Fuss**

*Ukrainian Botanical Journal*, 2021, 78(6)



На *Fraxinus excelsior* L. – Волинська обл., м. Ковель, центр, зелене насадження, 22.10.2005, В.П. Гелюта.

***Phyllactinia guttata* (Wallr.) Lév.**

На *Corylus avellana* L. – Волинська обл., Володимир-Волинський р-н, на пд. зах. від м. Володимир-Волинський, 06.09.1984, В.П. Гелюта; Ковельський р-н, м. Ковель, центр, зелене насадження, 22.10.2005, В.П. Гелюта.

***Podosphaera amelanchieris* Maurizio**

На *Amelanchier spicata* (Lam.) K.Koch – Волинська обл., Любешівський р-н, на пн. зах. від с. Люб'язь, лівий берег правого рукава р. Прип'ять, лісова дорога, 25.06.2015, В.П. Гелюта (Heluta, Hirylovich, 2016); там само, 29.06.2019, В.П. Гелюта.

***Podosphaera aphanis* (Wallr.) U.Braun & S.Takam.**

На *Comarum palustre* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Гішин, 02.07.2000, В.П. Гелюта; с. Любче, поблизу озера, болото, 09.09.1984, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, північніше с. Ветли, оз. Луке, берег, болото, 12.08.1998, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, с. Згорани, болото, 17.08.1989, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, с. Комарове (Marchenko, 1979). На *Geum rivale* L. – Волинська обл., м. Ківерці, вільшняк, 17.08.1970, 09.10.1983, П.Д. Марченко (Marchenko, 1974b). На *Argentina anserina* (L.) Rydb. (*Potentilla anserina* L.) – Волинська обл., м. Ківерці, край вільшняка, 09.10.1983, П.Д. Марченко; Ковельський р-н, м. Ковель, лука, 06.09.1984, В.П. Гелюта; с. Любче, поблизу озера, волога лука біля вільшняка, 09.09.1984, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, пасовище, 07.09.1984, В.П. Гелюта. На *Rubus caesius* L. – Волинська обл., Ківерцівський р-н, смт Цумань (Solomakhina, 1956). Рівненська обл., м. Дубровиця (Solomakhina, 1956). На *R. nessensis* W. Hall – Волинська обл., Любешівський р-н, на пд. сх. від с. Люботин, вільшняк, 21.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Щитинь, поблизу злиття р. Прип'яті і р. Турії, узлісся, 07.07.1998 (анаморфа), 11.07.2000 (анаморфа), В.П. Гелюта; Любомльський р-н, с. Згорани, поблизу оз. Мале Згоранське, мішаний ліс, узлісся, 04.08.1998 (анаморфа), 08.09.1988 (анаморфа), В.П. Гелюта; с. Сильне, сосновий ліс, узлісся, 18.08.1989 (анаморфа), В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, поблизу оз. Святе, вільшняк, 11.08.1998 (анаморфа), В.П. Гелюта; там само, лука, чагарник,

08.08.2009 (анаморфа), В.П. Гелюта; с. Заприп'ять, 21.07.2000 (анаморфа), В.П. Гелюта; Турійський р-н, північніше с. Сушибаба, поблизу оз. Бережистого, мішаний ліс, 02.08.1998 (анаморфа), 02.08.2008 (анаморфа), В.П. Гелюта. На *R. sulcatus* Vest ex Tratt. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, листяний ліс, 13.07.1986 (анаморфа), В.П. Гелюта.

***Podosphaera aucupariae* Erikss.**

На *Sorbus aucuparia* L. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, с. Качин, мішаний ліс, 04.09.1988, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, на пн. зах. від с. Щитинь, поблизу злиття р. Прип'яті і р. Турії, сосновий ліс, 11.07.2000, В.П. Гелюта.

***Podosphaera balsaminae* (Wallr.) U.Braun & S.Takam.**

На *Impatiens noli-tangere* L. – Волинська обл., Любешівський р-н, північніше с. Невір, на пд. зах. від оз. Біле, вільшняк, 13.07, 15.07.1998 (епіфітотія), В.П. Гелюта. Рівненська обл., Володимирецький р-н, смт Володимирець, парк школи-інтернату, 04.08.1975, І.О. Дудка.

***Podosphaera erigerontis-canadensis* (Lév.) U.Braun & T.Z.Liu**

На *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb. – Волинська обл., м. Ковель, вул. Олекси Шума, рудеральний фітоценоз, 27.08.1994, В.П. Гелюта. На *Conyza canadensis* (L.) Cronq. – Волинська обл., м. Ковель, центр, рудеральний фітоценоз, 11.07.2019, В.П. Гелюта; там само, вул. Олекси Шума, город, 07.09.1984, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, рудеральний фітоценоз, 09.09.1984, В.П. Гелюта. На *Pilosella officinarum* Vaill. (*Hieracium pilosella* L.) – Волинська обл., Ратнівський р-н, с. Комарове (Marchenko, 1979); Старовижівський р-н, с. Борзова, 06.10.1981, В.П. Гелюта. На *Hieracium* sp. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Буцин, сосновий ліс, 15.08.1989, В.П. Гелюта. На *Lapsana communis* L. – Волинська обл., м. Ківерці (Marchenko, 1979). На *Scorzoneroidea autumnalis* (L.) Moench (*Leontodon autumnalis* L.) – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне; Костопільський р-н, м. Костопіль (Marchenko, 1974b). На *Taraxacum officinale* (L.) Webb ex F.H. Wigg. – Волинська обл., на пд. зах. від м. Володимир-Волинський, 06.09.1984, В.П. Гелюта; Ковельський р-н, с. Гішин, 02.07.2000, В.П. Гелюта; східніше с. Доротище, правий берег р. Турія, сосновий ліс, 03.07.2000, В.П. Гелюта; м. Ковель, вул. Олекси Шума, лука, 07.09.1984,

В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, північніше с. Березники, берег оз. Засвяття, сосновий ліс, 09.08.1998, В.П. Гелюта; берег оз. Святе, лука, 21.07.2000 (анаморфа), В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, пасовище, 07.09.1984, В.П. Гелюта.

***Podosphaera ferruginea* (Schltdl.) U.Braun & S.Takam.**

На *Sanguisorba officinalis* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Заячівка, лівий берег р. Стохід, лука, 28.07.1997, В.П. Гелюта; с. Любче, вільшняк поблизу озера, 09.09.1984, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, вербняк, 13.07.1986, В.П. Гелюта; там само, ур. Конопелька, мішаний ліс, 26.09.1982, В.П. Гелюта.

***Podosphaera filipendulae* (Z.Y.Zhao) T.Z.Liu & U.Braun**

На *Filipendula denudata* (J.Presl & C.Presl) Fritsch – Волинська обл., м. Ковель, чагарник на луці, поблизу струмка, 07.09.1984, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, с. Згорани, узлісся, 08.09.1988, В.П. Гелюта; Шацький р-н, с. Пульмо, лука, 09.09.1988, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Костопільський р-н, грабовий ліс, 08.08.1976, А.С. Бухало. На *F. ulmaria* (L.) Maxim. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, на пн. зах. від с. Бузаки, берег р. Турія, лука, серед кущів, 05.07.1988 (анаморфа), В.П. Гелюта; Ковельський р-н, м. Ковель, чагарник на луці, 07.09.1984, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, с. Ветли, лівий берег р. Прип'ять, 20.08.1998, В.П. Гелюта; північніше с. Невір, на пд. зах. від оз. Біле, болотиста лука, 18.07.1998, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, лука, біля канави, 29.07.2004, В.П. Гелюта; там само, поблизу оз. Святе, лука, 29.07.2004, 28.07.2011 (епіфітотія), В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Борзова, лука, 25.08.1976, В.П. Гелюта; там само, ур. Ковалівська кобень, лука, 01.09.1994, В.П. Гелюта.

***Podosphaera leucotricha* (Ellis & Everh.) E.S.Salmon**

На *Malus domestica* (Suckow) Borkh. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, садиба П.С. Гелюти, сад, 21.09.1995, В.П. Гелюта. Рівненська обл., м. Сарни (Bohovyuk, 1962). На *Malus* sp. – Волинська обл., Любешівський р-н, на пн. зах. від с. Люб'язь, лівий берег лівого рукава р. Прип'ять, 02.07.2019 (анаморфа), В.П. Гелюта.

***Podosphaera macularis* (Wallr.) U.Braun & S.Takam.**

На *Humulus lupulus* L. – Західне Полісся (Morochkovskiy et al., 1969).

***Podosphaera mors-uvae* (Schwein.) U.Braun & S.Takam.**

На *Ribes uva-crispa* L. (*Grossularia reclinata* (L.) Mill.) – Волинська обл., Ковельський р-н (Jaczewski, 1917). На *Ribes nigrum* L. – Волинська обл., м. Ковель, сад, 07.09.1984, В.П. Гелюта.

***Podosphaera myrtilina* var. *major* Juel**

На *Vaccinium uliginosum* L. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, с. Качин, лісове болото в мішаному лісі, 04.09.1988, В.П. Гелюта; с. Нуйно, мішаний ліс, 07.08.2018, В.П. Гелюта (soc. *Naohidemycetes vaccinii* (G. Winter) S.Sato, Katsuya & Y.Hirats. ex Vanderweyen & Fraiture); Любешівський р-н, північніше с. Невір, на пд. зах. від оз. Біле, чорницево-сосновий ліс, 17.08.1998, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, смт Головне, лісове болото в основному лісі, 10.09.1988, В.П. Гелюта; с. Згорани, берег оз. Мале Згоранське, мішаний ліс, 10.09.1988, 17.08.1989, В.П. Гелюта; там само, сосновий ліс, на болоті, 08.09.1988, 10.09.1988, В.П. Гелюта; с. Прип'ять, березовий ліс, 08.09.1988, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, поблизу оз. Святе, мішаний ліс, 08.08.1998, 22.07.2012, 08.08.2013, В.П. Гелюта; там само, 01.08.2007, С.О. Войтюк; східніше с. Заприп'ять, сосново-березовий ліс, 11.08.1998, І.С. Беседіна; с. Комарове (Marchenko, 1979); Турійський р-н, смт Турійськ (Marchenko, 1979). Рівненська обл., смт Рокитне, сфагново-сосновий ліс, 24.09.2009, В.П. Гелюта.

***Podosphaera myrtilina* Kunze var. *myrtilina***

На *Vaccinium myrtilus* L. – Волинська обл., Камінь-Каширський р-н, с. Качин, мішаний ліс, 04.09.1988, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, на пн. зах. від с. Люб'язь, правий берег лівого рукава р. Прип'ять, мішаний ліс, 23.08.1998, В.П. Гелюта; східніше с. Невір, сосновий ліс, 12.08.1998 (анаморфа, епіфітотія), В.П. Гелюта; на пн. зах. від с. Невір, мішаний ліс, 18.07.2000, В.П. Гелюта; там само, південно-західний берег оз. Біле, мішаний ліс, 11.08.13.08.1998 (епіфітотія), 19.07.2000, В.П. Гелюта; там само, 11.08.2009, М.О. Зикова; на пн. сх. від с. Пожог, мішаний ліс, 26.07.2008, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, с. Згорани, сосновий ліс, 08.09.1988, В.П. Гелюта; с. Сильне, сосновий ліс, 18.08.1989, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від

с. Залухів, поблизу оз. Святе, мішаний ліс, 22.07.2012, 03.08.2018, В.П. Гелюта; с. Комарове (Marchenko, 1979); Старовижівський р-н, с. Бучин, сосновий ліс, 05.09.1988, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне (Marchenko, 1979).

#### ***Podosphaera pannosa* (Wallr.) de Bary**

На *Rosa* sp. (cult.) – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Колодяжне, садиба музею Лесі Українки, квітник, 19.06.1978, В.П. Гелюта. На *Rosa* spp. – Ратнівський р-н, с. Річиця, сосновий ліс, 26.07.2010, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська.

#### ***Podosphaera phtheirospermi* (Henn. & Shirai) U.Braun & T.Z.Liu**

На *Euphrasia stricta* D. Wolff ex J.F. Lehm. – Волинська обл., Ковельський р-н, с. Любче, берег оз. Охотин, лука, 10.08.2008, В.П. Гелюта. На *Melampyrum nemorosum* L. – Волинська обл., Любомльський р-н, с. Згорани, поблизу оз. Мале Згоранське, сосновий ліс, 04.08.1998, В.П. Гелюта. На *M. pratense* L. – Волинська обл., Любешівський р-н, на пн. зах. від с. Невір, пд.-зах. окоп. оз. Біле, мішаний ліс, 17.08.1999 (епіфітотія), В.П. Гелюта; Любомльський р-н, с. Згорани, мішаний ліс, 08.09.1988, В.П. Гелюта; Ратнівський р-н, на пн. сх. від с. Залухів, поблизу оз. Святе, сосновий ліс, 12.07.2000, В.П. Гелюта; Старовижівський р-н, с. Бучин, сосновий ліс, 05.09.1988, В.П. Гелюта; с. Чевель, мішаний ліс, 16.08.1989, В.П. Гелюта; Турійський р-н, північніше с. Пересіка, поблизу оз. Данилового, мішаний ліс, 01.08.1998, В.П. Гелюта.

#### **?*Podosphaera prunicola* U.Braun**

На *Padus serotina* (Ehrh.) Ag. – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р. (анаморфа), В.А. Островська.

**Примітка.** В Україні *P. serotina* є інтродукованим видом, який натуралізувався і зараз став доволі поширеним бур'яном в її лісових фітоценозах. Протягом кількох десятиліть ця рослина не уражувалася борошністоросяними грибами. У той же час інший вид роду *Padus* Mill. – аборигенний *P. avium* Mill. – є доволі сприйнятливим до борошністої роси, а її збудник *Podosphaera tridactyla* (Wallr.) de Bary належить до звичайних представників порядку *Erysiphales* в Україні. Можна було б припустити, що знайдений В.А. Островською гриб є *P. tridactyla*, який перейшов з *Padus avium* на *P. serotina*. Однак дослідження молекулярно-філогенетичними методами борошністоросяного гриба,

Український ботанічний журнал, 2021, 78(6)

знайденого у 2007 р. на *P. serotina* в Німеччині, показало його належність до американського *Podosphaera prunicola* (Morparthi et al., 2019). З огляду на це, а також враховуючи значне поповнення за останні десятиліття списку борошністоросяних грибів України північно-американськими видами, ми схилиємося до думки, що у даному випадку мова йде саме про *P. prunicola*. Очевидно, з часом цей гриб на *Prunus serotina* буде формувати не тільки анаморфу, а й телеоморфу, що дасть можливість точного його визначення.

#### ***Podosphaera xanthii* (Castagne) U.Braun & Shishkoff**

На *Bidens cernua* L. – Волинська обл., м. Ковель, болото, 07.09.1984, В.П. Гелюта; Любомльський р-н, с. Згорани, 17.08.1989, В.П. Гелюта. На *B. frondosa* L. – Волинська обл., Ратнівський р-н, північніше с. Березники, берег оз. Засвяття, 09.08.1998, В.П. Гелюта. На *B. tripartita* L. – Волинська обл., Ковельський р-н, м. Ковель, лука, 07.09.1984, В.П. Гелюта; с. Скулин, мішаний ліс, 19.09.1959, М.Ф. Сміцька. На *Coreopsis grandiflora* Hogg ex Sweet (*Bidens sweetiana* Banfi et al.) – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська (soc. *Ampelomyces* sp.). На *Cosmos bipinnatus* Cav. – Волинська обл., смт Ратне (Marchenko, 1979). На *Cucurbita pepo* L. – Волинська обл., м. Ковель, 07.09.1984, В.П. Гелюта; там само, город, 10.08.2018, В.П. Гелюта.

#### ***Pseudoidium* sp.**

На *Vicia cracca* L. – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська.

#### ***Sawadaea bicornis* (Wallr.) Homma**

На *Acer platanoides* L. – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська (soc. *S. tulasnei*). На *A. pseudoplatanus* L. – Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська. На *Aesculus hippocastanum* L. – Волинська обл., Старовижівський р-н, с. Борзова, садиба П.С. Гелюти, 16.10, 22.10.1987, В.П. Гелюта.

#### ***Sawadaea tulasnei* (Fuckel) Homma**

На *Acer platanoides* L. – Волинська обл., м. Ковель, центр, зелене насадження, 10.07.2019, В.П. Гелюта. Рівненська обл., Березнівський р-н, смт Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська (soc. *S. bicornis*).

## Список посилань

- Andrienko T.L., Bilyk H.I., Bradis Ye.M., Holubets M.A., Makhayeva L.V., Rubtsov M.I., Tkachenko V.S., Shelyah-Sosonko Yu.R., Barbarych A.I. 1977. *Neobotanichne rayonuvannya Ukrainy RSR*. Kyiv: Naukova Dumka, 304 pp. [Андрієнко Т.Л., Білик Г.І., Брадїс Є.М., Голубець М.А., Махасєва Л.В., Рубцов М.І., Ткаченко В.С., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Барбарич А.І. 1977. *Геоботанічне районування Української РСР*. Київ: Наукова думка, 304 с.]
- Bohovyk I.V. 1962. *Visnyk of Lviv University. Biological series*, 1: 49–59. [Боговик І.В. 1962. Видовий склад та практичне значення попелюхових хвороб культурних рослин у Львівській області. Вісник Львівського університету. *Серія біологічна*, 1: 49–59].
- Bradshaw M., Braun U., Götz M., Wayne P. J. 2021. Phylogeny and taxonomy of powdery mildew caused by *Erysiphe* species on *Lupinus* hosts. *Mycologia*, <https://doi.org/10.1080/00275514.2021.1973287>
- Braun U., Bradshaw M., Zhao T.-T., Cho S.-E., Shin H.-D. 2018. Taxonomy of the *Golovinomyces cynoglossi* complex (*Erysiphales*, *Ascomycota*) disentangled by phylogenetic analyses and reassessments of morphological traits. *Mycobiology*, 46: 192–204. <https://doi.org/10.1080/12298093.2018.1509512>
- Braun U., Cook R.T.A. 2012. *Taxonomic manual of the Erysiphales (powdery mildews)*. Utrecht: CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 707 pp.
- Braun U., Shin H.D., Takamatsu S., Meeboon J., Kiss L., Lebeda A., Kitner M., Götz M. 2019. Phylogeny and taxonomy of *Golovinomyces orontii* revisited. *Mycological Progress*, 18: 335–357. <https://doi.org/10.1007/s11557-018-1453-y>
- Braun U., Takamatsu S., Heluta V., Limkaisang S., Divarangkoon R., Cook R., Boyle H. 2006. Phylogeny and taxonomy of powdery mildew fungi of *Erysiphe* sect. *Uncinula* on *Carpinus* species. *Mycological Progress*, 5(3): 139–153.
- Dudka I.O., Heluta V.P., Andrianova T.V., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Prydiuk M.P., Golubtsova Yu.I., Kryvomaz T.I., Dzhagan V.V., Leontiev D.V., Akulov O.Yu., Syvokon O.V. 2009a. *Hryby zapovidnykiv ta natsionalnykh pryrodnykh parkiv Livoberezhnoyi Ukrainy*, vol. 1. Kyiv: Aristei, 306 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Кривомаз Т.І., Джаган В.В., Леонтєв Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. 2009. *Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України*, т. 1. Київ: Арістей, 306 с.]
- Dudka I.O., Heluta V.P., Andrianova T.V., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Prydiuk M.P., Golubtsova Yu.I., Kryvomaz T.I., Dzhagan V.V., Leontiev D.V., Akulov O.Yu., Syvokon O.V. 2009b. *Hryby zapovidnykiv ta natsionalnykh pryrodnykh parkiv Livoberezhnoyi Ukrainy*, vol. 2. Kyiv: Aristei, 428 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Кривомаз Т.І., Джаган В.В., Леонтєв Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. 2009. *Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України*, т. 2. Київ: Арістей, 428 с.]
- Dudka I.O., Heluta V.P., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya., Akulov O.Yu., Hayova V.P., Zyкова M.O., Andrianova T.V., Dzhagan V.V., Shcherbakova Yu.V. 2019. *Hryby zapovidnykiv i natsionalnykh pryrodnykh parkiv Ukrainy Karpat*. Kyiv: Naukova Dumka, 215 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Придюк М.П., Тихоненко Ю.Я., Акулов О.Ю., Гайова В.П., Зикова М.О., Андріанова Т.В., Джаган В.В., Щербакєва Ю.В. 2019. *Гриби заповідників і національних природних парків Українських Карпат*. Київ: Наукова думка, 215 с.]
- Dudka I.O., Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Andrianova T.V., Hayova V.P., Prydiuk M.P., Dzhagan V.V., Isikov V.P. 2004. *Hryby pryrodnykh zon Krymu*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 452 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Придюк М.П., Джаган В.В., Ісіков В.П. 2004. *Гриби природних зон Криму*. Київ: Фітосоціоцентр, 452 с.]
- Dzhagan V.V., Prudenko M.M., Heluta V.P. 2008. *Hryby Kanivskoho pryrodnoho zapovidnyka*. Kyiv: Kyivskiy universytet, 271 pp. [Джаган В.В., Пруденко М.М., Гелюта В.П. 2008. *Гриби Канівського природного заповідника*. Київ: Видавничо-поліграфічний центр "Київський університет", 271 с.]
- Fungi of Ukraine*. 2006. [website, version 1.00]. Available at: <http://www.cybertruffle.org.uk/ukrafung/eng/>
- Heluta V.P. 1989. *Flora gribov Ukrainy. Munchnistorosyanye gryby*. Kiev: Naukova Dumka, 256 pp. [Гелюта В.П. 1989. *Флора грибов України. Мучнисторосяные грибы*. Киев: Наукова думка, 256 с.]
- Heluta V.P. 1995. *Ukrainian Botanical Journal*, 52(4): 486–495. [Гелюта В.П. 1995. Видовий склад борошністоросяних грибів Центрального Полісся України. *Український ботанічний журнал*, 52(4): 486–495].
- Heluta V.P. 1999. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(5): 478–483. [Гелюта В.П. 1999. Борошністоросяні гриби (*Erysiphales*) Південного берега Криму. *Український ботанічний журнал*, 56(5): 478–483].
- Heluta V.P. 2000. *Ukrainian Botanical Journal*, 57(5): 552–560. [Гелюта В.П. 2000. Борошністоросяні гриби (*Erysiphales*) Гірського Криму. *Український ботанічний журнал*, 57(5): 552–560].
- Heluta V.P. 2002. *Ukrainian Botanical Journal*, 59(1): 33–36. [Гелюта В.П. 2002. Борошністоросяні гриби (*Erysiphales*) Кримського Лісостепу. *Український ботанічний журнал*, 59(1): 33–36].
- Heluta V.P. 2003. *Ukrainian Botanical Journal*, 60(3): 298–305. [Гелюта В.П. 2003. Борошністоросяні гриби (*Erysiphales*) степової частини Криму. *Український ботанічний журнал*, 60(3): 298–305].
- Heluta V.P. 2004. In: *Karadag. Istoriya, geologiya, botanika, zoologiya. Sbornik nauchnykh trudov, posvyashchennyi 90-letiyu Karadagskoy nauchnoy stantsii i 25-letiyu*

- Karadagskogo prirodnoho zapovednika NAN Ukrainy, book 1. Simferopol: Sonat, pp. 124–130. [Гелюта В.П. 2004. Анализ видового состава мучнисторосяных грибов Карадагского природного заповедника. В сб.: Карадаг. История, геология, ботаника, зоология. Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины, книга 1. Симферополь: Сонат, с. 124–130].
- Heluta V.P. 2005. In: *Zbirnyk naukovykh prats Luhanskoho natsionalnoho ahrarnoho universytetu. Seriya Biologichni nauky. Spetsialnyi vypusk "Bioriznomanitnist Luhanskoho pryrodnoho zapovidnyka NAN Ukrainy"*, 56(79): 93–109. [Гелюта В.П. 2005. Борошннаторосяні гриби (порядок *Erysiphales*) Луганського природного заповідника. Збірник наукових праць Луганського національного аграрного університету. Серія Біологічні науки. Спеціальний випуск "Біорізноманітність Луганського природного заповідника НАН України", 56(79): 93–109].
- Heluta V.P. 2006. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 12(2): 23–32. [Гелюта В.П. 2006. Борошннаторосяні гриби (порядок *Erysiphales*) Канівського природного заповідника. *Заповідна справа в Україні*, 12(2): 23–32].
- Heluta V.P., Hirylovich I.S. 2016. First records of an invasive fungus *Podosphaera amelanchieris* (*Erysiphales*) in Belarus and Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(1): 78–83. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.01.078>
- Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2017. In: *Pryrodna ta istoryko-kulturna spadshchyna rayonu zapovidnyka "Kam'yani Mohyly": naukovi pratsi vseukrainskoi naukovo-praktychnoi konferentsii*. Zaporizhzhya: Dyke pole, pp. 127–143. [Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я. 2017. Критичний список грибів заповідника "Кам'яні Могили". В зб.: *Природна та історико-культурна спадщина району заповідника "Кам'яні Могили" (до 90-річчя від створення заповідника "Кам'яні Могили")*. Наукові праці Всеукраїнської науково-практичної конференції (с. Назарівка, Донецька обл., 25–27 травня 2017 р.). Запоріжжя: Дике поле, с. 127–143].
- Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Umanets O.Yu. 2007. *Ukrainian Botanical Journal*, 64(5): 693–702. [Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Уманець О.Ю. 2007. Борошннаторосяні та іржасті гриби Волижиного лісу (Чорноморський біосферний заповідник НАН України). *Український ботанічний журнал*, 64(5): 693–702].
- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2014. In: *Regional aspects of floristic and faunistic research: proceedings of the First International Scientific and Practical Conference*. Chernivtsi: Druk Art, pp. 23–27. [Гелюта В.П., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я. 2014. Видова різноманітність грибів Національного природного парку "Подільські Товтри". В зб.: *Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: матеріали першої міжнародної науково-практичної конференції (Хотин, 10–12 квітня 2014 р.)*. Чернівці: Друк Арт, с. 23–27].
- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2016. In: *Botany and mycology: modern horizons. Collection of papers devoted to the 90<sup>th</sup> anniversary of A.V. Grodzinsky (1926–1988) Academician of Academy of Sciences of Ukraine*. Kyiv: Nash format, pp. 426–478. [Гелюта В.П., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я. Борошннаторосяні, ксилотрофні сумчасті та іржасті гриби Національного природного парку "Подільські Товтри". В кн.: *Ботаніка і мікологія: сучасні горизонти. Збірка праць, присвячених 90-річчю з дня народження академіка АН України А.М. Гродзинського (1926–1988)*. Київ: Наш формат, с. 426–478].
- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2018. *Pryroda Zakhidnoho Polissya ta prylehlykh terytoriy*, 15: 117–129. [Гелюта В.П., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я. 2018. Гриби Національного природного парку "Черемоський". *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*, 15: 117–129].
- Heluta V., Hayova V., Tykhonenko Yu., Dzhagan V., Umanets O. 2010. Microfungi on plants from Tendra Island (Ukraine, Black Sea). *Polish Botanical Journal*, 55(2): 441–449.
- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Malanyuk V.B., Slobodyan O.M. 2011. *Pryroda Zakhidnoho Polissya ta prylehlykh terytoriy*, 8: 88–108. [Гелюта В.П., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Маланюк В.Б., Слободян О.М. 2011. Гриби Природного заповідника "Горгани". *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*, 8: 88–108].
- Heluta V.P., Prydyuk M.P., Zykova M.O., Tykhonenko Yu.Ya., Shevchenko M.V., Akulov O.Yu., Mnyukh O.V. 2019. *Chornomorski Botanical Journal*, 15(3): 275–296 [Гелюта В.П., Придюк М.П., Зикова М.О., Тихоненко Ю.Я., Шевченко М.В., Акулов О.Ю., Мнюх О.В. 2019. Гриби Національного природного парку "Мале Полісся". *Чорноморський ботанічний журнал*, 15(3): 275–296].
- Heluta V.P., Vakarenko L.P., Dubyna D.V., Bezusko L.H., Virchenko V.M., Vrona I.S., Hayova V.P., Demchenko E.M., Plyin L.V., Kotenko A.H., Mykhaylyuk T.I., Petlovanyi O.A., Khyumyn M.V., Tsarenko P.M. 2001. *Zakaznyk "Lyubche". Pryrodni umovi, bioriznomanitnist, zberezhennya ta upravlinnya*. Kyiv, 224 pp. [Гелюта В.П., Вакаренко Л.П., Дубина Д.В., Безусько Л.Г., Вірченко В.М., Врона І.С., Гайова В.П., Демченко Е.М., Пльїн Л.В., Котенко А.Г., Михайлюк Т.І., Петльованій О.А., Химин М.В., Царенко П.М. 2001. *Заказник "Любче". Природні умови, біорізноманітність, збереження та управління*. Київ, 224 с.].
- Jaczewski A.A. 1917. *Ezhegodnik svedeniy o boleznyakh i povrezhdeniyakh kulturnykh i dikorastushchikh rasteniy. 7–8-y god – 1911–1912*. St.Petersburg, 463 pp. [Ячевский А.А. *Ежегодник сведений о болезнях и повреждениях культурных и дикорастущих растений. 7–8-й год – 1911–1912*. Санкт-Петербург, 463 с.].
- Kozłowska M., Mułenko W., Heluta V. 2015. *Fungi of the Roztocze region (Poland and Ukraine). Part II. A checklist*

- of microfungi and larger Ascomycota*. Lublin: Towarzystwo Wydawnictw Naukowych Libropolis, 204 pp.
- Marchenko P.D. 1974a. *Ukrainian Botanical Journal*, 31(5): 656–659. [Марченко П.Д. 1974а. Нові для України форми видів роду *Erysiphe* Link, знайдені в західних областях. *Український ботанічний журнал*, 31(5): 656–659].
- Marchenko P.D. 1974b. *Ukrainian Botanical Journal*, 31(6): 764–766. [Марченко П.Д. 1974b. Нові для України *Erysiphales*. *Український ботанічний журнал*, 31(6): 764–766].
- Marchenko P.D. 1976. *Ukrainian Botanical Journal*, 33(3): 271–276. [Марченко П.Д. 1976. Нові форми *Erysiphaceae*, знайдені в західних областях УРСР. *Український ботанічний журнал*, 33(3): 271–276].
- Marchenko P.D. 1979. *Ukrainian Botanical Journal*, 36(4): 360–366. [Марченко П.Д. 1979. Нові та рідкісні для УРСР борошністоросяні гриби (*Erysiphaceae*). *Український ботанічний журнал*, 36(4): 360–366].
- Morparthi S., Grove G.G., Pandey B., Bradshaw M., Rooney-Latham S., Braun U., Meeboon J., Romberg M. 2019. Phylogeny and taxonomy of *Podospaera cerasi*, sp. nov., and *Podospaera prunicola* sensu lato. *Mycologia*, 111: 647–659.
- Morochkovskiy S.F., Zerova M.Ya., Lavitska Z.H., Smitska M.F. 1969. *Vyznachnyk hrybiv Ukrainy*, vol. 2. *Askomitsety*. Kyiv: Naukova Dumka, 517 pp. [Морочковський С.Ф., Зерова М.Я., Лавітська З.Г., Сміцька М.Ф. 1969. *Визначник грибів України*, т. 2. *Аскоміцети*. Київ: Наукова думка, 517 с.].
- Solomakhina V.M. 1956. *Naukovi zapysky Kyivskoho universytetu*, 15(4): 97–100. [Соломахіна В.М. 1956. Рідкі види грибів з Західного Полісся УРСР. *Наукові записки Київського університету*, 15(4): 97–100.
- Solomakhina V.M. 1959. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology*, 2(1): 17–21. [Соломахіна В.М. 1959. Матеріали до мікофлори берези бородавчатої (*Betula verrucosa* Ehrh.) з лісів Західного Полісся УРСР. *Вісник Київського університету. Серія: Біологія*, 2(1): 17–21].
- Solomakhina V.M. 1962. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology*, 5: 3–6. [Соломахіна В.М. 1962. Гриби-збудники хвороб сільськогосподарських садових рослин з Західноукраїнського Полісся. *Вісник Київського університету. Серія: Біологія*, 5: 3–6.
- Stasevich L.I. 1985a. *Mikologiya i fitopatologiya*, 19(2): 167–171. [Стасевич Л.И. 1985а. Патогенные грибы кустарников в зеленых насаждениях городов запада УССР. *Микология и фитопатология*, 19(2): 167–171].
- Stasevich L.I. 1985b. *Mikologiya i fitopatologiya*, 19(2): 189. [Стасевич Л. И. 1985b. Эпифитотии мучнисторосяных грибов на декоративных растениях в зеленых насаждениях городов запада УССР. *Микология и фитопатология*, 19(2): 189.
- Тухоненко Ю.Я., Гелюта В.П. 2011. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(6): 853–864. [Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П. 2011. Борошністоросяні та іржасті гриби Природного заповідника "Горгани". *Український ботанічний журнал*, 68(6): 853–864].

Рекомендує до друку В.П. Гайова

Гелюта В.П., Аніщенко І.М. 2021. **Борошністоросяні гриби (*Erysiphales*, *Ascomycota*) Західного Полісся України**. *Український ботанічний журнал*, 78(6): 381–398. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.381>

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна: В.П. Гелюта, І.М. Аніщенко.

**Реферат.** Наводиться інформація про борошністоросяні гриби (*Erysiphales*, *Ascomycota*), зареєстровані на території Західного Полісся України протягом всієї історії їхнього дослідження. Список містить 85 видів з 7 родів порядку *Erysiphales*: *Erysiphe* – 43 види, *Golovinomyces* – 19, *Podospaera* – 15, *Phyllactinia* – 3, *Neoerysiphe* і *Sawadaea* – по 2 та *Blumeria* – 1 вид. Уперше для регіону наведено 21 вид (*Erysiphe astragali*, *E. azaleae*, *E. howeana*, *E. hypophylla*, *E. lycopsidis*, *E. macleayae*, *E. prunastri*, *E. russellii*, *E. syringae-japonicae*, *Golovinomyces ambrosiae*, *G. asterum*, *G. bolayi*, *G. fisheri*, *G. riedlianus*, *G. verbasci*, *Neoerysiphe galii*, *Phyllactinia fraxini*, *Podospaera aucupariae*, *P. phtheiopermi*, *P. prunicola* та *Sawadaea tulasnei*). Найпоширенішими видами є *Blumeria graminis*, *Erysiphe alphithoides*, *E. aquilegiae*, *E. divaricata*, *E. ornata*, *E. polygoni*, *Podospaera aphanis* та *P. myrtilina*. Відносно часто реєструвалися *E. heraclei*, *Neoerysiphe galeopsidis* та *P. erigerontis-canadensis*. До рідкісних на Західному Поліссі (1–2 місцезнаходження) належать *E. arcuata*, *E. astragali*, *E. azaleae*, *E. baeumleri*, *E. circaeae*, *E. cruchetiana*, *E. cruciferarum*, *E. grosulariae*, *E. hypophylla*, *E. lythri*, *E. macleayae*, *E. palczewskii*, *E. penicillata*, *E. pisi*, *E. prunastri*, *E. russellii*, *E. vanbruntiana*, *Golovinomyces ambrosiae*, *G. asterum*, *G. circumfusus*, *G. cynoglossi*, *G. fisheri*, *G. inulae*, *G. riedlianus*, *G. verbasci*, *Neoerysiphe galii*, *Phyllactinia fraxini*, *Ph. guttata* s.str., *Podospaera amelanchieris*, *P. aucupariae*, *P. balsaminae*, *P. macularis*, *P. mors-uvae*, *P. prunicola* та *Sawadaea tulasnei*.

**Ключові слова:** біорізноманітність, видовий склад, мікобіота, поширення, *Leotiomyces*



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.399>

RESEARCH ARTICLE

## Перші в Україні знахідки представників роду *Lysurus* (*Phallaceae*, *Basidiomycota*)

Микола П. ПРИДЮК<sup>1\*</sup> , Олександр М. БАЛАГУРА<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>пр. Центральний 171, Миколаїв 54003, Україна

**Abstract.** The first records in Ukraine of two species of the genus *Lysurus* (*Phallaceae*, *Phallales*) are reported. *Lysurus mokusin* is a rare species in Europe distributed mainly in Southeast Asia. *Lysurus sphaerocephalum* is widespread in North and South America and thus it is also the first record for Europe. In Ukraine, they both are alien species and their appearance in the country is evidence of climate change. The article provides detailed descriptions of fruit bodies of the collected fungi, including macro- and microscopic characters, their locations, as well as distribution data in Ukraine and worldwide. The distinctions from the related species, *L. cruciatus* and *L. periphragmoides*, are described. The article is illustrated by original photographs and drawings.

**Keywords:** alien species, Europe, humus saprotroph, *Lysurus cruciatus*, *Lysurus periphragmoides*, new record, *Phallales*, *Simblum*, Steppe Zone, Ukraine

**Article history.** Submitted 12 July 2021. Revised 08 November 2021. Published 31 December 2021

**Citation.** Prydiuk M.P., Balahura O.M. 2021. First records of representatives of the genus *Lysurus* (*Phallaceae*, *Basidiomycota*) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(6): 399–406 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.399>

**Affiliation.** M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine; M.P. Prydiuk; Centralnyi Av., 171, Mykolaiv 54003, Ukraine; O.M. Balahura.

\*Corresponding author (e-mail: [prydiuk@gmail.com](mailto:prydiuk@gmail.com))

### Вступ

Нещодавно на території м. Миколаїв (Правобережний злаковий степ України) були знайдені, з різницею приблизно в місяць, плодові тіла двох дуже цікавих видів грибів із родини *Phallaceae* (*Phallales*, *Agaricomycetes*, *Basidiomycota*). Всі види цієї родини належать до так званих слизистоспорових гастероміцетів (Kalynets-Mamchur, 2011). Представники вказаної життєвої форми грибів мають закриті плодові тіла, які згодом розриваються, випускаючи назовні особливу стерильну структуру – рецептакул. Останній призначений для того, щоб підняти якнайвище над поверхнею ґрунту спороносну глебу. Вона, внаслідок автолізу, швидко перетворюється на слизисту масу спор з сильним неприємним запахом, який приваблює летючих

комах (переважно мух). Саме вони розповсюджують спори гриба на значні відстані (Pegler et al., 1995). На території України ця родина досі була представлена лише трьома родами (*Clathrus* P. Micheli ex L., *Mutinus* Fr. та *Phallus* Junius ex L.).

За особливостями будови рецептакула знайдені в Миколаєві види вочевидь належать до роду *Lysurus* Fr. Із вказаного роду в світі відомо 17 видів, згідно з базою даних *Index Fungorum* (<http://www.indexfungorum.org>). В Європі досі були відомі лише *L. cruciatus* (Lepr. & Mont.) Lloyd і *L. mokusin* (L. ex Pers.) Fr. (Pegler et al., 1995; Calonge, 1998; Sarasini, 2005). Періодично з'являлися повідомлення про знахідки на цьому континенті також *L. gardneri* Berk. (Kluzak, 1974; Garibova, 1978; García Rollán, 1980), але в усіх випадках це був схожий на нього вид *L. cruciatus* (Calonge, 1998; Sarasini, 2005). Судячи з

© 2021 M.P. Prydiuk, O.M. Balahura. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

усього, сам *L. gardneri* розповсюджений виключно в тропіках та субтропіках Азії (Sarasini, 2005). Власне, більшість представників роду *Lysurus* трапляються переважно в цих кліматичних зонах (Kirk et al., 2008). Всі знайдені в Європі види цього роду з'явилися там порівняно недавно внаслідок людської діяльності (Dring, 1980). В Україні жодних представників роду *Lysurus* досі не знаходили.

Перший зі знайдених нами зразків (зібраний у червні 2021 р. в одному із парків міста) спочатку був ідентифікований як *L. periphragmoides* (Klotzsch) Dring. Втім, детальне вивчення зібраних плодових тіл показало, що вони найімовірніше належать до *L. sphaerocephalum* (Schltdl.) Hern. Caff., Urcelay, Hosaka & L.S.Domínguez. Цей вид був відокремлений від *L. periphragmoides* досить недавно (Hernández Caffot et al., 2018) і трапляється в Північній та Південній Америці. Таким чином, це не лише перша знахідка роду *Lysurus* в Україні, а й виду *L. sphaerocephalum* у Європі.

Що стосується другого виду – *L. mokusin*, то він був відмічений у липні 2021 р. в іншому районі Миколаєва учасницею Facebook-спільноти "Гриби України" Ольгою Мазур, яка й опублікувала його світлина. Цей досить рідкісний в Європі адвентивний вид уперше був виявлений у 1979 р. в Італії (Nonis, 1979). З того часу його періодично знаходять на середземноморському узбережжі Іспанії, Італії та Франції (Nonis, 1979; Calonge, 1998; Sarasini, 2005). Одне з нещодавніх спостережень зроблене в Іспанії, у травні 2021 р. (GBIF, 2019: <https://www.gbif.org/species/8697118>). На люб'язно вказаному О. Мазур місці О.М. Балагура зібрав кілька карпофорів гриба на різних стадіях розвитку, вивчення яких підтвердило нашу попередню ідентифікацію виду. Це перша знахідка *L. mokusin* в Україні. Нижче ми наводимо докладнішу інформацію про обидва види.

## Матеріали та методи

Опис макро- та мікроознак базується на знайдених в Україні зразках. Форму і розміри плодових тіл описували на прикладі свіжих екземплярів. Деталі мікроскопічної будови грибів досліджували на сухих карпофорах. Розміри спор, наведені в тексті статті, ґрунтуються на вимірах 20 випадково відібраних екземплярів (у т. ч. найменшого та найбільшого) з одного й того ж плодового тіла. Для інших мікроструктур міряли по 10 об'єктів.

У статті використані такі умовні позначення: ав. L – середня довжина спори; ав. В – середня ширина спори; Q – відношення довжини спори до її ширини (квотієнт); ав. Q – середнє значення квотієнта. Для всіх значень (довжина, ширина та квотієнт) розраховували також величину стандартного відхилення (цифра після знаку ±). Для розрахунків використовували програму Microsoft Excel 2003. Зразки карпофорів, описаних у статті, зберігаються в Національному гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW-M).

## Результати та обговорення

*Lysurus mokusin* як самостійний вид вперше описав французький місіонер П'єр-Марсіал Сібо (Pierre-Martial Cibot) в 1774 р. за зразком з Китаю, зібраним поблизу Пекіна, під назвою "*Fungus sinensium Mo-Ku-Sin*" (Cibot, 1775). Згодом К. Лінней переописав його як *Phallus mokusin* L. згідно з правилами бінарної номенклатури, а вже ця назва була санкціонована К.Г. Персоном (Persoon, 1801). Е.М. Фріз (Fries, 1823) перевів цей вид у рід *Lysurus*, причому обрав *L. mokusin* типовим видом роду.

***Lysurus mokusin* (L. ex Pers.) Fr., Syst. mycol. (Lundae) 2(2): 286. 1823. – Рис. 1, 2.**

*Phallus mokusin* L., Suppl. Pl.: 514. 1782 [1781]; ex Pers. Syn. meth. Fung. 1: 245. 1801. – *Mutinus pentagonus* F.M.Bailey, Bot. Bull. Dept. Agric., Queensland 10: 35. 1895. – *Lysurus pentagonus* (F.M.Bailey) C.T.White, Qd Nat. 2: 80. 1920. – *Colus pentagonus* (F.M.Bailey) Sawada, Rep. Dept. Agric., Govern. Res. Inst. Formosa, Spec. Bull. Agric. Exp. Station Formosa 61: 64. 1933. – *Lysurus beauvaisii* Molliard [як '*beauvaisi*'], Rev. gén. Bot. 12: [61]. 1900. – *Lysurus brevipes* Lloyd, Mycol. Writ. (Cincinnati) (Letter 25): 4. 1909. – *Mutinus pentagonus* var. *hardyi* F.M.Bailey, Queensland Agric. J. 16: 494. 1906. – *Lysurus hardyi* (F.M.Bailey) F.M.Bailey, Compr. Cat. Queensland Pl.: 747. 1913. – *Mutinus hardyi* (F.M.Bailey) F.M.Bailey, Compr. Cat. Queensland Pl.: 747. 1913. – *Lysurus sinensis* Lloyd, Mycol. Writ. (Cincinnati) 5(Letter 51): 718. 1917. – *Sinolloydia sinensis* (Lloyd) C.H.Chow, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 7: 166. 1936. – *Lysurus mokusin* f. *sinensis* (Lloyd) Kobayasi, Nov. fl. jap. 2: 53. 1938. – *Lysurus kavamurensis* Liou & Y.C.Wang, Contr. Inst. Bot. Natl. Acad. Peiping 3: 401. 1935. – *Lloydia quadrangularis* C.H.Chow [як '*quadangularis*'], Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 6: 27. 1935. – *Sinolloydia quadrangularis*



(С.Н.Слоу) С.Н.Слоу [як '*quadangularis*'], Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Bot. 7: 165. 1936.

Молоді плодові тіла наземні або напівзанурені, кулясті, яйцеподібні або еліпсоподібні, розміром до 3,5–5,0 × 3–4 см, при основі з однією або кількома білуватими ризоморфами, перидій шкірястий, гладенький, білуватий або блідо-вохристий (рис. 1,А). Під перидієм знаходиться сіруватий драглистий шар, який окутує рецептакул (рис. 1,В). При дозріванні карпофора перидій розривається на 2–4 лопаті неправильної форми, утворюючи піхву в основі рецептакула (рис. 1,С). Рецептакул складається з двох частин – стерильної та фертильної. Стерильна частина розміром 6–10 × 1,5–2,5 см має вигляд поздовжньоребристої ніжки (кількість ребер варіює від 5 до 7), яка помітно звужується донизу. Ніжка порожниста всередині (рис. 1,Д), губчаста, бруднувато-біла, часом з легким помаранчевим відтінком. Фертильна частина утворена 5–7 виростами, які візуально продовжують ребра ніжки і зростаються на верхівці (з віком зрідка можуть розділитися), утворюючи яйце- або конусоподібну голівку, загострену на верхівці. Вирости за формою нагадують апельсинові скибочки (вузькотрикутні на поперечному зрізі), помаранчеві або блідо-помаранчеві, ближче до верхівки темніші, дещо червонуваті. Зовнішня грань кожного виросту з поздовжнім жолобком, дещо губчаста, дві внутрішні злегка зморшкуваті, вкриті слизистою глебою, яка заповнює проміжки між виростами і з часом злегка проступає назовні (рис. 1,Д). Молода глеба оливково-коричнева до коричневої, згодом темно-оливково-коричнева, має дуже сильний неприємний запах (за різними описами нагадує гниле м'ясо або собачі екскременти). Цей аромат приваблює комах, які розносять спори гриба, внаслідок чого глеба досить швидко зникає (Chen et al., 2014).

Спори розміром 3,5–5,5 × 1,5–2,0 мкм, Q = 2,00–2,82, ав. L = 4,3 ± 0,60 мкм, ав. B = 1,8 ± 0,20 мкм, ав. Q = 2,37 ± 0,23, гладенькі, еліпсоподібні, видовжено-еліпсоподібні та циліндрично-еліпсоподібні, безбарвні, неамілоїдні (рис. 2,А). Рецептакул утворений безбарвними округлими тонкостінними псевдопаренхіматозними клітинами 10–35 мкм у діам. (рис. 2,В). Верхній шар перидію утворений безбарвними циліндричними гіфами до 2–7 мкм завтов. (рис. 2,С). Гіфи перидію з пружками. Слизистий шар перидію складається з тонких безбарвних циліндричних гіф з пружками, до 2 мкм завтов., занурених у слиз (рис. 2,Д).

Плодові тіла розвиваються невеликими групами на ґрунті (гриб належить до гумусових сапротрофів), у парках. Ймовірно дуже рідкісний, поки що зареєстрований в єдиному локалітеті. Карпофори трапляються в липні.

**Досліджений зразок.** Миколаївська обл., м. Миколаїв, Варварівка, парк (насадження в'яза (*Ulmus* sp.)), N 47°00'14.4", E 31°56'56.4", 12.07.2021 (KW-M71481), зібр. О.М. Балагура.

**Загальне поширення.** Європа: Іспанія, Італія, Україна, Франція. Азія: Китай, Корея, Японія. Північна Америка: Канада, США. Австралазія: Австралія (Nonis, 1979; Dring, 1980; Liu, 1984; Calonge, 1998; Sarasini, 2005; Kuo, 2019a; GBIF, 2019: <https://www.gbif.org/species/8697118>).

Найближчим до *L. mokusin* видом є *L. cruciatus* (найрозповсюдженіший в Європі вид роду), який відрізняється гладенькою (а не ребристою) циліндричною ніжкою рецептакула, вирости фертильної частини у нього досить часто не з'єднані на верхівці. Ще один відносно близький вид – *L. gardneri* теж має гладеньку циліндричну ніжку. Крім того, глеба в нього покриває вирости фертильної частини не по всій довжині, їхня нижня третина або чверть залишається голою. Останній вид у Європі не зареєстрований (Dring, 1980; Pegler et al., 1995; Calonge, 1998; Sarasini, 2005; Kuo, 2019a).

*Lysurus sphaerocephalum* був описаний фон Шлехтендалем як *Simblum sphaerocephalum* Schltdl. у 1862 р. з території Аргентини (Schlechtendal, 1861–1862). Значно пізніше рід *Simblum* Klotzsch ex Hook. перенесли в рід *Lysurus*, а *S. sphaerocephalum* синонімізували з *L. periphragmoides* (Dring, 1980). Проте нещодавно молекулярно-філогенетичне дослідження низки зразків *L. periphragmoides* з різних частин світу продемонструвало, що цей вид поліфілетичний, його південноамериканські екземпляри утворюють окрему кладу, представники якої відрізняються від *L. periphragmoides* s. str. не лише генетично, а й морфологічно (табл. 1). Оскільки морфологічні ознаки американських екземплярів гриба вочевидь були не тотожні таким *L. periphragmoides* s. str., зате дуже добре відповідали типовому опису *S. sphaerocephalum*, то цей вид відновили як самостійний під назвою *L. sphaerocephalum*. На жаль, типовий зразок *S. sphaerocephalum*, як виявилось, був втрачений, тому для вказаного виду були обрані лектотип та епітип зі свіжих зборів (Hernández Caffot et al., 2018). Слід зазначити, що *L. periphragmoides*

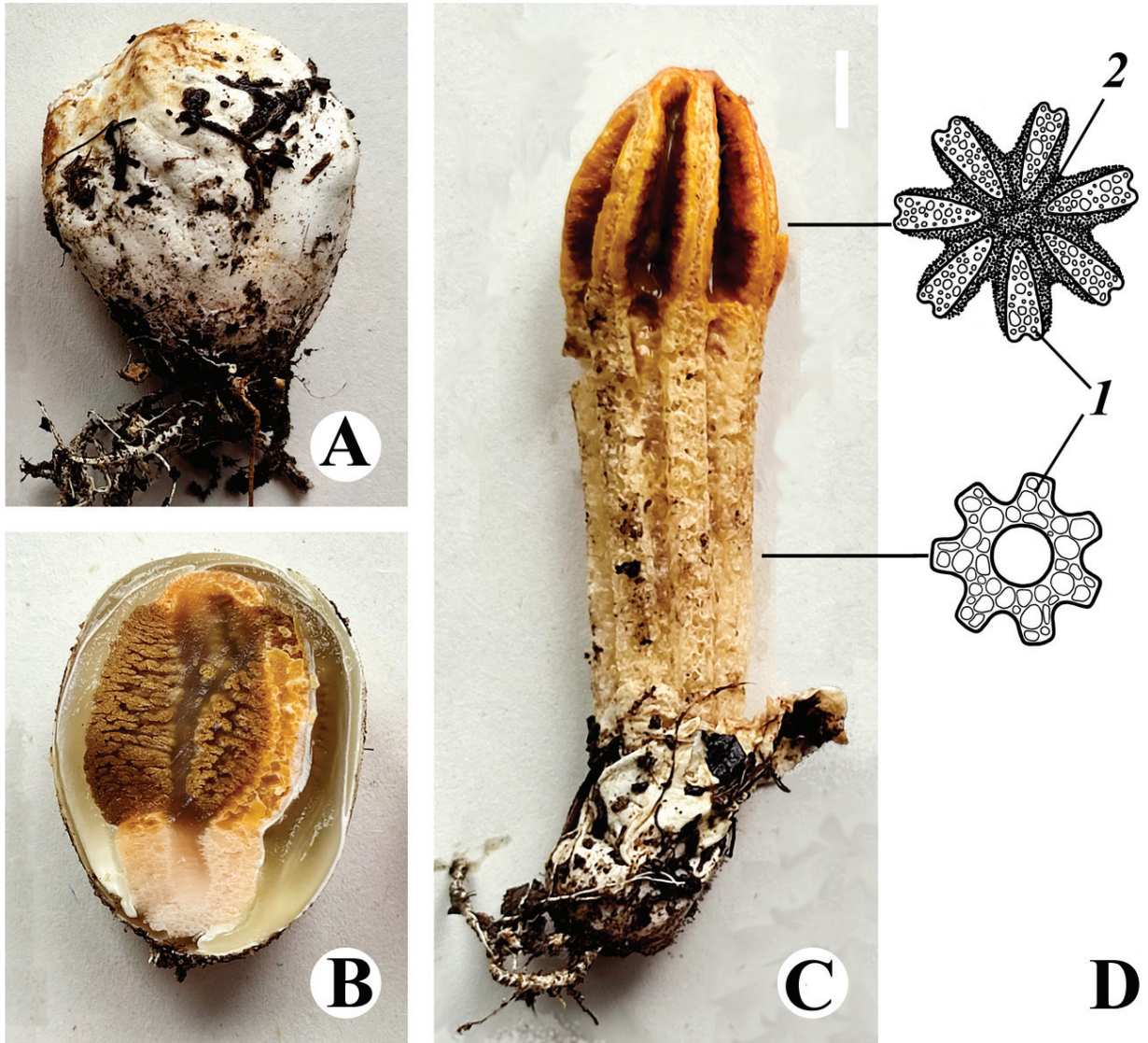


Рис. 1. Плодові тіла *Lysurus mokusin* (KW-M71481). А: на стадії яйця; В: поздовжній розріз яйця; С: зріле плодове тіло; D: поперечний зріз зрілого плодового тіла (1 – рецептакул, 2 – глеба). Масштабна шкала: 1 см.

Fig. 1. Fruit bodies of *Lysurus mokusin* (KW-M71481). A: egg stage; B: longitudinal section of the egg; C: mature fruit body; d: cross section of the mature fruit body (1 – receptacle, 2 – gleba). Bar: 1 cm.

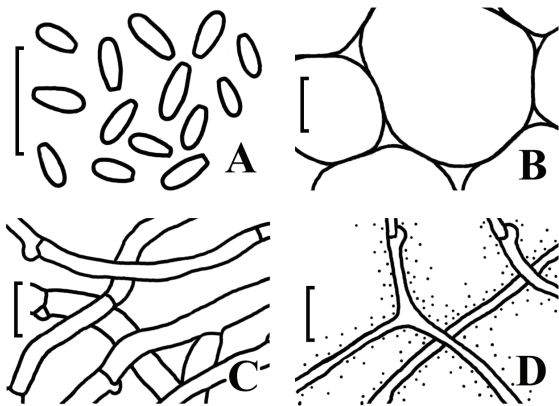


Рис. 2. Мікроскопічні структури *Lysurus mokusin* (KW-M71481). А: спори; В: клітини рецептакула; С: гіфи зовнішнього шару перидію; D: гіфи слизового шару перидію. Масштабна шкала: 10 мкм

Fig. 2. Microscopic structures of *Lysurus mokusin* (KW-M71481). A: spores; B: cells of receptacle; C: hyphae of the outer layer of peridium; D: hyphae of the gelatinose layer of peridium. Bars: 10  $\mu$ m

Таблиця 1. Порівняння морфологічних ознак *Lysurus sphaerocephalum* та *L. periphragmoides* (Hernández Caffot et al., 2018; Kuo, 2019b)

Table 1. Comparison of morphological characters of *Lysurus sphaerocephalum* and *L. periphragmoides* (Hernández Caffot et al., 2018; Kuo, 2019b)

Ознаки	<i>L. sphaerocephalum</i>	<i>L. periphragmoides</i>
Стерильна частина рецептакула	веретеноподібна (звужується до обох кінців), червонувата, довжина щонайменше в чотири рази перевищує ширину, не смугаста	циліндрична (або дещо звужується донизу), жовта, довжина перевищує ширину щонайбільше втричі, поздовжньосмугаста
Фертильна частина рецептакула	у вигляді решітки з досить нечисленними (до 20) чарунками неправильної форми, червонувата, значно ширша за ніжку	у вигляді решітки з численними (більше 20) чарунками досить правильної 5–6-кутної форми, жовта, приблизно такої ширини, як і ніжка

та *L. sphaerocephalum* відрізняються не лише генетично та морфологічно, а й особливостями поширення та екологічними вподобаннями. *Lysurus periphragmoides* розповсюджений переважно в Азії та Австралазії (хоча типовий екземпляр походить з о. Маврикій) і віддає перевагу теплим та вологим тропікам і субтропікам. У той же час всі підтвержені знахідки *L. sphaerocephalum* походять з Південної та Північної Америки, причому здебільшого з помірних широт із досить сухим кліматом (Hernández Caffot et al., 2018; <https://mycoportal.org/portal/taxa/index.php?taxon=279534&taxauthid=1>).

Знайдені нами плодові тіла за зовнішніми ознаками відповідають діагнозу *L. sphaerocephalum* та явно відрізняються від *L. periphragmoides*. Кліматичні умови півдня України теж достатньо близькі до аргентинської пампи, де виявлена значна частина локалітетів вказаного виду (Hernández Caffot et al., 2018). Таким чином, є достатні підстави вважати зібраний в Україні вид за *L. sphaerocephalum*. Нижче наведені всі наявні відомості про його поширення в нашій країні й світі та описані морфологічні особливості знайдених зразків.

***Lysurus sphaerocephalum* (Schltdl.) Hern. Caff., Urcelay, Hosaka & L.S. Domínguez in Hern. Caffot, Hosaka, Domínguez & Urcelay, Mycologia 110(2): 423. 2018. – Рис. 3, 4.**

*Simblum sphaerocephalum* Schltdl., Linnaea 31: 154. 1862 [1861–1862].

Молоді плодові тіла наземні або напівзанурені, кулясті до яйцеподібних, розміром до 2,0–2,5 × 1,5–2,0 см, з однією або кількома білуватими ризоморфами при основі; перидій шкірястий, гладенький, білуватий, жовтувато-кремовий або блідо-вохристий. Під перидієм знаходиться сіруватий драглистий шар, який огортає рецептакул. При дозріванні карпофора перидій розривається на 2–3 лопаті неправильної форми, утворюючи піхву в основі рецептакула. Рецептакул складається з двох частин –

стерильної та фертильної. Стерильна частина розміром 4–11 × 0,8–2,0 см, має вигляд циліндрично-веретеноподібної ніжки, тобто дещо звужується до обох кінців; має порожнину всередині (рис. 3,В), губчаста, злегка поздовжньозморшкувата, блідо-помаранчева або блідо-червонувато-помаранчева, дещо світліша ближче до основи. Фертильна частина виглядає як решітчаста округла (з віком нерідко стає приплюснутою) голівка до 2,5–3,0 см завш., чітко візуально відокремлена від ніжки; утворена кількома (5–7) базальними гілками, які відходять від верхівки ніжки та утворюють об'ємну сітку із 9–15 чарунок різної, здебільшого неправильної форми. Зовнішня поверхня чарунок поперечнозморшкувата, внутрішня – гладенька або слабкозморшкувата. Голівка забарвлена в помаранчевий, червонувато-помаранчевий або помаранчево-рожевуватий колір. Всередині вона заповнена слизистою спороносною глебою, яка з часом проступає через отвори решітки назовні. Молода глеба оливкова до коричневої, згодом темно-оливково-сіра, при підсиханні стає темно-коричневою або майже чорною, має сильний неприємний запах (нагадує гниле м'ясо або собачі екскременти). Цей запах приваблює комах (переважно мух), які розносять спори гриба, тому з часом через їхню діяльність глеба практично повністю зникає (рис. 3,С).

Спори розміром 3,5–5,5 × 2,0–2,5 мкм, Q = 1,60–2,75, ав. L = 4,5 ± 0,65 мкм, ав. B = 2,2 ± 0,22 мкм, ав. Q = 2,02 ± 0,30, гладенькі, еліпсоподібні, видовжено-еліпсоподібні, циліндрично-еліпсоподібні, безбарвні, неамілоїдні (рис. 4,А). Клітини рецептакула псевдопаренхіматозні, безбарвні, округлі, тонкостінні, 10–35 мкм у діам. (рис. 4,В). Верхній шар перидію складається з безбарвних (в КОН жовтих) циліндричних гіф до 6 мкм завтов., з пряжками (рис. 4,С). Слизивий шар перидію складається з тонких безбарвних циліндричних гіф з пряжками, до 2 мкм завтов., занурених у слиз (рис. 4,Д).



Рис. 3. Плодові тіла *Lysurus sphaerocephalum* (KW-M71480). А: загальний вигляд; В: поздовжній розріз рецептакула; С: фертильна частина рецептакула. Масштабна шкала: 1 см

Fig. 3. Fruit bodies of *Lysurus sphaerocephalum* (KW-M71480). A: general appearance; B: longitudinal section of receptacle; C: fertile part of receptacle. Bars: 1 cm

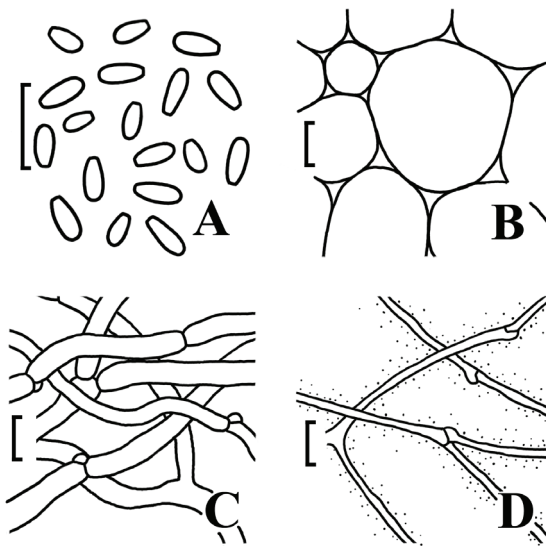


Рис. 4. Мікроскопічні структури *Lysurus sphaerocephalum* (KW-M71480). А: спори; В: клітини рецептакула; С: гіфи зовнішнього шару перидію; D: гіфи слизистого шару перидію. Масштабна шкала: 10 мкм

Fig. 4. Microscopic structures of *Lysurus sphaerocephalum* (KW-M71480). A: spores; B: cells of receptacle; C: hyphae of the outer layer of peridium; D: hyphae of the gelatinose layer of peridium. Bars: 10  $\mu$ m

Плодові тіла розвиваються поодинокі або маленькими групами на ґрунті (гриб належить до гумусових сапротрофів), у парках. Ймовірно, поки що рідкісний, на даний момент знайдений в Україні лише в кількох локалітетах. Плодові тіла трапляються у червні–липні.

**Досліджений зразок.** Миколаївська обл., м. Миколаїв, парк "Ліски", насадження *Pinus sylvestris* L. та *Morus nigra* L. з підліском із *Amorpha fruticosa* L., N 46°57'03.5", E 31°56'47.4", 19.06.2021 (KW-M71480), збір. О.М. Балагура.

**Інші місцезнаходження в Україні.** Миколаївська обл., м. Миколаїв, парк "Ліски", близько 50 м західніше основного місцезнаходження, 24.06.2021 (О.М. Балагура, візуальне спостереження). Херсонська обл., м. Нова Каховка, 05.07.2021 (О. Найдьонova, візуальне спостереження), Олешківський р-н, без точних даних, 07.07.2021 (В. Усенко, візуальне спостереження).

**Загальне поширення**<sup>1</sup>. Європа: Україна. Північна Америка: Мексика, Нікарагуа, США. Південна Америка: Аргентина, Бразилія, Венесуела (de Toledo, 1995; Cortez et al., 2011; Hernández Caffot et al., 2018; Kuo, 2019c; <https://mycoportal.org/portal/taxa/index.php?taxon=279534&taxauthid=1>).

Найближчим до *L. sphaerocephalum* видом є *L. periphragmoides*. Основні його відмінності від *L. sphaerocephalum* наведені в табл. 1. Зразки з України морфологічно досить добре відповідають ознакам *L. sphaerocephalum*, але мають скоріше помаранчеве, аніж червонувате забарвлення, проте такі кольори цілком потрапляють у діапазон мінливості цього виду згідно з літературними даними (Hernández Caffot et al., 2018). Ще один близький вид, *L. habungianus* G.Gogoi & V.Parkash, описаний з Індії, дуже схожий на *L. periphragmoides*, але відрізняється наявністю добре помітних шипоподібних виростів на фертильній частині рецептакула (Gogoi, Parkash, 2015).

## Висновок

Вочевидь, ми маємо справу з адвентивними у нашій країні видами. На прикладі інших представників родини *Phallaceae*, особливо *Clathrus archeri* (Berk.) Dring та *Mutinus ravenelii* (Berk. & M.A.Curtis) E.Fisch., ми вже переконалися, що, потрапивши на територію України, такі види нерідко досить швидко починають розповсюджуватися та займати нові площі (Heluta, Zyukova, 2018, 2019). Подібний розвиток подій з досить великою впевненістю можна прогнозувати і для *Lysurus sphaerocephalum*. Вже зараз у м. Миколаїв відомо щонайменше два місцезростання цього виду. Більш того, гриб спостерігали і в Херсонській обл., що явно свідчить про його поступове розповсюдження на півдні України. Поки що важко передбачити, наскільки *L. sphaerocephalum* зможе поширитися в нашій країні. Проте враховуючи, що більшість його знахідок у Південній та Північній Америці приурочені до регіонів з помірним (і досить посушливим) кліматом, цілком ймовірно, що з часом цей вид стане звичним, щонайменше на території злакового степу України.

<sup>1</sup> Точне поширення цього виду поки що важко з певністю встановити через плутанину з *Lysurus periphragmoides*. Ми наводимо лише ті країни, де вдалося з певністю підтвердити знахідки саме *L. sphaerocephalum* (наприклад, є фото плодових тіл).

Щодо *L. mokusin*, то враховуючи його рідкісність в Європі, він навряд чи стане звичайним в Україні. Проте його знахідка в нашій степовій зоні (решта європейських локалітетів розташовані на узбережжі Середземного моря) свідчить про потепління клімату Північного Причорномор'я. Поява ж відразу двох представників раніше невідомого в Україні роду свідчить про наростання тут змін у видовому складі грибів.

## Подяки

Автори щиро вдячні членам *Facebook*-спільноти за люб'язно надану інформацію: Ользі Мазур про знахідку *Lysurus mokusin*, а Олександрі Найдьоновій та Вікторії Усенко – за повідомлення про нові локалітети *L. sphaerocephalum* в Україні.

## Список посилань

- Calonge F.D. 1998. *Gasteromycetes, I. Lycoperdales, Nidulariales, Phallales, Sclerodermatales, Tulostomatales*. Madrid, Berlin, Stuttgart: J. Cramer, 271 pp.
- Chen G., Zhang R.-R., Liu Y., Sun W.-B. 2014. Spore dispersal of fetid *Lysurus mokusin* by feces of mycophagous insects. *Journal of Chemical Ecology*, 40: 893–899. <https://doi.org/10.1007/s10886-014-0481-6>
- Cibot P.-M. 1775. Descriptio Phalli quinquaguli seu fungi Sinensium Mo-ku-sin. *Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*, 19: 1–373.
- Cortez V.G., Baseia I.G., Silveira R.M.B. 2011. Gasteroid mycobiota of Rio Grande do Sul State, Brazil: *Lysuraceae* (Basidiomycota). *Maringá*, 33(1): 87–92. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v33i1.6726>
- de Toledo L.D. 1995. *Gasteromycetes (Eumycota)* del Centro y Oeste de la Argentina. II. Orden *Phallales*. *Darwiniana*, 33(1–4): 195–210.
- Dring D.M. 1980. Contributions towards a rational arrangement of the Clathraceae. *Kew Bulletin*, 35(1): 1–96. <https://doi.org/10.2307/4117008>
- Fries E.M. 1823. *Systema Mycologicum*, 2(2). Lund: Officina Berlingiana, pp. 275–620.
- Garibova L.V. 1978. *Mikologiya i fitopatologiya*, 12(6): 474–475. [Гарібова Л.В. 1978. Новый для территории СССР вид гастеромицета – *Lysurus granderi* Berk. *Микология и фитопатология*, 12(6): 474–475].
- García Rollán M. 1980. *Lysurus gardneri* Berk., un hongo raro en España. *Boletín de Sociedad Micologica Castellana*, 5: 75–77.

- GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. 2021. (Accessed 20 July 2021). <https://doi.org/10.15468/39omei>
- Gogoi G., Parkash V. 2015. *Lysurus habungianus* sp. nov. (Phallaceae) – A new stinkhorn fungus from India. *Current Research in Environmental & Applied Mycology*, 5(3): 248–255. <https://doi.org/10.5943/cream/5/3/7>
- Heluta V.P., Zyкова M.O. 2018. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(1): 137–142. [Гелюта В.П., Зикова М.О. 2018. Поширення в Україні *Clathrus archeri* (Phallales, Basidiomycota) – гриба, що має бути виключеним з Червоної книги України. *Український ботанічний журнал*, 75(1): 137–142]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.02.137>
- Heluta V.P., Zyкова M.O. 2019. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(2): 152–161. [Гелюта В.П., Зикова М.О. 2019. Поширення в Україні деяких видів Phallales (Basidiomycetes), включених до Червоної книги України. *Український ботанічний журнал*, 76(2): 152–161]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.02.152>
- Hernández Caffot M.L., Hosaka K., Domínguez L.S., Urcelay C. 2018. Molecular and morphological data validate the new combination of *Lysurus sphaerocephalum* from Argentina, with some additional records on Phallales (Agaricomycetes). *Mycologia*, 110(2): 419–433. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1456834>
- Kalynets-Mamchur Z.I. 2011. *Reference dictionary on algology and mycology*. Lviv: Ivan Franko National University of Lviv, 399 pp. [Калинець-Мамчур З.І. 2011. *Словник-довідник з альгології та мікології*. Львів: Львівський національний університет імені Івана Франка, 399 с.].
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. 2008. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*, 10<sup>th</sup> ed. Wallingford: CAB International, 771 pp.
- Kluzak Z. 1974. *Lysurus gardneri*, a new record for Czechoslovakia. *Česká Mykologie*, 28(3): 181–184.
- Kuo M. 2019a. *Lysurus mokusin*. Available at: [http://www.mushroomexpert.com/lysurus\\_mokusin.html](http://www.mushroomexpert.com/lysurus_mokusin.html) (Accessed 20 July 2021).
- Kuo M. 2019b. *Lysurus periphragmoides*. Available at: [http://www.mushroomexpert.com/lysurus\\_periphragmoides.html](http://www.mushroomexpert.com/lysurus_periphragmoides.html) (Accessed 06 July 2021).
- Kuo M. 2019c. *Lysurus species 01*. Available at: [http://www.mushroomexpert.com/lysurus\\_species\\_01.html](http://www.mushroomexpert.com/lysurus_species_01.html) (Accessed 06 July 2021).
- Liu B. 1984. The Gasteromycetes of China. *Beihefte zum Nova Hedwigia*, 76: 1–235.
- Nonis U. 1979. *Lysurus mokusin* in Italia. *Micologia Italiana*, 8(2): 39–41.
- Pegler D.N., Læssøe T., Spooner B.M. 1995. *British Puffballs, Earthstars and Stinkhorns. An account of the British gasteroid fungi*. Kew: Royal Botanic Gardens, 255 pp.
- Persoon C.H. 1801. *Synopsis Methodica Fungorum*, vol. 2. Göttingen: Apud H. Dieterich, 706 pp.
- Sarasini M. 2005. *Gasteromiceti epigei*. Trento: Associazione Micologica Bresadola, 406 pp.
- Schlechtendal von D.F.L. 1861–1862. Eine neue Phalloidee, nebst Bemerkungen über die ganze Familie derselben. *Linnaea*, 31: 101–194.
- Рекомендує до друку В.П. Гелюта

Придюк М.П., Балагура О.М. 2021. **Перші в Україні знахідки представників роду *Lysurus* (Phallaceae, Basidiomycota)**. *Український ботанічний журнал*, 78(6): 399–406.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна: М.П. Придюк; пр. Центральний 171, Миколаїв 54003, Україна: О.М. Балагура.

**Реферат.** Наводиться інформація про першу в Україні знахідку двох представників роду *Lysurus* (Phallaceae, Phallales). *Lysurus mokusin* походить з Південно-Східної Азії і на сьогодні є рідкісним у Європі. *Lysurus sphaerocephalum* трапляється в Північній та Південній Америці і тут вперше наводиться як для України, так і для Європи загалом. Ці види є вочевидь адвентивними в Україні, а їхня поява, скоріш за все, є свідченням потепління клімату. У статті наведено повний опис плодових тіл (як макро-, так і мікроскопічних деталей будови) обох зібраних видів, охарактеризовані їхні місцезнаходження та надана інформація про розповсюдження цих грибів у нашій країні та світі. Описані їхні відмінності від близьких видів (*L. cruciatus*, *L. periphragmoides*). Стаття проілюстрована оригінальними світлинами та рисунками.

**Ключові слова:** адвентивний вид, гумусовий сапротроф, Європа, нова знахідка, степова зона, Україна, *Lysurus cruciatus*, *L. periphragmoides*, Phallales, Simblum



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.407>

## Внутрішньовидова таксономія *Muscari botryoides* s. l. (*Asparagaceae* s. l. / *Hyacinthaceae* s. str.): історія досліджень, синонімія

Світлана В. БОЙЧУК , Василь В. БУДЖАК\* 

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, вул. Федьковича 11, Чернівці 58022, Україна

**Abstract.** *Muscari botryoides* (L.) Mill. s. l. (*Asparagaceae* s. l. / *Hyacinthaceae* s. str.) is a taxonomically complicated species (or a species aggregate) with a high level of intraspecific polymorphism. Since it has been taxonomically established, a large number of taxa of different ranks have been identified for various regions of Europe, such as *Muscari lelievrei* Boreau, *M. motelayi* Foucaud – for France, *M. transsilvanicum* Schur – for Romania, *Botryanthus kernerii* Marches., *Muscari longifolium* Rigo – for Italy, *M. botryoides* subsp. *hungaricum* Priszter – for Hungary, *M. botryoides* var. *podolicum* Zapal., *M. carpaticum* Racib. and *M. pocuticum* Zapal. – for Ukraine. The article provides a brief overview of the main publications on intraspecific taxonomy of *M. botryoides*. A list of selected synonyms (mainly taxa mentioned for the flora of Ukraine) of the species is provided. It is noted that the intraspecific taxonomy of *M. botryoides* remains unresolved in many aspects.

**Keywords:** heterotypic synonyms, homotypic synonyms, *Muscari botryoides*, subspecies, varieties

**Article history.** Submitted 21 July 2021. Revised 07 December 2021. Published 31 December 2021

**Citation.** Boichuk S.V., Budzhak V.V. 2021. Intraspecific taxonomy of *Muscari botryoides* s. l. (*Asparagaceae* s. l. / *Hyacinthaceae* s. str.): history of research and synonymy. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(6): 407–413. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.407> [In Ukrainian].

**Affiliation.** Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, 11 Fedkovych Str., Chernivtsi 58022, Ukraine: S.V. Boichuk, V.V. Budzhak.

\*Corresponding author (e-mail: [budzhakv@gmail.com](mailto:budzhakv@gmail.com))

### Вступ

*Muscari botryoides* (L.) Mill. (*Asparagaceae* Juss.) здебільшого розглядається як середньо-південноєвропейський вид, загальний природний ареал якого охоплює Центральної та Південно-Східної Європи, а також, ймовірно, країни Кавказу. У деяких регіонах природний статус виду лишається спірним, оскільки не завжди можливо розрізнити природні (аборигенні) та здичавілі (натуралізовані) популяції. У межах природного ареалу вид включений до Червоних книг або охоронних списків Австрії (Niklfeld, Schratt-Ehrendorfer, 1999), Німеччини (Metzing et al., 2018), Угорщини (Somlyay, 2007), Швейцарії (Bornand et al., 2016), Франції (IUCN France, FCBN, AFB & MNHN, 2018). У Північній Америці *M. botryoides* тривалий час вирощувався в культурі, а згодом натуралізувався і в певних регіонах

навіть є інвазійним, заселяючи галявини, старі поля, ліси, порушені ділянки і культурні фітоценози (Rejmánek, Randall, 1994; Weakley, 2012; Beam et al., 2019). В Україні *M. botryoides* перебуває на північно-східній межі природного ареалу, включений до третього видання "Червоної книги України" (Kish, Andryk, 2009) з природоохоронним статусом "зникаючий"; відомий із Закарпатської, Чернівецької та Івано-Франківської областей (Boichuk, 2019).

Для *Muscari botryoides* характерний високий рівень внутрішньовидового поліморфізму – гербарні зразки, зібрані з різних частин ареалу, відрізняються за розмірами вегетативних та генеративних органів, кількістю листків, забарвленням квіток тощо. У зв'язку з цим окремі вчені розглядали цей вид як комплекс вікаруючих таксонів різних рангів (види або внутрішньовидові таксони), які відрізняються

© 2021 S.V. Boichuk, V.V. Budzhak. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

за поширенням, морфологією та каріологією (Kricsfalusy, 1999). Проте питання систематичного положення деяких з цих таксонів і досі лишаються дискусійними. Метою цієї статті є огляд та узагальнення основних літературних даних щодо внутрішньовидової диференціації та синонімії *M. botryoides*.

### Гомотипні синоніми *M. botryoides*

У праці *Species Plantarum* (1753) Карл Лінней описав з території Італії ("*Habitat in Italia*") вид *Hyacinthus botryoides* L. з таким діагнозом: "HYACINTHUS corollis globosis uniformibus, folliis canaliculato-cylindricis" [Гіацинт з оцвітиною зростою, округлої форми, з листками циліндрично-жолобчастими] (Linnaeus, 1753: 318). Філіп Міллер у восьмому виданні *The Gardeners Dictionary* (1768) включив його до складу роду *Muscari* Mill. й зазначив, що *M. botryoides* представлений кількома різновидами з синіми, білими та попелястими квітками, які ростуть на полях та у виноградниках Франції, Італії, Німеччини (Miller, 1768). Рафінеск (Rafinesque, 1840: 124) у *Autikon botanikon* запропонував включити *H. botryoides* L. до нового роду *Eubotrys* Raf. під назвою *Eubotrys arvensis* Raf. (nom. illeg.). У 1843 р. Кунт (Kunth, 1843: 311) виділив новий рід *Botryanthus* Kunth та включив до його складу *M. botryoides* під назвою *Botryanthus vulgaris* Kunth (nom. illeg.). У протолозі автор повідомив про наявність різновидів із синіми, блідо-синіми, рожевими та білими квітками, які ростуть на луках та пагорбах Середньої Європи. У праці *The Genera of Plants* Солсбері (Salisbury, 1866) запропонував включити *M. botryoides* до монотипного роду *Botryphile* (L.) Salisb. (Salisbury, 1866: 25).

Відмінності в поглядах ботаніків на систематичне положення *M. botryoides* призвели до виникнення великої кількості гомотипних синонімів.

### Внутрішньовидова таксономія та гетеротипна синонімія *M. botryoides*

Питання внутрішньовидової диференціації *M. botryoides* складне та суперечливе. Про наявність зразків із різним забарвленням квіток повідомляли ще Міллер (Miller, 1768) та Кунт (Kunth, 1843).

Першу спробу розділити *M. botryoides* зробив Боро (A. Boreau), описавши новий вид – *Muscari lelievrei* Boreau, який росте на території Франції та

відрізняється від типового *M. botryoides* щільнішим суцвіттям, попелястим забарвленням квіток та раннім цвітінням (Boreau, 1846: 29). У 1870 р. Бейкер (J.G. Baker) виділив різновид *Muscari botryoides* var. *lelievrei* (Boreau) Baker (Baker, 1870: 418), а у 1890 р. Ріхтер (K. Richter) наводить його в ранзі підвиду – *Muscari botryoides* subsp. *lelievrei* (Boreau) K.Richt. (Richter, 1890: 227). Гарбарі (F. Garbari) за результатами ревізії італійських видів *Muscari* повторно надає цьому таксону статус підвиду і відзначає, що *M. botryoides* subsp. *lelievrii* (Boreau) Garbari (ізонім) також трапляється на території Тоскани. В описі до виду автор вказав, що зібрані зразки відрізняються від типових представників італійських *Muscari* лінійно-ланцетними листками, ширина яких становить 4–8 мм, а довжина в 1–2 рази перевищує довжину стебла (Garbari, 1984: 154).

Фуко (M.J. Foucaud) у 1891 р. описав з території Франції ще один вид – *Muscari motelayi* Foucaud (Foucaud, 1891: 230). Згодом Фурньє (P.V. Fournier) наводить його у ранзі різновиду – *Muscari botryoides* var. *motelayi* (Foucaud) P.Fourn. (Fournier, 1935: 178). Пізніше Кергелен (Kerguelen et al., 1987) включив *M. motelayi* до складу комплексу *M. botryoides* у ранзі підвиду. На думку автора, ключовими ознаками, які відрізняють *M. botryoides* subsp. *motelayi* (Foucaud) Kerguelen від інших представників комплексу є лінійні листки, зів'ялі при верхівці, ширина яких становить 3–5 мм, а довжина в 2–4 рази перевищує довжину стебла (Kerguelen et al., 1987: 130).

У 1853 р. Шур (F. Schur) вперше наводять для Трансільванії (нинішня територія Румунії) *Muscari transsilvanicum* Schur: "Fol. 2–3, planis, antice latioribus erectis, scapo brevioribus, florib. parvis ovatis laxe spicatis" [Листків 2–3, плоскі, широкі, прямостоячі, квітконос коротший за листки, квітки дрібні, яйцеподібні, зібрані у рихлий колос] (Schur, 1853: 76). Детальніше автор описав вид у праці *Enumeratio plantarum Transsilvaniae* (Schur, 1866), вказавши, що він відрізняється від інших представників роду *Muscari* не лише морфологічними ознаками, а ще й характером місцезростань та ареалом (Schur, 1866: 676). Ашерсон (P. Ascherson) та Гребнер (P. Graebner) у *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora* (Ascherson, Graebner, 1905) включили *M. transsilvanicum* до складу *M. botryoides* s. l. у ранзі різновиду. Автори зазначили, що *Muscari botryoides* var. *transsilvanicum* (Schur) Asch. & Graebn. відрізняється від типових представників комплексу дрібнішими розмірами вегетативних і генеративних органів і темно-синім



забарвленням оцвітини; зростає на трав'яних схилах та у чагарниках Трансильванії, Боснії та Герцеговини (Ascherson, Graebner, 1905: 273). У 1964 р. Шоо (R. Soó) наводить *M. transsilvanicum* у ранзі підвиду *M. botryoides* (Soó, 1964: 376). У *Flora Republicii Socialiste Romania* Захаріаді (C. Zahariadi) згадує *M. transsilvanicum* лише як синонім до *M. botryoides* (Zahariadi, 1966), а Шпета (F. Speta) у 1994 р. наводить його як окремий вид (Speta, 1994).

У 2006 р. угорські ботаніки (Somlyay et al., 2006) опублікували статтю, присвячену морфометричному та цитологічному аналізу румунських та угорських популяцій *M. botryoides*. Автори дійшли висновку, що морфологічні ознаки, за допомогою яких розрізняють підвиди *M. botryoides*, залежать від погодних умов, фенофази та онтогенетичного стану досліджуваних особин, тому не можуть бути використані для чіткої ідентифікації таксонів. Зокрема, форма листків сильно залежить від умов зимівлі (температури, кількості опадів, товщини снігового покриву), а відмінності за шириною листків та довжиною чашолистків достовірно можна визначити лише статистичними методами, що унеможливує ідентифікацію підвиду в польових умовах. Згідно з результатами цитологічних досліджень, зібрані в Румунії зразки (Sibiu-Gușterița: *locus classicus* для *M. transsilvanicum* Schur), є диплоїдними ( $2n = 18$ ), а їхній каріотип складається із двох пар довгих акроцентричних хромосом (на одній з яких зазвичай розміщені невеликі супутники на кінці коротких плечей), трьох пар середніх субмета-метацентричних хромосом і чотирьох пар коротких метацентричних хромосом. Проте для типового *M. botryoides* характерний тетраплоїдний набір хромосом ( $2n = 36$ ), який містить чотири пари великих акроцентричних хромосом (на двох з них зазвичай можна спостерігати невеликі супутники на кінці коротких плечей), 6 пар середніх субмета-метацентричних хромосом і 8 пар малих більш-менш метацентричних хромосом. У зв'язку з цим автори зробили висновок, що *M. transsilvanicum* варто все ж таки розглядати в ранзі виду, який відрізняється від *M. botryoides* ареалом та каріотипом (Somlyay et al., 2006).

У 1882 р. Марчесетті (C. de Marchesetti) описав новий вид – *Botryanthus kernerii* Marches., *locus classicus* якого знаходиться в районі Рояно поблизу Трієста (Італія) (Marchesetti, 1882: 266). Німан (Nyman, 1890: 307) у *Conspectus florum Europaeae* навів його як *Botryanthus vulgaris* var. *kernerii* (Marches.) Nyman. Цього ж року Ріхтер

(Richter, 1890: 227) розглядає його у ранзі підвиду *Muscari botryoides* subsp. *kernerii* (Marches.) K.Richt. Ф'йорі (A. Fiori) та Паолетті (G. Paoletti) також згадують описаний Ріхтером підвид (Fiori, Paoletti, 1896), а у *Flora Europaea* (1980) він наводиться як різновид *M. botryoides* (Davis, Stuart, 1980).

Гарбарі (Garbari, 1966, 1984), проаналізувавши хорологічні, морфологічні та цитологічні особливості *M. kernerii* зробив висновок, що це чітко диференційований, самостійний вид, який відрізняється від *M. botryoides* рівнем плоідності (*M. kernerii* – диплоїд,  $2n = 18$ ), будовою каріотипу (у *M. kernerii* сателіти розміщуються на першій, а не на другій парі хромосом, а третя пара набагато довша ніж у *M. botryoides*) та загальним поширенням (ареал починається від Трієсту в Італії, проходить через Боснію та Герцеговину і простягається аж до гірського хребта Тайгет на півдні півострова Пелопоннес у Греції).

У роботі, присвяченій дослідженню хромосомного набору грецьких представників роду *Muscari*, зауважено, що відмінності в будові каріотипу *M. kernerii* та *M. botryoides* можуть бути спричинені використанням різних методів попередньої обробки хромосом при дослідженні, а не структурними перебудовами (Karlén, 1984).

Шпета (Speta, 1994) зазначив, що *M. kernerii* морфологічно дуже схожий до *M. transsilvanicum* і відрізняється від нього лише шириною листків, що може бути зумовлено особливостями ґрунту, на якому ростуть рослини. Інші автори також зауважили, що різниця між *M. kernerii* та *M. transsilvanicum* відносно незначна (Somlyay et al., 2006). Незважаючи на це, у флористичних списках Італії 2005 та 2018 рр. *M. kernerii* наведений як окремий вид (Soldano, 2005; Bartolucci et al., 2018).

У 1905 р. Ріго (G. Rigo) описав вид *Muscari longifolium* Rigo, який, як вважав автор, поширений в Італії в межах Південно-Східного передгір'я Альп. У протокозі автор відзначив, що вид може бути проміжною формою між типовим *M. botryoides* та *M. kernerii*, але відрізняється від обох довгими лінійними листками та проліферуючими цибулинами (Untchuy et al., 1905: 152). Згодом *M. longifolium* було надано ранг підвиду у складі *M. botryoides* s. l.; при цьому було зазначено, що для нього характерні лінійні листки (3–5 мм шириною, у 3–4 рази довші за стебло), які в'януть біля верхівки (Pitschmann, Reisigl, 1965: 49). У *Flora Europea* (Davis, Stuart, 1980) таксон наводиться у ранзі різновиду *M. botryoides* з Північної

Італії; у роботах Гарбарі, а також у флористичних списках Італії 2005 та 2018 рр. – у ранзі підвиду (Garbari, 1984; Frattini et al., 1996; Soldano, 2005; Bartolucci et al., 2018).

Прістер (Priszter, 1972: 46) наводить для Угорщини *M. botryoides* subsp. *hungaricum* Priszter з таким діагнозом: "Inflorescentia valde laxiflora (non compacta), ideo axis et pedunculi bene observari possunt; pedunculi florum fertilium 3 (–3,5) mm longi, floribus aequales vel subaequales; folia erecta; florendi tempore 20–25 cm longa et 4–6 mm lata". Шпета (Speta, 1994) згодом встановив, що для *M. botryoides* subsp. *hungaricum* властивий диплоїдний набір хромосом ( $2n = 18$ ), а інші автори (Somlyay et al., 2006) виявили, що каріотип *M. botryoides* subsp. *hungaricum* ідентичний каріотипу зразків, зібраних у *locus classicus* *M. transsilvanicum*. У зв'язку з цим вчені зробили висновок про недоцільність відокремлення *M. botryoides* subsp. *hungaricum* від *M. transsilvanicum*.

Крім таксонів, описаних вище, зі складу комплексу *Muscari botryoides* у різний час виділяли: *M. hymenophorum* Heldr. ex Boiss. (1859), *M. polyphyllum* Schur (1866), *M. inodorum* Montandon (1868), *Botryanthus boraeanus* Jord. & Fourr. (1870), *B. festinus* Jord. & Fourr. (1870), *B. heldreichii* Jord. & Fourr., (1870), *Muscari pocuticum* Zapał. (1906), *M. carpaticum* Racib. (1919) тощо. Проте у *World Checklist of Asparagaceae* (Govaerts et al., 2021) *M. botryoides* наведено у широкому розумінні, а всі згадані вище назви таксонів, які утворились у результаті спроб розділити *M. botryoides*, наводяться як гетеротипні синоніми.

## Представники *Muscari botryoides* s. l. на території України

Літературні джерела містять відомості про зростання на території України *M. botryoides* var. *podolicum* Zapał., *M. pocuticum* Zapał. (Zapałowicz, 1906), *M. carpaticum* Racib. (Raciborski, 1919) та *M. botryoides* subsp. *transsilvanicum* (Schur) Soó. (Kricsfalusy, 1999, 2002).

Наприкінці XIX ст. Вагнер (L. Vagner) вперше виявив на території Закарпаття *M. botryoides*. Гербарні зразки, зібрані вченим, зберігаються у гербаріях Відня (W), Будапешту (BP), Братислави (SAV), Клужу (CL), Кракова (KRAM) та Брно (BRNU) (Kricsfalusy, 2002). У 1923 р. Маргіттай (Marhittay, 1923) припустив, що зразки, зібрані Вагнером, належать до *M. transsilvanicum* ("В кустарникахъ коло Буштъны

(W.) не видѣль это растеніе. Если Вагнеръ собираль его, тогда это растеніе было въ Транссилваніи ростущее *Muscari transsilvanicum* Schur"). У 1980-х роках Крічфалушій та Дашко вперше з часів Вагнера підтвердили зростання *M. botryoides* на території Закарпаття. За результатами морфологічного та каріологічного аналізу вчені дійшли висновку, що популяції з Закарпаття належать до *M. botryoides* subsp. *transsilvanicum* (Kricsfalusy, 1999, 2002). У Червоній книзі України (2009) *M. botryoides* subsp. *transsilvanicum* наводиться лише як синонім типового *M. botryoides* (Kish, Andryk, 2009). Проте вже у 2016 р. Кіш, досліджуючи каріотипи однодольних цибулинних видів флори Закарпаття, наводить *Muscari transsilvanicum* у ранзі окремого виду (Kish, 2016).

У 1906 р. Запалович (H. Zapałowicz) описав новий, ймовірно ендемічний для Прикарпаття таксон *M. pocuticum* Zapał. та виділив подільський різновид *M. botryoides* var. *podolicum* Zapał., поширений в Чернівецькій та Тернопільській областях. Автор зазначив, що *M. pocuticum* відрізняється від типового *M. botryoides* довжиною стебла, формою листків, забарвленнями та формою оцвітини (Zapałowicz, 1906: 164). Описуючи *M. botryoides* var. *podolicum*, Запалович припустив, що він виокремився від культурних рослин і натуралізувався в природі. Згідно з протологом, різновид відрізняється від *M. botryoides* більшими цибулинами, довгими стеблами та широколінійними, жилкуватими, дрібношорсткими листками (Zapałowicz, 1906: 165).

Через деякий час з околиць Львова був описаний *M. alpinum* Szafer ex Racib. (= *M. transsilvanicum* var. *alpinum* Schur) (Raciborski, 1910: 739). У *Flora Polska* (Raciborski, 1919: 137) вид наводиться як *M. carpaticum* Racib., який зрідка трапляється на полонинах Буковини, й відрізняється від *M. botryoides* тупими при основі, жолобчастими листками з вісьмома жилками, майже завжди коротшими за стебло, меншою кількістю квіток у суцвітті (6–12), повислими квітконіжками блакитного кольору та білими дрібними чашолистками. У "Флорі УРСР" Є.І. Бордзіловський навів для України таксони, описані Запаловичем та Раціборським, з приміткою про необхідність їхнього подальшого вивчення (Bordzilovskyi, 1950). У "Флорі Європейської частини ССРСР" (Mordak, 1979), "Визначнику вищих рослин України" (Myakushko, Dobrochaeva, 1987) та "Червоній книзі України" (Kish, Andryk, 2009) ці таксони наведені лише як синоніми *M. botryoides*,

а Крічфалушій (Kricsfalusy, 1999) зазначав, що вони морфологічно дуже схожі до карпатського *M. botryoides* subsp. *transsilvanicum*.

За нашими уявленнями, номенклатурне цитування для *Muscari botryoides* та основна синоніміка цього виду (переважно стосовно рослин, що трапляються на території України) виглядають таким чином.

*Muscari botryoides* (L.) Mill., Gard. Dict. ed. 8: n.1. 1768.

**Basionym:** *Hyacinthus botryoides* L., Sp. Pl. 1: 318. 1753.

**Типус:** Linnean Society of London Herbarium (LINN), LINN-HL438-16 (lectotypus!) (<https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.linn-hl438-16>).

– *Muscari transsilvanicum* Schur, Verh. Mitth. Siebenbürg. Vereins Naturwiss. Hermannstadt 4: 76. 1853. ≡ *Muscari botryoides* (L.) Mill. var. *transsilvanicum* (Schur) Asch. & Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. 3: 273. 1905. ≡ *Muscari botryoides* (L.) Mill. subsp. *transsilvanicum* (Schur) Soó, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 10: 376. 1964.

– *Muscari polyphyllum* Schur, Enum. Pl. Transsilv.: 676. 1866.

– *Muscari botryoides* (L.) Mill. var. *podolicum* Zapal., Consp. Fl. Gallic. Crit. 1: 165. 1906; Bordzilovskiy, Fl. URSS [Флора УРСР] 3: 234. 1950.

– *Muscari pocuticum* Zapal., Consp. Fl. Gallic. Crit. 1: 164. 1906; Bordzilovskiy, Fl. URSS [Флора УРСР] 3: 235. 1950.

– *Muscari alpinum* Szafer ex Racib., Kosmos (Lvov) 35: 739. 1910.

– *Muscari carpaticum* Racib. in Szafer, Fl. Polska 1: 137. 1919; Bordzilovskiy, Fl. URSS [Флора УРСР] 3: 234. 1950.

– *Muscari botryoides* (L.) Mill. subsp. *hungaricum* Priszter, Bot. Közlem. 59: 46. 1972.

## Висновки

У сучасній ботанічній літературі й досі немає одностайної думки або детально обґрунтованої концепції щодо внутрішньовидової диференціації групи (поліморфного виду або видового комплексу) *M. botryoides* s. l. Зі складу *M. botryoides* було виділено більше десяти видів, які в наш час здебільшого розглядаються в ранзі підвидів чи різновидів, або ж як синоніми. Більшість спроб розділити *M. botryoides* ґрунтувались на хорологічних та морфологічних даних. Морфологічні ознаки *M. botryoides* сильно залежать від погодних умов, фенофази

Український ботанічний журнал, 2021, 78(6)

та онтогенетичного стану, в яких перебувають досліджувані рослини, тому навряд чи можуть бути використані для однозначної ідентифікації таксонів, а особливо таксонів видового рангу. У зв'язку з цим, на сьогодні *M. botryoides* найчастіше розглядається у широкому розумінні – як один поліморфний вид, а виділені з нього таксони здебільшого вважають синонімами. Проте каріологічні дослідження показали, що деякі представники комплексу *M. botryoides* s. l. мають диплоїдний набір хромосом, в той час як типовий *M. botryoides* є тетраплоїдом. На нашу думку, *M. botryoides* subsp. *transsilvanicum* та *M. kernerii*, які відрізняються від типового *M. botryoides* не лише морфологічно, а й каріологічно, варто наводити в ранзі окремих таксонів, а для однозначних висновків щодо внутрішньовидової диференціації *M. botryoides* необхідні комплексні порівняльні каріологічні та молекулярно-генетичні дослідження усіх зазначених таксонів на теренах усього природного ареалу.

## Список посилань

- Ascherson P., Graebner P. 1905. *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora*, vol. 3. Leipzig: W. Engelmann, 934 pp.
- Baker J.G. 1870. A revision of the genera and species of herbaceous capsular gamophyllous *Liliaceae*. *Journal of the Linnean Society. Botany*, 11: 349–436.
- Bartolucci F., Peruzzi L., Galasso G., Albano A., Alessandrini A., Ardenghi N.M.G., Astuti G., Bacchetta G., Ballelli S., Banfi E., Barberis G., Bernardo L., Bouvet D., Bovio M., Cecchi L., Pietro Di.R., Domina G., Fascetti S., Fenu G., Festi F., Foggi B., Gallo L., Gottschlich G., Gubellini L., Iamonicò D., Iberite M., Jiménez-Mejías P., Lattanzi E., Marchetti D., Martinetto E., Masin R.R., Medagli P., Passalacqua N.G., Peccenini S., Pennesi R., Pierini B., Poldini L., Prosser F., Raimondo F.M., Roma-Marzio F., Rosati L., Santangelo A., Scoppola A., Scortegagna S., Selvaggi A., Selvi F., Soldano A., Stinca A., Wagensommer R.P., Wilhalm T., Conti F. 2018. An updated checklist of the vascular flora native to Italy. *Plant Biosystems*, 152(2): 179–303. <https://doi.org/10.1080/11263504.2017.1419996>
- Beam S.C., VanGessel M.J., Vollmer K.M., Flessner M.L. 2019. Grape hyacinth [*Muscari botryoides* (L.) Mill] control in a wheat-soybean rotation. *Weed Technology*, 33: 578–585. <https://doi.org/10.1017/wet.2019.29>
- Boichuk S.V. 2019. *Biological systems*, 11(1): 81–86. [Бойчук С.В. 2019. Поширення *Muscari botryoides* (*Asparagaceae*) в Україні. *Біологічні системи*, 11(1): 81–86]. <https://doi.org/10.31861/biosystems2019.01.081>

- Bordzilovskiy Ye.I. 1950. *Muscari*. In: *Flora URSS (Flora of the USSR)*, vol. 3. Eds M.V. Kotov, A.I. Barbarych. Kyiv: AN URSS, pp. 230–235. [Бордзіловський Є.І. *Muscari*. В кн.: *Флора УРСР*, т. 3. Ред. М.В. Котов, А.І. Барбарич. Київ: АН УРСР, с. 230–235].
- Boreau A. 1846. Notes sur quelques espèces de plantes françaises. *Bulletin Société industrielle de Maine-et-Loire*, 2: 29.
- Bornand C., Gygax A., Juillerat P., Jutzi M., Möhl A., Rometsch S., Sager L., Santiago H., Eggenberg S. 2016. *Rote Liste Gefäßpflanzen. Gefährdete Arten der Schweiz*. Bern: Bundesamt für Umwelt, Genf: Info Flora, 178 S.
- Davis P.H., Stuart D.C. 1980. *Muscari*. In: *Flora Europaea*, vol. 5. Eds T.G. Tutin et al. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 46–48.
- Fiori A., Paoletti G. 1896. *Flora analitica d'Italia*, vol. 1. Padova: Tipografia del Seminario, 607 pp.
- Foucaud M.J. 1891. Note sur une espèce nouvelle du genre *Muscari*. *Bulletin de la Société botanique de France*, 38: 230–232. <https://doi.org/10.1080/00378941.1891.10828569>
- Fournier P.V. 1935. *Les Quatre Flores de la France*, vol. 1. Poinson-les-Grancey, pp. 65–256 pp.
- Frattini S., Garbari F., Giordani A. 1996. Riaccamento di *Muscari longifolium* (Hyacinthaceae), elemento insubrico. Considerazioni biosistematiche e tassonomiche. *Informatore Botanico Italiano*, 28: 48–60.
- Garbari F. 1966. Contributo allo studio citologico dei *Muscari* italiani. *Caryologia*, 19(4): 419–428. <https://doi.org/10.1080/00087114.1966.10796233>
- Garbari F. 1984. Some karyological and taxonomic remarks on the Italian "*Muscari*" (*Liliaceae*). *Webbia*, 38(1): 139–164. <https://doi.org/10.1080/00837792.1984.10670304>
- Govaerts R., Zonneveld B.J.M., Zona, S.A. 2021. *World Checklist of Asparagaceae*. Available at: <http://wcp.science.kew.org/> (Accessed 29 January 2021).
- Karlen T. 1984. Karyotypes and chromosome numbers of five species of *Muscari* (*Liliaceae*). *Willdenowia*, 14: 313–320.
- Kerguélen M., Bosc G., Lambinon J. 1987. Données taxonomiques, nomenclaturales et chorologiques pour une révision de la flore de France. *Lejeunia*, 120: 130.
- Kish R.Ya., Andryk Ye.Y. 2009. *Muscari botryoides*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 143. [Кіш Р.Я., Андрик Є.Й. 2009. *Muscari botryoides*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 143].
- Kish R. 2016. Chromosome numbers of bulbous monocotyledons of the Transcarpathian flora (Ukraine). *Thaiszia*, 26 (1): 21–26.
- Kricsfalussy V.V. 1999. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University, Series Biology*, 6: 21–32. [Крічфалушій В.В. 1999. Критико-систематичний аналіз ефемероїдних геофітів (*Amaryllidales, Liliales*) флори Східних Карпат. *Науковий Вісник Ужгородського Університету. Серія Біологія*, 6: 21–32].
- Kricsfalussy V.V. 2002. Anthropogenic transformation of the flora and vegetation in relict habitats on the Tisza Plain (within Ukraine). In: *Anthropization and environment of rural settlements. Flora and vegetation. Proceedings of V International Conference*. Eds S.L. Mosyakin, M.V. Shevera. Kyiv, pp. 86–96.
- Kunth C. 1843. *Enumeratio plantarum omnium hucusque cognitarum: secundum familias naturales disposita, adjectis characteribus, differentiis et synonymis*, vol. 4. Stutgardiae et Tubingae [Stuttgart & Tübingen]: Sumtibus J.G. Cottae, 752 pp.
- Linnaeus C. 1753. *Species Plantarum*, vol. 1. Holmiae [Stockholm]: Impensis Laurentii Salvii, 560 pp.
- Marchesetti C. 1882. Due nuove specie di *Muscari*. *Bollettino della Società adriatica di scienze naturali in Trieste*, 7: 266–267.
- Marhittay A. 1923. *Nauchnyy zhurnal po estestvovedeniyu*, 4(1): 72–73. [Маргіттай А. 1923. Вносы к флоре Подкарпатской Руси. *Научный журнал по естествоведению*, 4(1): 72–73].
- Metzing D., Garve E., Matzke-Hajek G. 2018. Rote Liste und Gesamtartenliste der Farn- und Blütenpflanzen (Tracheophyta) Deutschlands. In: *Rote Liste der gefährdeten Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands*. Bonn: Naturschutz und Biologische Vielfalt, pp. 13–358.
- Miller Ph. 1768. *The Gardeners Dictionary*. 8<sup>th</sup> ed. London, 1332 pp.
- Mordak E.V. 1979. *Muscari*. In: *Flora partis europaeae URSS*, vol. 4. Ed. A.A. Fedorov. Leningrad: Nauka, pp. 253–255. [Мордак Е.В. 1979. *Muscari* Mill. В кн.: *Флора Европейской части СССР*, т. 4. Ред. А.А. Федоров. Ленинград: Наука, с. 253–255].
- Myakushko T.Ya., Dobrochaevam D.N. 1987. *Muscari*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy* (Determinant of higher plants of Ukraine). Ed. Yu.N. Prokudin. Kyiv: Naukova Dumka, p. 398. [Мякушко Т.Я., Доброчаева Д.Н. 1987. *Muscari* Mill. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Ред. Ю.Н. Прокудин. Киев: Наукова думка, с. 398].
- Niklfeld H., Schratt-Ehrendorfer L. 1999. Rote Liste gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta und Spermatophyta) Österreichs. 2. Fassung. In: *Rote Listen gefährdeter Pflanzen Österreichs. 2. Auflage. Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend und Familie*. Graz: Austria Medien Service, pp. 33–152.
- Nyman C.F. 1890. *Conspectus florae Europaeae. Supplementum II*. Örebro (Sueciae): Typis officinae Bohlinianae, 404 pp.
- Pitschmann H., Reisingl H., Schiechtl H. 1965. *Flora der Südalpen vom Gardasee zum Comerse*. Stuttgart: G. Fischer, 299 S.
- Priszter S.Z. 1972. Diagnoses plantarum nonnularum Hungariae IV. *Botanikai Közlemények*, 59: 45–46.
- Raciborski M. 1910. Rosliny polskie (№ 1–400). *Kosmos*, 35: 739–767.

- Raciborski M. 1919. *Muscari carpaticum*. In: *Flora Polska*. Eds M. Raciborski, W. Szafer. Kraków: Nakładem Akademji Umiejętności, p. 137.
- Rafinesque C.S. 1840. *Autikon botanikon: or botanical illustrations of 2500*. Philadelphia: Published by the author, 200 pp.
- Rejmánek M., Randall J.M. 1994. Invasive alien plants in California: 1993 summary and comparison with other areas in North America. *Madroño*, 41(3): 161–177.
- Richter K. 1890. *Plantae Europea. Enumeratio systematica et synonymica plantarum phaenogamicarum in Europa sponte crescentium vel mere inquilinarum*, vol. 1. Leipzig: W. Engelmann, 480 pp.
- Salisbury R.A. 1866. *The genera of plants*. London: J. Van Voorst, 157 pp.
- Schur F. 1853. *Sertum florum Transsilvaniae: sive enumeratio systematica omnium plantarum, quae in Transsilvania sponte crescunt et in usum hominum copiosius coluntur*. Hermannstadt: G. v. Closius, 94 pp.
- Schur F. 1866. *Enumeratio plantarum Transsilvaniae: exhiben, stirpes phanerogamas sponte crescentes atque frequentius cultas, cryptogamas vasculares, charceas, etiam muscos hepaticasque*. Vindobonae [Vienna]: Apud G. Braumhuller, 984 pp.
- Soldano A. 2005. *Muscari kernerii*. In: *An annotated checklist of the Italian vascular flora*. Eds F. Conti et al. Roma: Palombi e Partner S.r.l., p. 20.
- Somlyay L. 2007. *Muscari botryoides*. In: *Vörös Lista. A magyarországi edényes flóra veszélyeztetett fajai*. Ed. G. Király. Sopron: Sajat kiadás, p. 37.
- Somlyay L., Pinter I., Csontos P. 2006. Taxonomic studies of the *Muscari botryoides* complex in Hungary. *Folia Geobotanica*, 41: 213–228.
- Soó R. 1964. Species et combinationes novae florum Europae praecipue Hungariae II. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 10: 369–376.
- Speta F. 1994. Leben und Werk von Ferdinand Schur. *Stapfia*, 32, 334 S.
- UICN France, FCBN, AFB & MNHN. 2018. *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Flore vasculaire de France métropolitaine*. Paris, France, 31 p.
- Untch K., Beguinot A., Cricchiutti G., Gortany L.M., Pampanini R., Porta P., Rigo G., Fiori Adr., Camperio C., Mariani R., Traverso G.B., Ferro G., Vaccari L., Goiran A., Bicknell C., Mezzana N., Pollini L., Ceroni R., Sommier S., Guadagno M., Cavara F., Ponzo A. 1905. Schedae ad floram italicam exsiccatae. *Nuovo Giornale botanico italiano. Nuova serie*, 12(2): 141–217.
- Weakley A.S. 2012. *Flora of the Southern and Mid-Atlantic States*. Chapel Hill: UNC Herbarium, North Carolina Botanical Garden, 1225 p.
- Zahariadi C. 1966. *Muscari* Mill. In: *Flora Republicii Socialiste Romania*. Ed. E.I. Nyarady. București: Academia Republicii Socialiste România, 349–357 pp.
- Zapałowicz H. 1906. *Krytyczny przegląd roślinności Galicji*, vol. 1. Krakow: Nakładem Akademii Umiejętności, 296 S.

Рекомендує до друку Н.М. Шиян

Бойчук С.В., Буджак В.В. 2021. Внутрішньовидова таксономія *Muscari botryoides* s. l. (*Asparagaceae* s. l. / *Hyacinthaceae* s. str.): історія досліджень, синонімія. *Український ботанічний журнал*, 78(6): 407–413.

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, вул. Федьковича 11, Чернівці 58022, Україна

**Реферат.** *Muscari botryoides* (L.) Mill. – складний у таксономічному відношенні вид, який характеризується високим рівнем внутрішньовидового поліморфізму. З часу першоопису виду з його складу для різних регіонів Європи було виділено велику кількість таксонів різного рангу, наприклад: *Muscari lelievrei* Boreau, *M. motelayi* Foucaud – для Франції, *M. transsilvanicum* Schur – для Румунії, *Botryanthus kernerii* Marches., *M. longifolium* Rigo – для Італії, *M. botryoides* subsp. *hungaricum* Priszter – для Угорщини, *M. botryoides* var. *podolicum* Zapał., *M. carpaticum* Racib. та *M. pocuticum* Zapał. – для України. У статті подано стислий огляд основних наукових публікацій, присвячених систематиці *M. botryoides*. Наведено список основних синонімів виду (переважно тих назв, які застосовувалися до рослин флори України). Відмічено, що питання щодо внутрішньовидової систематики *M. botryoides* залишається недостатньо дослідженим.

**Ключові слова:** *Muscari botryoides*, підвиди, різновиди, гомотипні синоніми, гетеротипні синоніми



## Genetic diversity of ribosomal loci (5S and 45S rDNA) and pSc119.2 repetitive DNA sequence among four species of *Aegilops* (*Poaceae*) from Algeria

Nourdine BAIK<sup>1,2\*</sup> , Houda BANDOUC<sup>2</sup>, Miriam GONZALEZ GARCIA<sup>3</sup> , Elena BENAVENTE<sup>4</sup> ,  
Juan Manuel VEGA<sup>3</sup> 

<sup>1</sup>Laboratory of Valorization of Vegetal Resource and Food Security in Semi-Arid Areas, South West of Algeria, Department of Biology, Faculty Science of Nature and Life, Tahri Mohammed University of Bechar, Algeria

<sup>2</sup>Laboratoire de biologie et Physiologie des Organismes (LBPO), Faculté des Sciences Biologiques, Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene (USTHB), Alger, Algérie

<sup>3</sup>Departamento de Genética, Fisiología y Microbiología, Facultad de Biología, Universidad Complutense, Madrid, Spain

<sup>4</sup>Departamento de Biotecnología-Biología Vegetal, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad Politécnica, Madrid, Spain

**Abstract.** In continuation of our previous research we carried out the karyological investigation of 53 populations of four *Aegilops* species (*A. geniculata*, *A. triuncialis*, *A. ventricosa*, and *A. neglecta*) sampled in different eco-geographical habitats in Algeria. The genetic variability of the chromosomal DNA loci of the same collection of *Aegilops* is highlighted by the Fluorescence In Situ Hybridization technique (FISH) using three probes: 5S rDNA, 45S rDNA, and repetitive DNA (pSc119.2). We found that the two rDNA loci (5S and 45S) hybridized with some chromosomes and showed a large genetic polymorphism within and between the four *Aegilops* species, while the repetitive DNA sequences (pSc119.2) hybridized with all chromosomes and differentiated the populations of the mountains with a humid bioclimate from the populations of the steppe regions with an arid bioclimate. However, the transposition of the physical maps of the studied loci (5S rDNA, 45S rDNA, and pSc119.2) with those of other collections revealed the existence of new loci in *Aegilops* from Algeria.

**Keywords:** *Aegilops*, Algeria, cytogenetic markers, eco-geography, genetic diversity, plant genetic resources

**Article history.** Submitted 14 July 2021. Received revised 19 November 2021. Published 31 December 2021

**Citation.** Baik N., Bandou H., Gonzalez Garcia M., Benavente E., Vega J.M. 2021. Genetic diversity of ribosomal loci (5S and 45S rDNA) and pSc119.2 repetitive DNA sequence among four species of *Aegilops* (*Poaceae*) from Algeria. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(6): 414–425. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.414>

\*Corresponding author (e-mail: [baik.nourdine@univ-bechar.dz](mailto:baik.nourdine@univ-bechar.dz))

### Introduction

The genus *Aegilops* L., belonging to family *Poaceae*, tribe *Triticeae*, subtribe *Triticineae* Griseb., includes about 22 annual self-fertile species (Van Slageren, 1994' see also POWO, 2021: <https://powo.science.kew.org/taxon/17369-1>). It represents the main genetic reserve and a very important genetic resource for the breeding and improvement of cultivated wheat, *Triticum* L. spp. (Kilian et al., 2011). Therefore, an accurate genetic characterization of these species is desirable.

The genus *Aegilops* is represented in Algeria by several species, mainly by *A. geniculata* Roth, *A. neglecta* Req. ex Bertol., *A. ventricosa* Tausch, and *A. triuncialis* L. (Maire, 1955; Quezel, Santa, 1962). The populations of *A. geniculata* occur in very diverse habitats, from coastal hills, the Tell Atlas, and high steppe plains to the Saharan Atlas, while other species (*A. neglecta*, *A. triuncialis*, and *A. ventricosa*) are characterized by dispersed populations and have more limited distribution ranges (Bandou et al., 2009).

© 2021 N. Baik, H. Bandou, Gonzalez M. Garcia, E. Benavente, J.M. Vega. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

Cytogenetic studies of *Aegilops* species have been often used to clarify the systematic and phylogenetic position of certain taxa (Senyaninova-Korchagina, 1932; Chennaveeraiah, 1960; Kimber, Feldman, 1987; Van Slageren, 1994). As it comes out from these results, the diploid species of *Aegilops* represent seven genome types: C (*A. markgrafii* (Greuter) K.Hammer), M (*A. comosa* Sm.), N (*A. uniaristata* Steud.), D (*A. tauschii* Coss.), U (*A. umbellulata* Zhuk.), T (*A. mutica* Boiss.), and S (*A. speltoides* Tausch, *A. bicornis* (Forssk.) Jaub. & Spach, *A. longissima* Schweinf. & Muschl., *A. sharonensis* Eig, and *A. searsii* Feldman & Kislev). Indeed, the allopolyploid species possess different combinations of these genomes.

Previously, Badaeva et al. (1996, 2002, 2004, 2011) established the phylogenic relationships between polyploid species and their diploid parents by C-banding and cytomolecular techniques. They found that in the majority of polyploid *Aegilops* species, the genome is variously modified as compared to their ancestors. However, other molecular approaches have been developed, such as the study of reserved proteins (Fernandez-Calvin, Orellana, 1990; Rodriguez-Quijano et al., 2000; Sun et al., 2006) and DNA polymorphism (Zhang et al., 1996; Zaharieva et al., 2001; Sasanuma et al., 2004; Salina et al., 2006; Haider et al., 2008; Mahjoub et al., 2010; Giraldo et al., 2016) for better knowledge of speciation processes and genomic evolution in these species.

The main objective of the present research was to evaluate the genetic diversity of *Aegilops* populations sampled in a large range of ecological conditions in northern Algeria, using a cytogenetic approach based on analysis of the chromosomes structure by FISH. Moreover, the role of ecological factors in the differentiation and evolution of chromosomes and species is also discussed.

## Materials and Methods

### Plant materials

The collections used in these experiments are as follows: thirty-five populations of *A. geniculata*, eight of *A. neglecta*, six of *A. ventricosa*, and four of *A. triuncialis*, sampled from May 2012 to July 2015, according to an east-west rainfall gradient and north-south aridity gradient in Algeria (Fig. 1).

Each sampling site was characterized by the main ecological factors of the Mediterranean climate as the average annual rainfall (P), average temperatures of the hottest month in summer (M), average temperatures of

the coldest month in winter (m), altitude (Alt), and the bioclimatic coefficient (Q2) (Table 1). At each sampling site, ten individuals were randomly sampled (each separated from another sample by at least one meter) for cytogenetic study (FISH).

### Chromosome preparations

Chromosome preparations were made according to González-García et al. (2011), with some modifications. After seeds germination in Petri dishes at the room temperature, the roots of 1.0 to 1.5 cm were cut and pretreated by ice-cold water for 48 hrs. Fixation and conservation were made in a mixture alcohol-acetic acid (3:1) at 4 °C. Roots maceration was carried out in following mixture of enzymes: cytohelicase 1%, pectolyase 1%, and cellulase 1% (Sigma) at 37 °C for 105 min. After rinsing with water to remove excess of the enzyme mixture, the root tips were cut and mounted between the slide and cover slide in a drop of 45% acetic acid to increase the contrast of the chromosomes and cytoplasm. The squash was done with a match and the slides were subsequently frozen in liquid nitrogen to fix the chromosomes on slides. For the fluorescence observation of the chromosomes, the slides were washed successively by 1 × SSC, 2 × SSC, PBS, 4B solution and 4 Tween for 15 min.

### Fluorescence in situ hybridization (FISH)

FISH on chromosomal DNA was carried out using three DNA probes, 5S rDNA (pTa 794) and 45S rDNA (pTa 71) isolated from *Triticum aestivum*, and pSc119.2 (repetitive DNA sequence) isolated from *Secale cereale* L. (Bedbrook et al., 1980; Gerlach, Bedbrook, 1979; Gerlach, Dyer, 1980).

The three DNA probes were labeled by nick-translation: Biotin-16-dUTP for 5S rDNA and by Digoxigenin-11-dUTP for 45S rDNA and pSc119.2. Biotin and digoxigenin were detected by the antibody conjugated to the anti-streptavidin Cy3 (red) and antibody conjugated with anti-DIG fluorescein (green), respectively. The probing was made according to Kwiatek et al. (2013), using the two hybridization mixtures: the first – 160 µl (20 µl / slide) containing 5S rDNA and 45S rDNA probes, and the second – 160 µl (20 µl / slide) containing 5S rDNA and pSc119.2 probes. Chromosomal plaques with fluorescence signal were observed with an Olympus BX61 epifluorescence microscope (OLYMPUS corporation, Tokyo, JAPAN) equipped with a DP7 CCD camera. The captured images have been optimized for better contrast and brightness with Adobe Photoshop software (version 10.0).

Table 1. Climatic and floristic characteristics of sampling sites of natural populations of *Aegilops* in Algeria

Sites	Populations	Floristic characteristics	Alt (m)	M (°C)	m (°C)	P (mm)	Q <sub>2</sub>	Bioclimat
<b>Littoral</b>								
El-Kala 1	<b>g29</b>	Lawn of <i>Poaceae</i> , wayside	30	27	2.8	1715	243.07	Humid
El-Kala 2	<b>g30</b>	Top of a hill with herbaceous plants	10	27	2.8	1715	243.07	Humid
Seraidi	<b>g24</b>	Lawn of <i>Poaceae</i> adjoining an olive grove ( <i>Olea europaea</i> )	200	26.2	3.8	919	140.72	Sub-humid
Skikda	<b>g23</b>	Edge of way adjoining a grove of olive and lentisk ( <i>Olea europaea</i> – <i>Pistacia lentiscus</i> )	200	34.33	4.9	704	85.02	Sub-humid
Ançor	<b>g2</b>	Lawn of <i>Poaceae</i> , roadside	150	25.5	7	457	75.9	Semi-arid
Ain-Tassa	<b>v1</b>	Herbaceous lawn	100	25	6.60	437	81.46	Sub-humid
<b>Tell Atlas</b>								
Zitouna	<b>g28</b>	Roadside adjoining a grove of olive and lentisk ( <i>Olea europaea</i> – <i>Pistacia lentiscus</i> )	500	29	4.2	1773	245.21	Humid
Bougous	<b>g27</b>	Grass lawn at the edge of cork oak forest ( <i>Quercus suber</i> )	250	29.6	4.8	1740	240.65	Humid
El-Afrine	<b>g26</b>	Lawn of <i>Poaceae</i> under <i>Eucalyptus camaldulensis</i>	300	29.5	4.7	1750	242.03	Humid
Souk-Ahras	<b>g25</b>	Degraded maquis of cork oak ( <i>Quercus suber</i> )	500	24	6.3	729	78.4	Sub-humid
Constantine	<b>g22</b>	Roadside under <i>Eucalyptus camaldulensis</i>	600	32.8	2.8	515	58.88	Semi-arid
Mila	<b>g21</b>	Herbaceous field	450	30.7	2.5	603	73.34	Sub-humid
Sétif	<b>g20</b>	Roadside in herbaceous field	650	32.8	6	470	60.15	Semi-arid
Ourissia	<b>g19</b>	Lawn of <i>Poaceae</i> bordering a forest of <i>Pinus halepensis</i>	800	32	5.2	500	63.99	Semi-arid
Kherata	<b>g18</b>	Roadside in herbaceous field	600	32.3	4	1103	133.68	Sub-humid
Timzrite	<b>g17</b>	Edge of fig grove ( <i>Ficus</i> sp.)	700	35.6	2.1	503	51.5	Semi-arid
Stita	<b>n1-g16</b>	Lawn of <i>Poaceae</i> adjoining an olive grove ( <i>Olea europaea</i> )	300	28.9	6.3	1290	195.78	Humid
Ouaguenoune	<b>n2</b>	Roadside bordering a field of wheat ( <i>Triticum durum</i> )	150	31.4	6.8	952	132.73	Humid
Taboukert	<b>g13-n3-t3</b>	Herbaceous lawns on the bank of the Oued Sebaou River	100	32.02	7.22	986	135.27	Humid
Timzguida	<b>g14-n4</b>	Roadside adjoining a grove of olive and lentisk ( <i>Olea europaea</i> – <i>Pistacia lentiscus</i> )	300	30.7	3.9	1035	132.46	Humid
Tizi-Rached	<b>g15-n5-t4</b>	Lawn of <i>Poaceae</i> adjoining an olive grove ( <i>Olea europaea</i> )	400	30.0	4.7	1210	163.9	Humid
Iguenane	<b>n6</b>	Roadside bordering a holm oak forest ( <i>Quercus ilex</i> )	600	32.0	2.7	1149	134.5	Humid
Ait-Meraou	<b>g12-n7</b>	Edge of fig grove ( <i>Ficus</i> sp.)	650	31.6	2.9	1037	123.9	Humid
Benyenni	<b>g11-n8</b>	Grass lawn at the edge of a cork oak forest ( <i>Quercus suber</i> )	850	32.6	2.8	1080	124.3	Humid
Tikjda 1	<b>g9</b>	Herbaceous lawn on flushed rocks	1200	30.2	2.1	1100	134.2	Humid
Tikjda 2	<b>g10-v4</b>	Edge of Atlas cedar formation ( <i>Cedrus atlantica</i> )	1478	29	0.9	1190	145.3	Humid
Relizane	<b>t2</b>	Understory of a forest of <i>Pinus halepensis</i>	630	28.7	5.8	325	48.67	Semi-arid
Mascara	<b>g4</b>	Understory of a forest of <i>Pinus halepensis</i>	735	28.2	5.5	370	55.90	Semi-arid
Tessala 1	<b>v3</b>	Degraded maquis of cork oak ( <i>Quercus suber</i> ) on flushed rocks	850	32.5	2.9	678	80.02	Sub-humid
Tessala 2	<b>g3-v2</b>	Degraded maquis of holm oak ( <i>Quercus ilex</i> ) on flushed rocks	950	32.01	2.1	700	80.27	Sub-humid
Mansourah	<b>g1-t1</b>	Forest of <i>Pinus halepensis</i> and <i>Quercus ilex</i>	700	39.9	0.6	435	37.96	Sub-humid
Hamдания	<b>g5</b>	Lawn of <i>Poaceae</i> on the riverbank	450	31.6	3.3	755	91.50	Sub-humid
Benchicao	<b>g6</b>	Roadside in a lawn of <i>Poaceae</i>	1200	35	1.3	625	63.7	Semi-arid
Médeá	<b>g7</b>	Formation of <i>Pinus halepensis</i>	600	32.2	2.7	800	93.3	Sub-humid
Berrouaghia	<b>g8</b>	Roadside adjoining a holm oak forest ( <i>Quercus ilex</i> )	850	34.2	6	593	72.12	Semi-arid
<b>Steppe highlands</b>								
Mesrane	<b>g31</b>	Steppe with <i>Caroxylon vermiculatum</i> ( <i>Salsola vermiculata</i> )	1050	28.4	5	309	45.29	Arid
Guelt-Estel	<b>g32</b>	Steppe with <i>Lygeum spartum</i>	900	28.9	5.8	285	43.32	Arid
<b>Saharan Atlas</b>								
Senalba	<b>g33</b>	Forest of <i>Pinus halepensis</i>	1350	33	–1	402	43.08	Semi-arid
Col des Caravanes	<b>g34-v5</b>	Clearing, with herbaceous lawn	1300	36	–1.5	352	34.99	Arid
Messaad	<b>g35</b>	Clearing, with herbaceous lawn	750	34.5	–2	342	36.09	Arid
Taadmit	<b>v6</b>	Clearing, with herbaceous lawn	850	36	–1.25	321	32.38	Arid

**Alt** – altitude; **M** – average of the maximum temperatures of the hottest month; **m** – average of the minimum temperatures of the coldest month; **P** – average annual rainfall; **Q<sub>2</sub>** – Emberger's coefficient; **g** – *Aegilops geniculata*; **t** – *A. triuncialis*; **v** – *A. ventricosa*; **n** – *A. neglecta*.



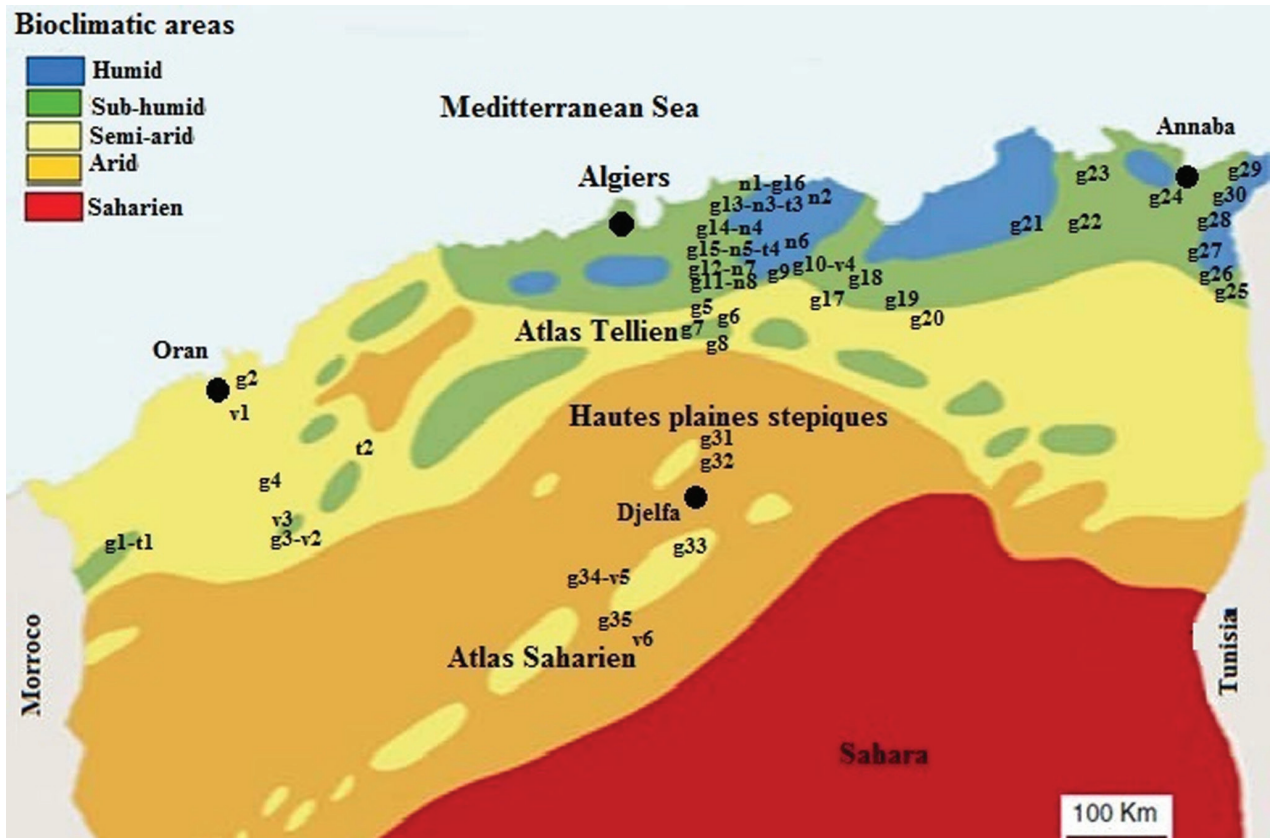


Fig. 1. Location of sampled populations of four species of *Aegilops* in Algeria (Aeg – *A. geniculata*, Aen – *A. neglecta*, Aev – *A. ventricosa*, and Aet – *A. triuncialis*). Bioclimatic limits are provided according to Stewart (1974)

Table 2. The rates of 5S, 45S and pSc 119 in four *Aegilops* species from Algeria

Species	Hybridization profile	5 S			45 S			pSc 119	
		■	▬	—	■	▬	—	●	○
<i>A. geniculata</i>	Aeg I	4	10	2	4	6	2	/	/
	Aeg II	4	4	0	4	8	0	/	/
	Aeg III	4	4	0	4	10	0	/	/
	PrH.1	/	/	/	/	/	/	11	8
	PrH.2	/	/	/	/	/	/	11	6
<i>A. ventricosa</i>	Aev I	2	4	0	2	0	0	/	/
	Aev II	2	4	0	2	4	4	/	/
	Aev III	2	6	0	2	0	0	/	/
	PrH.1	/	/	/	/	/	/	8	10
	PrH.2	/	/	/	/	/	/	10	14
<i>A. triuncialis</i>	Aet I	4	10	0	4	4	0	/	/
	Aet II	4	8	0	4	4	0	/	/
	PrH.1	/	/	/	/	/	/	21	16
<i>A. neglecta</i>	Aen I	4	6	2	4	4	2	/	/
	Aen II	4	6	2	4	4	0	/	/
	PrH.1	/	/	/	/	/	/	28	23

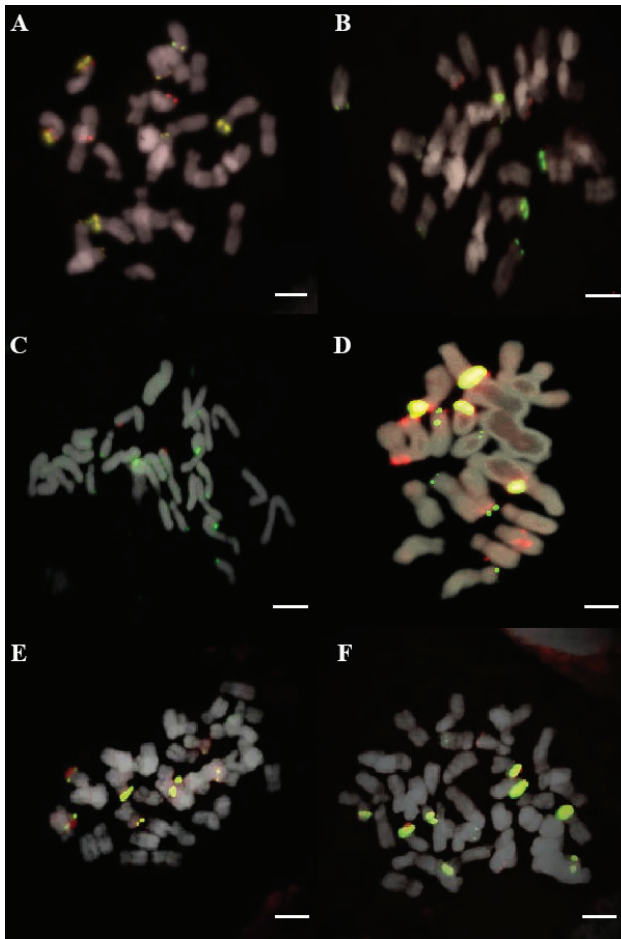


Fig. 2. FISH with rDNA 5S rDNA (Red) and 45S rDNA (Green) on mitotic chromosomes of *A. geniculata* (A: Aeg I; B, C: Aeg II; D: Aeg III) and *A. neglecta* (E: Aen I; F: Aen II). Scale bar: 10  $\mu$ m

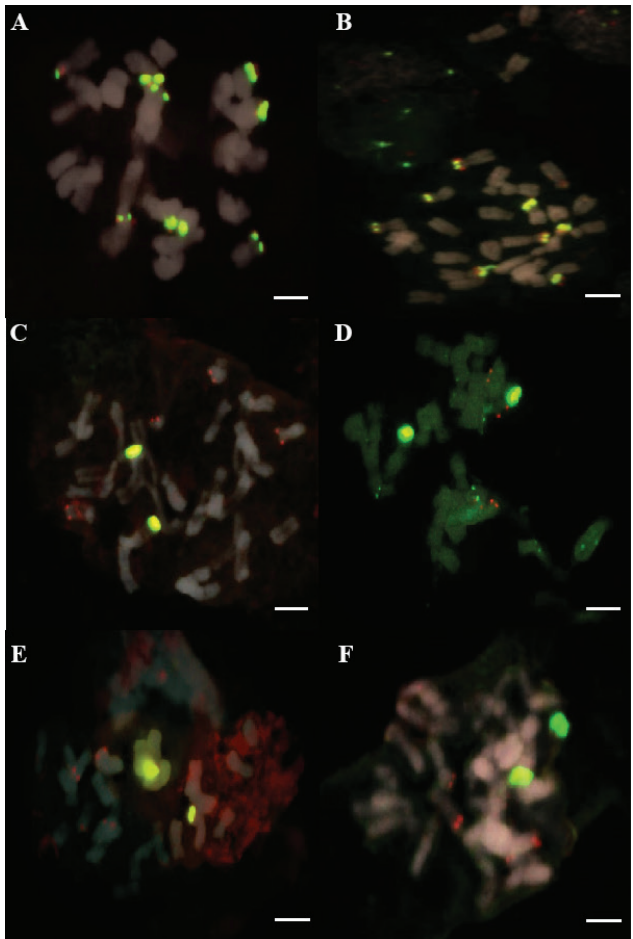


Fig. 3. FISH with 5S rDNA (Red) and 45S rDNA (Green) on mitotic chromosomes of *A. triuncialis* (A: Aet I, B: Aet II) and *A. ventricosa* (C: Aev I; D: Aev II; E, F: Aev III). Scale bar: 10  $\mu$ m

## Results

### Genetic diversity of the rDNA loci (5S and 45S)

Analysis of the mitotic chromosomes, by FISH with two rDNA probes 5S and 45S (Table 2) revealed three hybridization patterns in the two species, *A. geniculata* (Aeg I, Aeg II, and Aeg III) and *A. ventricosa* (Aev I, Aev II, and Aev III), and two hybridization patterns in *A. triuncialis* (Aet I and Aet II) and *A. neglecta* (Aen I and Aen II) (Figs 2–4).

#### *Aegilops geniculata*

The **Aeg I** was found in the populations sampled in low altitudes with humid and subhumid bioclimates. It carries six chromosome pairs labeled as follows: the first pair, with two large 45S rDNA loci corresponding to active nucleolar organizing regions (NOR), two large 5S rDNA loci superimposed in the telomeric region of

the short arm, two minor 5S rDNA loci and two minor 45S rDNA loci located in the subtelomeric region of the long arm; the second pair, with two large 45S rDNA loci (NOR) and two large 5S rDNA loci superimposed in the telomeric region of the short arm and two small 5S rDNA loci in the subtelomeric region of the same arm; the third pair, is labeled with two small 5S rDNA loci in the telomeric region of the short arm; finally, the fourth, the fifth and the sixth pairs, were labeled each in the same way by two small 5S rDNA loci and two small 45S rDNA loci on telomeric region of the short arm.

The **Aeg II** distinguishes the populations sampled in the mountains and plains at medium altitude under subhumid and semi-arid bioclimates. It comprises six chromosome pairs labeled as follows: the first pair, with two large 45S rDNA (NOR) and two large 5S rDNA superimposed in the telomeric region of the short arm of

chromosome 1 (in chromosome 2 these loci are deleted), and two minor 45S rDNA in the secondary construction; the second pair, with two large 45S rDNA (NOR) and 5S rDNA superimposed in the telomeric region of the short arm and two small 5S rDNA and two small 45S rDNA in the subtelomeric region of the same arm; the third pair, labeled with two small 5S rDNA in the telomeric region of the short arm; the fourth, fifth and sixth pairs, were similarly labeled each by two small 45S rDNA loci in the telomeric region of the short arm.

The **Aeg III** characterizes the populations of mountains at high altitudes with humid bioclimate. It consists of the following six chromosome pairs: the first pair, with two large 45S rDNA (NOR) and two large 5S rDNA in the telomeric region of the short arm; the second pair, with two large 45S rDNA (NOR) and two large 5S rDNA superimposed in telomeric region of the short arm as well as two small 5S rDNA and two small 45S rDNA in the subtelomeric region of the same arm; the third, fourth and sixth pairs were labeled each by two small 45S rDNA in the telomeric region of the short arm, while the fifth pair was labeled by two small 5S rDNA and two small 45S rDNA on telomeric region of the short arm.

#### *Aegilops ventricosa*

The **Aev I** characterizes the populations sampled in the low altitudes with semi-arid bioclimate. These populations carried three chromosome pairs labeled as follows: the first pair with two small 5S rDNA loci in the subtelomeric region of the long arm; the second pair with two large 45S rDNA loci (NOR) and two large 5S rDNA loci superposed in the telomeric region of the short arm; the third pair labeled with two small 5S rDNA loci in the telomeric region of the short arm.

The **Aev II** was found in populations of the Tell Atlas Mountains at high altitudes under humid bioclimate. It contains seven chromosome pairs: the first pair, with two small 5S rDNA in the subtelomeric region of the long arm; the second pair, with two minor 45S rDNA in the telomeric region of the short arm; the third pair labeled by two small 45S rDNA on telomeric region of the short arm; the fourth pair, with two small 45S rDNA in interstitial site on the long arm; the fifth pair labeled by two large 45S rDNA (NOR) and two large 5S rDNA superimposed in telomeric region of the short arm; the sixth pair, with two small 5S rDNA in the telomeric region of the short arm; the seventh pair labeled with two 45S rDNA minor loci in the subtelomeric region of the long arm.

The **Aev III** distinguishes populations of the Saharan Atlas Mountains at high altitudes under arid bioclimate.

It comprises three chromosome pairs labeled in the same way as **Aev I** and is differentiated by two small 5S rDNA loci in the subtelomeric region of the short arm of the second chromosomal pair.

#### *Aegilops triuncialis*

The **Aet I** was found in populations of steppe highlands with semi-arid bioclimate. It contains four chromosome pairs labeled as follows: the first and second pairs labeled by two large 45S rDNA loci (NOR) and two large 5S rDNA loci superposed in the telomeric region of the short arm and two small 5S rDNA loci in the subtelomeric region of the same arm; the third pair labeled with two small 5S rDNA loci and two small 45S rDNA loci in the telomeric region of the short arm; the fourth pair, with two small 5S rDNA loci and two small 45S rDNA loci in the telomeric region of the short arm and two small 5S rDNA loci in the subtelomeric region of the same arm.

The **Aet II** characterizes populations sampled in low altitudes with humid bioclimate. It is constituted by four chromosome pairs labeled in the same way as **Aet I**, but is differentiated by the deletion of two small 5S rDNA loci of the first chromosomal pair.

#### *Aegilops neglecta*

The **Aen I** characterizes the populations sampled in mountains at high altitude under humid bioclimate. It contains six chromosome pairs labeled as follows: the first pair, with two large 45S rDNA loci (NOR) and two large 5S rDNA loci on telomeric region of the short arm; the second pair with two large 45S rDNA loci (NOR), two large 5S rDNA loci and two small 5S rDNA loci in telomeric region of the short arm; the third pair, with two small 45S rDNA loci in the telomeric region and two small 5s rDNA loci in subtelomeric region of the short arm; the fourth pair labeled in the same manner as the third pair, with the reverse localization of these two loci; the fifth pair, with two minor 5S rDNA loci on the long arm; the sixth pair with two minor loci of 45S rDNA on the long arm.

The **Aen II** was found in the populations sampled at low altitudes under sub-humid bioclimate. It contains five chromosome pairs labeled in the same way as **Aen I**, but is differentiated by the deletion of the two 45S rDNA loci in the sixth chromosomal pair.

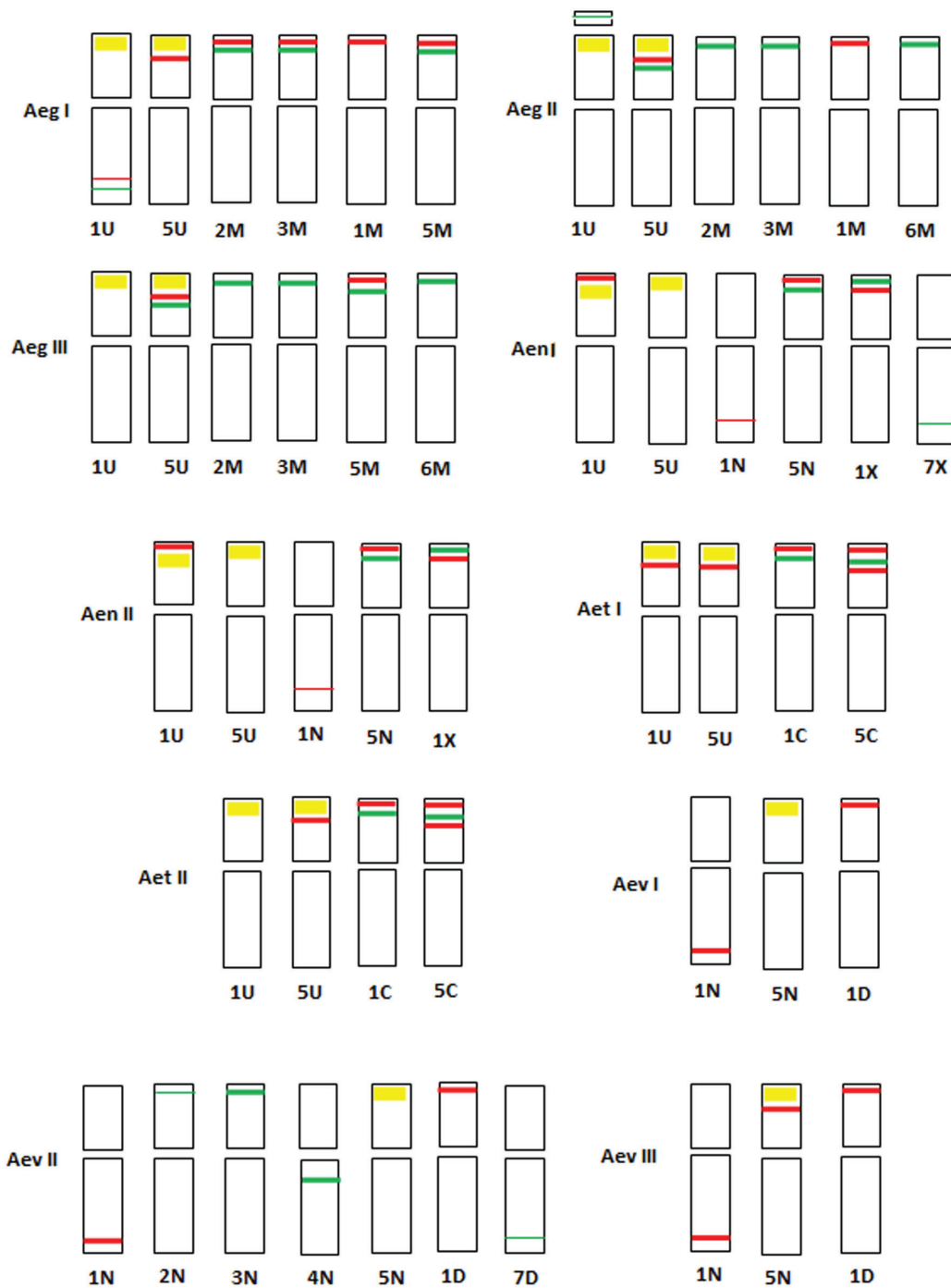


Fig. 4. Physical mapping (idiograms) showing distribution of 5S rDNA (red rectangle), 45S rDNA (green rectangle) and collocation of 5S rDNA and 45S rDNA (yellow rectangle) on mitotic chromosomes of four species of *Aegilops* from Algeria

## Genetic variability of the repetitive DNA sequence (pSc119.2)

FISH with the pSc119.2 probe (Fig. 5, 6, Table 2) revealed two types of loci (large and small) distributed differently within the four studied species: two hybridization profiles (**PrH1** and **PrH2**) in each of the species, *A. geniculata* and *A. ventricosa*, while *A. neglecta* and *A. triuncialis* each show only one hybridization profile (**PrH1**).

### *Aegilops geniculata*

The **PrH1** was found in the populations sampled in low altitudes with humid and sub-humid bioclimates. It consists of nine chromosome pairs labeled with pSc119.2 probes as follows: 4 chromosome pairs (two small loci in the subtelomeric region of the short arm), 4 chromosome pairs (two large loci in the subtelomeric region of the short arm), and 1 chromosome pair (three large loci in the subtelomeric region of the short arm).

The **PrH2** characterizes the populations of mountains at high altitudes with humid and arid bioclimate. It consists of seven chromosome pairs labeled with pSc119.2 probes as follows: 2 chromosome pairs (two small loci in the subtelomeric region of the short arm), 3 chromosome pairs (two large loci in the subtelomeric region of the short arm), 1 chromosome pair (three large loci in the subtelomeric region of the short arm), and 1 chromosome pair (two large loci in the subtelomeric region of the short arm and two small loci in the subtelomeric region of the long arm).

### *Aegilops ventricosa*

The **PrH1** distinguishes populations sampled in plains and mountains at medium altitude under sub-humid and semi-arid bioclimates. It has seven chromosomal pairs labeled by the pSc119.2 probe as follows: 1 chromosome pair (two small loci in the subtelomeric region of the long arm), 1 chromosome pair (two small loci in the subtelomeric region of the short arm), 1 chromosome pair (two large loci in the subtelomeric region of the long arm), 2 chromosome pairs (two large loci in the subtelomeric region of the short arm), 1 chromosome pair (two large loci in the subtelomeric region of the short arm and two small loci in the subtelomeric region of the long arm), and 1 chromosome pair (four small loci in the subtelomeric region of the long arm).

The **PrH2** characterizes populations of Tell and Saharan atlas at high altitudes under humid and arid bioclimate, respectively. It is distinguished by ten chromosomal pairs marked with the pSc119.2 probe as follows: 1 chromosome pair (two small loci in the

subtelomeric region of the long arm), 3 chromosome pairs (two small loci in the subtelomeric region of the short arm), 1 chromosome pair (two large loci in the subtelomeric region of the long arm), 3 chromosome pairs (two large loci in the subtelomeric region of the short arm), 1 chromosome pair (two large loci in the subtelomeric region of the short arm and two small loci in the subtelomeric region of the long arm), and 1 chromosome pair (four small loci in the subtelomeric region of the long arm).

### *Aegilops triuncialis*

In this species, one hybridization profile (**PrH1**) was found. It includes eleven chromosome pairs labeled with the pSc119.2 probe as follows: 1 chromosome pair (2 small loci in the subtelomeric region of the short arm), 3 chromosome pairs (2 large loci in the subtelomeric region of the short arm), 1 chromosome pair (3 large loci in the subtelomeric region of the short arm), 2 chromosome pairs (2 small loci in the subtelomeric region of the short arm and 2 small loci in the subtelomeric region of the long arm), 2 chromosome pairs (2 large loci in the subtelomeric region of the short arm and 2 small loci in the subtelomeric region of the long arm), 1 chromosome pair (2 large loci in the subtelomeric region of the short arm and 2 large loci in the subtelomeric region of the long arm), and 1 chromosome pair (2 large loci in the subtelomeric region of the short arm, 2 large loci in the subtelomeric region of the long arm and 2 small loci in the middle position of the long arm).

### *Aegilops neglecta*

This species showed one hybridization profile (**PrH1**). It encompasses seventeen chromosome pairs labeled with the pSc119.2 in the telometric region (short and long arm), except the following four chromosome pairs: 1 chromosome pair (with 2 interstitial loci and 2 loci in the middle part of the long arm), 1 chromosome pair (with 2 loci in the subtelomeric region on the long arm), 1 chromosome pair (with 2 loci in the middle region and 2 subtelomeric loci of the long arm), and 1 chromosome pair (with 2 loci in the middle part of the long arm).

## Discussion

The FISH profiling and physical maps (idiograms) enabled to identify and characterize the families of genes that encode the ribosomal DNAs (5S and 45S rDNA loci) and repetitive DNA sequence (pSc119.2) in the

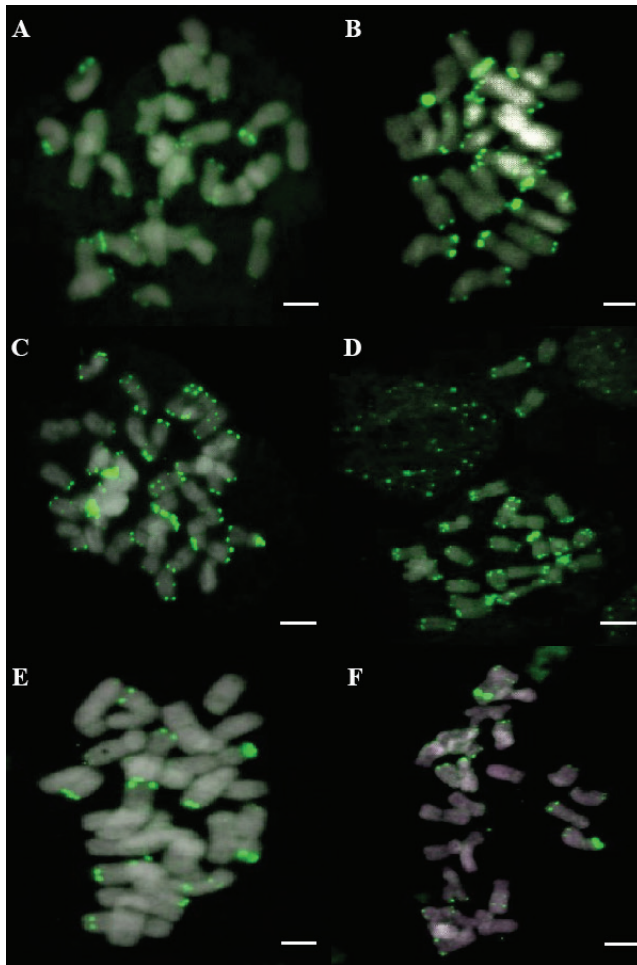


Fig. 5. FISH on mitotic chromosomes with repetitive DNA pSc119.2 (green circle): *A. geniculata* (A–B), *A. neglecta* (C), *A. triuncialis* (D) and *A. ventricosa* (E–F). Scale bar: 10 μm

populations of the four species of *Aegilops* sampled in different eco-geographical areas in Algeria.

According to the results obtained by Badaeva et al. (2002, 2004), the chromosomal pairs identified by 5S and 45 S rDNA, correspond approximately to: 1U, 5U, 1M, 2M, 3M, 5M and 6M in *A. geniculata*, 1U, 5U, 1C, 5C in *A. triuncialis*, 1N, 2N, 3N, 4N, 5N, 1D and 7D in *A.ventricosa* and 1U, 5U, 7U, 1X, 7X, 1N and 5N in *A. neglecta*. Indeed, the chromosomes we identified differ from those identified by these authors, who reported changes in chromosome structure between individuals of the same species sampled in different geographical sites.

In other polyploid species of the genus *Aegilops*, such as *A. cylindrica* Host (Linc et al., 2012) and *A. crassa* (Badaeva et al., 1998), the rDNA sequences that code for these same RNAs genes do not vary between

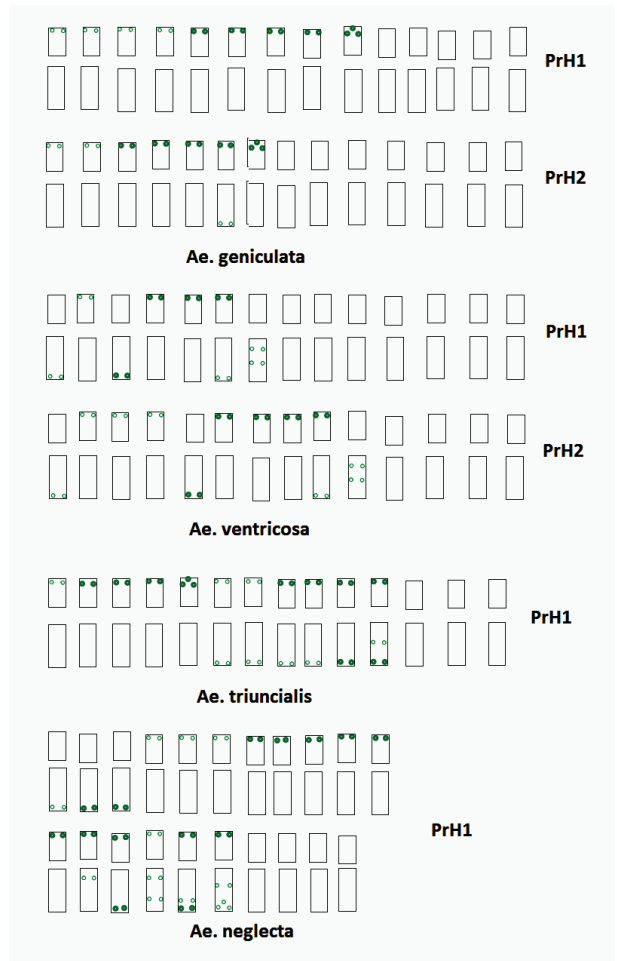


Fig. 6. Physical mapping (idiograms) showing distribution of repetitive DNA pSc119.2 (wide circle: large locus / slim circle: small locus) in four species of *Aegilops*

populations. At the same time, populations of the diploid species *A. speltoides* Tauch, considered to be a common ancestor of several species of the *Sitopsis* section, show a high variability in their cytogenetic structure revealed by a great polymorphism of the 5S rDNA and 45S rDNA sequences in relation to environmental conditions and changes in their ecological habitats (Belyayev, Raskina, 2013).

Some species of the family *Poaceae*, such as *Festuca pratensis* Huds. (now accepted as *Lolium pratense* (Huds.) Darbysh. or *Schedonorus pratensis* (Huds.) P.Beauv.), *Lolium perenne* L., *Hordeum vulgare* L. (Książczyk et al., 2010; Leitch et al., 1992), and some species of the family *Rosaceae*, such as species the genera *Sanguisorba* L., *Agrimonia* L., *Rosa* L., and *Rubus* L. (Mishima et al., 2002), show several patterns

of hybridizations of the 5S rDNA and 45S rDNA loci expressed by the duplication or deletion of the copies of these genes in some chromosomal pairs.

The repetitive DNA sequence (pSc119.2) revealed intraspecific differentiation of four species sampled at high altitudes, at low altitudes, and in the arid area by doubling and/or loss of some loci. This result agrees with those found by karyological analysis which showed that chromosome size varies significantly between the samples of these populations (Baik et al., 2017). Hence, these changes in the size and morphology of chromosomes have beneficial consequences on the evolutionary process and adaptation of species to eco-geographical conditions (Gorenflot, Raicu, 1980; Levin, 2002).

Abdolmalaki et al. (2019) and Parisod and Badaeva (2020) using FISH with repetitive DNA probes (GAA, pSc119.2, pTa535-1, pAs1-1) found a large intraspecific polymorphism of the hybridization patterns between different genotypes in each *Aegilops* species and a restructuring of the genome, which is associated with the processes of adaptation to the ecological condition and evolution of species and their chromosome structure.

Earlier, Salina et al. (2006) studied the evolution of DNA sequences (Spelt 1 and Spelt 52) repeated in tandem, in the species of *Triticum* and *Aegilops*, donors of the B genome, by FISH. Their data showed a large polymorphism in the number and patterns of hybridization of these sequences within species of each genus and determined phylogenetic relationships among species of the two genera. It has been proved that FISH is a good approach to characterize the genomes of interspecific hybrids between cultivated and related wild species, which has allowed understanding the role of cytogenetic markers in the function, structure and evolution of chromosomes and in plant breeding for the selection of suitable lines and populations (Cifuentes, Benavente, 2009; Kwiatek et al., 2013).

Meanwhile, the large-scale intraspecific and interspecific variability of the DNA loci and repetitive DNA sequence (pSc119.2) found in different cytotypes of the four species of *Aegilops* sampled in northern Algeria may be explained by the loss of genetic information by mutations, such as fissions and deletions, which have beneficial effects on the evolutionary process and adaptation (Gorenflot, Raicu, 1980; Soltis D., Soltis P., 1999). On the other hand, the structural diversity of chromosomes is often reflected in the phenotypic variability of several neopolyploid species (Ramsey, Schemske, 2002). This fact can favor adaptive evolutionary changes (Otto, Whitton, 2000) and would

make it possible to adapt to eco-geographical conditions such as mountains at high altitudes and arid lands where some populations are sampled, thus promoting colonization of new ecological habitats (Levin, 2002).

## Conclusion

Our results endorse that Algerian populations of *Aegilops* represent a polyploid complex with impressive genetic diversity and new landmarks of genes encoding rRNAs. Moreover, the north Algerian part has specific features and its transitional position between two contrasting areas (the desert to the south and the Mediterranean Sea to the north) offers the opportunity to study evolutionary trends of species and natural populations. We conclude that the environmental factors and geographical location might have an effect on the genetic structure and evolution of chromosomes. Furthermore, the cytogenetic markers are valuable tools in the identification and characterization of populations for assessing and enhancing plant genetic resources.

## Acknowledgements

The present work has received a financial assistance from the University of Sciences and Technology Houari Boumediene (USTHB, Algiers, Algeria). It was conducted within the framework of the program "*The assessment of morphological and genetic diversity of spontaneous species in Algeria*" of the Biosystematics, Genetics and Evolution Team (Project: CNEPRU). The authors would like to thank Javier Narbona and Fernando Gómez-Aldecoa from the University of Complutense (UCM, Spain) for their technical assistance in FISH analysis.

## References

- Abdolmalaki Z., Mirzaghaderi G., Mason A., Badaeva E.D. 2019. Molecular cytogenetic analysis reveals evolutionary relationships between polyploid *Aegilops* species. *Plant Systematics and Evolution*, 305: 459–475. <https://doi.org/10.1007/s00606-019-01585-3>
- Badaeva E.D., Friebe B., Gill B.S. 1996. Genome differentiation in *Aegilops*. 2. Physical mapping of 5S and 18S–26S ribosomal RNA gene families in diploid species. *Genome*, 39(6): 1150–1158. <https://doi.org/10.1139/g96-145>

- Badaeva E.D., Friebe B., Zoshchuk S.A., Zelenin A.V., Gill B.S. 1998. Molecular cytogenetic analysis of tetraploid and hexaploid *Aegilops crassa*. *Chromosome Research*, 6: 629–637.
- Badaeva E.D., Amosova A.V., Muravenko O.V., Samatadze T.E., Chikida N.N., Zelenin A.V., Friebe B., Gill B.S. 2002. Genome differentiation in *Aegilops*. 3. Evolution of the D-genome cluster. *Plant Systematics and Evolution*, 231: 163–190. <https://www.jstor.org/stable/23644354>
- Badaeva E.D., Amosova A.V., Samatadze T.E., Zoshchuk S.A., Chikida N., Zelenin A.V., Raupp W.J., Friebe B., Gill B.S. 2004. Genome differentiation in *Aegilops*. 4. Evolution of the U-genome cluster. *Plant Systematics and Evolution*, 246: 45–76. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0072-4>
- Badaeva E.D., Dedkova O.S., Zoshchuk S.A., Amosova A.V., Reader S.M., Bernard M., Zelenin A.V. 2011. Comparative analysis of the N-genome in diploid and polyploid *Aegilops* species. *Chromosome Research*, 19: 541–548. <https://doi.org/10.1007/s10577-011-9211-x>
- Baik N., Maamri M., Bandou H. 2017. Karyological study and meiotic analysis of four species of *Aegilops* (Poaceae) in Algeria. *Caryologia*, 70(4): 324–337. <https://doi.org/10.1080/00087114.2017.1387340>
- Bandou H., Rodriguez-Quijano M., Carrillo J.M., Branlard G., Zaharieva M., Monneveux P. 2009. Morphological and genetic variation in *Aegilops geniculata* Roth from Algeria. *Plant Systematics and Evolution*, 277: 85–97. <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0106-z>
- Bedbrook R.J., Jones J., O'Dell M., Thompson R.J., Flavell R.B. 1980. A molecular description of telomeric heterochromatin in *Secale* species. *Cell*, 19: 545–560.
- Belyayev A., Raskina O. 2013. Chromosome evolution in marginal populations of *Aegilops speltoides*: causes and consequences. *Annals of Botany*, 111(4): 531–538. <https://doi.org/10.1093/aob/mct023>
- Chennaveeraiah M.S. 1960. Karyomorphologic and cytotoxic studies in *Aegilops*. *Acta Horti Gotoburgensis*, 23: 85–178.
- Cifuentes M., Benavente E. 2009. Wheat-alien metaphase I pairing of individual wheat genomes and D genome chromosomes in interspecific hybrids between *Triticum aestivum* L. and *Aegilops geniculata* Roth. *Theoretical Applied Genetics*, 119: 805–813.
- Fernandez-Calvin B., Orellana J. 1990. High molecular weight glutenin subunit variation in the *Sitopsis* section of *Aegilops*. Implications for the origin of the B genome of wheat. *Heredity*, 65: 455–463.
- Gerlach W.L., Bedbrook J.R. 1979. Cloning and characterization of ribosomal RNA genes from wheat and barley. *Nucleic Acid Research*, 7: 1869–1885.
- Gerlach W.L., Dyer T.A. 1980. Sequence organization of the repeated units in the nucleus of wheat which contains 5S-rRNA genes. *Nucleic Acid Research*, 8: 4851–4865.
- Giraldo P., Ruiz M., Rodríguez-Quijano M., Benavente E. 2016. Development and validation of chloroplast DNA markers to assist *Aegilops geniculata* and *Aegilops neglecta* germplasm management. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 63: 401–407.
- Gonzalez-Garcia M., Cuacos M., González-Sánchez M., Puertas M.J., Vega J.M. 2011. Painting the rye genome with genome-specific sequences. *Genome*, 54: 555–564.
- Gorenflot R., Raicu P. 1980. *Cytogénétique et évolution*. Paris: Masson, 304 pp.
- Haider N., Nabulsi I. 2008. Identification of *Aegilops* L. species and *Triticum aestivum* L. based on chloroplast DNA. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 55: 537–549.
- Kilian B., Mammen K., Millet E., Sharma R., Graner A., Salamini F., Hammer K., Zkan H. 2011. *Aegilops*. Chapter 1. In: *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 1–76. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-14228-4\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-14228-4_1)
- Kimber G., Feldman M. 1987. *Wild Wheat. An Introduction*. Special Report 353, College of Agriculture, University of Missouri-Columbia, ii + 142 pp.
- Książczyk T., Taciak M., Zwierzykowski Z. 2010. Variability of ribosomal DNA sites in *Festuca pratensis*, *Lolium perenne*, and their intergeneric hybrids, revealed by FISH and GISH. *Journal of Applied Genetics*, 51: 449–460. <https://doi.org/10.1007/BF03208874>
- Kwiatk M.H., Wiśniewska H., Apolinarska B. 2013. Cytogenetic analysis of *Aegilops* chromosomes, potentially usable in triticale ( $\times$  *Triticosecale* Witt.) breeding. *Journal of Applied Genetics*, 54: 147–155. <https://doi.org/10.1007/s13353-013-0133-5>
- Leitch I.J., Heslop-Harrison S. 1992. Physical mapping of the 18S-5.8S-26S rRNA genes in barley by in situ hybridization. *Genome*, 35: 1013–1018
- Levin D.A. 2002. *The role of chromosomal change in plant evolution*. New York: Oxford University Press, 226 pp.
- Linc G., Friebe BR, Kynast RG, Molnar-Lang M, Köszegi B, Sutka J, Gill BS: Molecular cytogenetic analysis of *Aegilops cylindrica* Host. *Genome* 1999, 42: 497–503. <https://doi.org/10.1139/g98-151>
- Mahjoub A., Abdellaoui R., Bannaceur M., Benbrahim N. 2010. Genetic diversity of Tunisian accessions of *Aegilops geniculata* Roth and durum wheats (*Triticum durum* Desf.) using RAPD markers. *Acta Botanica Gallica*, 157(1): 3–12.
- Maire R. 1955. *Flore de l'Afrique du Nord*, vol. 3. Paris: Le Chevalier, pp. 65–69.
- Mishima M., Ohmido N., Fukui K., Yahara T. 2002. Trends in site-number change of rDNA loci during polyploid evolution in *Sanguisorba* (Rosaceae). *Chromosoma*, 110: 550–558. <https://doi.org/10.1007/s00412-001-0175-z>
- Otto S., Whitton J. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics*, 34: 401–437.
- Parisod C., Badaeva E.D. 2020. Chromosome restructuring among hybridizing wild wheats. *New Phytologist*, 226(5): 1263–1273. <https://doi.org/10.1111/nph.16415>
- POWO. 2021–onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.plantsoftheworldonline.org/>. Retrieved 23 December 2021.



- Quezel P., Santa S. 1962. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*, vol. 1. Paris: Edition du CNRS, 558 pp.
- Ramsey J., Schemske D.W. 2002. Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 589–639.
- Rodriguez-Quijano M., Nieto-Taladriz M.T., Carrillo J.M. 2000. Polymorphism of high molecular weight glutenin subunits in three species of *Aegilops*. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 48: 599–607.
- Salina E.A., Lim K.Y., Badaeva E.D., Shcherban A.B., Adonina I.G., Amosova A.V., Samatadze T.E., Vatolina T.Y., Zoshchuk S.A., Leitch A.R. 2006. Phylogenetic reconstruction of *Aegilops* and the evolution of Tendem repeats in the diploids and derived wheat polyploids. *Genome*, 49: 1023–1035.
- Sasanuma T., Chabane K., Endo T.R., Valkoun J. 2004. Characterization of genetic variation and phylogenetic relationships among diploid *Aegilops* species by AFLP: incongruity of chloroplast and nuclear data. *Theoretical and Applied Genetics*, 108: 612–618.
- Senyaninova-Korchagina M. 1932. Karyo-systematical investigation of the genus *Aegilops* L. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding. Series 2*, 1: 1–90. [Селянинова-Корчагина М. 1932. Кариосистематическое исследование рода *Aegilops*. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Серия 2*, 1: 1–90].
- Soltis D.E., Soltis P.S. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 348–352. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01638-9](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01638-9)
- Stewart P. 1974. Un nouveau climagramme pour l'Algérie et son application au barrage vert. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord*, 65: 239–248.
- Sun X., Qian W., Hao S., Zhang A., Wang D. 2006. Characterization of HMW glutenin subunits from *Aegilops searsii* and identification of a novel variant HBM glutenin subunit. *Theoretical and Applied Genetics*, 113(4): 631–641.
- Van Slageren M.W. 1994. Wild Wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (*Poaceae*). ICARDA / Wageningen Agricultural University Papers, 94(7): 1–512.
- Zaharieva M., Gaulin E., Havaux M., Acevedo E., Monneveux P. 2001. Drought and heat responses in the wild wheat relative *Aegilops geniculata* Roth: potential interest for wheat improvement. *Crop Science*, 41: 1321–1329.
- Zhang X.Y., Wang R., Dong Y.S. 1996. RAPD polymorphisms in *Aegilops geniculata* Roth. (*Ae. ovata* auct. non L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 43: 429–433.

Recommended for publication by O.K. Zolotareva

Баїк Н., Банду У., Гонсалес Гарсія М., Бенавенте Е., Вега Х.М. 2021. Генетичне різноманіття рибосомальних локусів (5S і 45S рДНК) і повторюваної послідовності ДНК рSc119.2 у чотирьох видів *Aegilops* (*Poaceae*) з Алжиру. *Український ботанічний журнал*, 78(6): 414–425. [In English].

Кафедра біології, факультет природознавства та наук про життя, Університет Тахрі Мохаммеда в м. Бешар, Алжир: Н. Баїк. Лабораторія біології та фізіології організмів, факультет біологічних наук, Університет наук і технологій Уарі Бумедьєн, Алжир, Алжир: Н. Баїк, У. Банду. Кафедра генетики, біологічний факультет, Мадридський університет Комплутенсе, Іспанія: М. Гонсалес Гарсія, Х.М. Вега. Кафедра біотехнології, Вища технічна школа інженерів сільського господарства, Політехнічний університет, Мадрид, Іспанія: Е. Бенавенте.

**Реферат.** Продовжуючи наші попередні дослідження, ми провели кариологічне вивчення 53 популяцій чотирьох видів роду *Aegilops* (*A. geniculata*, *A. triuncialis*, *A. ventricosa* і *A. neglecta*), відібраних із різних за екологічними та географічними особливостями оселищ в Алжирі. Генетичну мінливість локусів хромосомної ДНК кожного зразка видів *Aegilops* виявляли методом флуоресцентної гібридизації *in situ* з використанням трьох зондів: 5S рДНК, 45S рДНК і повторюваної ДНК (рSc119.2). Нами було встановлено, що два локуси рДНК (5S і 45S) гібридувалися з деякими хромосомами і показали значний генетичний поліморфізм як у межах видів, так і між чотирма видами *Aegilops*, тоді як повторювані послідовності ДНК (рSc119.2) гібридувалися з усіма хромосомами і відрізнялися в популяціях з гірських територій з вологим кліматом від популяцій зі степових районів із посушливим кліматом. Транспозиція фізичних карт досліджуваних локусів (5S рДНК, 45S рДНК і рSc119.2) з картами інших колекцій виявила існування нових локусів у представників роду *Aegilops* з Алжиру.

**Ключові слова:** *Aegilops*, Алжир, генетичне різноманіття, генетичні ресурси рослин, екологічна географія, цитогенетичні маркери



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.426>

RESEARCH ARTICLE

## Порівняльна організація тубулінових мікротрубочок у клітинах коренів *Zea mays* (Poaceae) та *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae s. str. / Amaranthaceae s. l.) під впливом кліностаування

Галина В. ШЕВЧЕНКО

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

**Abstract.** In order to identify the mechanism of functioning of the tubulin cytoskeleton, we have investigated the impact of clinorotation on cortical microtubules organization in the process of cell differentiation in growth zones of plant roots of *Zea mays* and *Beta vulgaris*. The similar organization of cortical and endoplasmic microtubules' network in both species is noted. Clinorotation did not significantly change the organization of microtubules in meristem cells and the central elongation root zone. However, in the distal elongation zone of roots, both *Z. mays* and *B. vulgaris* expressed deviations of individual microtubules from the ordered transverse organization (at an angle greater than 45°). This deviation of the microtubules is likely caused by clinorotation and results in discoordination of root growth under these conditions. In addition, it has been found that the scope of destruction of the MT network by taxol in the root cells of both species is not dependent on clinorotation.

**Keywords:** cell growth, clinorotation, cytoskeleton, microtubules, monocotyledons, dicotyledons, plant root, taxol

**Article history.** Submitted 30 August 2021. Revised 04 October 2021. Published 31 December 2021

**Citation.** Shevchenko G.V. 2021. Comparative organization of tubulin microtubules in root cells of *Zea mays* (Poaceae) and *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae s. str. / Amaranthaceae s. l.) under the influence of clinorotation. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(6): 426–433. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.426>

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

\*Corresponding author (e-mail: [galli.shevchenko@gmail.com](mailto:galli.shevchenko@gmail.com))

### Вступ

Організація тубулінових мікротрубочок (МТ), які є основною складовою цитоскелету рослин, еволюційно формувалася у постійному полі земного тяжіння 1g (Hashimoto, 2015). Для визначення механізмів функціонування елементів цитоскелету важливо дослідити дію сили тяжіння на їхню організацію та функціонування. Кортикальні МТ – динамічна структура, яка швидко реагує на зовнішні подразнення (Van et al., 2013; Fujita et al., 2013; Wasteneys, Ambrose, 2009), завдяки чому рослина має змогу пристосуватися до змін у навколишньому середовищі. Як відомо, МТ забезпечують клітинний

поділ та видовження клітин, тому будь-які зміни в їхній організації позначаються на темпах росту органів рослин (Wasteneys, Ambrose, 2009). Особливо це суттєво для клітин коренів, оскільки саме корінь забезпечує ріст у напрямку поживних речовин і трофіку рослини.

Для визначення ролі цитоскелету в реакції рослин на зовнішні чинники досліджували організацію кортикальних тубулінових мікротрубочок у клітинах кори коренів однодольної рослини *Zea mays* L. (родина Poaceae) та дводольної *Beta vulgaris* L. (родина Chenopodiaceae у вузькому розумінні або Amaranthaceae у ширшому розумінні). Увагу приділяли зоні розтягнення кореня, яка є

найчутливішою до зовнішніх подразників (Mancuso et al., 2006). Для визначення механізму динамічної організації МТ застосовували симульовану мікрогравітацію (повільне кліностакування) та фармакологічний підхід, а саме досліджували дію інгібітора полімеризації МТ – таксолу. Розглядали також і роль МТ у ростових процесах клітин коренів за стресових умов.

## Матеріали та методи

У роботі представлена порівняльна характеристика організації МТ у клітинах кори коренів рослин *Z. mays* та *B. vulgaris* за дії кліностакування. Використовували 1D кліностакування, яке запобігає сприйняттю рослинами спрямовуючої дії вектора гравітації (Brungs et al., 2019). Досліджували послідовні етапи диференціювання клітин коренів від меристеми до центральної зони розтягування. Водночас оцінювали вплив інгібітора функціонування тубулінової мережі – таксолу на організацію кортикальних МТ.

Попередньо замочені у воді (5 годин) зернівки *Z. mays* та насінини *B. vulgaris* пророщували на вологому фільтрувальному папері впродовж 4-х діб у стаціонарному контролі та на кліностаках. Зернівки *Z. mays* (гібрид LG 11) були отримані від Semences SA (Chappes, France), а насіння *Beta vulgaris* 'Бордо' – від Торгового насінневого дому (м. Запоріжжя). Папір змочували стандартним розчином Хогланда.

Як дезорганізатор мікротрубочок застосовувався Paclitaxel (Taxol™, Sigma Co.) (C47H51NO14), який порушує організацію мережі МТ, стабілізує полімер МТ і запобігає його деполімеризації. Через стабілізацію МТ Paclitaxel блокує мітоз, а МТ втрачають свою динаміку (Cusidó, 2002). Paclitaxel додавали до розчину Хогланда до кінцевої концентрації 50 мкМ (Baluška et al., 1997). Цим розчином змочували фільтрувальний папір і на ньому пророщували зернівки *Z. mays* та насінини *B. vulgaris* у стаціонарному контролі та на кліностаках, які оберталися зі швидкістю 2 об/хв. Для виявлення приросту коренів їхню довжину вимірювали на 3-й та 4-й дні росту рослин.

Для анатомічних досліджень корені кукурудзи та буряка близько 1 см завдовжки фіксували у 3,7%-му формальдегіді протягом 1 години і монтували в спирторозчинний віск за стандартною цитологічною процедурою (Baluška et al., 1997). Поздовжні мікротомні зрізи 10 мкм завтовшки розміщували

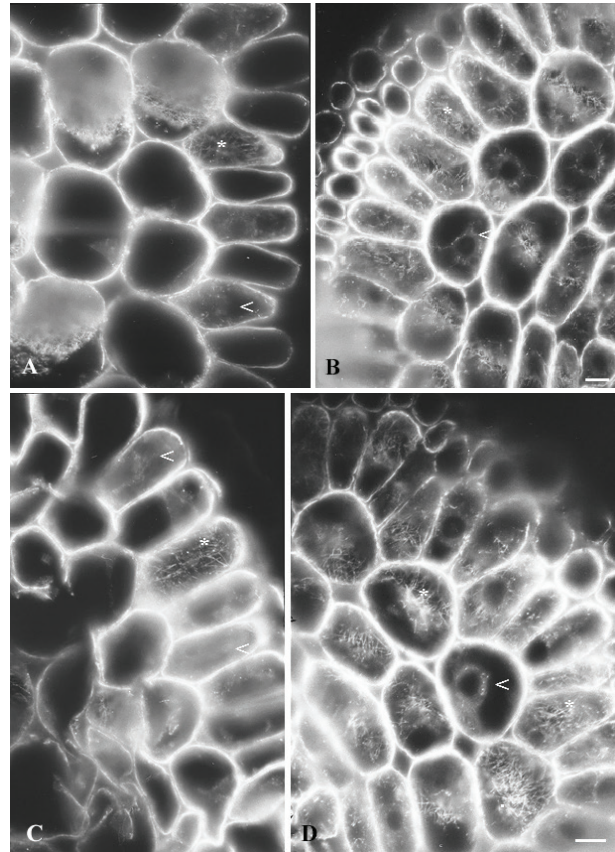


Рис. 1. Мережа кортикальних (позначка \*) та ендоплазматичних мікротрубочок (позначка <) на поперечних зрізах клітин меристеми коренів *Zea mays* (A, C) та *Beta vulgaris* (B, D) у контролі (A, B) і під час кліностакування (C, D). Масштаб: 10 мкм

Fig. 1. Cortical (marked \*) and endoplasmic (marked <) microtubules at cross sections of meristem in roots of *Zea mays* (A, C) and *Beta vulgaris* (B, D) in control (A, B) and under clinorotation (C, D). Bars: 10  $\mu$ m

на предметному склі та проводили по низхідним концентраціям спиртів (97, 70 та 50%) у фосфатному буфері (pH 6,9). Імуноцитохімічно візуалізували мікротрубочки з первинними моноклональними антитілами до тубуліну (T-4026, Sigma) та вторинними антитілами, міченими флуоресцентною міткою флуоресцинізотіоціанатом (FITC) (F-9026, Sigma). Після фарбування зрізи монтували у середовище із суміші гліцерину (80%) і фосфатного буфера (20%). Зрізи аналізували на конфокальному лазерному сканувальному мікроскопі LSM 5 PASCAL (Zeiss, Germany) зі стандартними фільтрами (BP 450-490, LP 520). Досліджували організацію кортикальних та ендоплазматичних мікротрубочок у клітинах кори на рівні меристеми та зони розтягування коренів.

Таблиця 1. Статистичні результати порівнювання вибірок довжини коренів *Zea mays* та *Beta vulgaris* за дії таксолу та кліностагування

Повтори	$\mu c$	$n_1$	$\mu t$	$n_2$	$t (n_1 + n_2 - 2)$	$p$
Контроль / кліностаг <i>Z. mays</i>						
1	7,8 ± 2.3	41	11.2 ± 3.6	45	-4,80 (84)	0,000007
2	1.32 ± 0.6	20	2.35 ± 1.0	37	-4.05 (55)	0,000165
3	2.19 ± 0.9	34	2.0 ± 0.9	29	0,81 (61)	0,420267
Контроль / кліностаг <i>B. vulgaris</i>						
2	1.30 ± 0.4	84	1.11 ± 0.5	183	3,14 (265)	0,001869
3	2.22 ± 0.77	53	1.97 ± 0.6	28	1,49 (79)	0,141388
Контроль / дія таксолу <i>Z. mays</i>						
1	1,43 ± 0.6	33	1.08 ± 0.4	39	2,77 (70)	0,007095
2	2.19 ± 0.9	34	1.4 ± 0.6	32	3,999081 (64)	0,000167
3	1.32 ± 0.6	20	1.0 ± 0.5	25	1,94 (43)	0,05
Контроль / дія таксолу <i>B. vulgaris</i>						
1	1.11 ± 0.3	14	0.78 ± 0.26	30	3,44 (42)	0,001335
2	1.30 ± 0.4	84	0.81 ± 0.31	100	9,49 (182)	1,28721960861951E-17
Дія таксолу / дія таксолу при кліностагуванні <i>Z. mays</i>						
1	1.08 ± 0.4	39	1.31 ± 0.4	47	-2,75 (84)	0,007219
2	1.0 ± 0.5	25	1.06 ± 0.3	26	-0,57 (49)	0,571215
3	1.2 ± 0.6	33	0.78 ± 0.4	45	4,01 (76)	0,000141
Дія таксолу / дія таксолу при кліностагуванні <i>B. vulgaris</i>						
1	0.79 ± 0.3	30	0.92 ± 0.2	65	-2,67 (93)	0,009066
2	0.81 ± 0.3	100	0.84 ± 0.2	55	-0,70 (155)	0,483634

$\mu c$  – середнє значення довжини коренів у контролі,  $\mu t$  – середнє значення довжини коренів у експерименті,  $t$  – значення коефіцієнта Стюдента,  $n1$  та  $n2$  – розмір вибірки,  $p$  – значення статистичної вірогідності

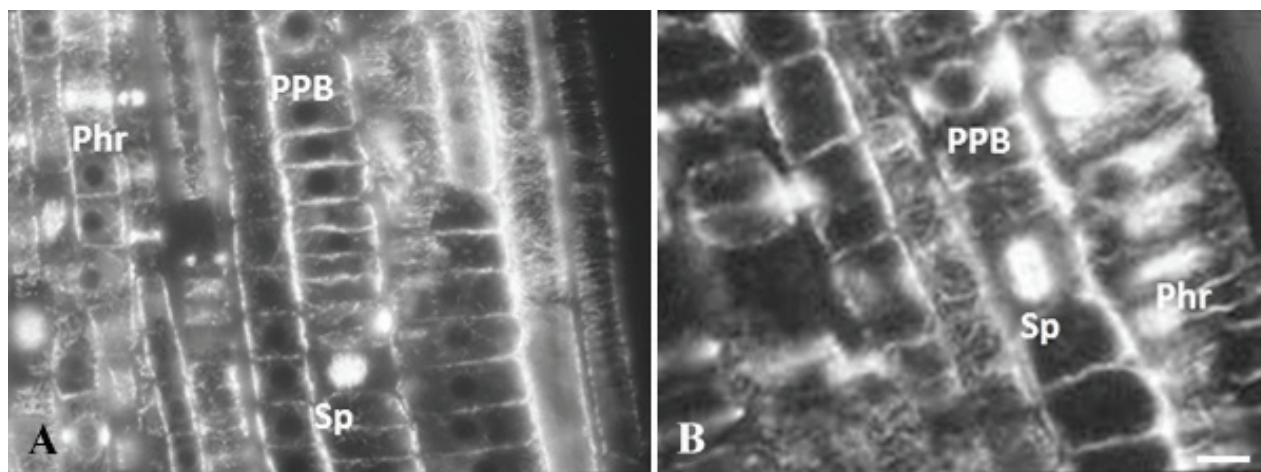


Рис. 2. Препрофазна смужка (PPB – preprophase band), веретено поділу (Sp – mitotic spindle) та фрагмопласт (Phr – phragmoplast) у клітинах меристеми *Zea mays* у контролі (A) і під час кліностагування (B). Масштаб: 10 мкм

Fig. 2. Preprophase band (PPB), mitotic spindle (Sp) and phragmoplast (Phr) in meristem cells of *Zea mays* control (A) and clinorotated (B) roots. Bar: 10  $\mu m$

Довжину первинних коренів (як один із маркерів реакції рослини на дію кліностагування та вплив таксолу) вимірювали щонайменше у 100 проростків обох видів. Обчислювали різницю довжини коренів на 3-й та 4-й дні росту в контролі та при

обробці (дія таксолу/кліностагування). Приріст у контролі вважали за 100% і відносно нього обчислювали приріст у експериментів (дія таксолу/кліностагування). Статистичні показники для рис. 5 наведені в табл. 1.

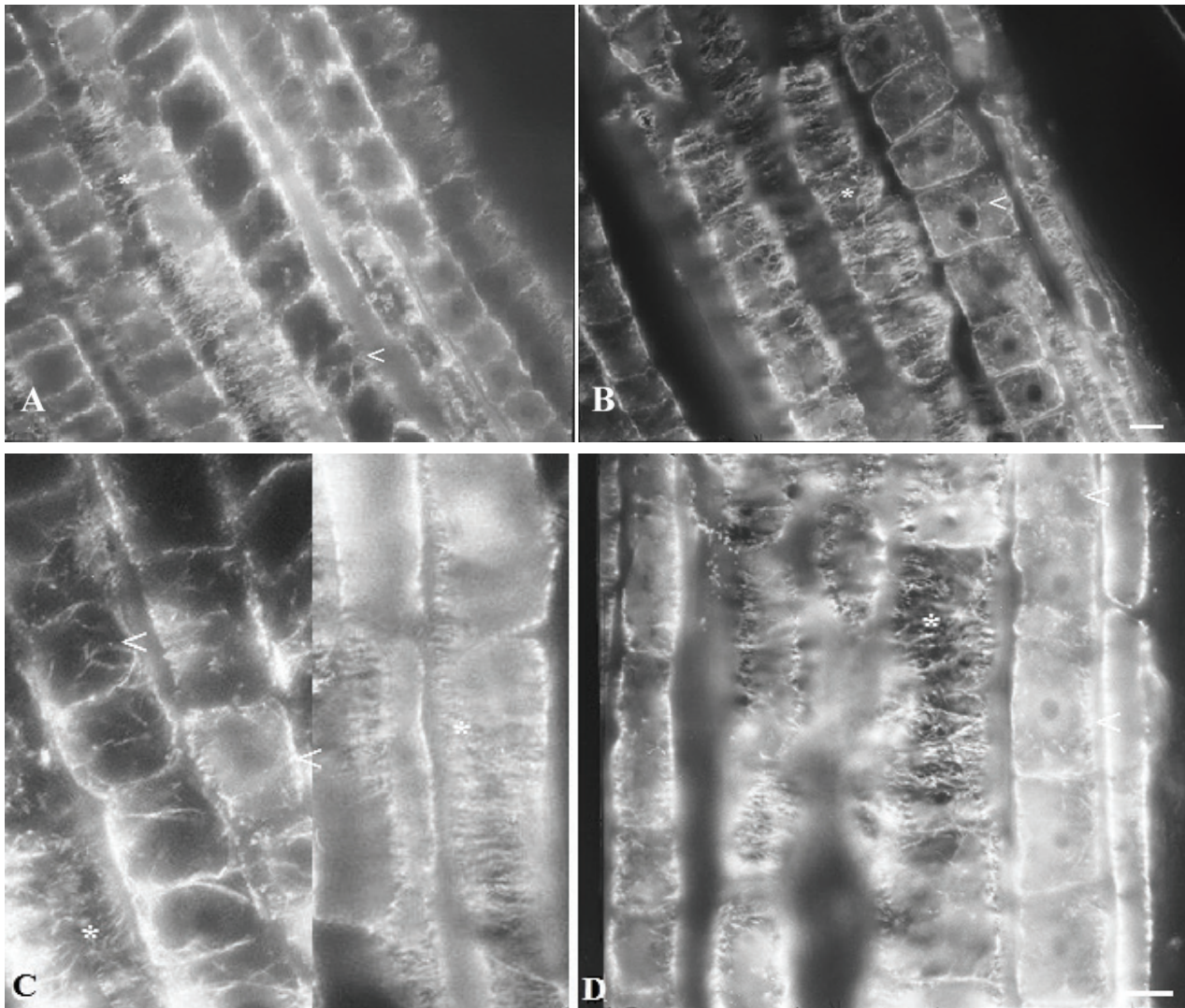


Рис. 3. Кортикальні (\*) та ендоплазматичні (<) мікротрубочки у дистальній зоні розтягування коренів *Zea mays* (A, B) та *Beta vulgaris* (C, D) у контролі (A, C) та під час кліностагування (B, D). Масштаб: 10 мкм

Fig. 3. Cortical (\*) and endoplasmic microtubules (<) in distal elongation zone of *Zea mays* (A, B) and *Beta vulgaris* (C, D) control (A,C) and clinorotated (B, D) roots. Bars: 10 μm

## Результати та обговорення

**Мережа МТ у меристемі коренів.** Меристема кореня є зоною активного поділу клітин.

На поперечних зрізах коренів *Z. mays* та *B. vulgaris* клітини кори на рівні меристеми округлі (рис. 1). У клітинах присутні кортикальні (кМТ) та ендоплазматичні (еМТ) мікротрубочки. Кортикальні МТ розташовані у вигляді впорядкованих пучків різної щільності, розміщених переважно впоперек основної осі кореня (рис. 1). У деяких клітинах важко

розрізнити еМТ через високу щільність цитоплазми та кМТ.

У меристемі клітини швидко діляться, внаслідок чого у цій зоні кореня присутні численні структури поділу, сформовані МТ, а саме: веретено поділу, препрофазна смужка та фрагмопласт (рис. 2,А).

При дослідженні структури кортикальних та ендоплазматичних МТ у меристемі кліностагованих коренів *Z. mays* та *B. vulgaris* не виявлено відмінностей в їхній організації у контролі, а також змін у структурах клітинного поділу, сформованих МТ (рис. 3,В).

### Мережа МТ у зоні розтягування кореня.

Дистальна зона розтягування кореня (ДЗР), яка знаходиться між меристемою та зоною швидкого видовження (центральна зона розтягування – ЦЗР), характеризується переважно дифузним (ізотропним) ростом, завдяки чому на поздовжніх зрізах клітини поступово набувають форму, подібну до квадратної (рис. 3).

Дистальна зона розтягування являє собою резервуар клітин для постачання в зону їхнього активного розтягування. Швидкість, з якою клітини проходять ДЗР, сприяє швидкості росту кореня до найсприятливіших умов поживного середовища та визначає існування рослин за певних умов (Baluška et al., 1992). Ця зона є надзвичайно чутливою до зовнішніх стимулів і реагує на них зміною темпів росту клітин (Baluška et al., 1990, 1992). Ендоплазматичні МТ (еМТ) у клітинах коренів зазначених видів представлені мережею окремих МТ та їхніх пучків різної щільності, які оточують ядро і радіально розходяться від навколядерної області до клітинної периферії, де закріплюються на цитоплазматичній мембрані (ЦМ) (рис. 3, В, D). Суттєвої різниці у будові еМТ однодольної (*Z. mays*) та дводольної (*B. vulgaris*) рослин не виявлено, проте у *B. vulgaris* еМТ виражені чіткіше. Кліноостатування помітно не впливало і не змінювало організації еМТ як у *Z. mays*, так і *B. vulgaris* (рис. 3, В, D).

Кортикальні МТ (кМТ) в районі пізньої меристеми та ДЗР представлені переважно щільними тяжами, розміщеними перпендикулярно поздовжній осі головного кореня (рис. 3, А, В).

Детальний аналіз кліноостатованих проростків *Z. mays* та *B. vulgaris* показав, що в деяких клітинах коренів пізньої меристеми та ДЗР визначаються як хаотичні кМТ, так і відхилення окремих кМТ на кут, більший за 45° від поперечної організації (рис. 4, В, D). Для *B. vulgaris* про спостереження таких клітин повідомляли і раніше (Shevchenko, 1999).

Особливо часто хаотичні кМТ спостерігали у *Z. mays* (рис. 4, В). Подібна організація кМТ була властива обом дослідженим видам рослин. Так, у *Z. mays* відзначено  $27 \pm 2,8\%$  таких клітин, у *B. vulgaris* –  $14,3 \pm 3,7\%$ . Слід зазначити, що аналогічні зміни організації МТ у ДЗР встановлені також і в *Arabidopsis thaliana* (Shevchenko et al., 2008).

Неістотну різницю відмічали в ступені вираженості кМТ, яка була більшою у клітинах коренів *B. vulgaris*, що, ймовірно, зумовлено різною спорідненістю антитіл до тубуліну в тканинах досліджуваних рослин.

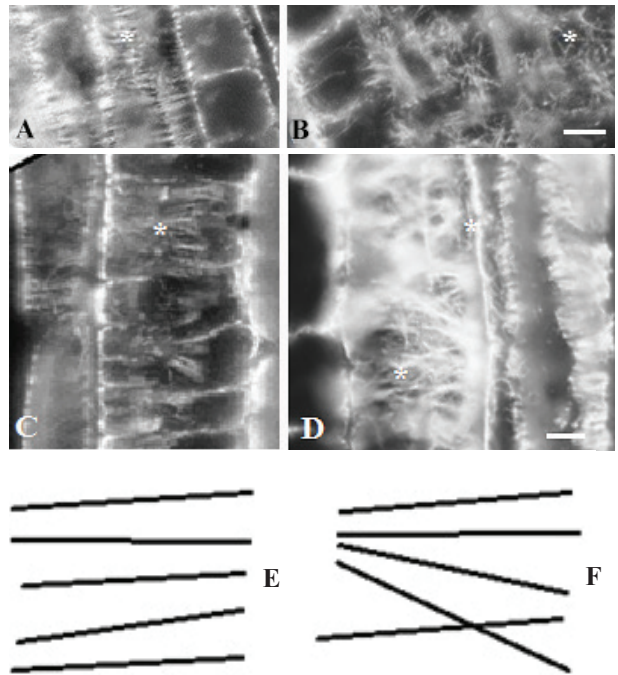


Рис. 4. Відхилення мікротрубочок від поперечної організації у кортикальних клітинах пізньої меристеми та зони розтягування проростків *Zea mays* (А, В) та *Beta vulgaris* (С, D) у контролі (А, С), під час кліноостатування (В, D) та схематичне зображення (Е: контроль, F: кліноостатування). Зірочкою (\*) позначені хаотичні мікротрубочки. Масштаб: 10 мкм

Fig. 4. Cortical microtubules, deviated from transversal orientation in the cells of late meristem and root elongation zone in seedlings of *Zea mays* (A, B) and *Beta vulgaris* (C, D) in control (A, C), during clinorotation (B, D) and its schematic view (E: control, F: clinorotation). Asterisk (\*) indicates randomized microtubules. Bars: 10  $\mu$ m

Отже, кліноостатування підвищувало частоту дезорганізації кортикальних мікротрубочок у клітинах пізньої меристеми і зони розтягування коренів *Z. mays* та *B. vulgaris*. Водночас це призводило до помітної дискоординації росту – підсилення у *Z. mays* та пригнічення у *B. vulgaris* (рис. 5).

Така різниця між рослинами *Z. mays* та *B. vulgaris* зумовлена тим, що окрім цитоскелету, ростову реакцію коренів на зовнішні умови регулюють також інші фактори, які по-різному реагують на кліноостатування. Окрім того, корені *Z. mays* значно переважають корені *B. vulgaris* як за загальною товщиною, так і за товщиною кори, яка на рівні меристеми складається з 6–7 шарів, тоді як у *B. vulgaris* їх 3–4.

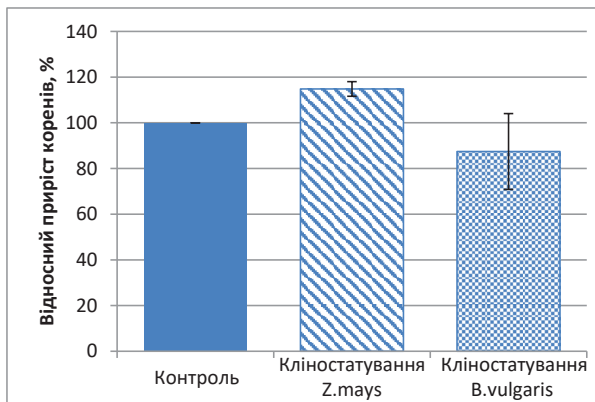


Рис. 5. Відносний приріст коренів 4-добових проростків *Zea mays* та *Beta vulgaris* під час кліностакування ( $p < 0,05$ )

Fig. 5. Relative growth of seedling roots of *Zea mays* and *Beta vulgaris* during clinorotation ( $p < 0,05$ )

**Інгібіторний аналіз.** Дію таксолу досліджували на клітинах ДЗР, оскільки саме ця зона кореня є найчутливішою до зовнішніх чинників (Baluška et al., 1990; Wasteneys, Ambrose, 2009). У клітинах ДЗР коренів *Z. mays* та *B. vulgaris* таксол призводив до часткового руйнування кортикального шару МТ. Внаслідок цього відмічали зруйновані короткі МТ та їхні рештки. Спостерігали порушення організації впорядкованих поперечних кМТ і точкові скупчення деполімеризованого тубуліну. Ендоплазматичні МТ при руйнуванні таксолем не утворювали радіальної структури в області навколо ядра, натомість вони були представлені зруйнованими фрагментами різних розмірів і щільності (рис. 6).

Не відмічали різниці в ступені руйнування мережі МТ у клітинах ДЗР коренів між контрольними та

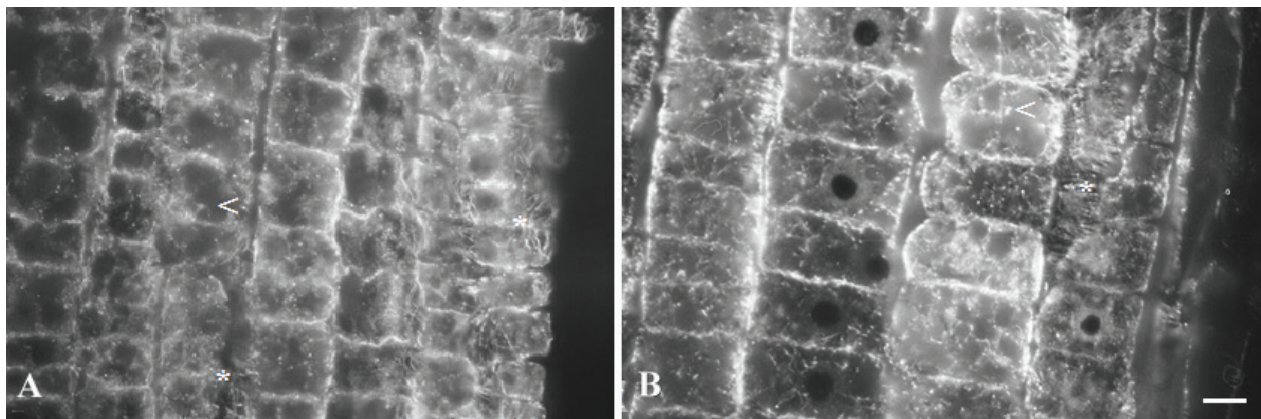


Рис. 6. Організація кортикальних (\*) та ендоплазматичних (<) мікротрубочок у клітинах дистальної зони розтягування коренів *Zea mays* (А) та *Beta vulgaris* (В). Масштаб: 10 мкм

Fig. 6. cMTs and eMTs in cells of the distal elongation zone of *Zea mays* (A) and *Beta vulgaris* (B) roots. Bar: 10  $\mu$ m

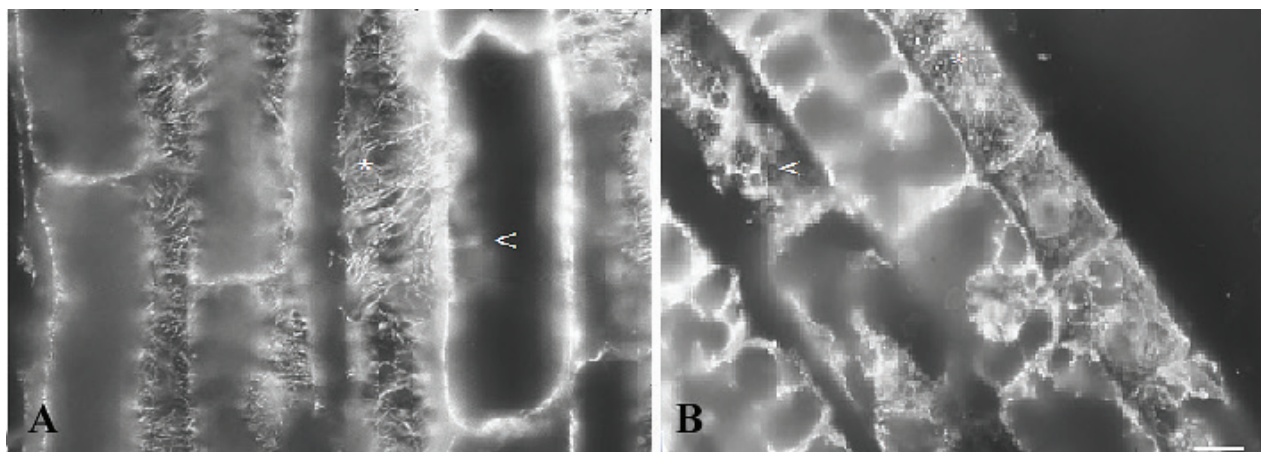


Рис. 7. Організація кортикальних (\*) та ендоплазматичних (<) мікротрубочок у клітинах центральної зони розтягування коренів *Zea mays* (А) та *Beta vulgaris* (В). Масштаб: 10 мкм

Fig. 7. cMTs and eMTs in cells of the central elongation zone of *Zea mays* (A) and *Beta vulgaris* (B) roots. Bar: 10  $\mu$ m

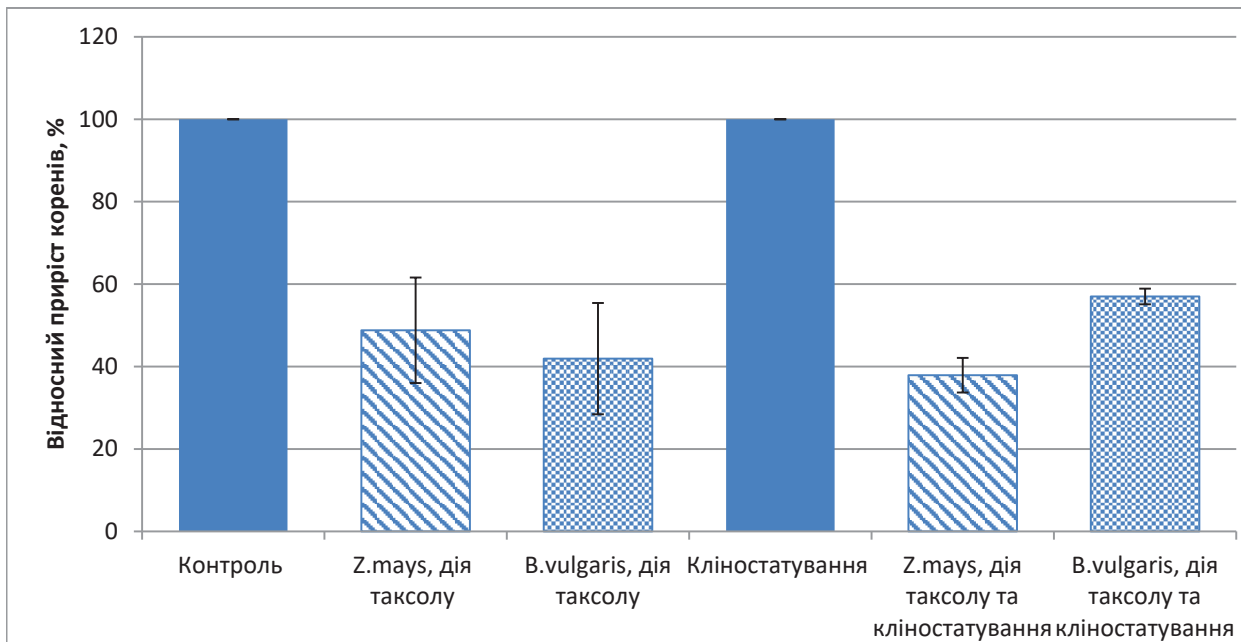


Рис. 8. Відносний приріст коренів *Zea mays* та *Beta vulgaris* за дії таксолу під час клінонстатування та без нього (умови контролю та лише клінонстатування взято за 100%) ( $p < 0,05$ )

Fig. 8. Relative growth of *Zea mays* and *Beta vulgaris* roots after taxol treatment in the stationary control and during clinorotation (control and clinorotation are considered to be 100%) ( $p < 0,05$ )

клінонстатованими рослинами як у *Z. mays*, так і *B. vulgaris*.

У ЦЗР клітини видовжуються переважно в одному поздовжньому напрямку, вони ростуть анізотропно (Ishikawa, Evans, 1993). У проксимальній частині ДЗР коренів обох рослин траплялися навскісні кМТ, а в ЦЗР їхня частота суттєво підвищується. Також, збільшується кількість хаотичних кМТ (рис. 7, А, В).

Це пов'язано з пришвидшенням темпів росту клітин, під час якого переорієнтація кМТ з поперечних на поздовжні сприяє розтягуванню клітин та переходу до анізотропного росту. Через загальне підвищення дезорієнтації кМТ у ЦЗР важко порівняти кількість клітин із хаотичними кМТ у контрольних та клінонстатованих зразках. Однак, враховуючи збільшення кількості частково дезорієнтованих кМТ вже у ДЗР клінонстатованих зразків, логічно припустити подальше підвищення хаотичності кМТ у ЦЗР при клінонстатуванні.

При вимірюванні розмірів коренів встановлено, що клінонстатування не впливало на ступінь руйнування МТ та ріст оброблених таксолем рослин обох видів (рис. 8).

Той факт, що ріст досліджуваних рослин змінювався при клінонстатуванні (рис. 5) (яке призводило до

часткової дезорганізації кМТ), і не змінювався в клінонстатованих рослин, які зазнали сильнішого руйнування МТ таксолем (рис. 8), свідчить про залучення кМТ у регулювання росту за умов зміненої сили тяжіння. Тобто, пригнічення функціонування мікротрубочок таксолем не викликало їхньої реакції на клінонстатування. Слід зазначити, що цитоскелет є одним з численних компонентів складної системи регулювання росту клітин рослин при дії різного роду стресу.

## Висновки

На основі порівняльного дослідження структури МТ у коренях рослин *Z. mays* і *B. vulgaris* виявлено їхню типову будову в клітинах усіх ростових зон. Починаючи з меристеми, кортикальні МТ залягають поперечно до поздовжньої осі кореня впорядкованими смугами паралельних МТ. У меристемі смуги кортикальних МТ виявилися найщільнішими. В усіх зонах коренів еМТ присутні у вигляді скупчень навколо ядер і радіальних променів, які простягаються до ЦМ, а також поодиноких МТ різної довжини. Клінонстатування сприяло збільшенню частоти



дезорганізованих МТ у клітинах ДЗР. Ймовірно, це є певним внеском у дискоординацію росту коренів під час кліноостатування, а саме – пришвидшення у *Z. mays* і пригнічення у *B. vulgaris* рослин. Отже, на прикладі однодольної та дводольної рослин виявлені однакові закономірності в організації кМТ та еМТ під час розвитку клітин, а також в організації кМТ у зоні розтягування коренів за дії кліноостатування та протилежні щодо темпу росту головного кореня. Така різниця може бути пов'язана з різною товщиною коренів *Z. mays* та *B. vulgaris* і обумовлена функціонуванням багатокомпонентної системи регулювання росту під впливом кліноостатування. Отримані дані є внеском у вивчення впливу фізичних факторів на ріст рослин та розвиток космічного рослинництва.

## Список посилань

- Baluška F., Hauskrecht M., Kubica Š. 1990. Postmitotic 'isodiametric' cell growth in the maize root apex. *Planta*, 181: 269–274. <https://doi.org/10.1007/BF00195876>
- Baluška F., Parker J.S., Barlow P.W. 1992. Specific patterns of cortical and endoplasmic microtubules associated with cell growth and tissue differentiation in roots of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Cell Science*, 103: 191–200. <https://doi.org/10.1242/jcs.103.1.191>
- Baluška F., Samaj J., Volkman D., Barlow P.W. 1997. Impact of taxol-mediated stabilization of microtubules on nuclear morphology, ploidy levels and cell growth in maize roots. *Biology of the Cell*, 89: 221–231.
- Ban Y., Kobayashi Y., Hara T., Hamada T., Hashimoto T., Takeda S., Hattori T. 2013.  $\alpha$ -tubulin is rapidly phosphorylated in response to hyperosmotic stress in rice and *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiology*, 54: 848–858. <https://doi.org/10.1093/pcp/pct065>
- Brungs S., Hauslage J., Hemmersbach R. 2019. Validation of Random Positioning versus clinorotation using a macrophage model system. *Microgravity Science and Technology*, 31: 223–230. <https://doi.org/10.1007/s12217-019-9687-0>
- Cusidó R.M., Palazón J., Bonfill M., Navia-Osorio A., Morales C., Piñol M.T. 2002. Improved paclitaxel and baccatin III production in suspension cultures of *Taxus media*. *Biotechnological Progress*, 18: 418–423. <https://doi.org/10.1021/bp0101583>
- Fujita S., Pytela J., Hotta T., Kato T., Hamada T., Akamatsu R., Ishida Y., Kutsuna N., Hasezawa S., Nomura Y., Nakagami H., Hashimoto T. 2013. An atypical tubulin kinase mediates stress induced microtubule depolymerization in *Arabidopsis*. *Current Biology*, 23: 1969–1978. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.08.006>
- Hashimoto T. 2015. Microtubules in Plants. *The Arabidopsis Book (American Society of Plant Biologists)*, 13. <https://doi.org/10.1199/tab.0179>
- Ishikawa H., Evans M.L. 1993. The role of the distal elongation zone in the response of maize roots to auxin and gravity. *Plant Physiology*, 102: 1203–1210. <https://doi.org/10.1104/pp.102.4.1203>
- Mancuso S., Barlow P.W., Folkman D., Baluska F. 2006. Actin turnover-mediated gravity response in maize root apices gravitropism of decapped roots implicates gravisensing outside of the root cap. *Plant Signaling and Behavior*, 1(2): 52–58. <https://doi.org/10.4161/psb.1.2.2432>
- Shevchenko G. 1999. Patterns of cortical microtubules in epidermis of *Beta vulgaris* roots under clinorotation. *Advances in Space Research*, 24(6): 739–742.
- Shevchenko G., Kalinina Ya.M., Kordyum E. 2008. Role of cytoskeleton in gravisensing of the root elongation zone in *Arabidopsis thaliana* plants. *Cell Biology International*, 32: 560–562.
- Wasteneys G.O., Ambrose J.C. 2009. Spatial organization of plant cortical microtubules: close encounters of the 2D kind. *Trends in Cell Biology*, 19: 62–71. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2008.11.004>

Рекомендує до друку І.В. Косаківська

Шевченко Г.В. 2021. Порівняльна організація тубулінових мікротрубочок у клітинах коренів *Zea mays* (*Poaceae*) та *Beta vulgaris* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.) під впливом кліноостатування. *Український ботанічний журнал*, 78(6): 426–433.

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

**Реферат.** З метою виявлення механізму функціонування тубулінового цитоскелета досліджували вплив кліноостатування на організацію кортикальних мікротрубочок у процесі диференціювання клітин у ростових зонах коренів рослин *Zea mays* та *Beta vulgaris*. Відзначена подібність мережі кортикальних та ендоплазматичних мікротрубочок у вищезазначених рослин. Кліноостатування помітно не змінювало організацію мікротрубочок у клітинах меристеми та центральної зони розтягування коренів. Проте у дистальній зоні розтягування коренів як у *Z. mays*, так і *B. vulgaris* встановлено відхилення окремих мікротрубочок від впорядкованої поперечної організації (на кут більший за 45°). Ймовірно, що таке відхилення мікротрубочок викликане дією кліноостатування та є причиною дискоординації росту кореня за даних умов. Виявлено також, що ступінь руйнування мережі МТ таксолом у клітинах коренів обох рослин не залежить від кліноостатування. Обговорюється роль мікротрубочок у ростових процесах клітин коренів під впливом зовнішніх факторів.

**Ключові слова:** кліноостатування, корінь рослин, ріст клітин, таксол, цитоскелет



## Cytogenetic characteristics of seed progeny of old-aged trees of *Pinus pallasiana* and *Picea abies* (Pinaceae)

Ivan I. KORSHIKOV<sup>1,2</sup>, Yuliia O. BILONozhKO<sup>3\*</sup> , Volodymyr M. HRABOVYI<sup>4</sup> 

<sup>1</sup> Donetsk Botanical Garden of NAS of Ukraine, 50 Marshak Str., Kryvyi Rih 50089, Ukraine

<sup>2</sup> Kryvyi Rih Botanical Garden of NAS of Ukraine, 50 Marshak Str., Kryvyi Rih 50089, Ukraine

<sup>3</sup> Institute of Food Biotechnology and Genomics of NAS of Ukraine, 2-a Osipovskoho Str., Kyiv 04123, Ukraine

<sup>4</sup> Sofiivka National Arboretum of NAS of Ukraine, 12-a Kyivska Str., Uman 20300, Ukraine

**Abstract.** Information on cytogenetic changes in the seed offspring of old-aged trees is insufficient and inconsistent. In our studies, 150–200-year old trees of *Picea abies* and *Pinus pallasiana* were used. We analyzed peculiarities of their karyotype, nucleus-forming region, and nucleolus in the cells of seedlings of *P. abies* and *P. pallasiana* emerged from seeds in natural populations and plantations of introduced plants. As a result, age-dependent cytogenetic disorders were observed, such as the chromosome bridges, lag, premature segregation, and agglutination. Peculiarities with regard to number and structure of secondary chromosome constriction are demonstrated. The identified properties of the cell structure of seeds of old-aged trees of *P. abies* and *P. pallasiana* indicate that more resources are needed to maintain their protein synthesis at a normal level. The increased number of abnormalities indicates a significant impact of accumulated intracellular metabolites and cytopathological phenomena in mother plants on the quality of seed offspring.

**Keywords:** chromosomal aberrations, nuclear and nucleolar characteristics, old-aged trees, *Picea abies*, *Pinus pallasiana*

**Article history.** Submitted 25 September 2020. Revised 07 December 2021. Published 31 December 2021

**Citation.** Korshikov I.I., Bilonozhko Y.O., Hrabovyi V.M. 2021. Cytogenetic characteristics of seed progeny of old-aged trees of *Pinus pallasiana* and *Picea abies* (Pinaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 78(6): 434–441. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.434>

\*Corresponding author (e-mail: [tkacheva\\_ua@ukr.net](mailto:tkacheva_ua@ukr.net))

### Introduction

From the seed germination to aging sub-senile period, the plant physiological state changes, and age-related and organ-forming processes occur simultaneously. Many patterns of age-related changes leading to functional rearrangements, especially the molecular basis of ontogenesis in higher plants, have not yet been elucidated sufficiently. With aging, living organisms have both programmed and stochastic changes in their macromolecular properties, reflected in the finest structures, including the synthesis of nucleic acids and cell proteins. Aging is accompanied by the accumulation of damage, failure in the body systems and other changes leading to the loss of functionality.

Age-related changes occur at different levels of organization of a living organism (molecular, cellular, tissue, and organ). The aging of the whole plant reflects the processes occurring in all its constituent organs and is closely related to the slowdown or cessation of the tissue and organ growth. Plant aging is usually characterized by a decrease in the intensity of photosynthesis, respiration, protein synthesis, RNA synthesis, activity of ion transport, and other physiological processes (Calderwood et al., 2009; Gladyshev, 2016; Anisimova et al., 2018).

In the age-related change process, complexly regulated functional systems are involved; in some cells, the aging processes develop, while in other ones the adaptive shifts occur along with unequal mitotic activity. With age, cell "replicative aging" begins, that is, irreversible inhibition

of DNA replication appears. Age-related changes in the DNA structure are reflected on the organisms themselves as well as on their descendants. An increase in the occurrence of genetic pathologies in the progeny is observed in many species of various forms of life (Wojda et al., 2006; Vostrikova, 2007). For this reason, seeds collected from generatively mature trees are used in afforestation process for the cultivation of planting material and they are not harvested from old trees that pass into the sub-senile ontogenetic stage.

Cytogenetically, cell aging is associated with a number of significant cellular changes in tissues, including cell cycle arrest, increased and/or heterogeneous cell size, their higher frequency with different chromosomal aberrations and micronuclei. Classical and molecular cytogenetic studies of dividing and interphase cells in the elderly organisms have shown an increase in the frequency of cytogenetic disorders (Bolognesi et al., 1999; Butorina et al., 2000; Gladishev et al., 2016; Janssens, Veenhoff, 2016; Korshikov et al., 2019). Numerous monitoring cytogenetic studies on plant and animal species have shown that this method is highly effective for assessing the negative impact of both natural and technogenic factors on living organisms (Akinboro et al., 2011; Wang et al., 2014; Pekol et al., 2016; Krysanov et al., 2018). For such studies, conifers and their seed progeny are often used as monitoring objects (Butorina et al., 2008; Kvitko, Muratova, 2010).

The plant reproductive system is one of the first to respond to climate changes. In the seed progeny (seed embryos) of plants exposed to air pollutants (Korshikov et al., 2007), as well as in areas with adverse climatic conditions, the proportion of homozygotes can significantly increase (Korshikov, Mudrik, 2006). The genetic structure of populations can change, as well as an increase in the level of pathologies of mitosis, chromosomal aberrations, the nucleus-nucleolus ratio is shifting (Korshikov et al., 2013).

Old-growth trees are of great interest to humans. Previously, they were considered as a source of raw materials for various types of production. Currently, such plants are designated as objects that need to be protected and comprehensively studied. There is little information on how cytogenetic indicators change in components of plant populations of different ages, and especially in areas with adverse climatic conditions, and they are contradictory (Cherkashina, 2007; Butorina et al., 2008; Mashkina et al., 2012). It is known that the population seed pool is formed primarily by middle-aged generative trees and, to a lesser extent, young and old plants (Isajev et al., 2013).

The purpose of the work is to elucidate the peculiarities of cytogenetic changes in the middle- and old-aged tree seed progeny of *Picea abies* (L.) H.Karst. and *Pinus pallasiana* D.Don. in natural populations and introduction plantations.

## Materials and Methods

Currently, old trees are found only in the territories of ancient parks, as well as in places difficult to access for economic and recreational human activities.

For the present research, we used the seeds of old-aged Crimean pine (*Pinus pallasiana*) and Norway spruce (*Picea abies*) trees from plantations of the Sofiiivka National Arboretum of the National Academy of Sciences of Ukraine (Uman town, Cherkasy Region, Ukraine). The age of the studied plants of *P. pallasiana* was about 130–150 years, and that of trees of *P. abies* was about 180–200 years. In addition, individual plants of *P. abies* had a morphological abnormality called witches' brooms. The seeds from middle-aged trees were collected in natural populations. For *P. pallasiana*, this was the Crimean Mountains (Nikita settlement), the trees aged 80–100 years; for *P. abies* – Ukrainian Polissia (Rostansk Forestry, Volyn Region), the trees aged 65–75 years. Each sample plot consisted of 30 trees, with at least 200 mitoses analyzed per one tree. In total, about 25 000 cells were analyzed.

The analysis of cytogenetic parameters was carried out on temporary preparations of the seedling root meristematic tissues. Seeds were germinated in Petri dishes on wet filter paper in a thermostat at temperatures of 23–25 °C. The first wave of mitoses was analyzed on the 3<sup>rd</sup>–5<sup>th</sup>-day seedlings with 5–8 mm in length roots. Subsequent mitoses were determined on 1.0–1.5 mm in length roots. The roots were fixed with acetic alcohol (1:3). To analyze the mitosis pathologies and chromosomal aberrations, the material was stained with 2% solution of aceto-orcein, and thermal maceration was performed. The identified abnormalities were classified based on the research of Bochkov et al. (1972) and Glińska et al. (2007).

For karyological analysis, the sprouted roots were treated with 1% aqueous colchicine before fixation. We used 1% acetoheмоxylin solution for staining chromosomes. Metaphase plates with chromosomes in the same plane were photographed under immersion (at a magnification of 100×10).

For staining of nucleoli, the commonly accepted technique was used (Muratova, 1995). The roots were left in 50% silver nitrate solution for 3 hours at 60 °C. After staining, the material was washed and squash preparations were made according to conventional cytology protocols (Singh, 2017). For each sample, nucleoli were counted in 1000 interphase nuclei.

Finished preparations were analyzed using a Carl Zeiss Primostar microscope at a magnification of 40×10, photographed with a Canon Power Shot A620 digital camera. AxioVisionRel 4.7 software was used to determine the chromosome, nuclei and nucleoli size. Quantitative data were presented as mean ± standard error (SE). Statistical significance was checked using the Student's t-test and was considered significant if the P value was less than 0.05.

## Results

According to our observations, the middle-aged plant seed progeny of the population of *P. abies* have a rather low level of cytogenetic disorders ( $0.32 \pm 0.06\%$ ). Among them, pathologies of mitosis and aberrations associated with the chromosome structure were noted. Of all chromosomal abnormalities, 71.4% accounted for single bridges, 10.7% for lagging and 10.7% for premature segregation, 3.57% for multiple bridges, and 3.57% for chromosome agglutination. For the old-aged *P. abies* tree progeny from the Sofiivka arboretum, it was 7.8 times higher and amounted to  $2.5 \pm 0.05\%$ . Moreover, the spectrum of anomalies was represented by only two types: chromatid and chromosome bridges – 71.43%, and lagging chromosomes – 28.57%.

All types of chromosomal aberrations are considered as a single phenomenon, as they have a common basis as DNA break. However, various types of chromosomal aberrations arise due to a different number of molecular genetic events, involving dissimilar chromosome morphological regions that vary significantly in their structural and functional features. In addition, individual chromosomes of the same karyotype can significantly differ from each other in the frequency of participation in chromosomal aberrations (Richardson et al., 1998). Some non-mutagenic chemical compounds cause chromosomal aberrations, as well as metabolic poisons that inhibit DNA synthesis and induce double DNA breaks (Nakamura et al., 2021). Only cells carrying chromosomal or chromatid exchanges can be maintained during cytogenetic changes, throughout which there was

no loss of genetic material, and if damaged, they can be transmitted to the next generation of cells (Bryant, 1997). In our previous studies, we established the level of cytogenetic disturbances for young trees of *P. abies* (35–40 years old, from plantations in the industrial region, Donetsk) (Korshikov et al., 2012). It amounted to  $0.40 \pm 0.06\%$ , which is practically consistent with the results obtained for middle-aged plants of natural populations. In all likelihood, young and middle-aged trees preserve the high efficiency of their DNA repair system, which allows them to produce their seed progeny with significantly fewer genetic disorders. Apparently, the accumulation of unrepaired disorders in an old-aged organism affects genetic characteristics of its progeny.

A similar trend – an increase in the number of pathologies with increasing age – is also observed for other coniferous species. For example, in *Pinus sylvestris* L. seed embryos, the level of anomalies was almost twice as high in plants from the natural population whose age was 61–67 years than in young plants (35–38 years old) in artificial planting (Pimenov, Sedelnikova, 2006). The same differences in the level of mitosis pathologies have been shown for seed progeny of *P. sylvestris* populations of 70 and 100 years old, and a difference in the level of the mitotic index was noted (Cherkashina, 2007). However, the opposite trend was revealed by Butorina et al. (2008). The highest level of mitosis pathology (7%) was observed in the seed progeny of *P. sylvestris* 40–50-year-old trees plantings in the aluminum smelter emission area, and the lowest (0.7%) – in 120–140-year-old trees from the natural population in an unpolluted area. Probably in this case the aerotechnogenic pollution factors have a greater impact on the cytogenetic process than physiological and age-related features of trees.

Like in many coniferous species, in the chromosomes of seed progeny of *P. abies* and *P. pallasiana*, a large number of secondary constrictions are observed. In the *P. abies* karyotype we noted from 3 to 5 pairs with a nucleolar region (in I–III pairs are constant, in IV and VI are not constant), the nucleoli number in the interphase nucleus varied from 2 to 10. It is generally accepted that permanent secondary constrictions correspond to strong nucleolar organizers, and are not constant and those that appear periodically correspond to the weak and latent ones (Shafikova, Kalashnik, 2000). In the *P. pallasiana* karyotype, three constants (I–III pairs) and three non-constants (IV–VI pairs) constrictions were detected. The nucleoli number in the nucleus ranged from 1 to 11. The mismatch of the chromosome number with the nucleolar organizer and the nucleoli number in the interphase

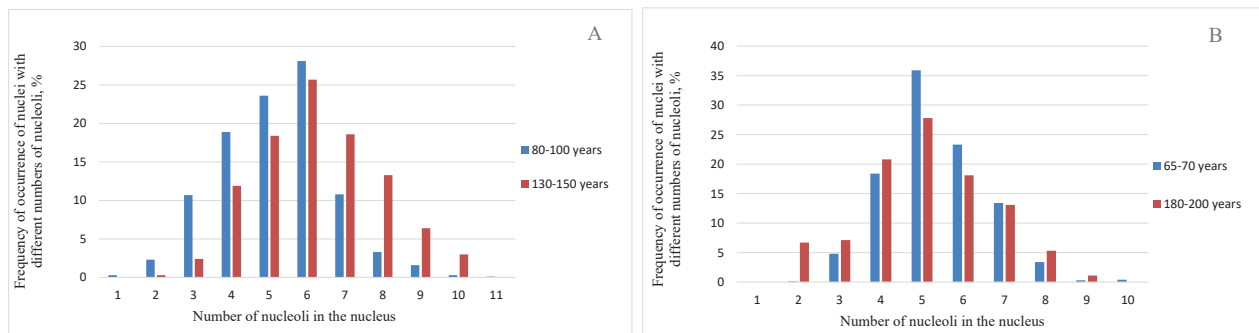


Fig. 1. The nuclei frequency with different nucleoli numbers in interphase seedling cells of different age groups of *Pinus pallasiana* (A) and *Picea abies* (B)

nucleus may indicate that not all secondary constrictions in the chromosomes of these species are nucleolar. In addition, it was noted that not only the quantity but also the width of the secondary constriction region varies. This can be explained by the different functional activities of ribosomal genes concentrated in this chromosome region, and is reflected in the nucleoli formation in the nucleus with different morphometric parameters. The nucleoli themselves in the process of functioning also tend to merge (Mosgoeller, 2004; Zharskaya, Zatssepina, 2007).

In our previous studies we observed in the progeny of *P. pallasiana* and *P. abies* the characteristic differences in the level of chromosome nucleolar organizer activity, depending on the growing conditions and the effect of different-quality factors of the technogenic polluted environment (Tkachova et al., 2012; Korshikov et al., 2013). The age of the trees used in these studies was

35 to 45 years. For old-aged trees of these two species, features of the nucleoli functioning in the nucleus have also been established. The average number of nucleoli in the interphase nucleus in middle-aged *P. pallasiana* trees was  $5.2 \pm 0.05$ . A significant increase in this indicator ( $6.3 \pm 0.05$ ) was revealed in the seedling cells of old-aged plant seeds. At the same time, 76 % of all interphase cells contained nuclei with 5–8 nucleoli, while in middle-aged 70.6% of cells had 4–6 nucleoli (Fig. 1).

We revealed some differences in the size of individual nucleoli in the nucleus (Table 1). In the interphase cells of one seedling, nucleoli of similar size and those of significantly variable size were observed.

When comparing the size of nuclear structures for seed progeny of old plants of *P. pallasiana*, a decrease in the nucleus area and an increase in the nucleoli area were revealed (Table 2).

Table 1. Morphological polymorphism of the nucleolus in the seedling root meristem cells of trees of *Pinus pallasiana* and *Picea abies* of different age

Plant species and age		Nucleolus area, $\mu\text{m}^2$			CV (%)
		min	max	mean	
<i>Pinus pallasiana</i>	80–100	0.88±0.02	25.64±1.95	6.47±0.26	60.52
	130–150	0.96±0.03**	34.82±2.13***	6.07±0.22	64.48
<i>Picea abies</i>	65–70	0.74±0.03	27.28±2.08	4.10±0.22	76.20
	180–200	0.56±0.03***	45.32±3.05***	4.31±0.30	84.08

Differences are significant at \* –  $p \leq 0.05$ ; \*\* –  $p \leq 0.01$ ; \*\*\* –  $p \leq 0.001$

Table 2. The nucleus and nucleoli area, the nucleus-nucleolus ratio in the seedling cells of *Pinus pallasiana* and *Picea abies*

Plant species and age		The average area 1 nucleus, $\mu\text{m}^2$		The average area of nucleoli in nucleus 1, $\mu\text{m}^2$		Nucleus-nucleolus ratio	
		$\bar{x} \pm \text{SE}$	CV (%)	$\bar{x} \pm \text{SE}$	CV (%)	$\bar{x} \pm \text{SE}$	CV (%)
<i>Pinus pallasiana</i>	80–100	192.6±10.2	37.5	28.6±1.4	33.7	7.24±0.4	42.1
	130–150	141.5±5.2***	26.3	30.3±0.7	16.7	4.27±0.6***	23.3
<i>Picea abies</i>	65–70	199.52±13.61	15.3	22.08±5.28	23.2	12.72±0.73	14.1
	180–200	101.61±4.35***	32.6	19.07±1.38	52.5	6.77±0.32***	27.7

Differences are significant at\* –  $p \leq 0.05$ ; \*\*\* –  $p \leq 0.001$ . SE – standard error

Variations in the size of the nucleus in the seeds of *P. pallasiana* is a result of nuclear-cytoplasmic interactions, and a decrease in the nucleus volume is obviously associated with changes in the non-histone protein-nuclear matrix (Olson et al., 2002; Hein et al., 2012). Since the studied plants of *P. pallasiana* are not damaged, in general, nucleus morphometric changes in their seed cells can be considered adaptive. However, programmatic changes at the DNA level are unlikely to occur in seed cells, although deviations in the expression of individual genes are not excluded.

Apparently, changes in the structures responsible for the synthetic process activity occur in the seed progeny cells of *P. abies* and *P. pallasiana* of different ages.

## Discussion

It is well known that aging process develops gradually, and young and dying cells and organs in an adult plant, due to the activity of the meristems, function simultaneously. On the plant level, the growth continues, but its rate gradually slows down. An increase in pathological changes in plant seeds with an increase in their age can be explained by disorders in metabolic processes, and as a result of this by the action of intracellular metabolites. Moreover, with aging, the error accumulation in the DNA structure is observed in the organism cells, which in turn influences the physiological processes throughout the whole organism (Wojda et al., 2006; Vostrikova, 2007).

Aging is the result of a genetically programmed process combined with the influence of environmental factors (both exogenous and endogenous ones) (Wojda et al., 2006). Both classical and molecular cytogenetic studies suggest that cell aging is associated with decreased genome stability (Bolognesi et al., 1999).

Every living cell has a proteome consisting of thousands of different proteins. In order for the cells to work well and smoothly, they need to maintain proteostasis, a balance of the processes of protein synthesis and breakdown. With age, the proteome reflects all the errors that accumulate on the path to the realization of genetic information. "Spoiled" proteins can be collected in insoluble aggregates and interfere with normal cell functioning. An aging organism suppresses translation so that cells are not overloaded with new proteins to save energy (Anisimova et al., 2018).

It is known that specific nucleolus proteins also take part in the regulation of the cell cycle, aging, and apoptosis (Olson et al., 2002; Zharskaya, Zatssepina,

2007; Lempiainen, Shore, 2009; Severine et al., 2010; Hein et al., 2012). These functions are performed by the nucleolus mainly at the interphase stage and are blocked during mitotic cell division when the nucleolus decays. The nucleoli formation and their number in the nucleus depend on the nucleolar region functional activity of the chromosomes (NOR), and is associated with physiological and molecular genetic processes in the cell (Schwazzacher, Wachtler, 1993; Severine et al., 2010).

Changes in the size of the nucleolar nucleoli index are considered an objective, sensitive and highly informative criterion for assessing the protein biosynthesis intensity in different species (Arkhipchuk, 1995; Khaidarova, Kalashnik, 1999; Stepinski, 2014). For old plants of *P. pallasiana*, the nucleus-nucleolus ratio was  $4.27 \pm 0.6$ , while for plants aged 80–100 years this ratio was  $7.24 \pm 0.4$ . A decrease in the nucleus-nucleolus ratio indicates an increase in synthetic processes in the cell. However, taking into account the characteristics of the studied plants, it would be more reasonable to talk about maintaining the protein biosynthesis processes at a level sufficient to maintain the normal life of the progeny.

Similar trends were revealed in the quantitative characteristics of the seed progeny of old plants of *P. abies* (see Tables 1 and 2). In addition to reducing the nucleus size in the germinated seed cell of these plants, a decrease in the nucleoli area and, accordingly, the nucleus-nucleolus ratio was also established. Such results, as in the case of *P. pallasiana*, may indicate the need for the body to spend more resources to maintain its homeostasis and proteostasis. We noted earlier a similar phenomenon (a decrease in the nucleus size) in *P. abies* plants that had a weakened vital potential (Tkachova, Korshikov, 2012).

Life expectancy and, consequently, the death of each plant are genetically determined. The age of trees often correlates with the level of their genetic polymorphism (López-Almansa, Gil, 2003; Zalapa et al., 2010). When analyzing allelic and genotypic heterogeneity for samples of *P. pallasiana* of different age groups (14–16, 70–80 and 120–150 years) in populations from the Crimean Mountains, some differences in the genetic structure were detected (Korshikov, 2010). Of the three analyzed samples of *P. pallasiana*, the smallest proportion of polymorphic loci and the average number of alleles per locus were found in old-aged plants. These trees are characterized by a markedly lower level of observed and expected heterozygosity in comparison with young plants.

An important index of the population genetic status, as it is known, is the level of heterozygosity. One of the heterozygosity population indices is germinal death: a fairly variable reproductive trait that indicates the percentage of seeds with the absent, underdeveloped, or lost (aborted) embryo due to infertility. Indeed, in wind-pollinated plants, the embryos are often aborted after self-pollination due to the transition of loci with heterozygosity ensured by natural selection to the homozygous state, which may be accompanied by an increase in the expression of harmful recessive, lethal or sublethal genes (López-Almansa, Gil, 2003).

High heterozygosity for one of the four studied loci was found in two populations of *P. abies* when comparing adult trees – embryos – annual seedlings – 8–10-year-olds and 30–40-year-old plants (Konnert, 1991). While changes in the genetic structure of the population of *Picea glauca* (Moench) Voss, depending on the plant age, were not detected (Tremblay, Simon, 1989), we previously found a significantly lower level of heterozygosity in old-growth trees compared to young trees in an isolated population of *Pinus fominii* subsp. *cretacea* (Kalen.) L.V.Orlova in Donetsk Region (Korshikov, Mudrik, 2006). At the same time, when comparing the genetic variation of 250-year-old trees of the Polish larch population (*Larix polonica* Racib.) and its daughter generation, the average observed heterozygosity was practically the same (Lewandowski et al., 1991). An increased level of heterozygosity was established for a 300–400-year-old stand of *P. sylvestris* in comparison with a group of plants 80–100-year-old. The higher heterozygosity of an older age plants is explained by the natural selection action, which acts as a regulator that inhibits the process of inbreeding and genetic degradation of a species (Tigerstedt et al., 1982). Obviously, age-related changes in the population genetic structure will also be reflected in the cytogenetic characteristics of their seed progeny.

Thus, in seed embryos of the old plants of *P. pallasiana* and *P. abies*, changes in a number of cytogenetic indices were noted. They are associated with an increase in the number of pathologies, a decrease in the nucleus-nucleolus ratio and the size of the nucleoli. Older organisms need to spend more of their body resources to maintain protein synthesis at the level necessary for their normal life. An increase in the number of pathologies in the seed offspring indicates a significant effect of accumulated intracellular metabolites, as well as cytopathological phenomena in mother plants on the quality of their seed offspring.

## References

- Akinboro A., Mohammed K., Rathnasamy S., Muniandy V.R. 2011. Genotoxicity assessment of water samples from the Sungai Dua River in Pulau Pinang, Malaysia, using the *Allium cepa* test. *Tropical Life Sciences Research*, 22 (2): 23–35.
- Anisimova A.S., Alexandrov A.I., Makarova N.E., Gladyshev V.N., Dmitriev S.E. 2018. Protein synthesis and quality control in aging. *Aging*, 10: 4269–4288. <https://doi.org/10.18632/aging.101721>
- Arkhipchuk V.V. 1995. The use of the nucleolar characteristics in biotesting. *Cytology and Genetics*, 29(3): 6–12. [Архипчук В.В. 1995. Использование ядрышковых характеристик в биотестировании. *Цитология и генетика*, 29(3): 6–12].
- Bochkov N.P., Demin N.V., Luchnik L.V. 1972. Classification and methods of registering of chromosome aberrations in somatic cells. *Genetics*, 8: 133–142. [Бочков Н.П., Демин Н.В., Лучник Л.В. 1972. Классификация и методы учета хромосомных aberrаций в соматических клетках. *Генетика*, 8: 133–142].
- Bolognesi C., Lando C., Forni A. 1999. Chromosomal damage and ageing: effect on micronuclei frequency in peripheral blood lymphocytes. *Ageing*, 28: 393–397.
- Bryant P.E. 1997. DNA damage, repair and chromosomal damage. *International Journal of Radiation Biology*, 71: 675–680. <https://doi.org/10.1080/095530097143680>
- Butorina A.K., Ermoloeva V.V., Cherkashina O.N. 2008. Prospects for the use of cytogenetic analysis in forestry on the example of assessing the state of island forests in the Voronezh Region. *Advances in Modern Biology*, 128: 400–408. [Буторина А.К., Ермолова В.В., Черкашина О.Н. 2008. Перспективы использования цитогенетического анализа в лесоводстве на примере оценки состояния островных боров Воронежской области. *Успехи современной биологии*, 128(4): 400–408].
- Butorina A.K., Kalayev V.N., Karpova S.S. 2000. Influence of gender and age of children on the frequency of micronuclei occurrence in buccal epithelium of the oral cavity. *Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy*, 6: 143–145. [Буторина А.К., Калаев В.Н., Карпова С.С. 2000. Влияние пола и возраста детей на частоту встречаемости микроядер в буккальном эпителии ротовой полости. *Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация*, 6: 143–145].
- Calderwood S.K., Murshid A., Prince T. 2009. The shock of aging: molecular chaperones and the heat shock response in longevity and aging – a mini review. *Gerontology*, 55: 550–558. <https://doi.org/10.1159/000225957>
- Cherkashina O.N. 2007. *Cytogenetic monitoring of common pine plantings under the conditions of the Khrenovsky and Usman pine forests*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Voronezh, Voronezh State University, 22 pp. [Черкашина О.Н. 2007. *Цитогенетический мониторинг насаждений сосны обыкновенной в условиях Хреновского и Усманского боров*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаника". Воронеж: Воронежский государственный университет, 22 с.].

- Gladyshev V.N. 2016. Aging: progressive decline in fitness due to the rising deleteriousness adjusted by genetic, environmental, and stochastic processes. *Aging Cell*, 15: 594–602. <https://doi.org/10.1111/ace.12480>
- Glińska S., Bartzczaka M., Oleksiaka S. 2007. Effects of anthocyanin-rich extract from red cabbage leaves on meristematic cells of *Allium cepa* L. roots treated with heavy metals. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 68: 343–350. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2007.02.004>
- Hein N., Sanij E., Quin J. 2012. The nucleolus and ribosomal genes in aging and senescence. Invited book chapter – Senescence Intech Open access Publisher, pp. 171–208. Available at: <https://www.intechopen.com/chapters/30030>. <https://doi.org/10.5772/34581>
- Isajev V., Lavadinović V., Lučić A., Rakonjac L. 2013. Serbian spruce (*Picea omorica* (Panc.) Purkyne) variability in the artificial populations in Serbia. *Ekológia (Bratislava)*, 32: 277–282. <https://doi.org/10.2478/eko-2013-0024>
- Janssens G.E., Veenhoff L.M. 2016. The natural variation in lifespans of single yeast cells is related to variation in cell size, ribosomal protein, and division time. *PLoS One*, 11: e0167394. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167394>
- Khaidarova T.G., Kalashnik N.A. 1999. Chromosome nucleolar organizers as adaptive elements of conifers. *Cytology*, 41(12): 1086–1089. [Хайдарова Т.Г., Калашник Н.А. 1999. Ядрышковые организаторы хромосом как адаптивные элементы хвойных видов. *Цитология*. 41(12): 1086–1089].
- Konnert M. 1991. Die Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in Schwartzwald: genetische Variation und Korrelationen. *Fortwünschliches Centralblatt vereinigt mit Tharandter forstliches Jahrbuch [European Journal of Forest Research]*, 110: 84–94. <https://doi.org/10.1007/BF02741242>
- Korshikov I.I. 2010. *Population genetics and reproductive biology of Crimean pine*. Donetsk, 244 pp. [Коршиков И.И. 2010. *Популяционная генетика и репродуктивная биология сосны крымской*. Донецк, 244 с.].
- Korshikov I., Belonozhko Yu., Lapteva H. 2019. Cytogenetic abnormalities in seed progenies of *Pinus pallasiana* D. Don stands from technogenic polluted lands in the steppe of Ukraine. *Ekológia (Bratislava)*, 38: 117–125. <https://doi.org/10.2478/eko-2019-0009>
- Korshikov I.I., Mudrik E.A. 2006. Age-related dynamics of genetic variation in an isolated population of Cretaceous pine (*Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom.) in the Donbass. *Genetics*, 42: 659–666. [Коршиков И.И., Мудрик Е.А. 2006. Возрастная динамика генетической изменчивости в изолированной популяции сосны меловой (*Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom.) в Донбассе. *Генетика*, 42(5): 659–666].
- Korshikov I.I., Tkachova Y.A., Privalikhin S.N. 2012. Cytogenetic abnormalities in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings from natural populations and an introduction plantation. *Cytology and Genetics*, 46: 280–284. <https://doi.org/10.3103/S0095452712050064>
- Korshikov I.I., Lapteva Ye.V., Tkachova Yu.A. 2013. Variation in quantitative-dimensional characteristics of nucleoli and nuclei in seed cells of *Pinus pallasiana* D. Don (protected and human-disturbed areas in the steppe zone of Ukraine). *Ukrainian Botanical Journal*, 70(6): 805–812. [Коршиков И.И., Лаптева О.В., Ткачова Ю.О. 2013. Мінливість кількісно-розмірних характеристик ядерця та ядер у клітинах насіння *Pinus pallasiana* D. Don (заповідні й антропогенно змінені території степової зони України). *Український ботанічний журнал*, 70(6): 805–812].
- Korshikov I.I., Pirko N.N., Mudrik E.A., Pirko Y.V. 2007. Maintenance of genetic structure in progenies of marginal mountainous and steppe populations of three species of *Pinaceae* Lindl. family in Ukraine. *Silvae Genetica*, 56: 1–10.
- Krysanov E. Yu., Ordzhonikidze K.G., Simanovsky S.A. 2018. Cytogenetic indicator in estimation of environmental state. *Russian Journal of Developmental Biology*, 49: 41–47. <https://doi.org/10.1134/S1062360418010034>
- Kvitko O.V., Muratova E.N. 2010. Karyological characteristics of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in Central Siberia. *Cell Tissue Biology*, 4: 215–222. <https://doi.org/10.1134/S1990519X10020124>
- Lempiainen H., Shore D. 2009. Growth control and ribosome biogenesis. *Current Opinion in Cell Biology*, 21: 855–863.
- Lewandowski A., Burczyk J., Meinartowicz L. 1991. Genetic structure and the mating system in an old stand of Polish larch. *Silvae Genetica*, 40: 75–79.
- López-Almansa J.C., Gil L. 2003. Empty samara and parthenocarp in *Ulmus minor* s. l. *Silvae Genetica*, 52: 241–243.
- Mashkina O.S., Tikhonova I.V., Muratova E.N., Muray L.S. 2012. Cytogenetic features of seed progeny of dwarf pines in the south of Eastern Siberia. *Хвойные бореальной зоны*, 30(1–2): 127–135. [Машкина, О.С., Тихонова И.В., Муратова Е.Н., Мурая Л.С. 2012. Цитогенетические особенности семенного потомства карликовых сосен на юге Восточной Сибири. *Хвойные бореальной зоны*, 30(1–2): 127–135].
- Mosgoeller W. 2004. Nucleolar ultrastructure in vertebrate. In: *The Nucleolus*. New York: Kluwer Acad., pp. 10–20.
- Muratova E.N. 1995. Nucleolus staining techniques for karyological analysis of conifers. *Ботанический журнал*, 80: 82–86. [Муратова Е.Н. 1995. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных. *Ботанический журнал*, 80(2): 82–86].
- Nakamura K., Ishii Y., Takasu S., Nohmi T., Shibutani M., Ogawa K. 2021. Chromosome aberrations induced by the non-mutagenic carcinogen acetamide involve in rat hepatocarcinogenesis through micronucleus formation in hepatocytes. *Archives of Toxicology*, 95(8): 2851–2865. <https://doi.org/10.1007/s00204-021-03099-9>.
- Olson M.O., Hingorani K., Szebeni A. 2002. Conventional and nonconventional roles of the nucleolus. *International Review of Cytology*, 219: 199–266. [https://doi.org/10.1016/s0074-7696\(02\)19014-0](https://doi.org/10.1016/s0074-7696(02)19014-0)
- Pekol S., Baloğlu M.C., Altunoğlu Ya.C. 2016. Evaluation of genotoxic and cytologic effects of environmental stress in wheat species with different ploidy levels. *Turkish Journal of Biology*, 40: 580–588.



- Pimenov A.V., Sedelnikova T.S. 2006. Anomalies of mitosis in seedlings of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in the eutrophic swamp. *Botanicheskiy Zhurnal*, 91: 1537–1544. [Пименов А.В., Седельникова Т.С. 2006. Аномалии митоза в проростках *Pinus sylvestris* (Pinaceae) на евтрофном болоте. *Ботанический журнал*, 91(10): 1537–1544].
- Richardson C., Moynahan M.E., Jasin M. 1998. Doublestrand break repair by interchromosomal recombination: suppression of chromosomal translocations. *Genes & Development*, 15: 3831–3842.
- Schwazzacher H.G., Wachtler F. 1993. The nucleolus. *Anatomy and Embryology*, 188: 515–536.
- Severine B., Westman B.J., Saskia H. 2010. The nucleolus under stress. *Molecular Cell*, 40: 216–227. <https://doi.org/10.1016/j.molcel.2010.09.024>
- Shafikova L.M., Kalashnik N.A. 2000. Characteristics of the karyotype of Scots pine in industrial pollution. *Lesovedeniye*, 2: 30–36. [Шафикова, Л.М., Калашник, Н.А. 2000. Характеристика кариотипа сосны обыкновенной при промышленном загрязнении. *Лесоведение*, 2: 30–36].
- Singh R.J. 2017. *Practical Manual on Plant Cytogenetics*. Boca Raton, FL: CRC Press, 320 pp. <https://doi.org/10.4324/9781351228268>
- Stepinski D. 2014. Functional ultrastructure of the plant nucleolus. *Protoplasma*, 251: 1285–1306. <https://doi.org/10.1007/s00709-014-0648-6>
- Tigerstedt P.M.A., Rudin D., Niemela T., Tammissola J. 1982. Competition and neighbouring effect in a naturally regeneration populations of Scots pine. *Silva Fennica*, 16: 122–129.
- Tkachova Yu.O., Korshikov I.I. 2012. Polymorphism of nucleus-nucleolus parameters of *Picea abies* (L.) Karst (Pinaceae) seed progeny in the natural populations and in the introduction planting. *Ukrainian Botanical Journal*, 69(6): 919–925. [Ткачова Ю.О., Коршиков И.И. 2012. Поліморфізм ядро-ядерцевих параметрів насіннєвого потомства *Picea abies* (L.) Karst. (Pinaceae) у природних популяціях та інтродукційному насадженні. *Український ботанічний журнал*, 69(6): 919–925].
- Tremblay M., Simon J.P. 1989. Genetic structure of marginal populations of white spruce (*Picea glauca*) at its northern limit of distribution in Nouveau-Québec. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 1371–1379.
- Vostrikova T.V. 2007. Instability of cytogenetic indicators and instability of the genome in *Betula pendula*. *Russian Journal of Ecology*, 2: 88–92. [Вострикова Т.В. 2007. Нестабильность цитогенетических показателей и нестабильность генома у березы повислой. *Экология*, 2: 88–92].
- Wang Q.L., Zhang L.T., Zou J.H. 2014. Effects of cadmium on root growth, cell division and micronuclei formation in root tip cells of *Allium cepa* var. *agrogarum* L. *Fyton*, 83: 291–298.
- Wojda A., Ziętkiewicz E., Mossakowska M., Pawłowski W., Skrzypczak K., Witt M. 2006. Correlation between the level of cytogenetic aberrations in cultured human lymphocytes and the age and gender of donors. *Journal of Gerontology: Series A*, 61: 763–772. <https://doi.org/10.1093/gerona/61.8.763>
- Zalapa J.E., Brunet J., Guries R.P. 2010. The extent of hybridization and its impact on the genetic diversity and population structure of an invasive tree, *Ulmus pumila* (Ulmaceae). *Evolutionary Applications*, 3: 157–168. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00106.x>
- Zharskaya O.O., Zatssepina O.V. 2007. The dynamics and mechanisms of nucleolar reorganization during mitosis. *Cell and Tissue Biology*, 1: 277–292. <https://doi.org/10.1134/S1990519X07040013>

Рекомендує до друку Є.Л. Кордюм

Коршиков І.І., Білоножко Ю.О., Грабовий В.М. 2021. **Цитогенетичні характеристики насінного потомства старовікових дерев *Pinus pallasiana* та *Picea abies* (Pinaceae).** *Український ботанічний журнал*, 78(6): 434–441 [In English].

Донецький ботанічний сад Національної академії наук України, вул. Маршака 50, Кривий Ріг 50089, Україна; Криворізький ботанічний сад НАН України, вул. Маршака 50, Кривий Ріг 50089, Україна; І.І. Коршиков. ДУ "Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України", вул. Осиповського 2-а, Київ 04123, Україна; Ю.О. Білоножко. Національний дендрологічний парк "Софіївка" НАН України, вул. Київська 12-а, Умань 20300, Україна; В.М. Грабовий.

**Реферат.** Відомостей про цитогенетичні зміни, які відбуваються в насінному потомстві середньо- і старовікових дерев вкрай мало і вони носять суперечливий характер. У дослідженні використовували дерева *Picea abies* і *Pinus pallasiana* віком 150–200 років. У клітинах проростків насінин *P. abies* та *P. pallasiana* з природних популяцій та інтродукційних насаджень проаналізовані особливості кариотипу, ядерцеутворюючого регіону та ядерця; виявлені цитогенетичні порушення, пов'язані із віком материнської рослини. У спектрі патологій спостерігались мости, відставання та забігання хромосом, а також аглютинація. Показано особливості в кількості та структурі вторинної перетяжки хромосом. Виявлені властивості клітинної будови насінин старовікових рослин *P. abies* та *P. pallasiana* вказують на необхідність витратити більшу кількість ресурсів організму для підтримки синтезу білків на рівні, необхідному для нормальної життєдіяльності. Збільшення кількості патологій свідчить про значний вплив накопичених внутрішньоклітинних метаболітів та цитопатологічних явищ у материнських рослин на якість насіннєвого потомства.

**Ключові слова:** особливості ядра та ядерця, старовікові дерева, хромосомні порушення, *Picea abies*, *Pinus pallasiana*



## Ботанічна наука в Україні – поступ крізь століття 1921–2021 До 100-річчя Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

12 жовтня 2021 року відбулося урочисте засідання Вченої ради, присвячене 100-літньому ювілею Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. У засіданні взяли участь співробітники Інституту та високоповажні гості – представники Президії Національної академії наук України, Верховної ради України, колеги з установ Відділення загальної біології НАН України. Засідання було проведене із дотриманням заходів, спрямованих на протидію розповсюдженню коронавірусної хвороби COVID-19, а тому й було поділене на дві частини, у кожній з яких брали участь не більше осіб, ніж дозволено за протиепідемічними нормами. Крім того, засідання і Наукові читання транслювалися в режимі Zoom-конференції, тому співробітники Інституту та колеги з інших установ мали змогу долучитися до цієї події у віртуальному онлайн-режимі.

Відкрив засідання з вітальним словом директор Інституту, член-кореспондент НАН України Сергій Леонідович Мосякін.

З привітанням від Академії виступив Президент НАН України академік НАН України Анатолій Глібович Загородній. У своєму вітальному слові він згадав славетну історію Інституту ботаніки та багатьох видатних вчених, які працювали в його стінах. Він також відзначив, що Національна академія наук пишається здобутками Інституту, який відомий у світі своїми досягненнями у різних галузях біології та екології. За словами очільника Академії, незважаючи на складне сьогодення, співробітники установи продовжують працювати на славу української науки та на благо нашої країни.

З вітальним словом до колективу Інституту звернувся народний депутат України, член Комітету



Президент НАН України академік НАН України Анатолій Глібович Загородній привітав колектив та гостей Інституту з ювілеєм

Верховної Ради України з питань освіти, науки та інновацій Іван Григорович Кириленко. У своїй промові він наголосив, що однією з найважливіших задач сьогодення є дотримання принципів і практики раціонального природокористування. Він також відмітив, що біологічна наука в усі часи ставала перед непростими викликами – це й завдання забезпечення харчовими ресурсами, і проблеми змін клімату, наслідків забруднення навколишнього середовища тощо. Іван Григорович відзначив досягнення Інституту та побажав співробітникам подальших успіхів.

Після промови Іван Григорович згідно з розпорядженням голови Верховної ради України та відповідно до її Постанови, за вагомий особистий внесок в розвиток вітчизняної біологічної науки, зміцнення наукового потенціалу держави, багаторічну сумлінну працю та високий професіоналізм та за особливі заслуги перед українським народом вручив державні нагороди та відзнаки співробітникам Інституту. Почесною грамотою Верховної Ради України були нагороджені академік НАН України Я.П. Дідух та член-кореспондент НАН України С.Я. Кондратюк; Грамотою Верховної Ради України – к.б.н. Л.Г. Безусько та д.б.н. О.М. Недуха. Цінний подарунок від Голови Верховної Ради України отримав к.б.н. Д.О. Климчук. Почесною грамотою Кабінету Міністрів України відзначена д.б.н. О.К. Золотарьова. Подякою Прем'єр-міністра України нагороджений чл.-кор. НАН України П.М. Царенко.

Щірі вітання Інституту з ювілеєм прозвучали від Віце-президента НАН України академіка НАН України В'ячеслава Григоровича Кошечка. Після промови, згідно з Постановою Президії НАН України про відзначення співробітників Інституту ботаніки з нагоди 100-річчя від часу заснування цієї провідної наукової установи в галузі біології рослин та грибів та за вагомий особистий внесок у розвиток вітчизняної та світової біологічної науки, створення унікальних наукових колекцій рослин та грибів, активне сприяння охороні та збереженню біорізноманіття, формування екологічної культури, В'ячеслав Григорович вручив співробітникам Інституту відзнаки НАН України: "За наукові досягнення" – д.б.н. Д.В. Дубині та чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну; відзнаку "За підготовку наукової зміни" – чл.-кор. НАН України Є.Л. Кордюм, д.б.н. В.П. Гелюті, д.б.н. Н.А. Бісько; "За професійні здобутки" – д.б.н. О.М. Виноградовій, д.б.н. Н.П. Веденічовій, д.б.н. Л.Є. Козеко, д.б.н.



Вітання Інституту ботаніки від народного депутата України, члена Комітету Верховної Ради України з питань освіти, науки та інновацій Івана Григоровича Кириленка

Т.І. Михайлюк, д.б.н. В.А. Онищенко, д.б.н. П.М. Устименку, д.б.н. М.М. Федорончуку. Відзнаку для молодих вчених "Талант, натхнення, праця" отримали к.б.н. М.Д. Бурлака, к.б.н. Д.С. Винокуров, к.б.н. М.О. Зикова, к.б.н. В.М. Мокросноп та к.б.н. О.О. Чусова.

Низка співробітників була нагороджена Подяками Національної академії наук України, Почесними грамотами Президії НАН України і Центрального комітету профспілки працівників НАН України.

Вітальні слова прозвучали від колег та гостей Інституту ботаніки. Від імені дирекції та колективу Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України й Ради ботанічних садів та дендропарків України наш Інститут привітали заступники директора ботанічного саду д.с.-г.н. Д.Б. Рахметов та к.б.н. М.І. Шумик. Від імені керівництва Київського національного університету імені Тараса Шевченка та університетського Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна виступив заступник директора цього ботсаду д.б.н. В.П. Коломійчук. Вітання від колективу



Привітання від гостей Інституту ботаніки

Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України виголосив в.о. директора цього Інституту д.б.н. В.О. Харченко.

Директор Інституту ботаніки С.Л. Мосякін зачитав вітання від багатьох інших установ України та деяких

інших країни і щиро подякував усім за поздоровлення та добрі слова про наш Інститут.

Після привітань Сергій Леонідович Мосякін у доповіді "Від пам'яті про минуле до мрій про майбутнє" поділився своїми думками і міркуваннями про розвиток ботанічної науки в Україні, висвітлив вікопомні моменти історії Інституту, згадав славетних вчених, які відіграли найважливішу роль у становленні нашої науки в Україні. Він також зацентрував увагу на історичних гербарних колекціях – тих наукових та культурно-історичних скарбах, які зберігаються нині під дахом нашого Інституту. Будь-яка світова ботанічна установа мала б за честь мати такі колекції, що є живою історією, до якої ми зараз можемо доторкнутися. Сергій Леонідович нагадав про важкі часи, які переживала наша наука, утиски та репресії, яких зазнали багато вчених. Він також наголосив на тому, що без фундаментальної науки не може бути і практичного застосування наукових знань. Саме фундаментальна наука завжди давала і дає відповіді на виклики часу, що постають перед людством. Кожна людина, що працює у науці – і високоповажний академік, і молодий науковець – долучаються до пізнання цього світу, до збереження і передачі знань майбутнім поколінням і складають череду поколінь науковців від давніх часів до сьогодення. Слава Інституту, слава Національній академії наук і слава Україні!

Презентацію, присвячену 100-річчю заснування Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України можна побачити на сайті інституту за адресою [http://www.botany.kiev.ua/doc/100inst\\_botan.pdf](http://www.botany.kiev.ua/doc/100inst_botan.pdf)

Другу частину урочистого засідання відкрив вітальним словом заступник академіка-секретаря Відділення загальної біології НАН України академік НАН України Ігор Георгійович Ємельянов. У своїй промові він віддав шану всім науковцям, які продовжують справу попередників, які заклали підґрунтя досліджень в галузі біологічної науки. Ігор Георгійович відмітив, що робота Інституту високо оцінена державою, свідомством чого є численні Державні премії в галузі науки і техніки, отримані його співробітниками, і побажав подальших творчих звершень.

Після промови Ігор Георгійович з нагоди ювілею та за багаторічну сумлінну працю та високий професіоналізм вручив багатьом співробітникам Інституту почесні грамоти від Відділення загальної біології.



Доповідь директора Інституту ботаніки, члена-кореспондента НАН України С.Л. Мосякіна

Також грамотами і подяками Інституту ботаніки на честь 100-літнього ювілею установи були відзначені й інші співробітники Інституту. Вручення відзнак провів директор Інституту С.Л. Мосякін.

Після вручення нагород розпочалися Наукові читання "Наукові школи Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України: значення для розвитку науки в державі, значущість у світі". Доповіді на читаннях представили чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякін, чл.-кор. НАН України П.М. Царенко, чл.-кор. НАН України С.Я.Кондратюк, чл.-кор. НАН України Є.Л. Кордюм, д.б.н., проф. Д.В. Дубина та д.б.н., проф. І.В. Косаківська.

Інститут ботаніки НАН України входить у своє друге століття не лише з фундаментальним науковим доробком усіх поколінь своїх вчених (та їхніх попередників!), але й зі сподіваннями на подальше



Виступ заступника Академіка-секретаря відділення загальної біології академіка НАН України Ігоря Георгійовича Смельянова

примноження цього доробку, на нові відкриття, пошуки, подорожі та звершення. В усі часи ми маємо усвідомлювати і завжди пам'ятати, що світ навколо нас є неймовірно прекрасним у своєму різноманітті кольорів, форм, ландшафтів, рослин, тварин, людей, культур – та й всього того, що у сукупності творить неповторну мозаїку живої планети Земля. А покрокове наближення до розуміння того, як саме працює це фантастичне різноманіття, наш кожен навіть маленький крок у Незвідане – це величезний привілей кожного справжнього науковця, який наповнює нас щирою радістю пізнання світу, майже як у дитячі часи, коли все навкруги було новим, яскравим, захопливим.

О. АРТЕМЕНКО, Г. БОЙКО, В. ГАЙОВА



*Український ботанічний журнал* публікує оригінальні статті з усіх напрямів ботаніки та мікології, а саме: загальних проблем, флористики, геоботаніки, систематики, екології, еволюції, географії, морфології, анатомії, ембріології, фізіології, біохімії, клітинної та молекулярної біології рослин і грибів, історії науки, ботанічного ресурсознавства й охорони фіто- та мікобіоти.

Рукописи приймаються українською та англійською мовами.

**Редакційна колегія** *Українського ботанічного журналу* у своїй діяльності дотримується принципів видавничої етики та керується положеннями з етики наукових публікацій (*Committee on Publication Ethics (COPE)* – <http://publicationethics.org/>, *White Paper on Publication Ethics* – [http://www.councilscienceeditors.org/wp-content/uploads/entire\\_whitepaper.pdf](http://www.councilscienceeditors.org/wp-content/uploads/entire_whitepaper.pdf)).

Автори при поданні рукопису несуть відповідальність за розкриття своїх прямих або непрямих фінансових і інших **конфліктних інтересів**, здатних вплинути на їхню роботу. У рукописі мають бути згадані всі особи й організації, що надали фінансову підтримку, а також брали у роботі особисту участь. **Зокрема, повинні бути вказані програми та/або гранти, в рамках яких автори виконували дослідження.** Автори можуть надавати імена тих, кому, на їхню думку, не слід направляти рукопис на рецензію в зв'язку з можливим, як правило, професійним, конфліктом інтересів. **Інформацію щодо наявності конфлікту інтересів редколегія може брати за основу при ухваленні редакційних рішень.**

**Фальсифікація та фабрикація даних, плагіат, а також інші порушення наукової етики є неприпустимими.**

**Матеріали, подані до друку в інші видання чи вже опубліковані (повністю або частково), не приймаються і не розглядаються.** Виключення може бути зроблене лише для оглядових статей, або якщо для поширення наукових знань є доцільною публікація в різних журналах чи іншими мовами; в усіх таких випадках потрібні: 1) згода всіх співавторів (якщо вони є); 2) підтверджене погодження редакторів усіх залучених видань; 3) належні посилання на оригінальні публікації.

**При використанні опублікованих в *Українському ботанічному журналі* матеріалів посилання на публікацію в *Українському ботанічному журналі* є обов'язковим.**

До редколегії *Українського ботанічного журналу* на адресу редакції *secretary\_ubzh@ukr.net* окремими файлами потрібно надіслати: ✓ повний текст статті (включно з рисунками, таблицями, рефератами) у форматах .doc, .docx або .rtf; ✓ матеріали для електронного додатку (за необхідності); ✓ супровідну інформацію.

Рукописи повинні відповідати стилю та редакційним стандартам *Українського ботанічного журналу*. При підготовці рукопису **просимо керуватися, крім наведених правил, публікаціями в останніх номерах журналу і точно дотримуватися зазначених вимог щодо форматування.**

**1. До розгляду приймаються різні за обсягом статті.** Таблиці (синоптичні тощо), рисунки (зображення гербарних зразків тощо), додаткові матеріали (список досліджених гербарних зразків, флористичні списки) значного розміру можуть бути опубліковані в електронному варіанті журналу як **електронні додатки до статті**, з посиланням на них у друкованій версії.

**2. Розміщення матеріалу статті:** ✓ назва статті (напівжирним, звичайним за розміром шрифтом – українською/англійською мовою, залежно від мови статті); ✓ ім'я повністю, ініціал по батькові або ініціал другого імені (за потреби) та прізвище автора/авторів (великими літерами, звичайним за насиченістю шрифтом – українською/

англійською мовою, залежно від мови статті); ✓ повна назва установи, де виконане дослідження, її повна поштова адреса – українською/англійською мовою, залежно від мови статті, якщо автори працюють у різних установах, цифровим надрядковим індексом пов'язати прізвище автора і місце його роботи; ✓ реферат, ключові слова, прізвище та ініціали автора/авторів, назва статті та повна назва установи/установ, де виконано дослідження; електронна адреса автора для листування, пов'язана з прізвищем автора \*; посилання на електронний додаток (Supplementary Material) за необхідності – англійською мовою; ✓ текст статті; ✓ список посилань; ✓ реферат і ключові слова українською мовою.

**3. Структурно** стаття має складатися з таких розділів: **Вступ, Матеріали та методи, Результати та обговорення** (або **Результати, Обговорення**), **Висновки**, за потреби – **Подяки**; наприкінці мають бути вказані **програми та/або гранти**, в рамках яких виконувалось дослідження. В окремих випадках можлива модифікація розділів. Таксономічні, флористичні, проблемно-теоретичні статті та короткі повідомлення можуть бути цілісними, без виділених розділів.

**4. Виклад тексту** має бути чітким та стислим, без довгих екскурсів і повторень.

Текст надавати у редакторі Microsoft Word: шрифт Times New Roman; кегль 12; міжрядковий інтервал – 1,5; без переносів і вирівнювання за правим краєм; усі поля – 2 см; сторінки рукопису позначаються наскрізною нумерацією.

Фізичні величини слід наводити в одиницях СІ. Для позначення інтервалу значень використовувати коротке тире (*n-dash*), наприклад: 5–12 см, 60–80%. У тексті повинні бути лише "англійські" лапки. Скорочення слів і словосполучень у тексті статті, в оформленні таблиць і рисунків, окрім загальноприйнятих, неприпустимі. За необхідності скорочення можна наводити після попереднього розшифрування (наприклад: Національний природний парк (НПП) і далі за текстом – НПП).

**Наукові назви** таксонів рослин і грибів усіх рангів слід давати курсивом і лише латинською мовою. При першому їхньому згадуванні в тексті – із зазначенням авторів таксонів, далі – без авторів, за винятком номенклатурно-таксономічних публікацій (за потреби), а також випадків, коли це слід зробити для уникнення таксономічної неясності чи плутанини. Ранги таксонів (наприклад, *subg.*, *subsp.*, *var.* тощо) слід наводити прямим шрифтом. При першому згадуванні видів назву роду потрібно наводити повністю, надалі скорочувати до однієї літери, за винятком тих випадків, коли речення розпочинається з латинської назви або ж коли йдеться про види, що належать до різних родів, назви яких починаються з однакової літери. У підписах до таблиць та рисунків родові назви рослин і грибів не скорочуються (виключення – перелік кількох видів одного роду).

Імена та скорочення імен **авторів таксонів** рослин слід стандартизувати за *The International Plant Names Index* (<http://www.ipni.org/>), назви та авторів таксонів грибів – за *Mycobank* (<http://www.mycobank.org/quicksearch.aspx>), варіант технічного оформлення редакція залишає за собою. Якщо в назві статті наводяться назви видів (або інших таксонів до родового рангу включно), авторів таксона не вказувати, а в дужках обов'язково навести родину або таксон вищого рангу, до яких цей вид (види) або інший таксон (інші таксони) належать. У рефератах автори таксонів не наводяться. Як виключення, автори таксонів можуть бути наведені в назві та/або рефератах тільки у номенклатурно-таксономічних статтях і лише тоді, коли ця інформація є критично важливою з номенклатурної точки зору.

У разі морфологічних, анатомічних, палеоботанічних та інших досліджень слід чітко **вказувати кількість використаних рослин, зразків тощо, на основі яких проводили дослідження**. Обов'язково цитуються **етикетки або інші ідентифікатори використаних гербарних зразків** або інших об'єктів зберігання, з якими працював автор; якщо зразки чисельні, вказується лише місце зберігання (гербарій, колекція) і номери зразків. Етикетки цитуються повністю, мовою оригіналу із зазначенням (за наявності) номеру зразка або баркоду (штрих-коду, інвентарного номеру) та акроніму гербарію, в якому вони зберігаються; при цитуванні зразків з баз даних гербаріїв адреса (електронна локалізація або електронний ідентифікатор) зображення наводиться за вимогами певного гербарію або бази даних. Акроніми гербаріїв цитуються за *Index Herbariorum* (<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>) або за виданням *Гербарії України* (2011) ([http://www.botany.kiev.ua/doc/Herbarium\\_Ukr\\_2011.pdf](http://www.botany.kiev.ua/doc/Herbarium_Ukr_2011.pdf)).

Матеріалам щодо **першої знахідки виду чи роду рослин і грибів на території України** або будь-якої іншої країни редакція надає пріоритет. Рішення щодо публікації коротких повідомлень про нову знахідку раніше зареєстрованих таксонів редколегія приймає на свій розсуд, окремо для кожного випадку. Винятком є повідомлення про нові знахідки видів, включених до Червоної книги України.

**Літературні джерела слід наводити у тексті у такий спосіб:** П.П. Іваненко (Ivanenko, 2002); (Ivanenko, 2002); (Ivanenko, 2002, 2014a, b; Jones et al., 2004; Petrenko, Sydorovych, 2010), Jones (2008), (Jones, 2008), (Chervona..., 1996, 2009; Opredelitel..., 1987; etc.) тощо. При цитуванні текстового фрагменту або інших конкретних компонентів публікації (наприклад, зображень, першоописів тощо) бажано вказувати сторінку або відповідні сторінки цитованого джерела; наприклад: (Sydorovych, 2010: 158). Якщо одночасно наводиться декілька посилань, слід дотримуватись хронологічної послідовності.

У "Висновках" надавати лише основний підсумок роботи, підкреслити її новизну та значущість, запропонувати напрямки подальших досліджень; уникати інформації, поданої в тексті та рефераті.

Усі матеріали, які планується оприлюднювати як **електронні додатки**, необхідно надавати одночасно з основним рукописом. Переконайтеся, що ці матеріали згадуються у тексті статті.

**Редакція залишає за собою право вносити у текст зміни, які не впливають на зміст, вкладений у нього автором.**

Електронний файл рукопису статті повинен мати назву, яка відповідає транслітерації латиницею прізвища першого автора, наприклад, "Petrenko".

**5. Таблиці** мають наводитися у тексті після першого посилання. Якщо таблиця переходить на наступну сторінку, її не розбивати, головку не дублювати. Головки таблиць повинні точно відповідати змісту граф. Матеріал, наведений у таблицях, не повинен дублюватися в тексті, але може бути частково використаний при обговоренні результатів. Назва кожної таблиці наводиться мовою статті (якщо стаття не англійською мовою) та англійською; назви родів (якщо є) не скорочуються. Таблиці в електронному додатку (за наявності) нумерувати незалежно від таблиць у тексті і позначати з додаванням літери E: Таблиця E1. тощо.

Усі умовні позначки та скорочення повинні бути розшифровані у виносках таблиці, навіть якщо вони також розшифровані в тексті (проте, якщо вони використовуються в наступних таблицях, можна зробити це лише у першій таблиці).

**6. Ілюстрації** автор розміщує в тексті статті після першого посилання на них (розмір усього файлу статті з рисунками в редакторі Word не повинен перевищувати 15 Мбайт). На кожний рисунок необхідні посилання в тексті статті. Матеріал, наведений на рисунках, не має дублюватися в тексті. Однотипні рисунки та діаграми повинні бути витримані в однаковій стилістиці. Кожна вісь повинна бути позначена та мати одиниці вимірювання; товщина ліній не може бути меншою за 1 пт.

Кожну ілюстрацію потрібно надіслати окремим повнорозмірним електронним файлом у **форматі, що підтримує можливість редагування і максимально зберігає деталі** ("Petrenko\_Fig01", "Petrenko\_Fig02" тощо). Для ілюстрацій, що містять текст (діаграми, графіки), перевага надається векторним форматам (.pdf, .svg, .eps), або "рідним" форматам програм, в яких вони були створені (.xls, .psd, .ai). Растрові ілюстрації (фотографії) мають бути чіткими та контрастними, з **роздільною здатністю від 150 до 300 пікселів на дюйм**. Штучне підвищення роздільної здатності неприпустиме.

**Ілюстрації, які не відповідають вищезазначеним вимогам, до друку не приймаються.** Зображення у форматі .jpeg (.jpg) слід зберігати в режимі "максимальний". Якщо рисунок складається з декількох ілюстрацій, кожне окреме зображення позначати **великими прямими латинськими літерами шрифтом Times New Roman**.

Кожна ілюстрація супроводжується підписами українською (якщо стаття не англійською мовою) та англійською, наприклад:

Рис. 1. *Cannabis ruderalis*. А: жіноча квітка; В: чоловіча квітка



Fig. 1. *Cannabis ruderalis*. A: pistillate flower; B: staminate flower

У підписах слід пояснювати значення всіх умовних позначок; до мікрофотографій потрібно вказувати збільшення (у вигляді текстового пояснення та/або добре помітного масштабного штриха або масштабної лінійки), назви родів не скорочувати.

Рисунки в електронному додатку (за наявності) нумерувати незалежно від рисунків у тексті і позначати з додаванням літери Е: Рис. Е1. тощо. Усі умовні позначки та скорочення повинні бути розшифровані, навіть якщо вони також розшифровані в тексті (проте, якщо вони використовуються в наступних рисунках, можна зробити це лише у підпису до першого).

**7. Список посилань** має містити лише процитовані джерела і складатися за латинською абеткою. Публікації одного автора (або групи тих же авторів) розміщуються в хронологічній послідовності. Якщо протягом року опубліковано декілька праць, вони позначаються відповідно літерами а, b, с тощо; ці літери вказуються поряд із роком публікації (1970a, 1985b тощо). Якщо цитується не перше видання певної праці, це потрібно зазначити (4-те вид., 4<sup>th</sup> ed. тощо). У посиланнях слід **наводити всіх авторів роботи**, незалежно від їхньої кількості (за винятком спільного авторства консорціумів, наприклад, Angiosperm Phylogeny Group – APG, тощо). При посиланнях на "Флори", "Червоні книги" тощо, цитування починає з **автора/авторів обробки** певного таксона або таксонів, що розглядаються.

Праці, опубліковані латиницею, подаються мовою оригіналу. Для праць, опублікованих кирилицею, необхідно подавати транслітерованій або перекладений латиницею бібліографічний опис. **Транслітератор**, яким **обов'язково** слід користуватися, розміщений на сайті *Українського ботанічного журналу*: <http://ukrbotj.co.ua/tools>. **Зверніть увагу**: транслітерація посилань українською і російською мовами відрізняється. Прізвища авторів транслітеруються так, як вони наводяться самими авторами (потрібно орієнтуватися на англійські реферати нещодавно опублікованих праць цих авторів; для номенклатурно-таксономічних робіт – також на стандартну латинізовану форму прізвища). Якщо праця (книга, автореферат, збірка матеріалів конференції) опублікована, наприклад, українською мовою, але має також оригінальну назву англійською, латинською тощо (наведену на титульному аркуші книги або в рефераті), то варто навести її замість транслітерованої.

У разі потреби неопубліковані дані можуть надаватися лише у тексті статті з приміткою "персональне повідомлення", тільки за згодою особи, що надала інформацію і з позначенням цієї особи. Цитування дисертаційних робіт і звітів у списку посилань надавати з позначкою "рукопис", "manuscript".

## Список посилань оформлювати за наведеними зразками

### Книги

- Zerov D.K. 1964. *Flora pechinochnykh i sfahnovykh mokhiv Ukrainy*. Ed. A.M. Oхner. Kyiv: Naukova Dumka, 357 pp. [Зеров Д.К. 1964. *Флора печіночних і сфагнових мохів України*. Відп. ред. А.М. Окснер. Київ: Наукова думка, 357 с.]
- Dudka I.O., Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Andrianova T.V., Hayova V.P., Prydiuk M.P., Dzhagan V.V., Isikov V.P. 2004. *Hryby pryrodnykh zon Krymu (Fungi of the Crimean Peninsula)*. Ed. I.O. Dudka. Kyiv: Phytosociocentre, 452 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Придюк М.П., Джаган В.В., Ісіков В.П. 2004. *Гриби природних зон Криму*. Ред. І.О. Дудка. Київ: Фітосоціоцентр, 452 с.]
- Wettstein R. 1935. *Handbuch der Systematischen Botanik*. Leipzig; Wien: Franz Deutike, 994 S.

### Окрема книга з багатотомного видання

- Didukh Ya.P., Korotchenko I.A., Fitsailo T.V., Burda R.I., Moysiienko I.I., Pashkevich N.A., Iakushenko D.M., Shevera M.V. 2010. *Ekoфлора of Ukraine*, vol. 6. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Phytosociocentre, 422 pp. [Дідух Я.П., Коротченко І.А., Фіцайло Т.В., Бурда Р.І., Мойсієнко І.І., Пашкевич Н.А., Якушенко Д.М., Шевера М.В. 2010. *Екофлора України*, т. 6. Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 422 с.]

Neyburg M.F. 1948. *Verkhnepaleozoyskaya flora Kuznetskogo basseyna*. In: *Paleontologiya SSSR*, vol. 12, part 3, issue 2. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 418 pp. [Нейбург М.Ф. 1948. *Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна*. В кн.: *Палеонтология СССР*, т. 12, ч. 3, вып. 2. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 418 с.].

## Частина книги

Protopopova V.V. 2009. *Dactylorhiza cordigera*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 565. [Протопопова В.В. 2009. *Dactylorhiza cordigera*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 565].

Gymez A., Lunt D.H. 2006. Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In: *Phylogeography of Southern European Refugia*. Eds S. Weiss, N. Ferrand. Dordrecht: Springer, pp. 155–188.

## Періодичні видання

Mosyakin S.L. 2018. The correct name in *Knowltonia* for an iconic southern African species earlier known as *Anemone tenuifolia* and *A. capensis* (*Ranunculaceae*). *Ukrainian Botanical Journal*, 75(3): 230–237. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.03.230>

Mosyakin S.L. 2002. *Ukrainian Botanical Journal*, 59(6): 696–701. [Мосякін С.Л. 2002. Система та фітогеографія *Chenopodium* L. subgen. *Blitum* (L.) I. Hiitonen (*Chenopodiaceae*). *Український ботанічний журнал*, 59(6): 696–701].

Didukh Ya.P., Alioshkina U.M. 2007. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series C. Phytocology*, 25: 4–17. [Дідух Я.П., Альошкіна У.М. 2007. Оцінка енергетичного балансу екосистем Києва та його зеленої зони. *Український фітоценологічний збірник. Серія С. Фітоєкологія*, 25: 4–17].

## Дисертації / Автореферати дисертацій

Prydiuk M.P. 2018. Mushrooms of the families *Bolbitiaceae* and *Psathyrellaceae* of Ukraine: species composition, distribution, evolution. Dr. Sci. Diss. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 368 pp. (manuscript). [Придюк М.П. 2018. Гриби родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України: видовий склад, поширення, еволюція. Дис. ... д-ра. біол. наук: спец. 03.00.21 "Мікологія". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 368 с. (рукопис)].

Kucher O.O. 2016. The alien fraction of the flora of the Starobilsk Grass-meadow Steppe and its invasive potential. Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 18 pp. [Кучер О.О. 2016. Адвентивна фракція флори Старобільського злаково-лучного степу та її інвазійний потенціал. Автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 18 с.].

## Електронні ресурси

IPNI. *The International Plant Names Index*. 2012–onward. Available at: <http://www.ipni.org> (Accessed 21 March 2019).

Halbritter H., Svojtka M. 2016. *Dipsacus laciniatus*. In: *Pal-Dat – a palynological database*. Available at: [https://www.paldat.org/pub/Dipsacus\\_laciniatus/30180](https://www.paldat.org/pub/Dipsacus_laciniatus/30180) (Accessed 17 July 2020).

Посилання можна наводити безпосередньо в тексті (особливо за відсутності автора публікації) як http/https адресу, наприклад: "...назви видів наведено за <https://www.tropicos.org/> та за <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>"

## Матеріали конференцій, семінарів

Davydov D.A. 2018. In: *Classification of vegetation and biotopes of Ukraine: the Third Ukrainian Scientific-theoretical Conference proceedings*. Eds Ya.P. Didukh, D.V. Dubyna. Kyiv, pp. 124–129. [Давидов Д.А. 2018. Фітосоціологічна номенклатура в Україні: сучасний стан та перспективи подальшого розвитку. В зб.: *Класифікація рослинності та біотопів України: матеріали третьої науково-теоретичної конференції (Київ, 19–21 квітня 2018 р.)*. Ред. Я.П. Дідух, Д.В. Дубина. Київ, с. 124–129].

**8. Текст реферату** (для більшості статей – обсягом до 150 слів) повинен мати чітку структуру, бути змістовним, інформативним, логічно вибудованим, тобто давати повне уявлення про роботу; не повинен дублювати висновки; слід уникати скорочень (крім загальноприйнятих) та посилань.

**Ключові слова** наводяться в абетковій послідовності кожної з мов, друкуються прямим шрифтом, латинські назви – курсивом, відокремлюються комами. Бажано уникати повторення слів із назви статті.

## 9. Супровідна інформація

На окремому аркуші (окремим файлом "Petrenko\_Info") **обов'язково надаються** відомості про **всіх** авторів статті: ✓ прізвище, ім'я та по батькові повністю українською та англійською мовами (окремо позначається автор, який листуватиметься з редакцією); ✓ науковий ступінь і посада; ✓ ідентифікатори авторів у міжнародному реєстрі вчених **ORCID**; ✓ контактні номери телефонів; ✓ адреси електронної пошти.

До статей **аспірантів** обов'язкова рекомендація наукового керівника.

**10.** Праці, в яких **описуються нові таксони**, повинні містити інформацію про гербарій, до якого здано на зберігання голотиби цих таксонів. Ізотипи передаються до Національного гербарію України (гербарію Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України – KW). При повідомленні про **флористичні знахідки** у статті необхідно вказати, у гербарії якої наукової установи зберігаються гербарні зразки, а також, за наявності, надати їхні унікальні ідентифікатори (наприклад, номери зборів того чи іншого колектора або баркод, інвентарний номер гербарію або інший цифровий ідентифікатор).

Якщо в статті згадується про спеціальне використання (добування, збирання) у наукових цілях **об'єктів Червоної книги України**, у редакцію необхідно надати копію дозволу згідно з Законом України про Червону книгу України (<https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/3055-14>, див. Розділ V).

**11.** Реєстрація цифрового ідентифікатору об'єкту (**DOI**) для статей, що публікуються в *Українському ботанічному журналі* може бути платною (близько 3 ум. од. за статтю). Умови сплати редакція повідомляє авторам після прийняття статті до друку.

Статті, **оформлення яких не відповідає правилам**, не приймаються і не розглядаються.

Подані рукописи підлягають односторонньому "сліпому" рецензуванню (single-blind review) двома рецензентами та науковому редагуванню.

Редколегія залишає за собою **право беззаперечно відхиляти статті** на основі негативних анонімних або відкритих рецензій чи експертних висновків членів редколегії або інших фахівців.

**Автори зобов'язані** надавати обґрунтовані та аргументовані відповіді на зауваження рецензентів та наукового редактора.

**Після повернення авторами остаточної верстки зміни до тексту не приймаються.**

Правила для авторів англійською та українською мовами в електронному вигляді доступні на <https://ukrbotj.co.ua/guidelines>



### Систематика, флористика, географія рослин

Давидов Д.А. Доповнення до списку видів судинних рослин спонтанної флори Лівобережного Лісостепу України. . . . .	1	23–31
Сенів М.М., Тасєнкевич Л.О. Систематична структура флори Малого Опілля . . . . .	1	32–38
Федорончук М.М., Клімович Н.Б. Участь видів роду <i>Epilobium</i> ( <i>Onagraceae</i> ) у рослинних угрупованнях України. . . . .	1	3–22
Ширяєва Д.В., Шиян Н.М. <i>Trifolium vesiculosum</i> ( <i>Fabaceae</i> ) в Україні: нова знахідка та історичний огляд . . . . .	2	83–95
Mosyakin S.L., Mosyakin A.S. Lockdown botany 2020: some noteworthy records of alien plants in Kyiv City and Kyiv Region . . . . .	2	96–111
de Lange P.J., Schmid L. <i>Leptospermum repo</i> ( <i>Myrtaceae</i> ), a new species from northern Aotearoa / New Zealand peat bog habitats, segregated from <i>Leptospermum scoparium</i> s. l. . . . .	4	247–265
de Lange P.J., Wang J. <i>Lagenophora schmidiae</i> ( <i>Asteraceae</i> ), a critically threatened new species from Aotearoa / New Zealand . . . . .	5	319–326
Mosyakin S.L. Nomenclatural and taxonomic comments on some representatives of <i>Dysphania</i> ( <i>Chenopodiaceae</i> s. str. / <i>Amaranthaceae</i> s. l.) . . . . .	4	266–273

### Гриби і грибоподібні організми

Гельота В.П., Аніщенко І.М. Борошнисторосіяні гриби ( <i>Erysiphales</i> , <i>Ascomycota</i> ) Західного Полісся України . . . . .	6	381–398
Гельота В.П., Коритнянська В.Г. Перша знахідка <i>Phyllactinia moricola</i> ( <i>Erysiphales</i> , <i>Ascomycota</i> ) на <i>Morus alba</i> в Європі . . . . .	4	274–281
Придюк М.П. Види роду <i>Galerina</i> ( <i>Hymenogastraceae</i> ) з каліптратними спорами в Україні. . . . .	2	123–131
Придюк М.П., Балагура О.М. Перші в Україні знахідки представників роду <i>Lysurus</i> ( <i>Phallaceae</i> , <i>Basidiomycota</i> ) . . . . .	6	399–406
Kumar J., Atri N.S. Characterisation and identification of ectomycorrhizae formed by the species of <i>Asproinocybe</i> ( <i>Tricholomataceae</i> ) and <i>Inocybe</i> ( <i>Inocybaceae</i> ) with the roots of the tropical sal tree <i>Shorea robusta</i> ( <i>Dipterocarpaceae</i> ) . . . . .	2	112–122
Lata, Atri N.S. Fatty acid profile of an indigenous strain of <i>Lentinus sajor-caju</i> ( <i>Basidiomycota</i> ) . . . . .	5	327–334
Mustafaev I.M., Islomiddinov Z.Sh., Iminova M.M., Ortiqov I.Z. Distribution of species of the genus <i>Gymnosporangium</i> ( <i>Pucciniales</i> ) in Uzbekistan . . . . .	1	39–46
Prylutskiy O., Zinenko O., Havrysh P. First records of three <i>Lepiota</i> species ( <i>Agaricales</i> , <i>Basidiomycota</i> ) from Ukraine, with notes on a poorly known species <i>Lepiota subalba</i> . . . . .	6	373–380

### Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

Дідух Я.П., Розенблїт Ю.В., Буджак В.В., Чорней І.І., Токарюк А.І. Рослинність Дністровського каньйону та оцінка її адаптивного потенціалу . . . . .	4	282–296
Дубина Д.В., Устименко П.М., Ткаченко В.С., Попович С.Ю., Вакаренко Л.П. 35 років Зеленої книжки України: історія, проблеми, рішення . . . . .	5	335–346
Кордюк Є.Л., Дубина Д.В. Роль епігенетичної регуляції в адаптивній пластичності рослин. . . . .	5	347–359
Dubyna D.V., Iemelianova S.M., Dziuba T.P., Yeremenko N.S., Tymoshenko P.A. 2021. Ruderal vegetation of Kyiv City. I. Class <i>Stellarietea mediae</i> Tx. et al. in Tx. 1950. . . . .	3	176–200
Jolokhava T., Abdaladze O., Gigauri K., Kikvidze Z. Gradient analysis of soil-plant interactions from the alpine-nival ecotone to the snowline on slopes of the Central Great Caucasus (Kazbegi Region, Georgia) . . . . .	3	163–175

### Червона книга України

Бойчук С.В., Буджак В.В. Внутрішньовидова таксономія <i>Muscari botryoides</i> s. l. ( <i>Asparagaceae</i> s. l. / <i>Hyacinthaceae</i> s. str.): історія досліджень, синонімія . . . . .	6	407–413
Ткаченко Ф.П., Придюк М.П. Нова знахідка рідкісного гриба <i>Hericium erinaceus</i> ( <i>Russulales</i> ) в Україні . . . . .	5	365–369
Шевчик В.Л., Соломаха І.В. Нова знахідка <i>Carex bohemica</i> ( <i>Cyperaceae</i> ) на Київщині (Україна) . . . . .	5	360–364
Roleček J. A recent find of <i>Ophrys insectifera</i> ( <i>Orchidaceae</i> ) in Ukraine – will it survive another 100 years? . . . . .	4	297–302

Shevchenko M.V., Heluta V.P., Zykova M.O., Hayova V.P. Current distribution data for the red-listed species of aphyllorphoroid fungi in Ukraine . . . . .	1	47–61
<b>Флористичні знахідки</b>		
Расевич В.В., Дідух Я.П., Дацюк В.В., Бойко Г.В. Поширення <i>Opuntia humifusa</i> (Cactaceae) на території континентальної України . . . . .	1	62–68
Davydova A.O., Orlova-Hudim K.S., Shevchenko I.V., Davydov D.A., Dzerkal V.M. The first record of <i>Elodea nuttallii</i> (Hydrocharitaceae) in the Lower Dnipro River . . . . .	4	305–307
<b>Мікологічні знахідки</b>		
Попова О.М. Поширення в Україні рідкісного виду <i>Pisolithus arhizus</i> (Boletales, Basidiomycota) . . . . .	2	139–144
Придюк М.П. Нові знахідки видів роду <i>Galerina</i> (Hymenogastraceae) в Україні . . . . .	3	201–213
Шевченко М.В., Зикова М.О. Маловідомі для України види кортиціоїдних грибів із Національного природного парку "Прип'ять-Стохід" . . . . .	2	132–138
Mustafabayli E.H., Prydiuk M.P., Aghayeva D.N. New for Azerbaijan records of agaricoid fungi collected in Shaki District . . . . .	3	214–220
<b>Біотехнологія, фізіологія, біохімія</b>		
Lobachevska O.V., Kyyak N.Ya., Kordyum E.L., Khorkavtsiv Ya.D. The role of gravimorphoses in moss adaptation to extreme environment . . . . .	1	69–79
<b>Клітинна та молекулярна біологія</b>		
Овруцька І.І. Аквапорини у регуляції захисних реакцій рослин на дію посухи . . . . .	3	221–234
Шевченко Г.В. Порівняльна організація тубулінових мікротрубочок у клітинах коренів <i>Zea mays</i> (Poaceae) та <i>Beta vulgaris</i> (Chenopodiaceae s. str. / Amaranthaceae s. l.) під впливом кліностатування . . . . .	6	426–433
Baik N., Bandou H., Gonzalez Garcia M., Benavente E., Vega J.M. Genetic diversity of ribosomal loci (5S and 45S rDNA) and pSc119.2 repetitive DNA sequence among four species of <i>Aegilops</i> (Poaceae) from Algeria . . . . .	6	414–425
Korshikov I.I., Bilonozhko Y.O., Hrabovyi V.M. Cytogenetic characteristics of seed progeny of old-aged trees of <i>Pinus pallasiana</i> and <i>Picea abies</i> (Pinaceae) . . . . .	6	434–441
<b>Новини та дискусії</b>		
Артеменко О., Бойко Г., Гайова В. Ботанічна наука в Україні – поступ крізь століття, 1921–2021 . До 100-річчя Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України . . . . .	6	442–445
Ширяєва Д.В., Винокуров Д.С., Бойко Г.В., Деркач О.М., Дідух Я.П., Коломієць Г.В., Куземко А.А., Мойсієнко І.І., Мосякін С.Л., Ходосовцев О.Є. Загроза існуванню рідкісних видів флори та біотопів долини Південного Бугу за умови чергового підняття рівня Олександрівського водосховища . . . . .	2	145–153
Cole T.C.H., Hilger H.H., Bachelier J.B., Stevens P.F., Goffinet B., Shiyan N.M., Zhygalova S.L., Mosyakin S.L. Spanning the Globe – The Plant Phylogeny Poster (PPP) Project . . . . .	3	235–241
<b>Ювілейні дати</b>		
До 120-річчя від дня народження Миколи Миколайовича Гришка . . . . .	3	242–243
До 100-ліття від дня народження Сигізмунда Семеновича Харкевича . . . . .	4	308–309
Соломон Павлович Вассер (до 75-річчя від дня народження) . . . . .	4	310–316
<b>Втрати науки</b>		
Берегиня Інституту ботаніки. Пам'яті Галини Михайлівни Музичук (1958 – 2021) . . . . .	2	154–156
Назавжди у ковилі в морі. Пам'яті Анатолія Петровича Генова (05.12.1937 – 03.04.2020) . . . . .	2	157–501
<b>Правила для авторів</b> . . . . .	6	446–451
<b>Показчик статей, опублікованих в "Українському ботанічному журналі" в 2021 році</b> . . . . .	6	452–453



---

**Український ботанічний журнал. 2021 • 78 • 6.** Національна академія наук України. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного. Науковий журнал. Заснований у 1921 р. Виходить один раз на два місяці (українською, англійською та російською мовами). Головний редактор С.Л. Мосякін

Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
(протокол №. 18 від 28 грудня 2021 року)

Регістраційне свідоцтво серії КВ № 12179-1063ПР від 11.01.2007 р.

Редактор *О.В. Пилипенко*  
Технічний редактор *О.Є. Бондаренко*  
Комп'ютерна верстка *Д.С. Решетников*

---

Формат 84×108/16. Ум.-друк. арк. 9,0. Обл.-вид. арк. 11,5. Тираж 176 прим. Зам. №

---

Віддруковано ВД "Академперіодика" НАН України  
вул. Терещенківська, 4, Київ 01004  
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 544 від 27.07.2001

